

## 43 الفصل

# جسم الحيوان ومبادئ التنظيم

## The Animal Body and Principles of Regulation

## 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 وعل أكلين للعشب من جهة أخرى، أو بين قرش شره، ودلفين مداعب. وعلى الرغم من الفروق بين هذه الحيوانات، فإنها جميعاً تنتمي للفقرات. تشترك الفقرات جميعها في خطة الجسم الأساسية نفسها، حيث الأنسجة والأعضاء المتشابهة تعمل بالطريقة نفسها. والصورة المأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني المبينة إلى الجانب تبين جزءاً من (الاثنا عشر)، وهو جزء من الجهاز الهضمي، مكون من أنواع عدة من الأنسجة. في هذا الفصل، سنبدأ بدراسة مفصلة لبيولوجيا الفقرات، ولتركيب أجسامها ووظيفتها المثيرة للاهتمام. وسنهي الفصل باكتشاف المبادئ المتعلقة بالتنظيم والسيطرة على أجهزتها الوظيفية المتعددة.

## 43-5 النسيج العصبي

- تمتد العصبونات أحياناً مسافات طويلة.
- تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات.
- للجهاز العصبي قسمان ينسقان الأنشطة المختلفة.
- 43-6 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقرات
- 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 التغيير.



1 μm

## سوجز المفاهيم

## 1-43 تنظيم جسم الفقرات

- الأنسجة مجموعات من الخلايا من نوع واحد ووظيفة واحدة.
- الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة.
- خطة الجسم العامة للفقرات تتكون من أنبوب داخل أنبوب مع دعم داخلي.
- للفقرات تجويف جسم ظهري وآخر بطني.

## 43-2 النسيج الطلائي

- يشكل النسيج الطلائي حاجزاً.
- تعكس أنواع النسيج الطلائي وظائفه.

## 43-3 الأنسجة الضامة

- قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككاً أو كثيفاً.
- 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.

نقل الدم، وتساعد على توزيع المواد داخل الجسم. ويحتوي جسم الحيوان الفقري 11 جهازًا عضويًا 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 بالدمغ، كما توجد داخل الفقرات المتراسة 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، تقسم طبقة عضلية هي الحجاب الحاجز تجويف الجسم البطني إلى **التجويف الصدري Thoracic cavity** الأمامي، الذي يحتوي القلب والرئتين، و**التجويف البطني الحوضي Abdomino-pelvic cavity**، الذي يحتوي أعضاء عدة هي: المعدة، والأمعاء، والكبد، والكلى، والمثانة البولية (الشكل 43-12).

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).

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

تنظم 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**. وابتداءً من الداخل نحو الخارج، فإن هذه الطبقات هي: **أندودرم Endoderm**، و**ميزودرم Mesoderm**، و**إكتودرم 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 والضم Connective**، و**العضلي Muscle**، و**العصبي Nerve** وسناقش كل نوع في جزء خاص من هذا الفصل.

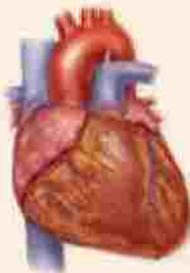
### الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة

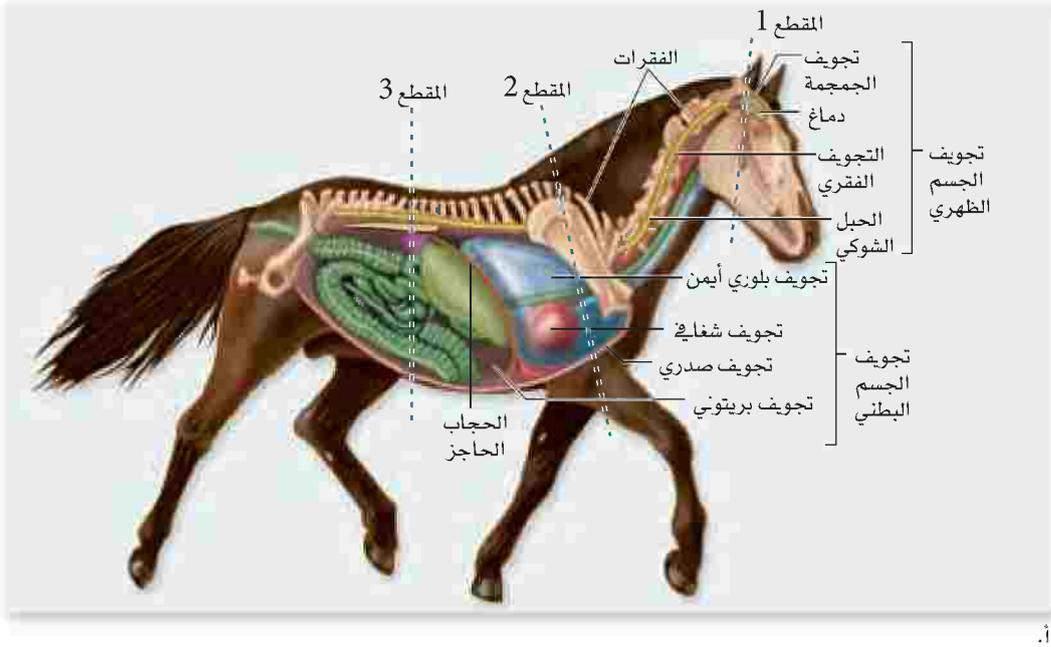
**الأعضاء Organs** هي تراكيب في الجسم مكونة من أنواع عدة من الأنسجة التي تشكل وحدة تركيبية ووظيفية (الشكل 43-1). أحد الأمثلة هو القلب الذي يحتوي أنسجة عضلية قلبية وضامة وطلائية. وإن النسيج العصبي يربط الدماغ والحبل الشوكي بالقلب، ويساعد على تنظيم نبضه.

و**الجهاز 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

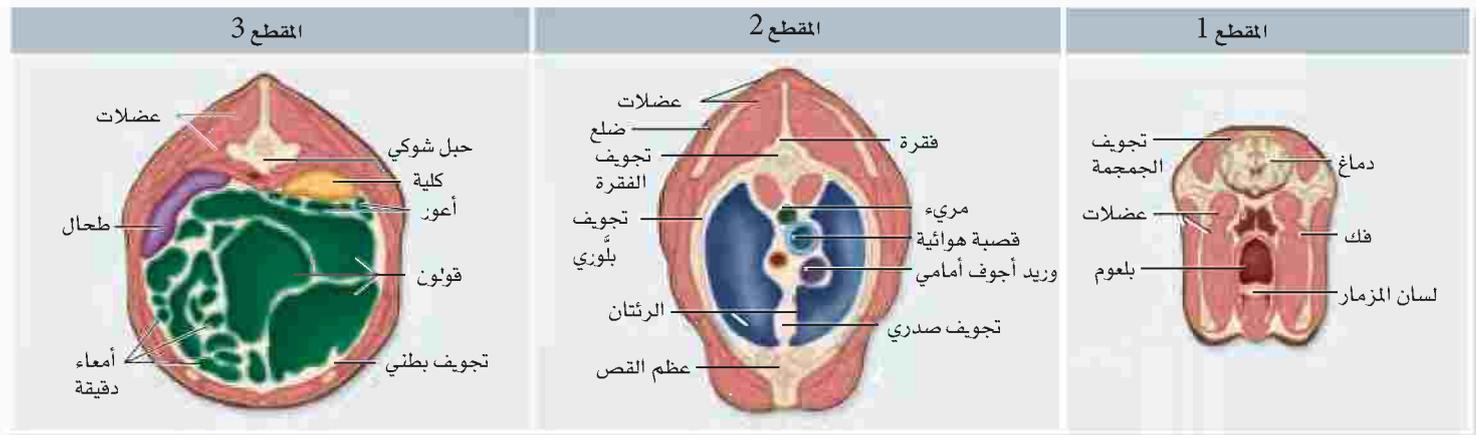
### الشكل 43-1

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.

جهاز عضوي	عضو	نسيج	خلية
الجهاز الدوري	القلب	نسيج عضلي قلبي	خلية عضلية قلبية
			



هندسة جسم الفقريات أ. الفقريات كلها لها تجويف جسم ظهري وآخر بطني. التجويف الظهري يقسم إلى قحفي (مجمعي) (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).



ب.

تنظم خلايا الجسم في أنسجة تنظم بدورها في أعضاء وأجهزة عضوية. تحتوي أجسام الإنسان والثدييات الأخرى تجويفاً ظهرياً وآخر بطنياً. تجويف الجسم البطني مقسّم عن طريق الحجاب الحاجز إلى تجويف صدري، وآخر بطن حوضي. وينقسم تجويف السيلوم في البالغ إلى تجويف بريتوني وشغافي، وتجويفين بلوريين.

والسيلوم لا يزال موجوداً في البالغ، ولكنه تقلص، وتُثَي، وقُسّم تقسيماً إضافياً. 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 كثيراً، حيث إن الحيز الضيق الواقع ضمن الطبقات الميزودرمية ينحصر في التجويف الشغافي **Pericardial cavity** الواقع حول القلب، وفي حيزين صغيرين حول الرئتين هما: التجويفان البلوريان **Pleural cavities** (الشكل 43-2ب).

## النسيج الطلائي Epithelial Tissue

2-43

الطلائي الذي يبطن القناة الهضمية فيُشتق من الإندودرم، في حين يشتق النسيج الطلائي المبطن للأوعية الدموية من الميزودرم. وتتحوّل بعض الطلائية في أثناء التكوين الجنيني إلى عدد متخصص في الإفراز.

يغطي الغشاء الطلائي أو الطلائية **Epithelium** كل سطح من جسم الفقريات. تُشتق الأغشية الطلائية من أي من الطبقات الجرثومية الثلاث. فالبشرة تشتق مثلاً من الإكتودرم لتشكل الجزء الخارجي من الجلد، أما النسيج

## يشكل النسيج الطلائي حاجزاً

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 حاجزاً، يمكن أن يعيق مرور بعض المواد، في حين ييسر مرور مواد أخرى. وتشكل عدم النفاذية النسبية للأغشية المخاطية (طبقة البشرة) في فقرات 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 حاجزاً ضد المواد السامة. ويجب أن تسمح طلائية الرئة بانتشار سريع 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 قيوداً على سمك الأغشية الطلائية، فسمك معظمها طبقة واحدة، أو عدد قليل من طبقات الخلايا.

### تجدد الطلائية

تمتلك الطلائية قدرة مذهشة على التجديد؛ إذ تستبدل بشكل دائم خلاياها على مدى عمر الحيوان. فالكبد على سبيل المثال، وهو غدة تشكل من نسيج طلائي، تستطيع التجدد حتى بعد إزالة جراحية لأجزاء كبيرة منها. والبشرة تتجدد مرة كل أسبوعين، وطلائية المعدة تستبدل تماماً مرة كل يومين إلى ثلاثة أيام. إن هذه القدرة على التجدد مفيدة في الأنسجة السطحية؛ لأنها تجدد هذا السطح بشكل مستمر، وتسمح باستبدال سريع للطبقة الوافية 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، أما الجانب الحر فيسمى السطح القمي. إن هذا الاختلاف يمنح النسيج الطلائي قلبية فطرية تعد مهمة في وظيفة هذا النسيج. فمثلاً، تُرصع البروتينات السطح القاعدي لبعض النسيج الطلائي في أنبيبات الكلية، وهذه البروتينات تنقل أيونات الصوديوم نقلاً نشطاً إلى الحيز بين الخلايا، فتوجد بذلك فرقاً 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، اعتماداً على شكل الخلايا (الجدول الـ 43-1). فالخلايا الحرشفية Squamous cells مسطحة، في حين يشبه عرض الخلايا المكعبة Cuboidal cells طولها، 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).

تبطن طلائيةً مكعبة بسيطة أنبيبات الكلية وغدداً 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 أهداباً 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 مهمًا؛ لاحتواء المَعَدَاتِ المضافة والمطلوبة لإنتاج الإفرازات الغدية، أو لامتصاص 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 الغدد العرقية والدهنية، إضافة إلى الغدد اللعابية. أما الغدد الصماء Endocrine glands فهي غدد لاقتوية، 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، بدلاً من ذلك، إلى شعيرات الدم، وتدور خلال الجسم. وسوف تغطي الغدد الصماء بتصيل أوسع (في الفصل الـ 46).

### الطلائية الطبقيّة Stratified Epithelium

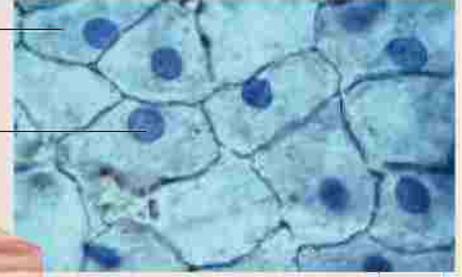
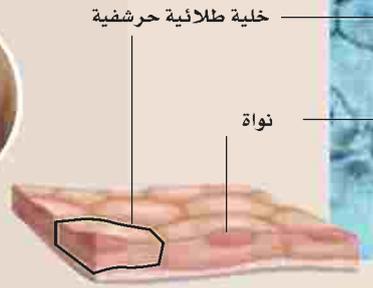
يبلغ سمك الأغشية الطلائية الطبقيّة Stratified epithelial membranes طبقتين إلى طبقات عدة من الخلايا، وقد سميت بناء على سمات طبقة الخلايا القمية لها. ففي البشرة مثلاً، توجد طلائية حرشفية طبقيّة، وسنناقش خصائصها في الفصل الـ (51). وفي فقرات اليابسة، تتميز البشرة كذلك بوجود طلائية متقرنة؛ لأن الطبقة العليا لها تتكون من خلايا حرشفية ميتة ومملوءة ببروتين مقاوم للماء يدعى كيراتين Keratin.

يزداد تموضع الكيراتين في الجلد استجابة للكشط المستمر، ما ينتج الجُساء أو الكالوس Callus. وتبدو خاصية الكيراتين في مقاومة الماء واضحة عند مقارنة جلد الوجه مع الجزء الأحمر من الشفاه الذي يمكن أن يجف بسهولة ويتقشر، فالشفاه مغطاة بطلائية حرشفية طبقيّة لا تحتوي على كيراتين.

تضم الأنسجة الطلائية أغشية تغطي كامل سطوح الجسم، وتشكل الغدد. بشرة الجلد غشاءً طلائيً 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 طبقيّة (طبقتان أو أكثر من الخلايا).

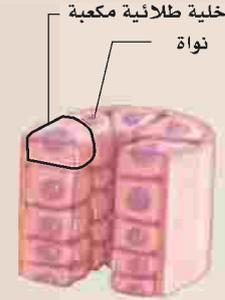
## الطلائية البسيطة

**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.



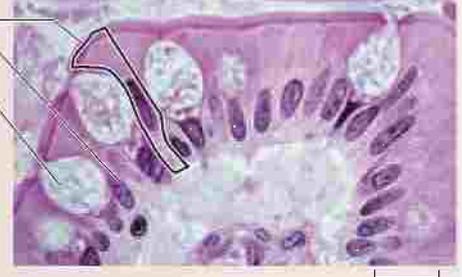
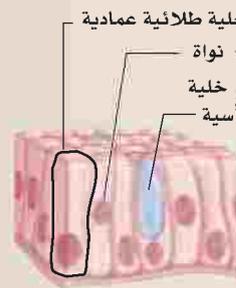
40 μm

**المكعب**  
الموقع النموذجي: بطانة بعض الغدد، وأنابيب الكلية، وأغشية المبيض.  
الوظيفة: الخلايا غنية بقنوات ناقلة محددة، تعمل على الإفراز، والامتصاص.  
أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية.



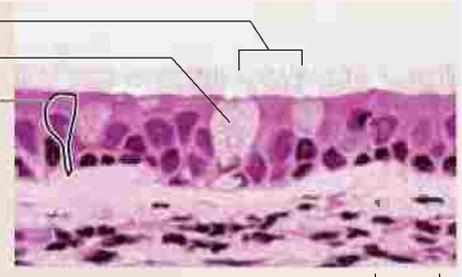
50 μm

**العمادي**  
الموقع النموذجي: البطانة السطحية للمعدة والأمعاء، وأجزاء من القناة التنفسية.  
الوظيفة: طبقة من الخلايا الأكثر سمكاً، تقدم الحماية، ولها وظيفة في الإفراز والامتصاص.  
أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.



40 μm

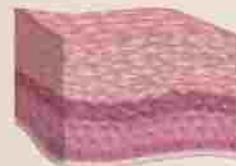
**العمادي الطبقي الكاذب**  
الموقع النموذجي: بطانة أجزاء من القناة التنفسية.  
الوظيفة: إفراز المخاط، ذات أهداب كثيفة تساعد على تحريك المخاط، تقدم الحماية.  
أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية، خلايا طلائية مهدبة.



40 μm

## الطلائية الطبقيّة

**الحرشفي**  
الموقع النموذجي: الطبقة الخارجية للجلد، بطانة الفم.  
الوظيفة: طبقة قاسية من الخلايا، تقدم الحماية.  
أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.



50 μm



200 μm

الشكل 4-43

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 وزناً أو يخسره. ولا يستطيع المرء تقليل عدد الخلايا الدهنية عندما يفقد وزناً.

وحول الكلى، يمكن لهذه الخلايا أن تجتمع في مجموعات كبيرة مشكلة نسيجاً دهنيًا Adipose tissue (الشكل 4-43).

تحتوي كل خلية دهنية قطيرة من ثلاثيات الجليسرول ضمن حويصلة خازنة. وعندما يحتاج الجسم إلى الطاقة تُحلّل الخلايا الدهنية مخزونها من ثلاثيات الجليسرول، وتحرر أحماساً 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 وزناً يزداد حجم الخلايا، وعندما يفقد وزناً تتكماش.

### 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 الأغشية 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

الغضروف نسيج 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 نسيجاً قاسياً

تشقق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وتوجد في أشكال عدة مختلفة (الجدول 2-43)، تصنف هذه الأشكال في مجموعتين رئيسيتين: 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 تُضم 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 بلورات تجعل العظم صلباً، 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.

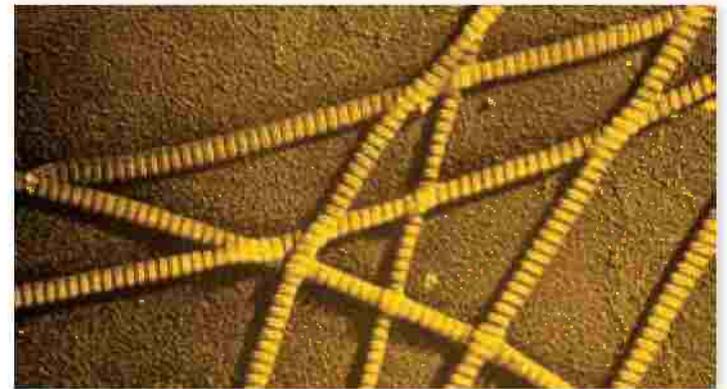
### قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككاً أو كثيفاً

في أثناء التكوين الجنيني للنسيج الضام المفكك والكثيف، تُنتج خلايا تدعى مولدة الألياف Fibroblast ثم تُفرز المادة البينية. يحتوي النسيج الضام المفكك خلايا أخرى إضافة إلى ذلك، وهذه تشمل الخلايا الصارية والخلايا الأكلة، 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 بتباعد ألياف بروتينية مثل الكولاجين الذي يدعم النسيج بتشكيله شبكة كولاغينية (الشكل 3-43)، ومثل الإستين الذي يكون النسيج المطاطي، وألياف ريتيكيولن التي تساعد على دعم الشبكة الكولاغينية. يتكوّن الجيلاتين المُنكّه 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،



1.1 μm

الشكل 3-43

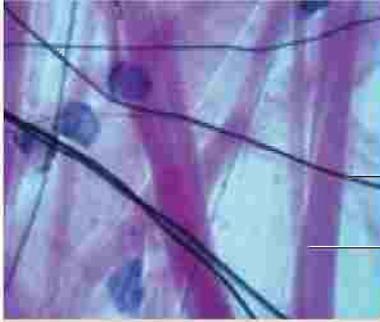
ألياف الكولاجين. هذه الألياف مكونة من خيوط كولاجين مفردة عدة، ويمكن أن تكون قوية جداً عند الشد، كما تظهر هنا تحت المجهر الإلكتروني.

## النسيج الضام المفكك

الموقع النموذجي: تحت الجلد، بين الأعضاء.

الوظيفة: يقدم الدعم، والعزل، وخبز الغذاء، وتغذية الخلايا.

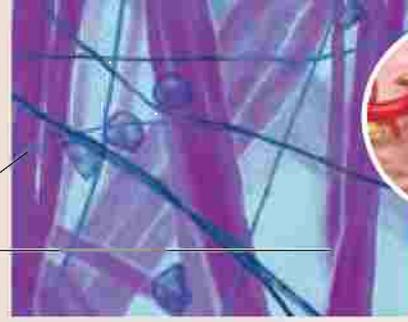
أنواع الخلايا المميزة: مولدة الألياف، الخلايا الأكلية، الخلايا الصارية، الخلايا الدهنية.



58 μm

إلاستين

كولاجين



## النسيج الضام الكثيف

الموقع النموذجي: الأوتار، الغمد حول العضلات، الكلية، الكبد، أدمة الجلد.

الوظيفة: يشكل روابط قوية ومرنة.

أنواع الخلايا المميزة: مولدة الألياف.



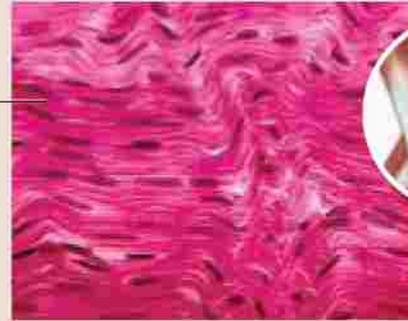
.16 μm

ألياف

كولاجين

أنوية خلايا

مولدة الألياف

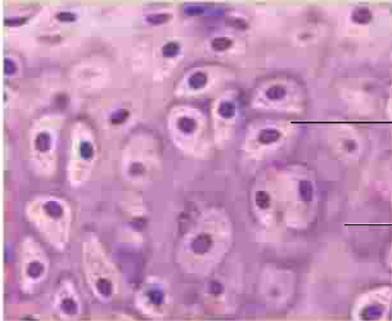


## الغضروف

الموقع النموذجي: أقراص العمود الفقري، الركبة والمفاصل الأخرى، الأذن والأنف، حلقات القصبة الهوائية.

الوظيفة: يقدم دعماً مرناً، ماصاً للصدمات، يقلل الاحتكاك عند السطوح التي تحمل الوزن.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا الغضروفية.

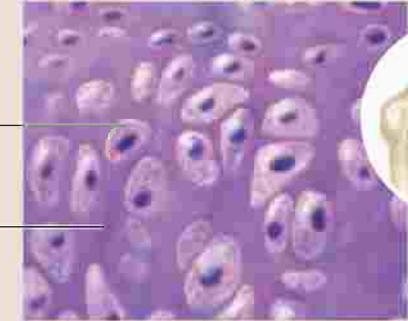


100 μm

خلية غضروفية

مادة

أساسية

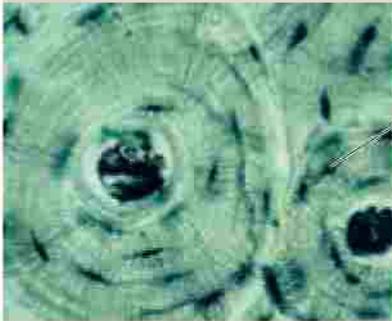


## العظم

الموقع النموذجي: معظم الهيكل العظمي.

الوظيفة: حماية الأعضاء الداخلية، يقدم دعماً صلباً لتعلق العضلات.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العظمية.



100 μm

خلية عظمية



## الدم

الموقع النموذجي: الجهاز الدوري.

الوظيفة: يعمل بوصفه طريقاً سريعاً لخلايا الجهاز المناعي، وسيلة أساسية للتواصل بين الأعضاء.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا الدم، الحمراء والبيضاء.



5.8 μm

خلية

دم حمراء



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 تناقش 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 لجمعها 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 بلورات الكالسيوم في العظم. المادة البينية للدم هي سائل البلازما.

ومرناً 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 مثلاً، 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 بلورات فوسفات الكالسيوم بها. فالأوعية الدموية تمتد خلال قنوات مركزية داخل العظم؛ لتزوده بالمواد الغذائية، ولتجمع منه الفضلات. تمد الخلايا العظمية زوائد سيتوبلازمية نحو الخلايا العظمية المجاورة عن طريق قنوات دقيقة تدعى قنات *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

## النسيج العضلي

4-43

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 جداً، 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 المرترية تعطي الليف العضلي مظهره المخطط. تنتج الألياف العضلية الهيكلية في أثناء التكوين الجنيني عن اتحاد خلايا طرف عدة

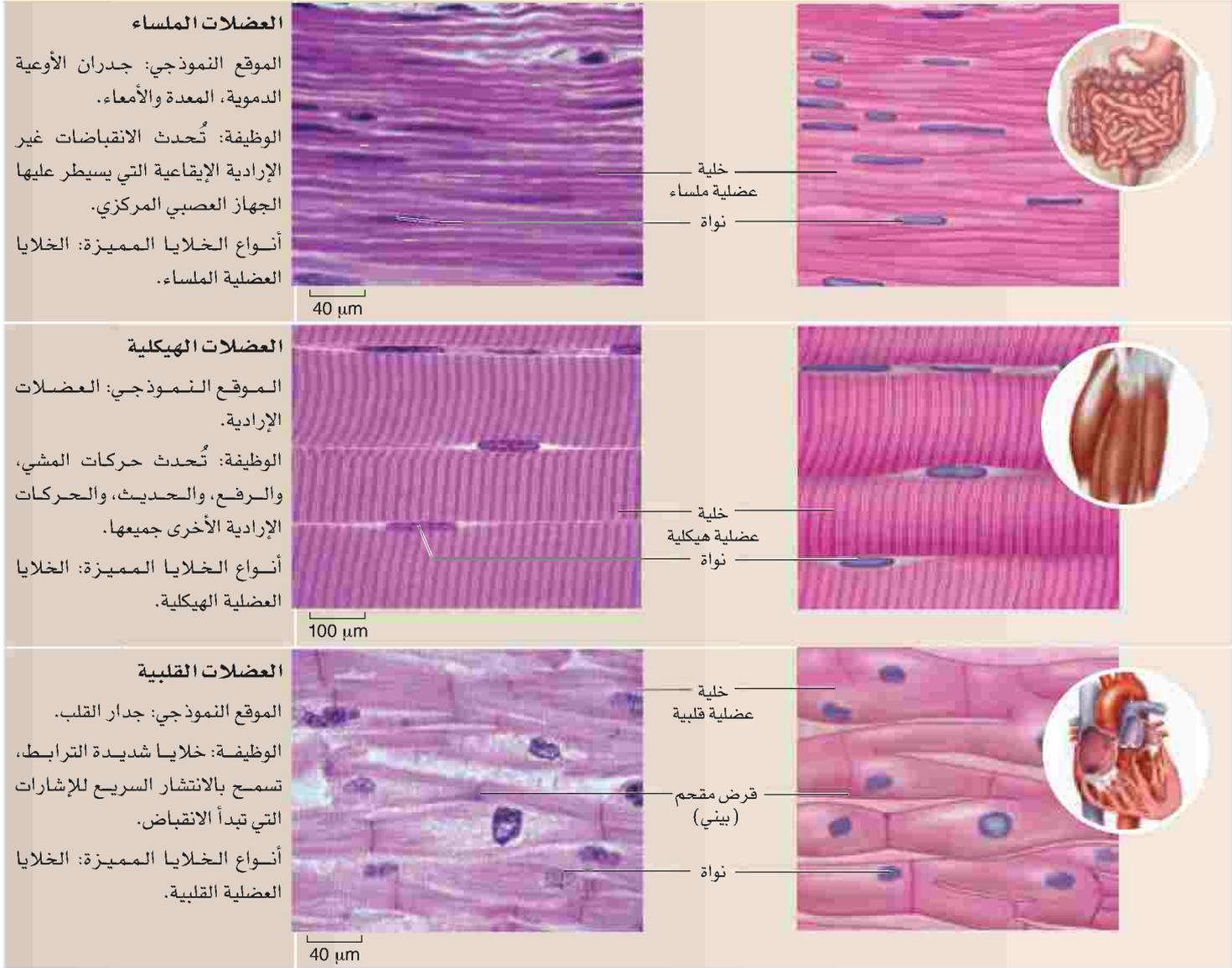
تشكل العضلات مكائن جسم الحيوان الفقري. إن الوفرة النسيجية، وتنظيم خيوط ميوسين وآكتين ضمن الخلايا العضلية هي الصفات التي تجعل منها خلايا فريدة. فعلى الرغم من أن هذه الخيوط تشكل شبكة دقيقة في خلايا حقيقية النوى جميعها، وتسهم في حركة المواد داخل الخلايا، فإنها أكثر وفرة وأفضل تنظيمًا في الخلايا العضلية 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 تخطيطاً عرضياً 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 أولاً من أشكال العضلات، وهي موجودة في معظم المملكة الحيوانية.

ففي اللافقريات، توجد العضلات الملساء في أعضاء البيئة الداخلية أو الأحشاء *Viscera*. ولهذا، فإنها تدعى أيضاً 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 ينهبها عصب، ومن ثم فإن الخلايا في الطبقة تنقبض جميعها بوصفها وحدة واحدة.



فتحات تسمح بحركة المواد الصغيرة والأيونات من خلية إلى أخرى. يمكن 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 متناسقاً. وسنصف هذه العملية بصورة أوسع في الفصل الـ (49).

أنواع النسيج العضلي ثلاثة: أملس، وهيكل، وقلبي. تنجز العضلات الملساء وظائف حشوية متباينة. أما العضلات الهيكلية فتمكّن جسم الفقريات من الحركة. في حين تشكل العضلات القلبية مضخة عضلية هي القلب.

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 تُكوّن القلب

تتكون قلوب الفقريات من خلايا عضلية مخططة مرتبة بشكل شديد الاختلاف عن ألياف العضلات الهيكلية، فبدلاً من خلايا متطاولة متعددة الأنوية تمتد على طول العضلة، نجد أن **العضلات القلبية Cardiac muscle** تتكون من خلايا أصغر ومتراصة 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

## تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات

لا تتقل 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 معاً على هيئة

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 أحياناً مسافات طويلة

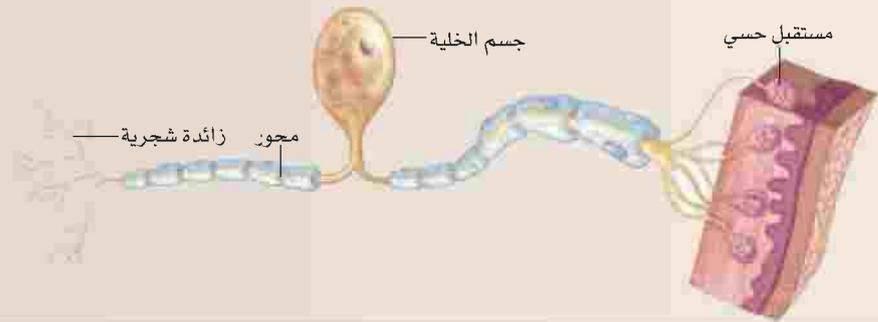
تتكون معظم العصبونات Neurons من ثلاثة أجزاء، هي: جسم الخلية، والزوائد الشجرية والمحور. يحتوي جسم خلية العصبون على نواة، أما الزوائد الشجرية فهي امتدادات رفيعة بالغة التشعب، تستقبل المنبهات القادمة، وتوصل السيالات الكهربائية إلى جسم الخلية. والمحور امتداد لل سيتوبلازم، ينقل السيالات بعيداً عن جسم الخلية. يمكن أن يكون المحور والزوائد الشجرية طويلة جداً، فأجسام العصبونات التي تسيطر على العضلات في قدمك تقع في الحبل الشوكي، في حين قد تمتد محاورها مسافة متر أو أكثر إلى قدمك.

## النسيج العصبي

## الجدول 4-43

## العصبونات الحسية

الموقع النموذجي: العيون، الأذان، سطح الجلد.  
الوظيفة: تستقبل المعلومات عن حالة الجسم وبيئته الخارجية، ترسل سيالات من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي.  
أنواع الخلايا المميزة: العصبي والمخاريط، مستقبلات الشد في العضلات.



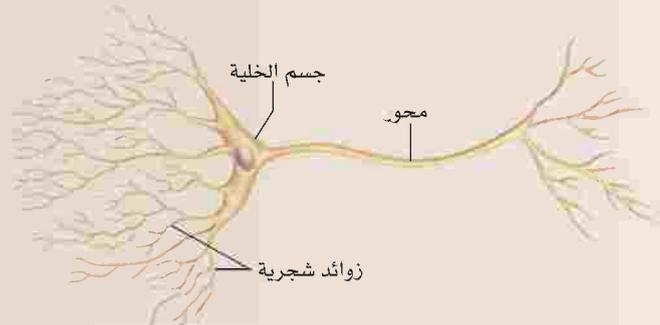
## العصبونات الحركية

الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي.  
الوظيفة: تنبه العضلات والغدد، تنقل السيالات خارج الجهاز العصبي المركزي نحو العضلات والغدد.  
أنواع الخلايا المميزة: العصبونات الحركية.



## العصبونات البيئية

الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي.  
الوظيفة: تكامل المعلومات، نقل السيالات بين العصبونات داخل الجهاز العصبي المركزي.  
أنواع الخلايا المميزة: العصبونات البيئية.



يتكون النسيج العصبي من عصبونات، وخلايا دبق عصبية. 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 كل من الجهازين العصبيين؛ المركزي الطرفي.

حزم، بطريقة تشبه كثيراً الأسلاك المجتمعة معاً في حزم لتشكل كابلاً. أما العقد العصبية، فهي تجمعات لأجسام الخلايا العصبية. عادة، يتمثل دور الجهاز العصبي المركزي في تكامل المعلومات الداخلة وتفسيرها، كذلك المعلومات الواردة من أعضاء الإحساس، أما الجهاز الطرفي، فيوصل الإشارات بين الجهاز المركزي وبقية الجسم، كالعضلات، أو الغدد الصماء.

## نظرة عامة على الأجهزة العضوية للفقريات

6-43

في الفصول التي ستعقب هذا الفصل، سنفحص عن قرب الأجهزة العضوية الرئيسية 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 والإدانة.
- الدفاع.
- التكاثر والتكوين الجنيني.

المواد الغذائية، وتتخلص من الفضلات الصلبة. القلب والأوعية الدموية في الجهاز الدوري **Circulatory system** ي ضخان الدم ويوزعانه، حيث تحمل المواد الغذائية والمواد الأخرى خلال الجسم كله. والجسم يكتسب الأكسجين، ويطرد ثاني أكسيد الكربون عن طريق الجهاز التنفسي **Respiratory system**. وأخيراً، فإن الفقريات تنظم درجة حرارة أجسامها، وتركز سوائل أجسامها بشكل محكم. وسوف نستكشف هذه العملية في فصل يتناول الحرارة والتنظيم الأسموزي، وهذا الأخير يُجز معظمه الجهاز البولي **Urinary system**.

### يستطيع الجسم أن يدافع عن نفسه ضد من يهاجمه أو من يغزوه

كل حيوان يواجه هجوماً 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 أيضاً. بعد أن تتحد الجاميتات لتشكل الزيجوت **Zygote**، يجب أن تتم عملية معقدة من انقسام الخلايا والتكوين الجنيني لكي تتغير هذه الخلية التي ابتدأت خلية ثنائية العدد الكروموسومي إلى بالغ متعدد الخلايا وقادر على التكاثر بنفسه. سنستقصي هذه العملية في فصل التكوين الجنيني للحيوان، حيث سنختم به هذه الوحدة.

صنفت الأجهزة العضوية لأجسام الفقريات وظيفياً بناء على أدوارها في التواصل والتكامل، أو في الدعم والحركة، أو في التنظيم والإدانة، أو في الدفاع، وأخيراً في التكاثر والتطور.

### 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.

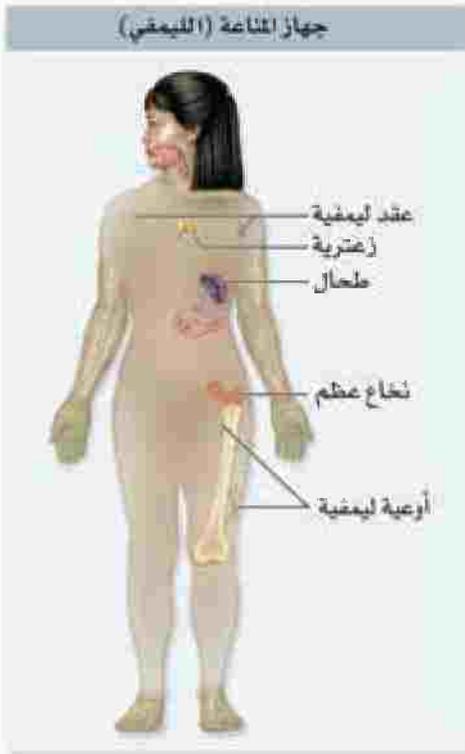
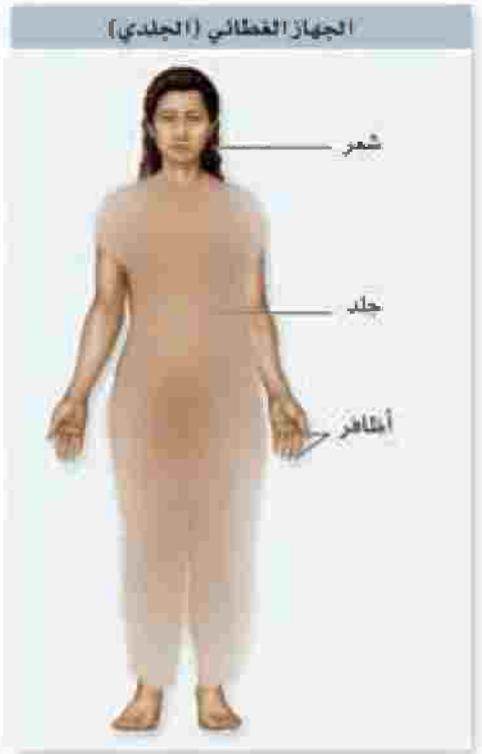
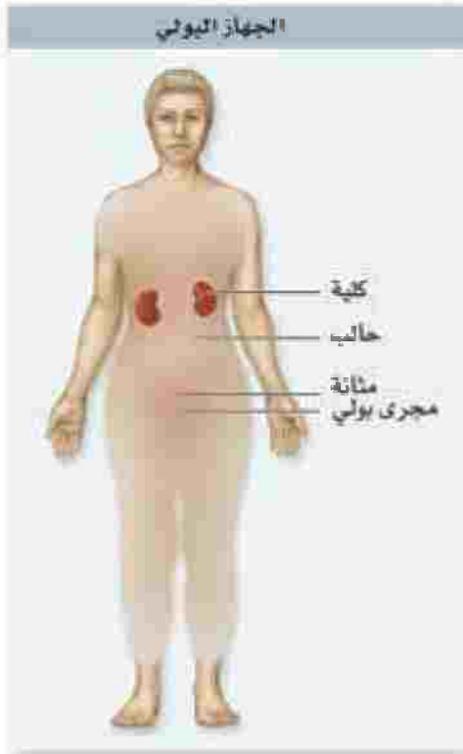
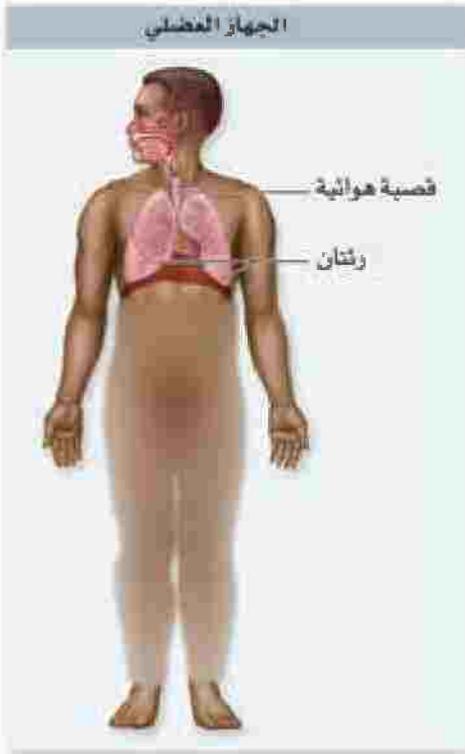
في حين يعمل جهاز الغدد الصماء **Endocrine system** بصورة موازية للجهازين السابقين، إذ يُصدر إشارات كيميائية تنظم شبكة العمليات الكيميائية التي تتم في الأجهزة العضوية كلها بصورة دقيقة.

### 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 شيئاً تسحب ضده. الجهاز الهيكلي هو هيكل صلب تسحب العضلات نحوه. الفقريات لها هيكل داخلي، لكن حيوانات أخرى عدة لها هيكل خارجي (كالحشرات) أو هيكل هيدروستاتيكي (كدودة الأرض). هذان الجهازان العضويان يمكنان الحيوانات من إظهار تشكيلة واسعة من الحركات المضبوطة بدقة.

### التنظيم وإدامة كيمياء الجسم يضمنان استمرار الحياة

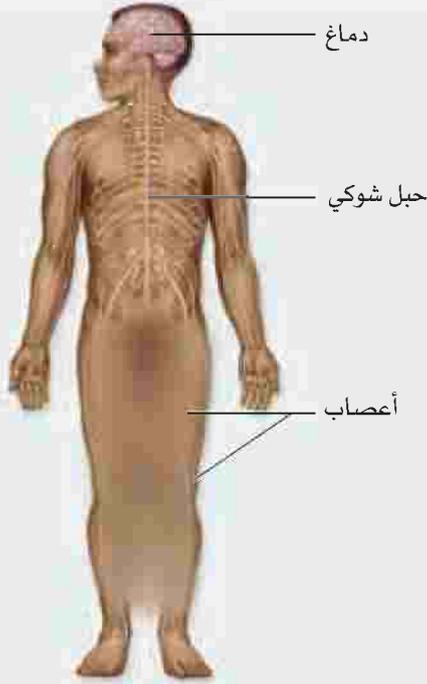
تسهم الأجهزة العضوية المنضوية تحت لواء التنظيم والإدانة في: الاستحواذ على الغذاء، والتخلص من الفضلات، وتوزيع المواد، وإدامة البيئة الداخلية. فالفصل الخاص بالجهاز الهضمي **Digestive system** يصف كيف تؤكل، وتمتص



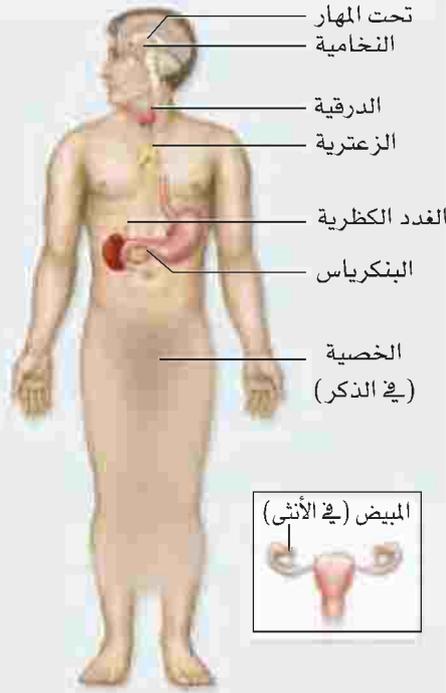
الشكل 43-5

الأجهزة العضوية للفقرات. يبين الشكل الأجهزة العضوية الرئيسية (عددها 11) المكونة لجسم الإنسان، بما في ذلك أجهزة التكاثر الذكرية والأنثوية.

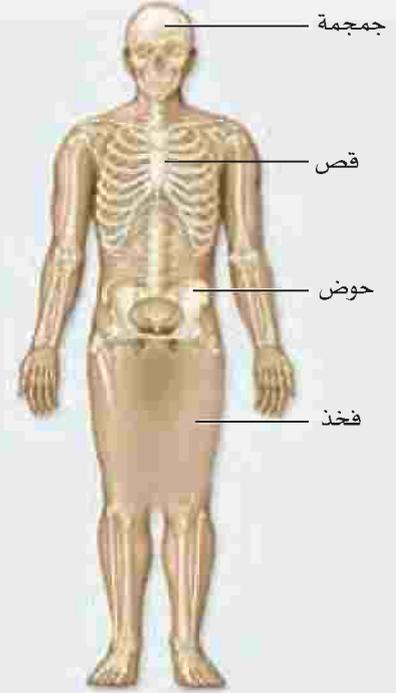
### الجهاز العصبي



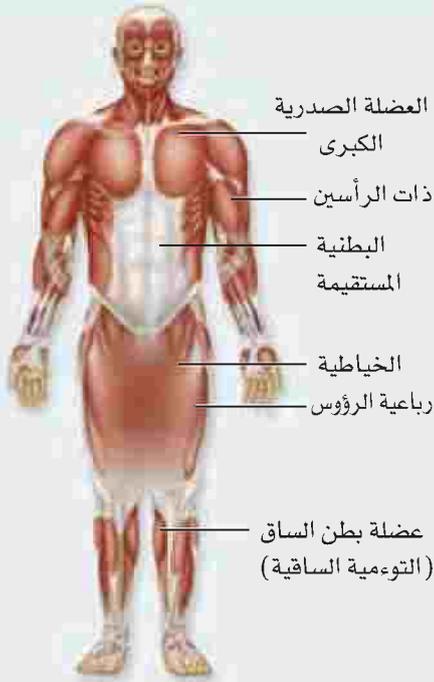
### جهاز الغدد الصماء



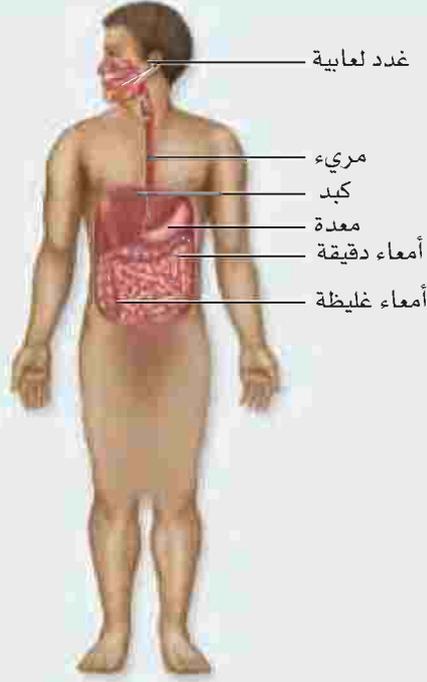
### الجهاز الهيكلي



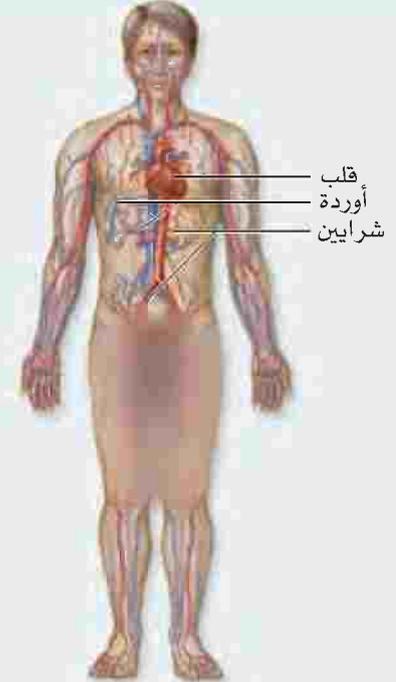
### الجهاز العضلي



### الجهاز الهضمي



### الجهاز الدوري



للبيئة الداخلية الاتزان 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).

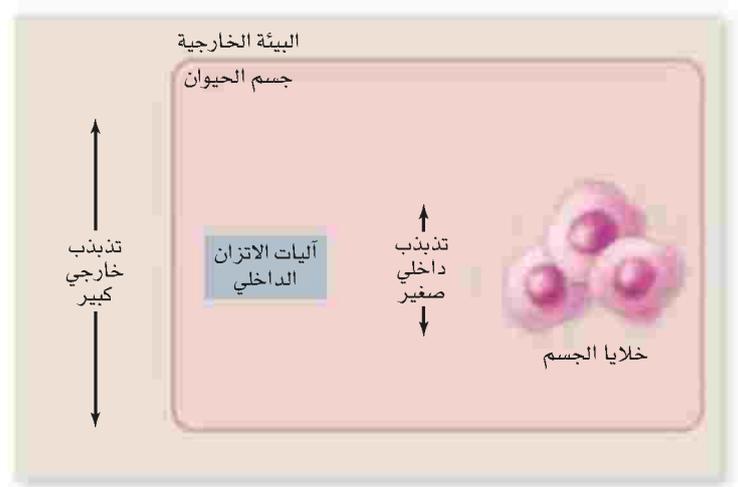
## تحافظ آليات التغذية الراجعة السلبية على القيم ضمن مداها الطبيعي

يستخدم جسم الحيوان الفقري نوعاً 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 مستقبلية. فإذا ابتعدت الظروف كثيراً 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 تُثبتت 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 مزيداً من الحرارة. وبشكل معاكس أيضاً، 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

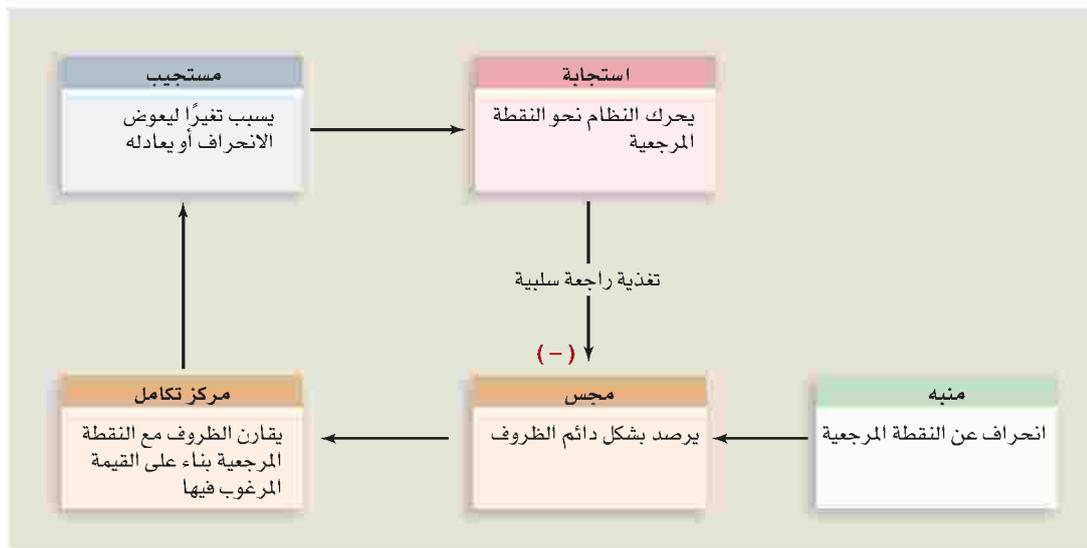
مع تطور الحيوانات، ازدادت تخصصات تراكيب الجسم. كل خلية هي آلة معقدة معايرة بدقة لإنجاز دور دقيق ضمن الجسم. هذا التخصص في وظيفة الخلية ممكن فقط، عندما تبقى الظروف خارج الخلية ثابتة، أو عندما تتغير ضمن مدى ضيق. فدرجة الحرارة ودرجة الحموضة وتركيز الجلوكوز والأكسجين، وعوامل أخرى عدة، يجب أن تبقى ثابتة نسبياً؛ لكي تؤدي الخلايا وظائفها بكفاءة، ولكي تتفاعل مع بعضها بشكل صحيح. يدعى هذا الثبات الديناميكي



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 ثابتاً نسبياً، بسبب وجود الكثير من أنظمة السيطرة المعايرة بدقة.

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 أخيراً.

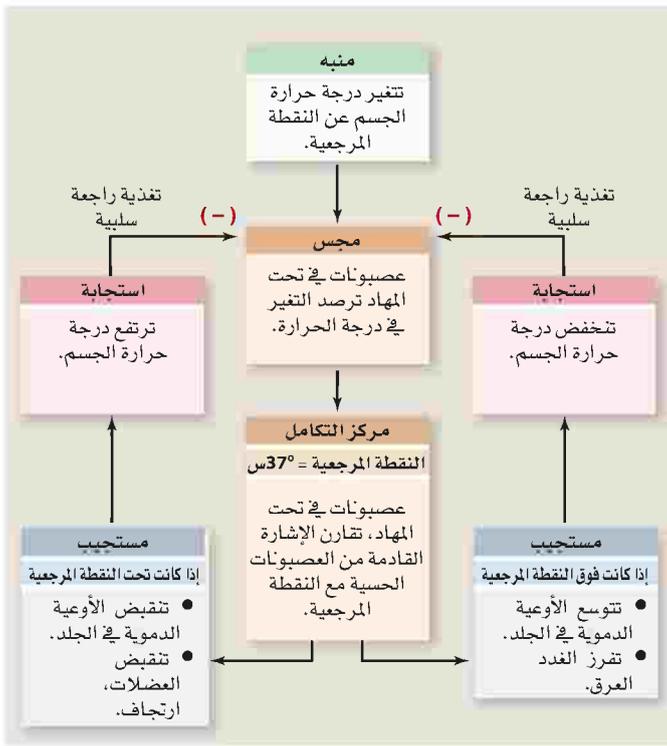
## أعضاء الاستجابة المتعارضة تعمل في اتجاهات متعارضة

تعمل آليات التغذية الراجعة السلبية التي تديم الاتزان الداخلي غالباً، بحيث يعارض بعضها بعضاً لإحداث درجة أدق من السيطرة. فمعظم العوامل في البيئة الداخلية تتم السيطرة عليها عن طريق أعضاء مستجيبة عدة، التي غالباً ما يكون لها أفعال متعارضة. توصف السيطرة عن طريق هذه المستجيبات المتعارضة أحياناً، 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 حُفِّزَ مستجيب واحد، ثم تم إيقافه.

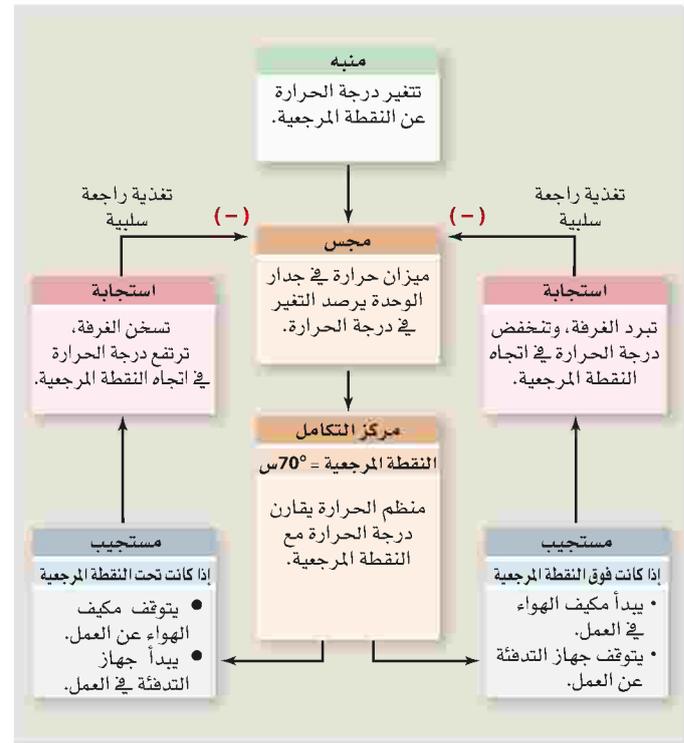
ولو عدنا لمثال تنظيم درجة حرارة الغرفة السابق، فإن درجة حرارتها يمكن تثبيتها ببساطة بإشعال جهاز التدفئة ثم بإطفائه، أو بإدارة مكيف الهواء ثم إيقافه. لكن استقرار درجة الحرارة بصورة أفضل ممكن إذا كان جهاز التحكم في درجة الحرارة يسيطر على كل من جهاز التدفئة ومكيف الهواء معاً. في هذه الحالة، سيعمل جهاز التدفئة عندما يكون مكيف الهواء متوقفاً عن العمل، والعكس صحيح تماماً (الشكل 43-8 أ).

هو غالباً 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 نسبياً، بغض النظر عن درجة حرارة البيئة الخارجية. فعندما تزيد درجة حرارة الدم في الإنسان على  $37^{\circ}\text{C}$ ، تتحرى عصبونات في جزء الدماغ المسمى تحت المهاد **Hypothalamus** التغير في درجة الحرارة. وتستجيب تحت المهاد بالعمل من خلال سيطرة عصبونات حركية، بأن تسمح بتبديد الحرارة عن طريق العرق وتوسع الأوعية الدموية في الجلد وآليات أخرى. تؤدي هذه الاستجابات إلى معادلة الارتفاع في درجة حرارة الجسم.



ب.



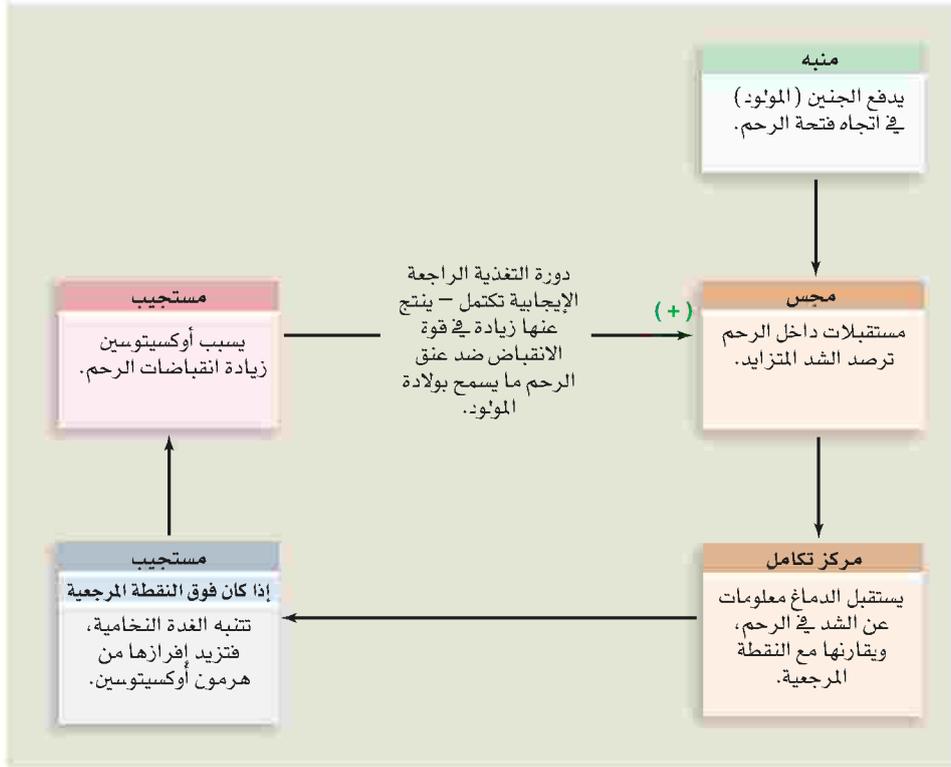
أ.

## الشكل 43-8

يحافظ على درجة حرارة الجسم والغرفة ثابتة عن طريق التغذية الراجعة السلبية والمستجيبات المتعارضة.

- إذا رصد منظم الحرارة انخفاضاً 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.
- 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 انخفاضاً في الفرق في درجة الحرارة مقارنة مع النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، ينخفض تبيبه المقارن للأعضاء المستجيبة.

التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء الولادة. هذا واحد من أمثلة قليلة في جسم الفقريات للتغذية الراجعة الإيجابية.



تكوين الجلطة الدموية. وتؤدي التغذية الإيجابية دوراً في انقباضات الرحم في أثناء الولادة (الشكل 43-9). في هذه الحالة، ينبه شد الرحم عن طريق الجنين حدوث انقباضات في الرحم تسبب مزيداً من شد الرحم، وتستمر هذه الدورة حتى يطرح الرحم الجنين إلى خارجه.

تعمل معظم أنظمة التغذية الراجعة الإيجابية في الجسم بوصفها جزءاً من آليات أكبر، إنها تحافظ على الاتزان الداخلي. ففي الأمثلة التي أوردناها تَوَّأ، يوقف تكوين الجلطة الدموية النزيف، ولهذا يميل حجم الدم للبقاء ثابتاً، 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، وتؤكد أقل شيوعاً، وتنجز وظائف متخصصة في الجسم.

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

أحياناً 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 بعيداً عن النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، فإن الأنظمة التي تحدث بها التغذية الإيجابية تتميز بعدم الاستقرار، وتشبه في هذا الخصائص 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). فمثلاً، تحدث التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء تجلط الدم؛ إذ يؤدي تنشيط عامل تجلط معين إلى تنشيط عامل آخر في سلسلة تقود بسرعة إلى

#### 1-43 تنظيم جسم الفقريات

توجد أربعة مستويات لتنظيم جسم الفقريات، هي: الخلايا، والأنسجة، والأعضاء، والأجهزة العضوية (الشكل 1-43).

- 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.
- الأجهزة العضوية مجموعات من الأعضاء تتعاون معاً لإنجاز الأنشطة الرئيسة للجسم.
- خطة الجسم العامة للفقريات جهازاً هضمياً، أو أنبوب محاط بهيكل، وجلد، وأعضاء إضافية (الشكل 2-43).
- للفقريات تجويف جسم ظهري يتشكل داخل الجمجمة والفقرات، وتجويف جسم بطني محاط بالفنص 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 التجويف الشفافي، أما الحيز حول الرئتين فيدعى الحيز البلوري.

#### 2-43 النسيج الطلائي

- الأشعية الطلائية أو الطلائية تغطي كل سطح في جسم الفقريات.
- الخلايا الطلائية ترتبط ببعضها بإحكام مشكلة حاجزاً، 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 رئيسيتين، هما: بسيطة وطبقية (سمكها طبقات عدة) وهاتان المجموعتان، تنقسم كل منها إلى حشوية، ومكعبة، وعمادية بناء على شكل الخلايا (الجدول 1-43).
  - الطلائية البسيطة سمكها خلية واحدة، تنظم عبور المواد خلالها. قد تكون إفرازية أو منغمة للداخل، لتشكل الغدد خارجية الإفراز ذات القنوات، أو غدداً لا قنوية صماء.
  - الطلائية الطبقة سمكها خليتان أو أكثر، وتسمى وفق طبقة الخلايا التمية لها.

#### 3-43 الأنسجة الضامة

- تشتق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وهي تحتوي مادة بينية خارج الخلايا، تتألف من ألياف بروتينية ومادة أساسية.
- تنقسم الأنسجة الضامة إلى أنسجة ضامة أصيلة، وأنسجة ضامة متخصصة.
  - النسيج الضام الأصيل يقسم إلى مفكك وكثيف، والمادة البينية تنتجها وتفرزها خلايا مؤيدة الألياف.
  - النسيج الضام المفكك، كالنسيج الدهني، مكون من كمية كبيرة من المادة الأساسية، ومن ألياف كولاجين مبعثرة بها، وألياف الاستين، وريتوكولون.
  - النسيج الضام الكثيف به مادة أساسية أقل، وبه ألياف كولاجين متراسة بإحكام، ومرتبطة 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 2-43).

#### 4-43 النسيج العضلي

- العضلات تنجز الشغل، ولها تنظيم متميز لخيوط أكتين وميوسين.
- تمتلك الفقريات ثلاثة أنواع من العضلات: لمساء، وهيكلية، وقلبية (الجدول 3-43).
  - توجد العضلات للمساء 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 لبيفات انقباضية.
  - يسيطر الجهاز العصبي على القوة الإجمالية للانقباض بالتحكم في عدد الألياف العضلية التي يتم تنبيهها لتقبض.
  - 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 تلقائياً، لكن الجهاز العصبي ينظم معدل إنتاج هذه السيالات.

#### 5-43 النسيج العصبي

- الأنسجة العصبية متخصصة في إنتاج السيالات الكهروكيميائية ونقلها (الجدول 4-43).
- 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 بعيداً 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.

#### 6-43 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقريات

- تتكون الأجهزة العضوية من مجموعات من الأعضاء تنجز وظائف فريدة (الجدول 5-43).
- 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.

#### 7-43 الاتزان الداخلي

- يشير مصطلح الاتزان الداخلي إلى الثبات الديناميكي للبيئة الداخلية، وهو ضروري للحياة.
- يتطلب تنظيم مؤشر ثابت نسبياً 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 تغييراً يعوض عن الإزاحة التي حدثت في النقطة المرجعية.
  - توجد آليات التغذية السلبية غالباً 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.

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. تخزين الذاكرة.

12. الأجهزة ذات العلاقة بتواصل المعلومات وتكاملها تشمل كلاً 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 والإدانة.

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 سيققلون من طول رحلاتهم.  
د. إذا شعرت بالبرد، فإن جسمك يبدأ بالارتعاش.

#### أسئلة تحدُّ

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 والإدانة؟ لماذا تعتقد أن الأجهزة مرتبطة مع بعضها بهذه الطريقة؟  
3. لقد شعرنا جميعًا يومًا ما بعضة الجوع. هل الجوع منه للتغذية الراجعة الإيجابية أم السلبية؟ صف خطوات الاستجابة لهذا المنبه.  
4. لماذا يوصف الاتزان الداخلي بأنه عملية ديناميكية؟

#### 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 ضامًا، هو:  
أ. الدم. ب. العضلات.  
ج. النسيج الدهني. د. الغضروف.
2. تشترك أعضاء الجسم في أن 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. البلوري. 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.

# 44

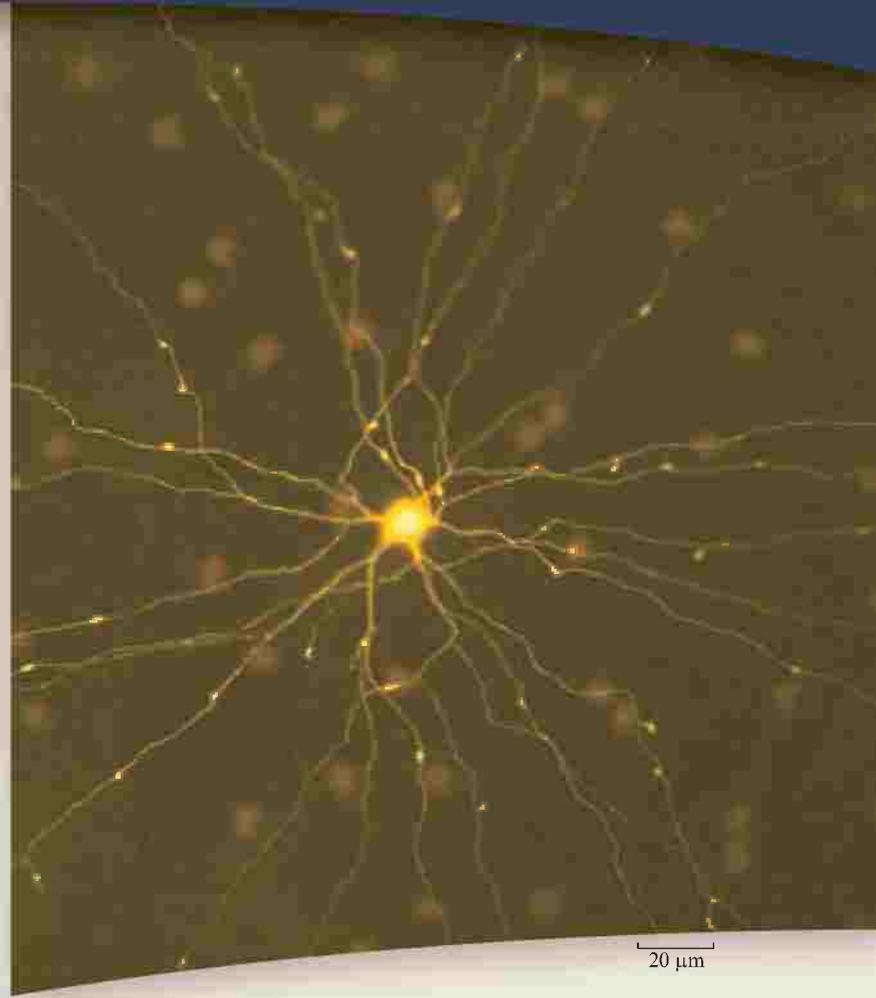
## الفصل

### الجهاز العصبي

#### The Nervous System

##### مقدمة

تستخدم الحيوانات جميعها باستثناء الإسفنج شبكة من الخلايا العصبية لتجمع المعلومات عن ظروف الجسم والبيئة الداخلية، ولمعالجة هذه المعلومات وتكاملها، ولتصدر أوامر لعضلات الجسم وغده. 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. والجهاز العصبي المكون من عصبونات كالتي تظهر في الصورة المجاورة نظامٌ سريع للاتصال، ونقل المعلومات. وهو جزء من أنظمة التغذية الراجعة الكثيرة في الجسم.



##### موجز المفاهيم

#### 1-44 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.

#### 2-44 آليات انتقال السائل العصبي عبر الغشاء البلازمي

- يوجد فرق جهد كهربائي عبر الغشاء البلازمي.
- الجهود المتدرجة تغيرات صغيرة تعزز أو تلغي بعضها بعضاً.
- يحدث جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة.
- تسري جهود الفعل على طول محور العصبون.
- طريقتان لزيادة سرعة السائل العصبي.

#### 3-44 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 دوراً في الإدمان على العقاقير.

#### 4-44 الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

- عندما أصبحت الحيوانات أكثر تعقيداً أصبحت أجهزتها العصبية كذلك.
- دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسية.
- 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.
- 5-44 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.

## الجهاز العصبي الطرفي يجمع المعلومات وينجز الاستجابات

تشكل العصبونات الحسية والحركية معاً الجهاز العصبي في الفقريات. تشكل العصبونات الحركية التي تبه 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 أيضاً هما: **الودي Sympathetic**، و**نظير 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

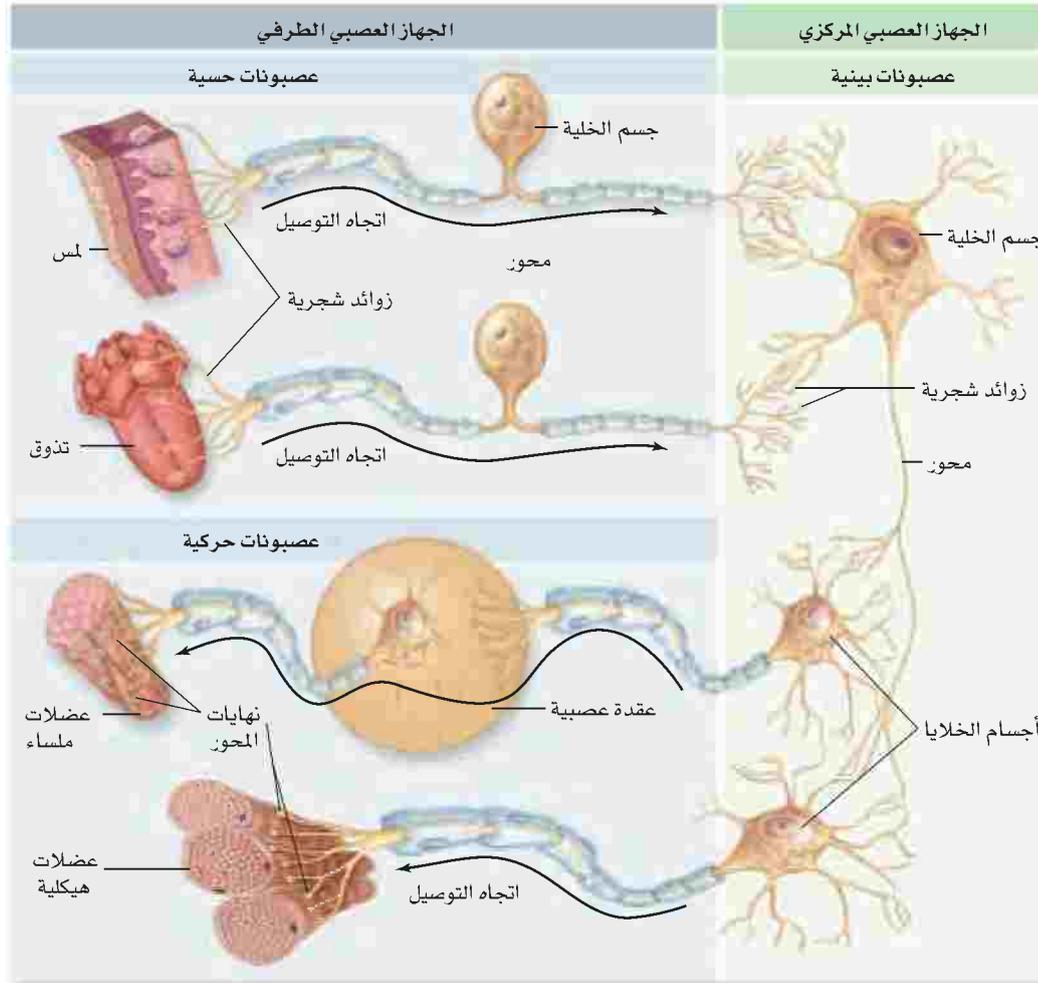
معظم العصبونات لها الهندسة الوظيفية نفسها على الرغم من مظهرها المتباين (الشكل 44-3). **فجسم الخلية Cell body** هو منطقة متوسعة من السيتوبلازم تحتوي النواة، ويمتد من جسم الخلية واحد أو أكثر من امتدادات سيتوبلازمية تدعى **الزوائد الشجرية Dendrites**. تمتلك العصبونات الحركية والبيئية (الرابطة) عدداً كبيراً من الزوائد الشجرية بالغة التفرع، فتمكن

على الحيوان أن يكون قادراً على الاستجابة للمنبهات البيئية. فالذبابة تهرب لمجرد اقتراب مطرقة صنع الذباب منها، وقرود استشعار القريدس تتحرى عن الغذاء، فيتحرك القريدس في اتجاهه. ولكي تُنجز هذه الوظائف، فإن على الحيوانات امتلاك **مستقبلات حسية Sensory receptors** ترصد المنبهات، وأعضاء **مستجيبة حركية Motor effectors** تستطيع الاستجابة بها. في معظم قبائل اللاقريات، 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) سيالات من الجهاز المركزي إلى الأعضاء المستجيبة -العضلات والغدد. هناك نوع ثالث من العصبونات موجود في الجهاز العصبي لمعظم اللاقريات وللفقريات جميعها: **العصبونات البيئية Interneurons** (أو العصبونات الرابطة). توجد العصبونات البيئية في الدماغ والحبل الشوكي للفقريات، حيث تساعد على إنجاز أفعال انعكاسية أكثر تعقيداً، ووظائف ارتباطية متقدمة كالتعلم والتذكر.

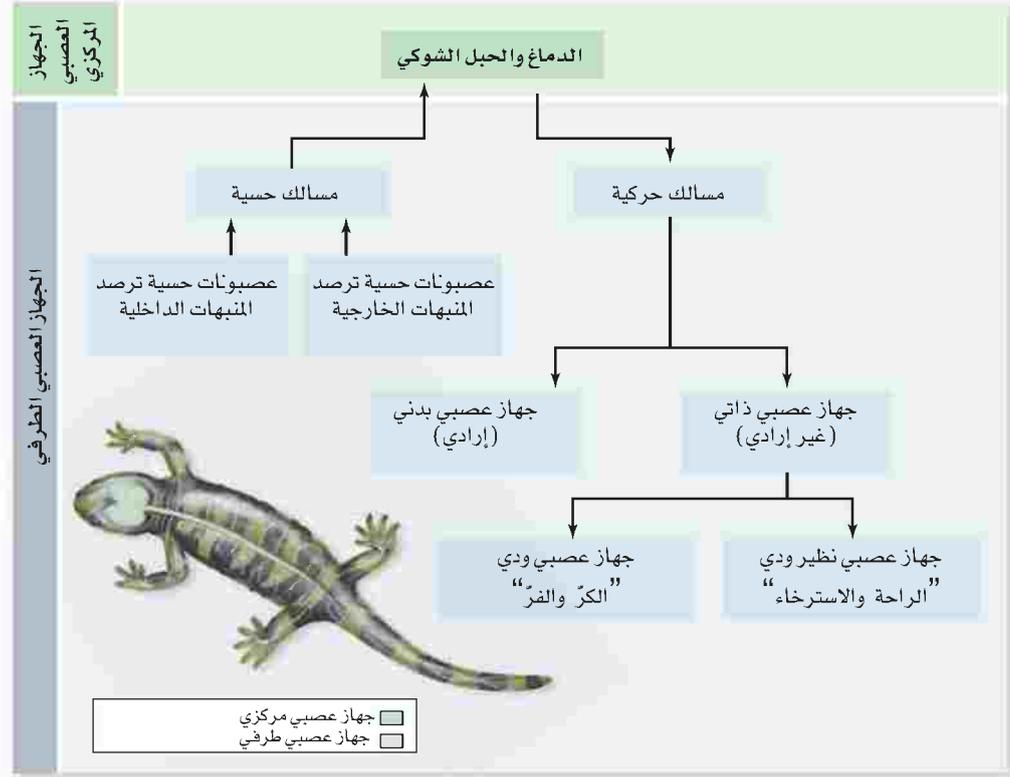
الشكل 1-44



ثلاثة أنواع من العصبونات. يشكل الدماغ والحبل الشوكي الجهاز العصبي المركزي في الفقريات، في حين تشكل العصبونات الحسية والحركية الجهاز العصبي الطرفي. تنقل العصبونات الحسية في الجهاز الطرفي المعلومات حول البيئة إلى الجهاز المركزي. وتقدم العصبونات البيئية وصلات بين العصبونات الحسية والحركية. أما العصبونات الحركية للجهاز الطرفي فتتقل السيالات أو الأوامر إلى العضلات والغدد (المستجيبات).

## الشكل 44-2

أقسام الجهاز العصبي في الفقريات. الأقسام الرئيسية هي الجهاز العصبي المركزي والظرفي. يشكل الدماغ والحبل الشوكي الجهاز المركزي، أما الجهاز الظرفي 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 أفعالاً متعاكسة.



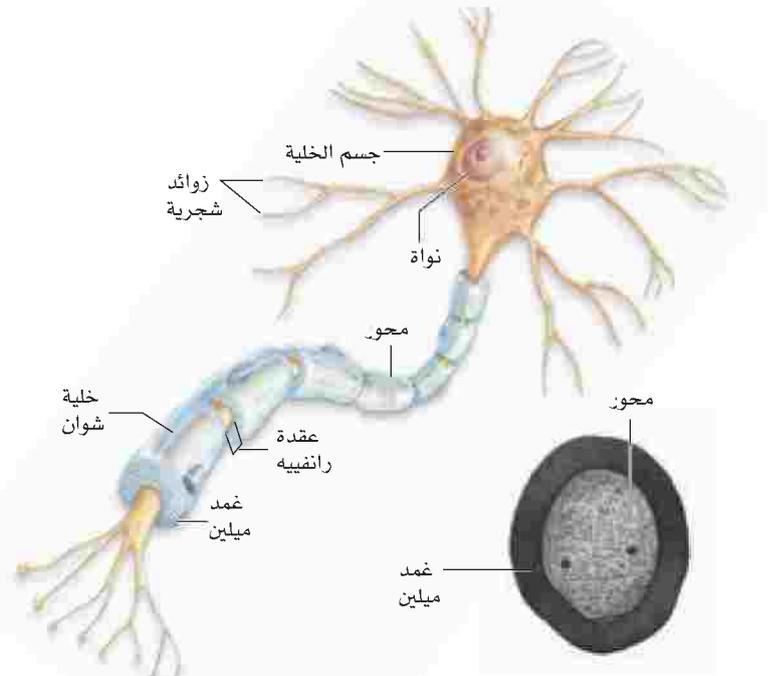
بذلك الخلية من استقبال المعلومات من مصادر مختلفة وعدة في الوقت نفسه. بعض العصبونات لها امتدادات تتبع من الزوائد الشجرية تدعى أشواكاً شجرية *Dendritic spines* تزيد من المساحة السطحية المتوافرة لاستقبال المنبهات.

يقوم سطح الخلية بتكامل المعلومات الواردة إليه من الزوائد الشجرية، فإذا كان تهيج الغشاء من هذه المعلومات كافياً، فإن الخلية ستطلق سيالات تنتقل بعيداً عن جسم الخلية على طول المحور **Axon**. كل عصبون له محور واحد يغادر جسم الخلية، على الرغم من أن المحور قد يتفرع لتبنيه عدد من الخلايا. المحور قد يكون طويلاً، فالمحاور التي تسيطر على العضلات في قدم المرء يمكن أن يتجاوز طولها متراً، والمحاور التي تمتد بين جمجمة الزرافة وحوضها يصل طولها ثلاثة أمتار.

### الخلايا الداعمة تشمل خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد

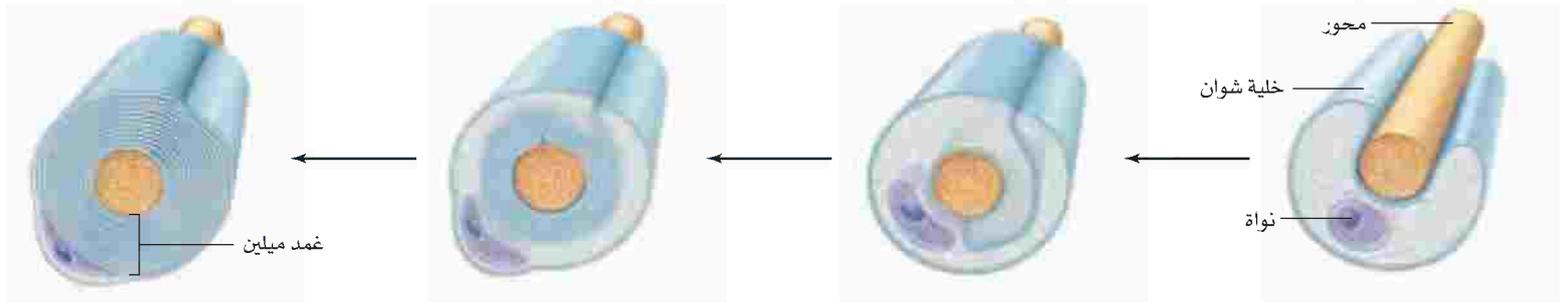
تُدعم العصبونات تركيباً ووظيفياً عن طريق خلايا داعمة يطلق عليها اسم خلايا الدبق العصبي **Neuroglia**. هذه الخلايا التي يبلغ حجمها عشر حجم العصبونات، ويبلغ عددها عشر مرات قدر عدد العصبونات تخدم وظائف متعددة بما في ذلك تزويد العصبونات بالمواد الغذائية، وإزالة الفضلات الضارة من العصبونات، وهُدّي المحاور 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 الميلييني **Myelin sheath** الذي يحيط بمحاور كثير من العصبونات. تشكل خلايا شوان غمد الميلييني في الجهاز العصبي الظرفي، في حين تشكل خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد الميلييني في الجهاز المركزي. تقوم هذه الخلايا بلف نفسها، في أثناء التكوين الجنيني مرات عدة حول كل محور لتشكل غمد الميلييني، الذي يشكل غطاءً عازلاً يتكون من طبقات متعددة من الأغشية المترصصة (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 بعيداً عن جسم الخلية. كثير من المحاور مغلفة بغمدة ميلييني، حيث تعزل طبقات متعددة من الأغشية المحور. يتقطع الغمد بفجوات صغيرة، تدعى عقد رانفنيه، على فترات منتظمة. تشكل خلايا شوان الغمد في الجهاز الظرفي (كما هو مبين لهذا العصبون) في حين تشكل امتدادات من خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد ميلييني في الجهاز المركزي.



الشكل 44-4

تكوين غمد ميلين حول محور طرفي. يتشكل غمد الميلين بالتفاف متعاقب لأغشية خلية شوان حول المحور.

تشكل العصبونات وخلايا الدبق العصبي الجهاز العصبي المركزي والطرفي في الفقرات. تؤدي العصبونات الحسية والحركية والبيئية أدوارًا مختلفة في الجهاز العصبي. معظم العصبونات لها مكونات وظيفية متشابهة، هي: الزوائد الشجرية، وجسم الخلية، والمحور. تساعد خلايا الدبق العصبي على أداء وظائفها، على الأقل بتكوين غمد الميلين.

تدعى المحاور التي تمتلك غمد ميلين محاور مغمدة (ذات أغماد)، في حين تدعى المحاور التي لا تمتلك الغمد (غير مغمدة). تشكل المحاور المغمدة في الجهاز المركزي المادة البيضاء **White matter** أما الزوائد الشجرية وأجسام الخلايا غير المغمدة فتشكل المادة 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. وسناقش دور غمد الميلين في توصيل السيال في الجزء الآتي.

## آلية انتقال السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

2-44

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 بوتاسيوم إلى داخل الخلية مقابل كل ثلاثة أيونات  $Na^+$  تخرجها 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 ثقبًا 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.

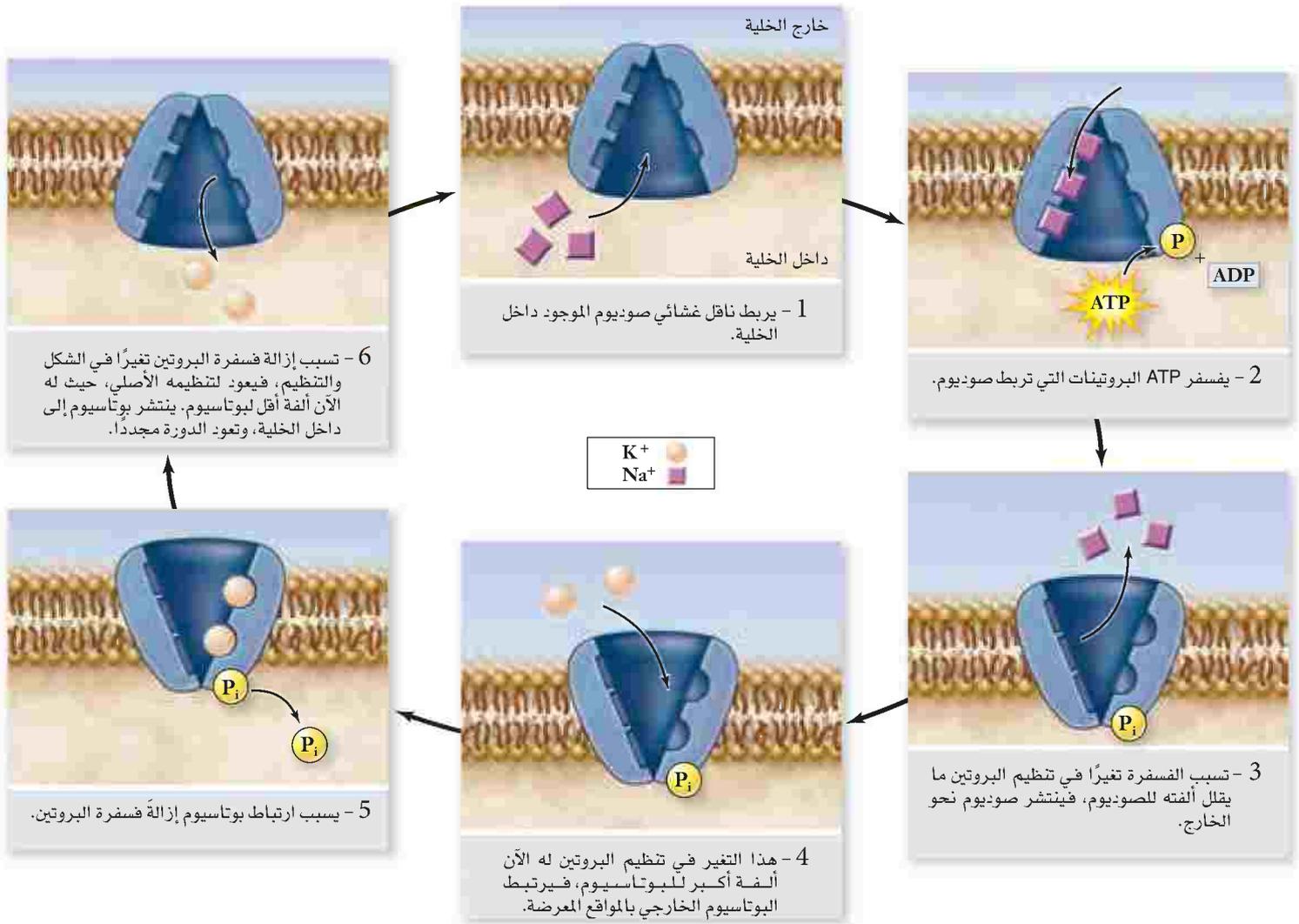
تعتمد وظيفة العصبون على النفاذية القابلة للتغير للأيونات. فعند التنبيه، تنتشر تغيرات كهربائية في الغشاء البلازمي، وتسري في جزء من الخلية إلى آخر. وتهبى هندسة العصبون الآليات التي تنتج، وتنتشر هذه التغيرات في الجهد الكهربائي للأغشية.

تعتمد الآليات الفريدة للعصبونات بشكل أساسي على وجود بروتينات ناقلة متخصصة في الأغشية وعلى كيفية تشييط هذه البروتينات. وسننحصر أولاً بعض الخصائص الكهربائية الأساسية المشتركة في الأغشية البلازمية لمعظم الخلايا الحيوانية، ثم لنر 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 لل سيتوبلازم 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 الفقرات بين 40- إلى 90- مليفولت، أو 0.04 إلى 0.09 من الفولت. وفي الأمثلة التي سنضربها،



الشكل 44-5

مضخة صوديوم-بيوتاسيوم. تنقل هذه المضخة ثلاثة أيونات صوديوم لخارج الخلية، وفي الوقت نفسه تنقل أيوني بيوتاسيوم إلى داخلها. يتطلب هذا الناقل النشاط فسفرة و طاقة من ATP.

$K^+$  التسريية 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 تجزئه كل نوع من القوى في الحسبان، فإننا نستطيع اشتقاق تعبير كمي لفرق جهد

#### فرق جهد الراحة: التوازن بين الفرقين

ينشأ فرق جهد الراحة بسبب فعل مضخة صوديوم-بيوتاسيوم والتفاضلية للغشاء لصوديوم وبيوتاسيوم الناتجة بسبب القنوات التسريية. 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

المكونات الأيونية للسيتوبلازم والسائل خارج الخلايا				الجدول 44-1
فرق جهد التوازن (مليفولت)	النسبة (خارج الخلايا: السيتوبلازم)	التركيز في السيتوبلازم (مليمول)	التركيز في السائل خارج الخلايا (مليمول)	الأيون
+ 60	1 : 10	15	150	$Na^+$
- 90	30 : 1	150	5	$K^+$
- 70	15 : 1	7	110	$Cl^-$

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 كيميائياً

في معظم العصبونات، تستجيب القنوات الأيونية المبوبة في الزوائد الشجرية لارتباط جزيئات الترميز بها (الشكل 44-7، انظر أيضاً الشكل 9-4 أ). يشار إلى هذه القنوات إنها مبوبة كيميائياً أو مبوبة بالرابط. والرابط هو مجموعة كيميائية يمكن أن تتعلق بجزيء أكبر لتنظيم وظيفته، أو المساهمة بها. وعندما ترتبط الروابط مؤقتاً ببروتينات الغشاء المستقبلية أو بالقنوات، فإنها تحدث تغييراً 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) أما زيادة الاستقطاب **Hyperpolarization** فتجعل فرق جهد الغشاء أكثر سلبية. فمثلاً، 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.

التوازن يدعى معادلة نيرنست. فبافتراض وجود أيون واحد موجب وشحنته تساوي 1+ فإن معادلة نيرنست تصبح:

$$E_K = 58 \text{ mV} \log\left(\frac{[K^+]_{\text{out}}}{[K^+]_{\text{in}}}\right)$$

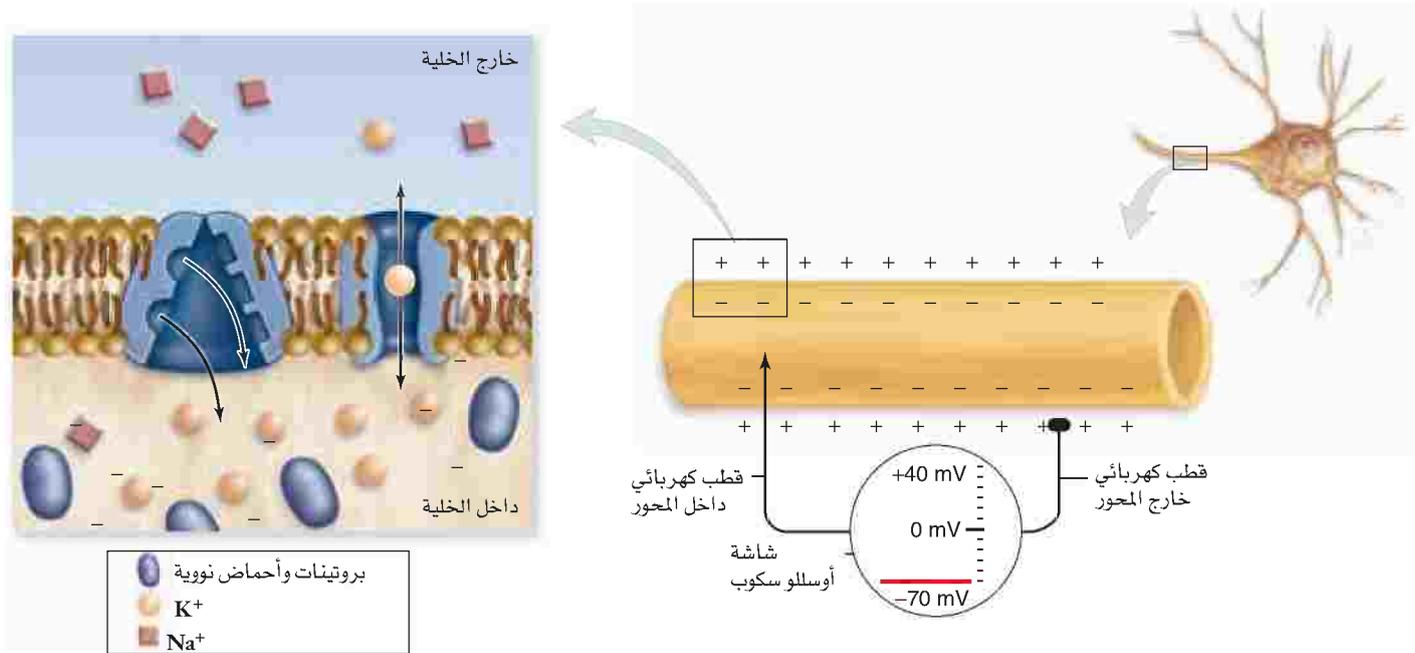
وسيكون فرق جهد التوازن حسابياً للبوتاسيوم هو -90 مليفولت (انظر الجدول 1-44)، قريباً من القيمة المقاسة، وهي -70 مليفولت. وستكون القيمة المحسوبة لصوديوم هي +60 مليفولت، وهي من الواضح بعيدة جداً عن القيمة المقاسة لجهد الراحة، ولكن تسرب كميات قليلة من  $\text{Na}^+$  إلى الخلية سيكون مسؤولاً عن انخفاض جهد الراحة للغشاء إلى -70 مليفولت، وهي القيمة الملاحظة. يمكن قياس جهد الراحة لغشاء عصبون ورؤيته وتصويره باستخدام جهاز فولتمتر، وزوج من الأقطاب يوضع أحدها خارج الخلية والآخر داخلها (الشكل 44-6).

إن تقرد 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 بعضاً

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 (9)، فإن القنوات المبوبة تتصرف كالإبواب الذي يمكن فتحه وغلقه، وليس كالقنوات التسريبية التي تكون



الشكل 44-6

تأسيس فرق جهد الراحة للغشاء وإدامته. يستخدم جهاز فولتمتر 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 تسريبية بسبب الانتشار مع فرق التركيز. ولا تستطيع البروتينات والأحماض النووية المشحونة بشحنة سالبة داخل الخلية مغادرتها، بل إنها تجلب أيونات موجبة مثل  $\text{K}^+$  من خارج الخلية. يُنتج هذا التوازن بين القوة الكهربائية وقوة الانتشار فرق جهد الراحة. وتحافظ مضخة صوديوم-بوتاسيوم على الاتزان بعاكسة أثر تسرب أيونات صوديوم إلى الخلية، وتسهم في فرق جهد الراحة بإزالة 3 أيونات صوديوم مقابل كل أيوني بوتاسيوم ينقلان للداخل.

توجد القنوات الميوية بفرق الجهد في العصبونات، وفي الخلايا العضية. وهناك قناتان مختلفتان تُستخدمان لإيجاد جهد الفعل في العصبونات، هما: قنات الصوديوم الميوية بفرق الجهد **voltage-gated Na<sup>+</sup> channels** وقنات البوتاسيوم الميوية بفرق الجهد **voltage-gated K<sup>+</sup> channels**.

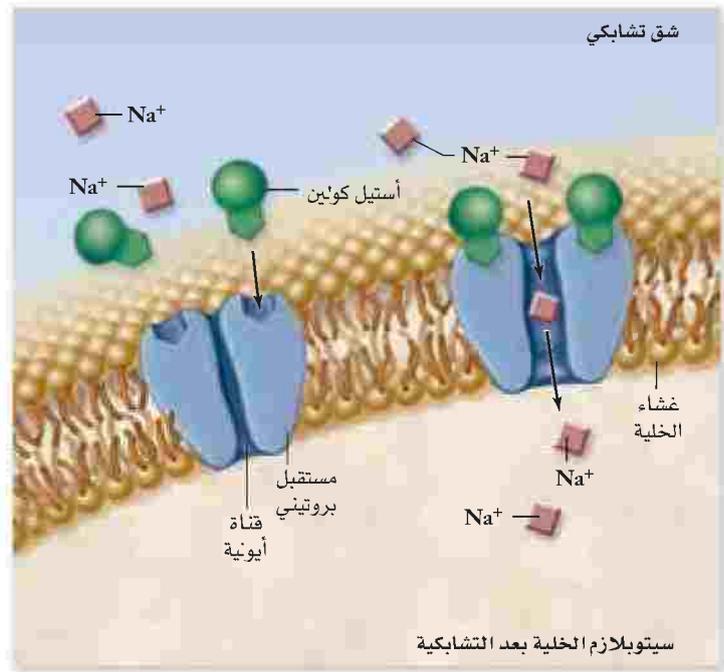
#### قنات الصوديوم والبوتاسيوم الميوية بفرق الجهد

إن سلوك قنات الصوديوم الميوية بفرق الجهد أكثر تعقيداً من سلوك قنات البوتاسيوم، ولهذا سناقشها أولاً. 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 جداً، تغلق قناة التعطيل، فيتوقف تدفق أيونات Na<sup>+</sup> وتصبح القناة في حالة تعطيل مؤقتة. تعاد القناة إلى حالة الراحة بإغلاق قناة التنشيط وفتح قناة التعطيل ثانية، ويكون نتيجة هذا السلوك تدفق لحظي مؤقت لأيونات Na<sup>+</sup> ما يسبب إزالة استقطاب الغشاء استجابة لفرق جهد العتبة.

أما قنات البوتاسيوم فلها قناة تنشيط واحدة تكون مغلقة في أثناء الراحة. تفتح هذه القناة ببطء استجابة لفرق جهد العتبة. وحيث إن تركيز K<sup>+</sup> داخل الخلية هو عالٍ جداً، وجهد الغشاء الآن أصبح بعيداً عن جهد الاتزان، فإن ذلك يؤدي إلى خروج K<sup>+</sup> من الخلية. يعاكس تأثير الشحنة الموجبة الخارجة من الخلية أثر قنات Na<sup>+</sup> ويسبب إعادة استقطاب الغشاء.

#### تتبع التغيرات في جهد الفعل

دعنا الآن نضع الأمور جميعها معاً، ونرى كيف يقود تدفق الأيونات المتغير إلى جهد الفعل. لجهد الفعل ثلاثة أطوار: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز (الشكل 44-9).



الشكل 44-7

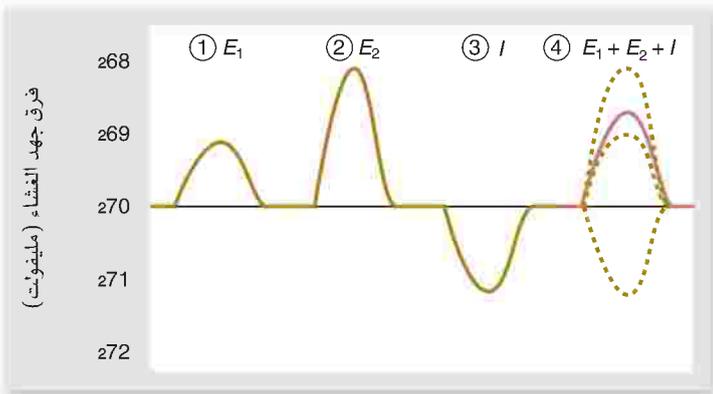
قناة أيونية ميوية كيميائياً. مستقبل أستيل كولين هو قناة ميوية كيميائياً، تستطيع ربط الناقل أستيل كولين. بسبب ارتباط أستيل كولين فتح القناة لتسمح لأيونات الصوديوم بالتدفق إلى داخل الخلية بالانتشار.

تنتج هذه التغيرات الصغيرة في فرق جهد الغشاء جهوداً متدرجة؛ لأن حجمها يعتمد إما على قوة المنبه، أو على كمية الرابط المتوافرة للارتباط بالمستقبلات. تتضاءل فروق الجهد هذه في مقدارها عندما تنتشر بعيداً عن نقطة نشوئها. يمكن أن تضاف جهود إزالة الاستقطاب أو زيادته إلى بعضها لتضخم من أثر بعضها أو لتقلله، تماماً كما يحدث عندما تجتمع موجتان معاً بتطابق لتكوّنا موجة أكبر، أو عندما تلغي إحداها الأخرى عندما تلتقي قمة إحداها 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 حدًا معيناً (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**. تُقرب 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 الميوية بفرق الجهد Voltage-gated ion channels**. تفتح هذه القنوات وتغلق استجابة لتغيرات في فرق جهد الغشاء، حيث ينشأ تدفق الأيونات التي تتحكم بها هذه القنوات جهد الفعل.



الشكل 44-8

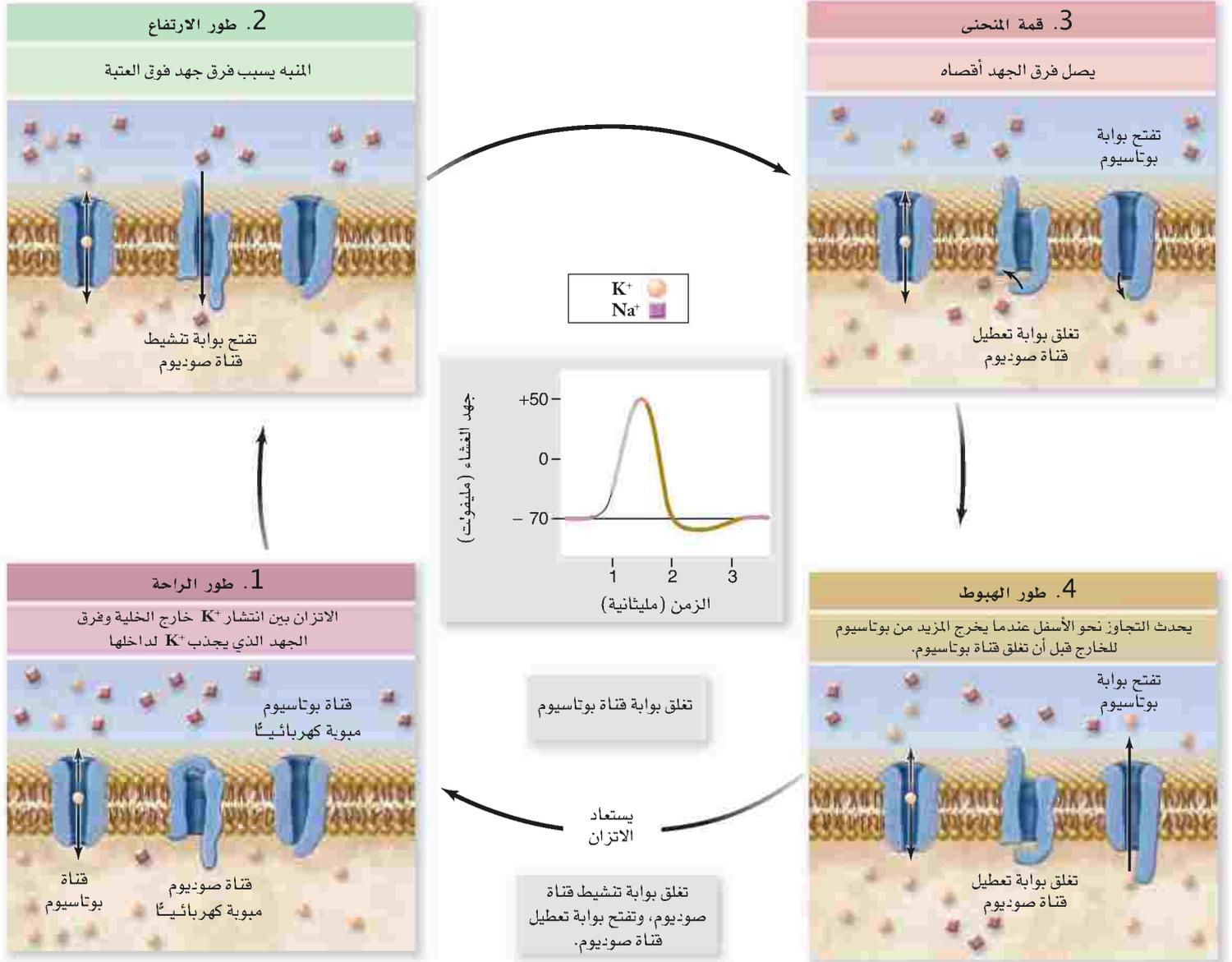
الجهود المتدرجة. تجميع لتغيرات تحت عتبية في فرق الجهد تنتج عن فتح قنات أيونية مختلفة ميوية كيميائياً (1) منبه مهيج ضعيف ( $E_1$ ) بسبب إزالة استقطاب أصغر من (2) منبه مهيج أقوى (3). ( $E_2$ ) منبه مثبط ( $I$ ) ينتج زيادة استقطاب. (4) إذا وقعت المنبهات الثلاثة قريبة من بعضها زمنياً، فإن التغير الناتج في القطبية سيكون المجموع الجبري للتغيرات الثلاثة.

## طبيعة جهود الفعل

تكون جهود الفعل دائماً 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. وعندما "تنطلق" قنوات  $Na^+$  (أي تفتح) فإنها تبقى في حالة معطلة مدة إضافية مقدارها مليتان 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.

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 أو سلوسكوب. لكن جهد الغشاء لن يصل أبداً إلى +60 مليفولت؛ لأن بوابة التعطيل لقناة الصوديوم ستعلق 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.



الشكل 44-9

جهد الفعل. (1) عند فرق جهد الراحة تكون القنوات الأيونية المبيوة 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 تشييط قنوات الصوديوم تفتح سامحة للصوديوم بالانتشار داخل المحور. (3) عند قمة المنحنى، تغلق بوابة تعطيل قناة صوديوم، وتفتح قنوات بوتاسيوم المبيوة بفرق الجهد التي كانت مغلقة سابقاً. (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.

النشاط المستمر لمضخة صوديوم-بوتاسيوم يعوض عن هذه التغيرات. لذا، على الرغم من أن النقل النشط ليس مطلوباً 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. فبدلاً 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 انعكاساً في قطبية الغشاء. فالشحنات الموجبة الناتجة عن تدفق  $Na^+$  للدخل تستطيع إزالة استقطاب المنطقة المجاورة من الغشاء إلى حد العتبة، ولهذا تتمكن المنطقة المجاورة من إنتاج جهد فعل خاص بها (الشكل 10-44). 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" تؤول إلى حالة تعطيل، وتكون جامحة (مقاومة) للتنبيه.

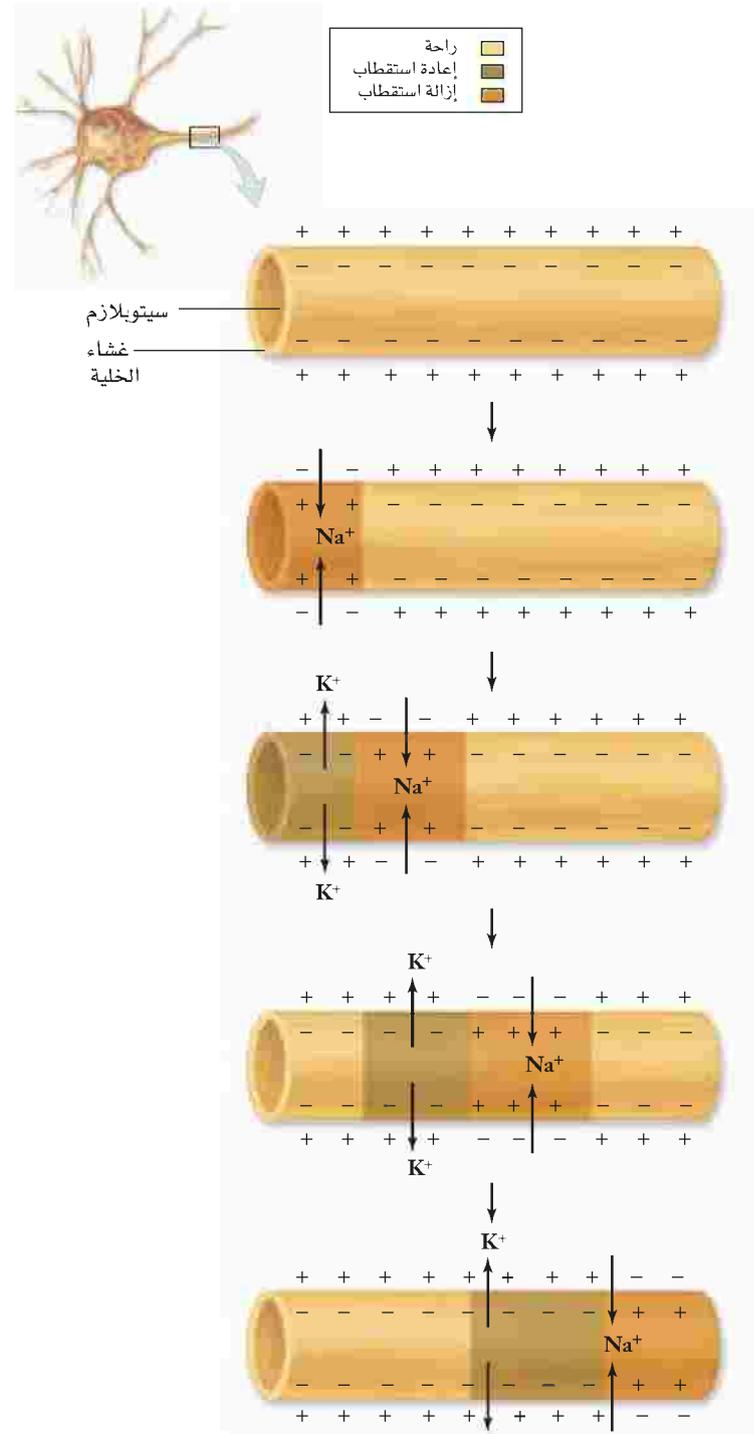
إن سريان جهد الفعل يشبه حركة الجمهور في مدرج كبير، وهم يصنعون "موجة" فالأشخاص يبقون في أماكنهم المحددة عندما يقفون (إزالة استقطاب)، ويرفعون أيديهم (قمة جهد الفعل) ثم يجلسون ثانية (إعادة استقطاب) ثم تنتقل الموجة مع محيط المدرج، ولكن الأشخاص يبقون في أماكنهم.

### طريقتان لزيادة سرعة السيل 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 السيل العصبي. تكون سرعة نقل السيل العصبي أكبر عندما يكون قطر المحور كبيراً، أو عندما يكون المحور مغمداً (ذا غمد) (الجدول 2-44).

تؤدي زيادة قطر المحور إلى زيادة سرعة السيل العصبي بسبب خاصية المقاومة الكهربائية. فالمقاومة الكهربائية تتناسب عكسياً 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.

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 عدداً قليلاً نسبياً من الأيونات ينتقل مع كل جهد فعل، فإن هذا العدد القليل سيكون له تأثير مهم في النهاية. لهذا، فإن



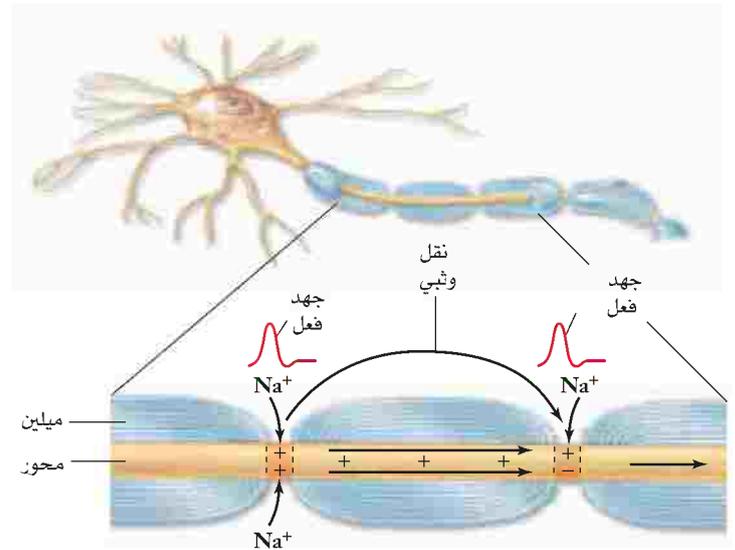
الشكل 10-44

سريان جهد الفعل في محور غير مغمد. عندما تنتج منطقة جهد فعل، ويحدث بها انعكاس في القطبية، فإنها تعمل بوصفها منه إزالة استقطاب للمنطقة اللاحقة في المحور. بهذه الطريقة، يتجدد جهد الفعل عند كل منطقة صغيرة في غشاء المحور غير المغمد.

الجدول 2-44			سرعات التوصيل في بعض المحاور
سرعة التوصيل (م/ثانية)	الميلين	قطر المحور (ميكرومتر)	
25	لا	500	محاور الحبال العنق
120	نعم	20	محاور حركية كبيرة لعضلات رجل الإنسان
50	نعم	10	محاور من مستقبلات الضغط بجلد الإنسان
20	نعم	5	محاور من مستقبلات الحرارة من جلد الإنسان
2	لا	1	محاور حركية لأعضاء الإنسان الداخلية

تقلل المحاور المغمدة السيالات بسرعة أكبر من المحاور غير المغمدة؛ لأن جهود الفعل في المحاور المغمدة تنتج فقط عند عقد رانففيه. فجهود الفعل الواحد ينبّه إزالة استقطاب لجهود فعل لاحق، ولكن إزالة الاستقطاب عند عقدة معينة تنتشر بسرعة تحت غمد الميلين لكي تسبب فتح قنوات ميبوية بفرق الجهود عند العقدة المجاورة لها. وهكذا يبدو أن السياتل يقفز من عقدة إلى أخرى (الشكل 44-11 - 11) في عملية تدعى النقل الوثبي **Saltatory conduction**.

ولكي نفهم كيف يسرّع النقل الوثبي توصيل السيالات، دعنا نعدّ قليلاً إلى مثال المدرج والجمهور لوصف انتقال جهود الفعل؛ تنتقل الموجة عبر مقاعد مدرج مزدحم عندما يرى المشجعون الناس في المقاطع المجاورة لهم يقفون، ما يدفعهم للوقوف أيضاً. ونظراً لأن الموجة تقفز عن الأماكن الخالية فإنها تدور حول المدرج بسرعة أكبر لو كان هناك المزيد من الأماكن المجاورة المكتظة، تماماً كما يفعل جهود الفعل عندما يقفز عن المناطق غير الموصلة المغطاة بالميلين الواقعة بين العقد المعراة.



الشكل 44-11

النقل الوثبي في محور ميليني. تنتج جهود الفعل عند عقد رانففيه في المحور المغمدة فقط. إذ تسبب كل عقدة إزالة استقطاب العقدة المجاورة لها، بحيث يمكن لجهود 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 اللاقريات بشكل رئيس. ففي الحيات مثلاً، يُسيطر محور عملاق على استجابة الهرب. ينقل هذا المحور الضخم السيالات العصبية أسرع من بقية محاور الحيات الأصغر ما يسمح باستجابة هرب سريعة. وقد استخدم كل من هودجكن وهكسلي المحاور العملاقة للحيات في دراساتها الرائدة في بث السيالات العصبية.

ينتج التوزيع غير المتساوي للشحنات عبر غشاء الخلية فرق جهود الراحة. ويكون داخل الغشاء مشحوناً بشحنة سالبة مقارناً بخارجيه (جهود فعل الراحة هو 70- مليفولت تقريباً). الجهود المتدرجة الناتجة عن فتح قنوات أيونية ميبوية بالرابط يمكن أن تزيل استقطاب الغشاء أو تزيد استقطابه، وهذه الجهود يمكن دمجها (تجميع). يحدث جهود 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 جهود فعل معين إزالة استقطاب لجهود الفعل اللاحق. يمكن زيادة سرعة السيالات العصبية بزيادة قطر المحور وبوجود الميلين عليه.

## التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع خلايا أخرى

3-44

عن طريق المجهر الإلكتروني، فإن معظمها يمتلك شقاً تشابكياً **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 جهود الفعل إلى نهاية المحور، فإنه ينبّه فتح قنوات كالسيوم ميبوية بفرق الجهود ما يسبب انتشاراً سريعاً 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 5، انظر الشكل 44-13).

وكما 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** ميبوية كيميائياً، أي عن طريق الرابط، موجودة على غشاء الخلية بعد التشابكية. ينتج نشاط هذه المستقبلات جهوداً 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

يصل جهود الفعل بعد مروره على طول المحور، أخيراً 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 الخلية تشابكات عصبية **Synapses**. فالعصبون الذي يبث محوره جهود فعل إلى التشابك العصبي يدعى قبل تشابكي **Presynaptic** والعصبون الذي يتسلم 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 9، انظر الشكل 9-17). فالتغيرات في جهود الغشاء بما في ذلك جهود الفعل تمر مباشرة وبسرعة من خلية إلى أخرى خلال المفاصل الفجوية. التشابكات الكهربائية شائعة في الجهاز العصبي للاقريات، 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 تتلاصقان، ولكن عندما ينظر إليه

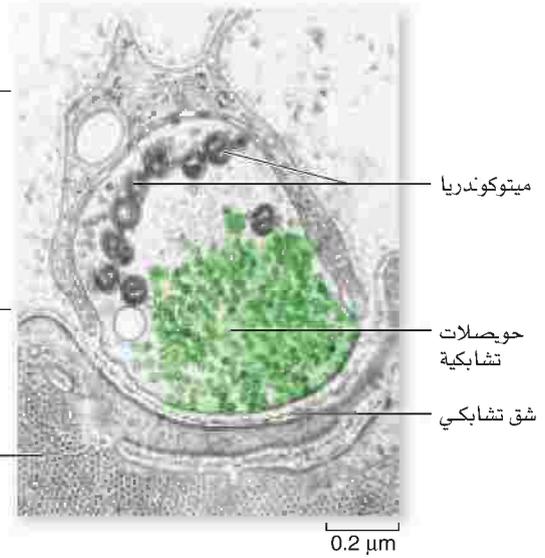


الشكل 14-44

المفاصل العصبية العضلية. تبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الضوئي محاور تتفرع لتصنع تشابكات عدة مع ألياف عضلية مفردة متعددة. بالعضلات، أما بعض النواقل الأخرى فتوجد في أنواع محددة من المفاصل فقط، كما في الجهاز العصبي المركزي.

#### أسيتيل كولين *Acetylcholine*

أسيتيل كولين هو الناقل العصبي الذي يعبر التشابك بين عصبون حركي وليف عضلي. هذا التشابك يدعى **المفصل العصبي العضلي Neuromuscular junction** (الأشكال 13-44، 14-44). يرتبط أسيتيل كولين بمستقبلاته



الشكل 12-44

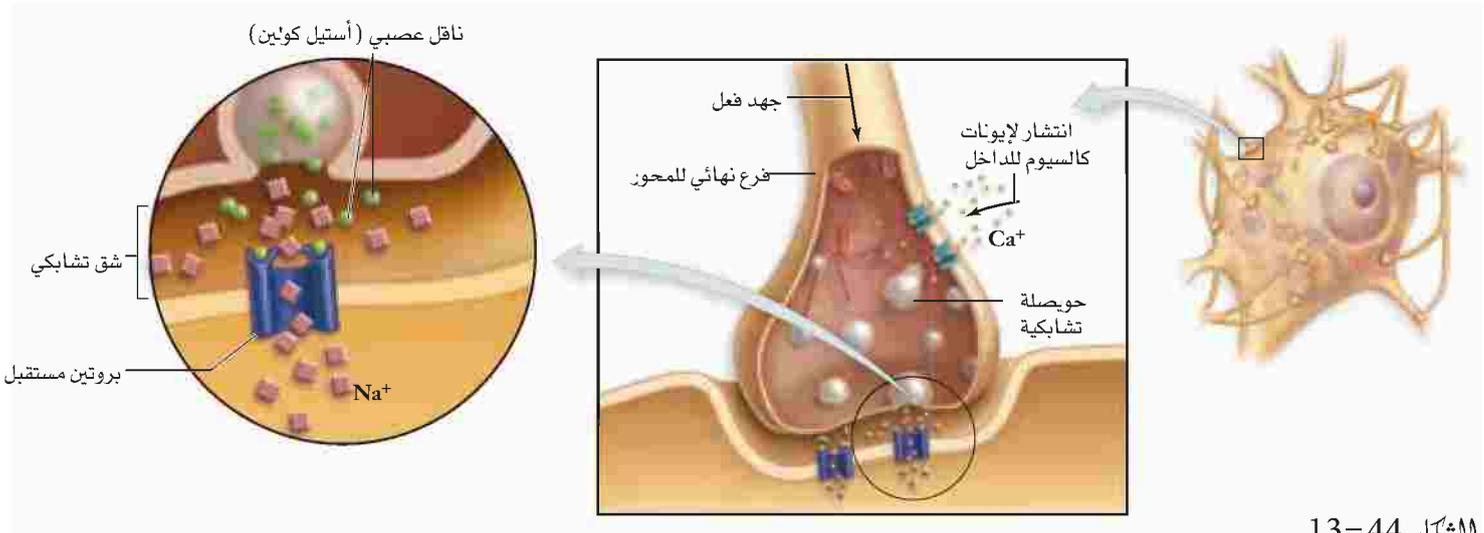
الشق التشابكي. تبين صورة مأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني التشابك العصبي العضلي، وقد جرى تلوين الحوصلات التشابكية باللون الأخضر.

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. وسناقش 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 أسيتيل كولين، له استخدام واسع في الجهاز العصبي خاصة، حيث ترتبط الأعصاب



الشكل 13-44

تحرر الناقل العصبي. تُسبب جهود الفعل الواصلة إلى نهاية المحور انتشار أيونات كالسيوم للداخل، ما يسبب التحام الحوصلات التشابكية مع الغشاء البلازمي، وتحرر النواقل العصبية التي بها (أسيتيل كولين في هذه الحالة). تنتشر جزيئات الناقل العصبي عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات مبنية بالرباط إلى الغشاء بعد التشابكي.

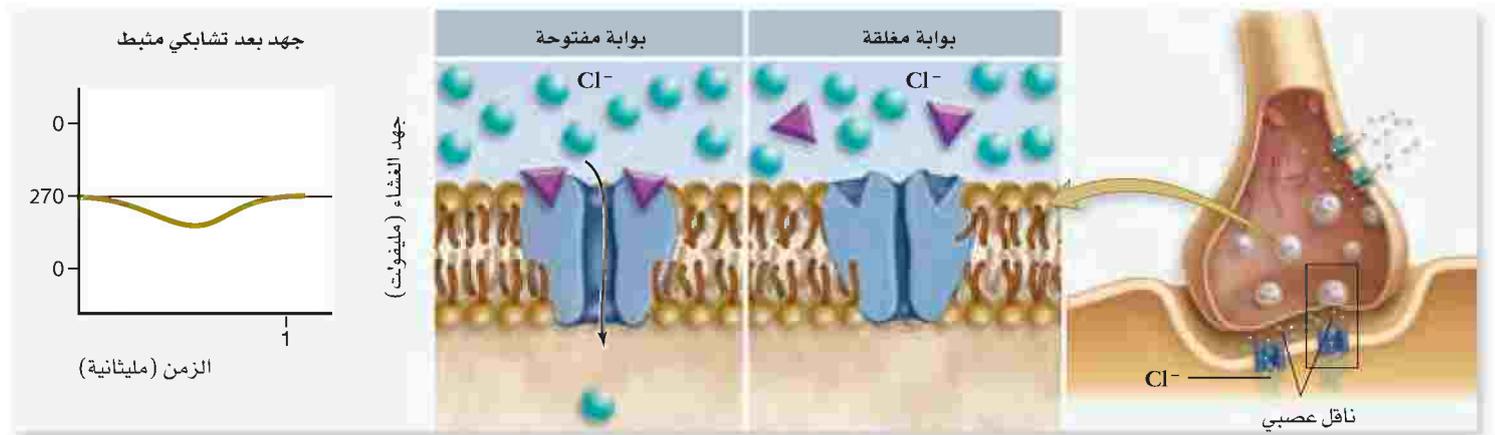
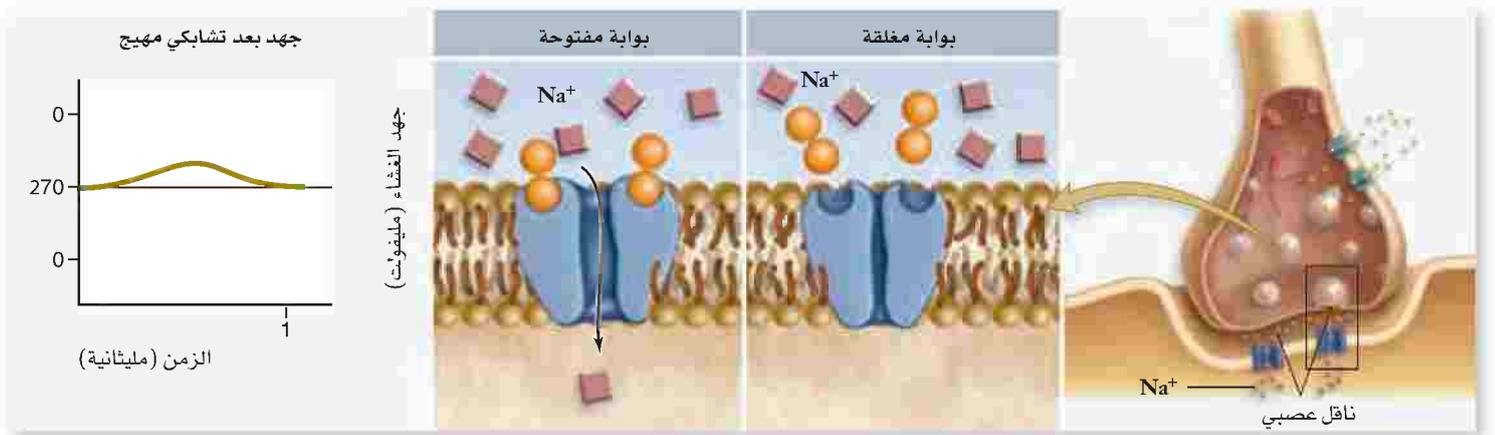
## الأحماض الأمينية

يُعدُّ **جلوتاميت Glutamate** الناقل العصبي المهيغ الرئيس في الجهاز العصبي المركزي للفقرات. تعمل النواقل المهيجة على إنتاج جهود فعل عن طريق جهود بعد تشابكية مهيجة. بعض العصبونات في أدمغة المرضى الذين يعانون مرض هنتجتون يحدث بها تغيرات تجعلهم فائق الحساسية لجلوتاميت، ما يؤدي إلى تهتك عصبي.

حمضا **جلايسين Glycine** و**جابا GABA** (اختصاراً لحمض جاما أمينوبيوتيريك) هما ناقلان عصبيان مثبطان. يسبب هذان الناقلان فتح قنوات مبنية 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 15-44ب). تدعى زيادة الاستقطاب هذه جهداً بعد تشابكي تثبيطي، وهي مهمة جداً 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.

البروتينية على الغشاء بعد التشابكي، ويدفع قنوات أيونية مبنية بالرابط، تقع ضمن هذه البروتينات، لأن فتحة (انظر الشكل 44-7). نتيجة لذلك، فإن ذلك الموقع على الغشاء بعد التشابكي ينتج إزالة استقطاب (الشكل 44-15) تدعى **جهداً بعد تشابكي مهيجاً Excitatory post-synaptic potential**. عندما يكون هذا الجهد المهيج كبيراً بما فيه الكفاية، فإنه يمكن أن يفتح قنوات صوديوم وبوتاسيوم المبنية بفرق الجهد والمسؤولة عن إنشاء جهد الفعل. وحيث إن الخلية بعد التشابكية في هذه الحالة هي ليف عصبي هيكلي، فإن جهد الفعل الذي تنتجه ينبه انقباض العضلة خلال آليات سنناقشها في الفصل الـ (47).

ولكي تتبسط 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 شللاً تشنجياً وموتاً إذا أصاب الشلل العضلات التنفسية. وعلى الرغم من أن أستيل كولين يعمل ناقلاً عصبياً بين العصبونات الحركية وخلايا العضلات الهيكلية، فإن كثيراً من العصبونات تستخدم أستيل كولين ناقلاً عند تشابكاتها مع الزوائد الشجرية، أو أجسام العصبونات الأخرى.



الشكل 15-44

يمكن أن يكون للنواقل العصبية المختلفة تأثيرات مختلفة. أ. يسبب الناقل العصبي المهيج إزالة استقطاب، أو جهداً بعد تشابكي مهيجاً. ب. يسبب الناقل العصبي المثبط زيادة استقطاب، أو جهداً بعد تشابكي مثبطاً.

## الأمينات الحيوية Biogenic amines

تضم الأمينات الحيوية هرمون إبينفرين (أدرنالين) والناقل العصبي دوبامين ونورإبينفرين وسيروتونين. يُشتق إبينفرين ونورإبينفرين ودوبامين من الحمض الأميني تيروسين، وتقع معاً في تحت مجموعة تدعى كاتيكولامينات، أما سيروتونين فهو أمين حيوي مُشتق من حمض أميني مختلف هو تربتوفان.

يتحرر إبينفرين **Epinephrine** إلى الدم بوصفه هرموناً. أما نورإبينفرين **Norepinephrine** فهو يتحرر عند التشابكات العصبية في الجهاز العصبي الودي (سنناقشه لاحقاً بالتفصيل). إن آثار هذه النواقل العصبية على المستقبلات الهدف مسؤولة عن استجابتي "الكرّ أو الفرّ" اللتين تشملان نبضاً أسرع وأقوى للقلب، وارتفاعاً في تركيز جلوكوز الدم وتحويلاً لتدفق الدم نحو العضلات والقلب.

أما دوبامين **Dopamine** فهو ناقل مهم جداً، وتستخدمه بعض مناطق الدماغ للسيطرة على حركات الجسم وعلى وظائف أخرى. إن تهتك عصبونات معينة محررة لدوبامين يسبب الارتجاجات العضلية التي تحدث في أثناء الراحة في مرضى الرعاش. إن المرضى الذين يعانون الرعاش يعالجون بمادة L-dopa (اسمها الكامل ثنائي هيدروكسي فينيل 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 أحياناً مرضى الانفصام.

يتدخل الناقل سيروتونين **Serotonin** في تنظيم النوم، وإن له دوراً 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 متعددة بيتيد مختلفة عند التشابك تدعى الببتيدات العصبية **Neuropeptides**. هذه الببتيدات قد يكون لها وظيفة ناقل عصبي نموذجي أو قد يكون لها دور مُهدب وأطول أمداً على العصبونات بعد التشابكية، وفي الحالة الأخيرة، فإنها تدعى محورات عصبية **Neuromodulators**. عادة، يحرق المحور نوعاً واحداً من النواقل، لكن كثيراً منها يمكن أن يحرق ناقلاً عصبياً ومحوراً عصبياً معاً.

تشكل مادة **Substance P** بيتيداً عصبياً مهماً يتحرر عند التشابكات في الجهاز المركزي من قبل العصبونات الحسية التي تنشطها المنبهات المؤلمة. لكن إدراك الألم يمكن أن يختلف اعتماداً على الظروف. فلاعب كرة القدم المصاب قد لا يشعر بشدة إصابته مثلاً إلا بعد خروجه من الملعب.

تعتمد شدة إدراك الألم جزئياً على تأثيرات بيتيدات 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 داخلياً (داخل الجسم).

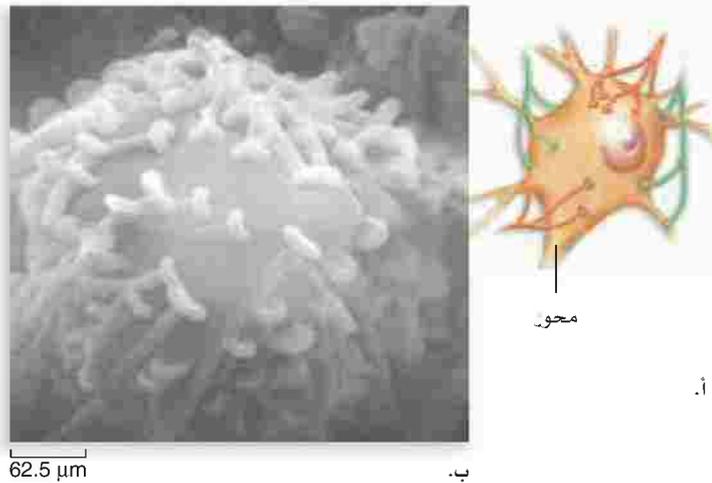
إن مادة أكسيد النترريك **Nitric oxide** هي أول غاز معروف يعمل بوصفه جزيئاً تنظيمياً في الجسم. ولأن أكسيد النترريك غاز، فإنه ينتشر عبر الأغشية؛ لذا لا يمكن تخزينه في حويصلات، وهو ينتج بحسب الحاجة من الحمض الأميني أرجنين. ينتشر أكسيد النترريك خارجاً من المحاور قبل التشابكية إلى الخلايا المجاورة بالمرور ببساطة عبر الأجزاء الدهنية من الأغشية البلازمية.

يتحرر أكسيد النترريك في الجهاز العصبي الطرفي من بعض العصبونات التي تغذي: القناة الهضمية، والقضيب، والممرات التنفسية، والأوعية الدموية الدماغية. هذه العصبونات الذاتية تسبب انبساطاً في العضلات الملساء لأعضائها الهدف. يمكن أن يُنتج هذا الانبساط امتلاء النسيج الإسفنجي للقضيب بالدم ما يسبب الانتصاب. ويحرر الدماغ أكسيد النترريك بوصفه ناقلاً عصبياً، 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 الدماغ والحبل الشوكي للفقرات. فالعصبون الحركي الواحد في الحبل الشوكي، مثلاً، قد يكون لديه أكثر من 50.000 تشابك عصبي من محاور قبل تشابكية.

يتسلم 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



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.

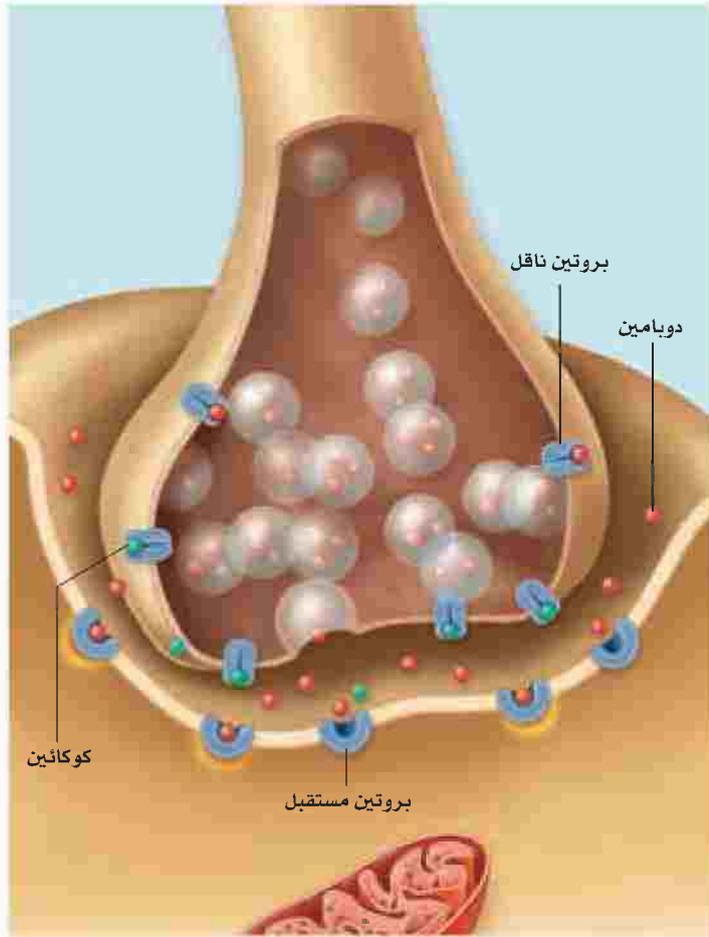
وفي حالة تأثيرات النواقل العصبية الاصطناعية التي تنتجها الأدوية، فإن استخدام الدواء مدة طويلة يعني الحاجة إلى المزيد من الدواء للحصول على التأثير نفسه.

### 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 الحَلَقِي، سيوصف لاحقاً).

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 مسبباً إطلاق العصبونات بشكل متكرر. وتضيف الإشارات الجديدة مزيداً 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.

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 مفتاحاً كهربائياً؛ إما أن يدار، أو أن يبقى مغلقاً. ويجري التعبير عن المعلومات على هيئة نمط من النشاط عبر الزمن، لكن عندما يتسلم كل عصبون إشارة إما أن يُطلق جهوداً فعل أو لا يطلق أبداً.

إن الأحداث هي التي تقرر ما إذا كان العصبون سيطلق جهود فعل بالغة التعقيد، وقد تشمل كثيراً من العصبونات بعد التشابكية. وهناك طريقتان يمكن لغشاء الخلية أن يصل بهما إلى فرق جهد العتبة: أن تُنتج زوائد شجرية عدة مختلفة جهوداً بعد تشابكية مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى فرق جهد العتبة، أو أن تُطلق زائدة شجرية واحدة عدداً متكرراً من جهود مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى جهد العتبة. تُدعى العملية الأولى **التجميع المكاني Spatial summation** والثانية **التجميع الزمني 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 سيالاً عصبياً على طول المحور.

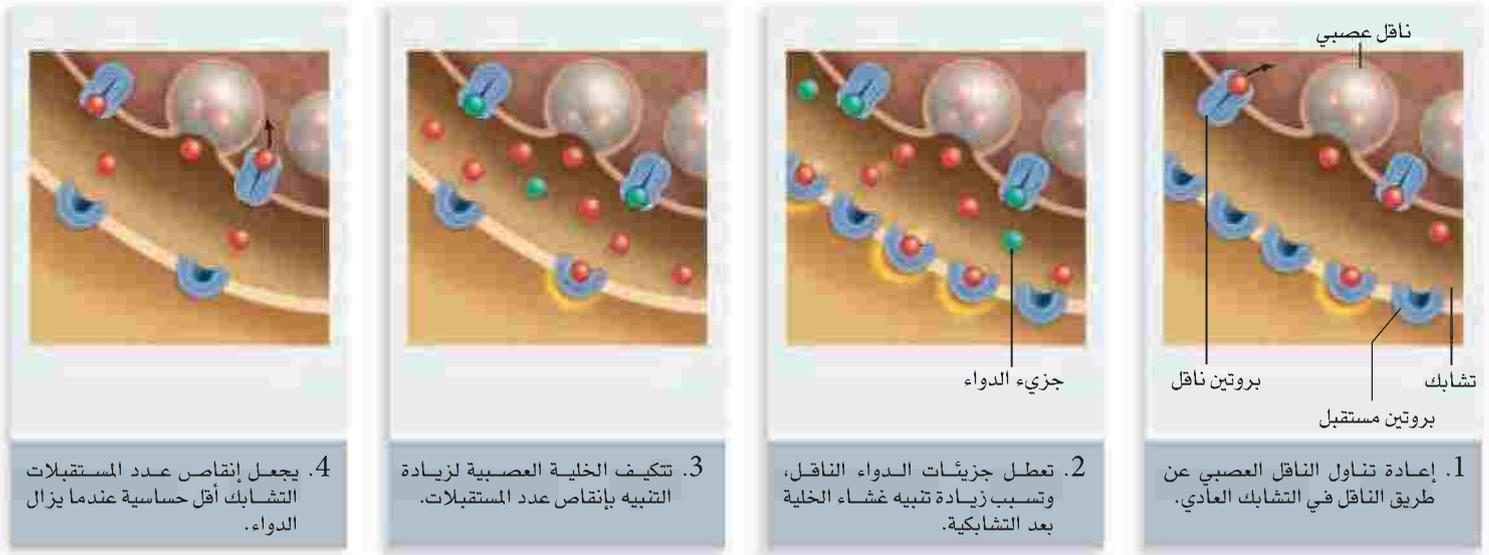
أما في التجميع الزمني، فيمكن أن تُنتج زائدة شجرية واحدة إزالة استقطاب كافية لإنتاج جهد فعل إذا ما أنتجت جهوداً مهيجة متقاربة في الزمن لكي تجتمع معاً، وتصل إلى درجة أعلى من العتبة. إن الجهد بعد التشابكي المهيج النموذجي قد يستمر إلى 15 مليثانية تقريباً. ولهذا، فلن يحدث تجميع زمني يجب أن يصل السيل اللاحق في زمن أقل من هذا الزمن. فإذا أنتجت أعداد كافية من الجهود بعد التشابكية المهيجة لترفع جهد الغشاء عند قاعدة المحور إلى ما فوق العتبة فإن السيل 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 دوراً 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 **التعود Habituation**. ولعلك تألف هذا النوع من فقد الحساسية؛ فعندما تجلس على كرسي متلاً يتضاءل وعيك بوجود الكرسي بعد مدة من الزمن.

تكون بعض الخلايا العصبية معرضة بشكل خاص أكثر من غيرها لفقد الحساسية هذا. فإذا تعرضت البروتينات المستقبلية ضمن التشابكات العصبية لمستويات من جزيئات الناقل العصبي ولمدد طويلة، فإن الخلايا بعد التشابكية غالباً ما تستجيب بإنقاص عدد المستقبلات البروتينية في غشائها. هذه التغذية الراجعة وظيفية 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.



## الشكل 44-18

إدمان العقاقير. (1) تؤثر بعض الأدوية في العصبون بتغييرها إعادة تناول الناقل العصبي الطبيعية. (2) إذا عطل 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 مسلكاً عصبياً أقل حساسية. من ناحية وظيفية، فإن الطريقة الوحيدة كي يحافظ المرء على الوظائف الطبيعية هي تناول العقار بصورة مستمرة. أما إذا أزيل العقار بشكل دائم ونهائي، فإن الجهاز العصبي سيتكيف أخيراً، ويستعيد العدد الأصلي من المستقبلات.

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، يغير 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 (كالوقوف عن التدخين مثلاً) يسبب أعراض انسحاب فيزيائية ونفسية حادة، بما في ذلك رغبة عارمة نحو العقار. تتلاشى أعراض الانسحاب مع الزمن طالما تم تجنب النيكوتين تماماً. فالجهاز العصبي يعيد التكيف لغياب العقار، ويستعيد وظائفه الطبيعية.

بعد أن لخصنا فسيولوجيا وكيمياء العصبونات والتشابكات، سنتجه الآن لدراسة تركيب الجهاز العصبي للفقرات ابتداءً من الجهاز العصبي المركزي، ثم الجهاز العصبي الطرفي.

التشابكات الكهربائية شائعة في اللافقرات، والكيميائية سائدة في الفقرات. 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، وجلابيسين وجابا، والأمينات الحيوية. يجري تكامل لتأثيرات كثير من التشابكات والنواقل العصبية المختلفة من خلال عملية تجميع إزالة الاستقطاب وزيادته.

مدمناً، فحيث أصبح عدد مستقبلات دوبامين المتوافرة الآن قليلاً، 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 غالباً ما يعاني حالة إحباط مدمرة يصبح معها الشعور بالشوشة مستحيلاً. وتشكل الكيمياء العصبية لمدمن الكوكائين دافعاً قوياً لكي يسعى إلى الراحة والنجدة بطلب المزيد من العقار. إن كسر هذه الحلقة صعب جداً، إذ تبلغ نسبة النجاح 50% من الحالات فقط.

### النيكوتين Nicotine

ليس للنيكوتين ألفة للبروتينات على الغشاء قبل التشابكي، كما للكوكائين، بدلاً من ذلك، فهو يرتبط مباشرة بمستقبلات نوعية على العصبون بعد التشابكي في الدماغ. وحيث إن نيكوتين لا يكون موجوداً عادة في الدماغ، فلماذا نجد له مستقبلات هناك؟

وجد الباحثون أن مستقبلات نيكوتين هي طائفة من المستقبلات التي تربط طبيعياً الناقل العصبي أستيل كولين. يتكون النيكوتين في نباتات التبغ بوصفه ناتجاً ثانوياً، وهو يؤثر في الجهاز المركزي للحشرات المتغذية على النبات، وهكذا يساعد على حماية النبات. وتعد 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

# الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

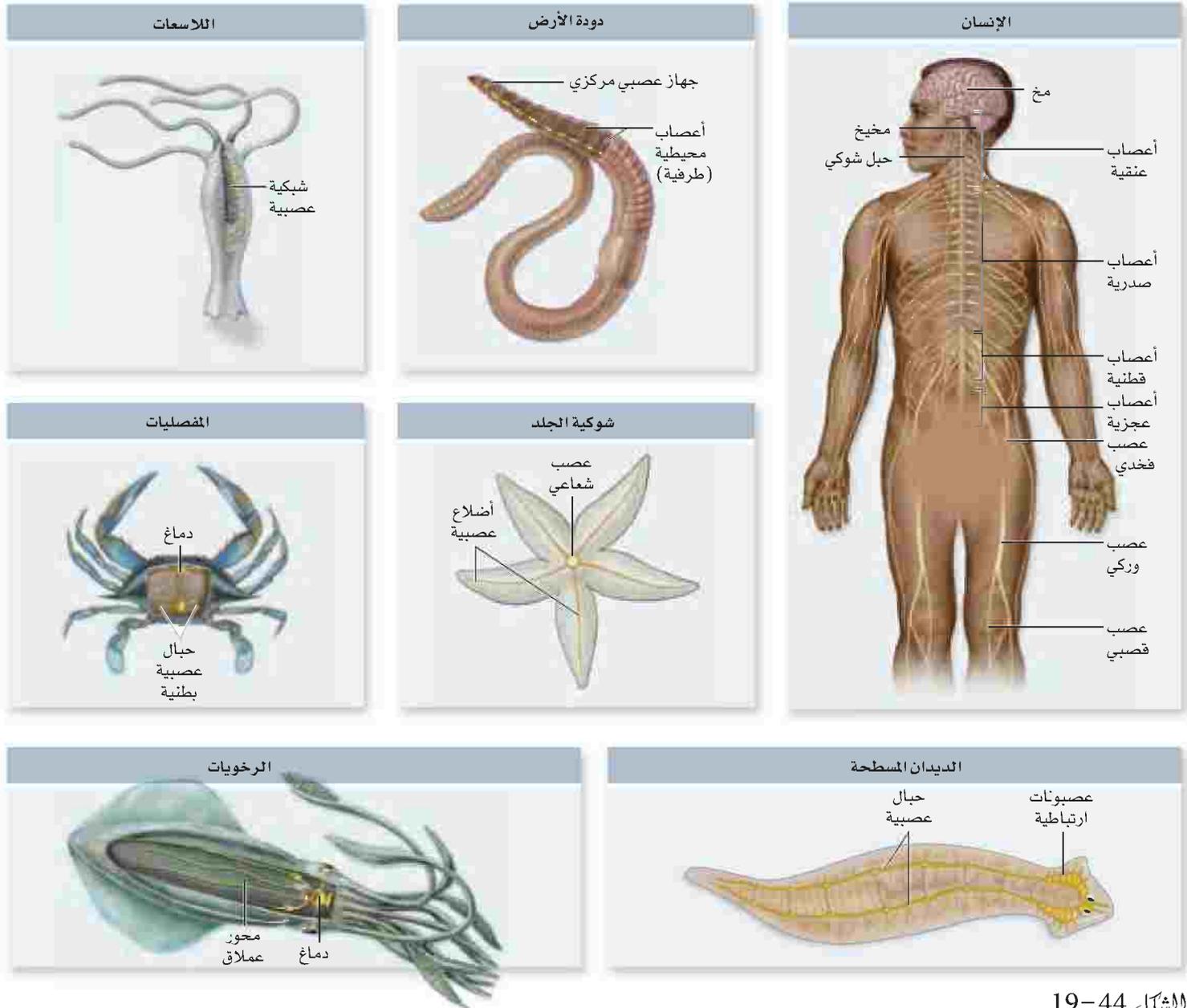
ببعضها على هيئة شبكة تدعى شبكة عصبية Nerve net. ليس هناك نشاط ترابطي، ولا سيطرة على أفعال معقدة، والقليل من التنسيق.

أبسط الحيوانات التي تُظهر نشاطاً ترابطياً 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" يعدّ جهازاً عصبياً مركزياً أثرياً، لكنه يسمح بسيطرة عصبية على استجابات العضلات أكثر تعقيداً مما هو ممكن في اللاسعات.

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 تعقيداً أصبحت أجهزتها العصبية كذلك

تعدّ الإسفنجيات القبيلة الرئيسة الوحيدة من بين اللافقريات اللاسلومية (الفصل الـ 33) التي تقتصر إلى الأعصاب. أبسط الأجهزة العصبية موجود في اللاسعات (الشكل 44-19)، حيث العصبونات بها جميعها متشابهة، وترتبط



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.

الاجزاء الرئيسية وأقسامها	الوظيفة	أجزاء الجهاز العصبي المركزي
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 البييني		
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 تعريفية 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 تقدماً دوراً متزايد الأهمية بوصفه مركزاً لتنسيق الحركات، وهو أكبر حجماً 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 الشمية.

يستمر دماغ الأسماك في النمو خلال حياتها، وهذا النمو المستمر يشكل تضارباً حاداً مع أدمغة طوائف الفقريات الأخرى التي يكتمل تطورها عادة في مراحل الطفولة المبكرة. دماغ الإنسان مثلاً، 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 وأياً تُنسى. تشكل درجة إنتاج عصبونات جديدة في دماغ البالغ موضوعاً جدلياً وبها مساحة واسعة للبحث النشط في الوقت الحاضر.

يمكن النظر إلى التغيرات التطورية اللاحقة في الجهاز العصبي كلها على أنها سلسلة من إضافة التفاصيل على الخصائص الموجودة في الديدان المسطحة. فمثلاً تُظهر دودة الأرض، وهي من اللاقريات السيلومية (الفصل الـ 34)، جهازاً مركزياً 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 أعداداً متزايدة من العصبونات البيئية، وتطورت مسالك عصبية تشكل الطرق الرئيسية لنقل المعلومات ضمن الدماغ.

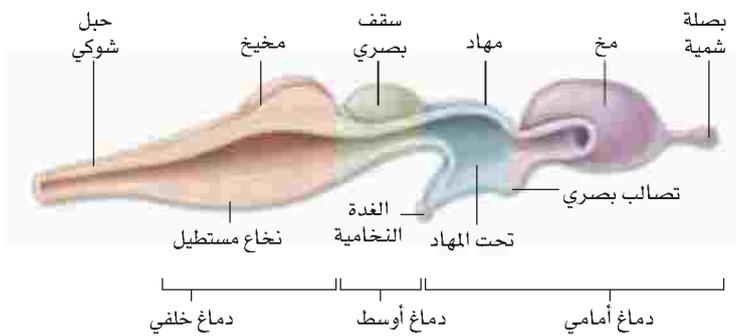
#### دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسية

يكشف شكل صندوق الدماغ الداخلي لمتحجرات عديمة الفكوك، وهي أسماك عاشت منذ 500 مليون سنة (الفصل الـ 35)، الكثير عن المراحل التطورية المبكرة لدماغ الفقريات. فعلى الرغم من صغرهما، 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 Froebrian** أو الدماغ القريب (الشكل 20-44 والجدول 3-44).

#### 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** و**القنطرة Pons** و**النخاع المستطيل Medulla oblongata**، امتداداً للحبل الشوكي منقطعاً بشكل أساسي للقيام بوظيفة تنسيق الأفعال الانعكاسية الحركية. تمتد مسالك تحتوي أعداداً كبيرة من المحاور صاعدة وهابطة في الحبل الشوكي نحو الدماغ الخلفي، كما تمتد الكوابل. يقوم الدماغ الخلفي بدوره بتكامل الإشارات الحسية المتعددة القادمة من العضلات، ثم يُسق أنماط الاستجابات الحركية.



الشكل 20-44

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 مختص بشكل أساسي بالشم (حاسة الشم)، في الأسماك. في فقريات اليابسة، يؤدي الدماغ الأمامي دوراً أكثر فعالية في معالجة المعلومات العصبية، مما هو عليه في الأسماك.

## الدماغ الأمامي السائد في الفقريات الحديثة

بدءًا من البرمائيات ومرورًا بالزواحف بشكل خاص، 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).

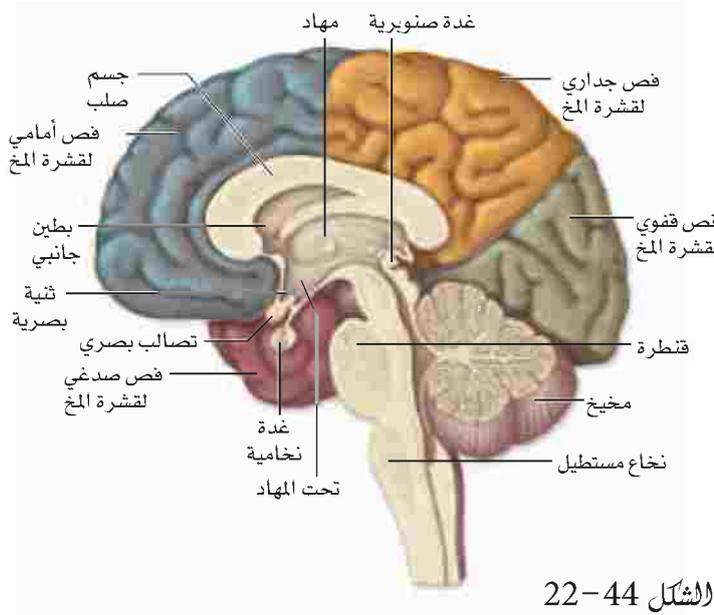
يتكون الدماغ الأمامي للزواحف والبرمائيات والطيور والثدييات من عنصرين لهما وظائف متميزة. فالدماغ البييني **Diencephalon** يتكون من المهاد وتحت المهاد. المهاد **Thalamus** هو مركز تكامل، ومحطة بين المعلومات الحسية القادمة والمخ، في حين يسهم تحت المهاد **Hypothalamus** في الدوافع الأساسية والعواطف، ويسيطر 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 كتلي 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.

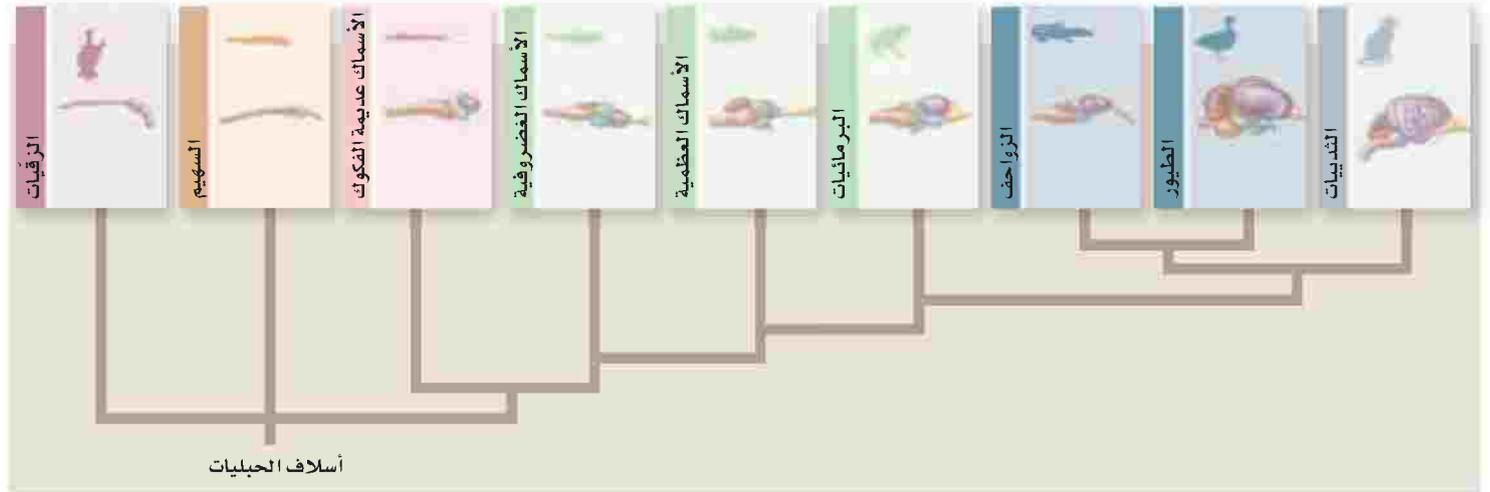
تعكس الزيادة في حجم دماغ الثدييات إلى حد كبير التضخم الكبير في المخ الذي يشكل الجزء السائد في دماغ الثدييات. يشكل المخ مركزًا لإيجاد العلاقات، والارتباط، والتعلم في دماغ الثدييات. فهو يستقبل المعلومات الحسية من المهاد،

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 والبيئية 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 مَخًا 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 يغلّف المخ معظم الأجزاء المتبقية من الدماغ.

للسيطرة على عضلات الجسم.

مختلف من الجسم (الشكل 44 - 24، الأيمن).

## الدماغ الأمامي للإنسان يظهر قدرة استثنائية على معالجة المعلومات

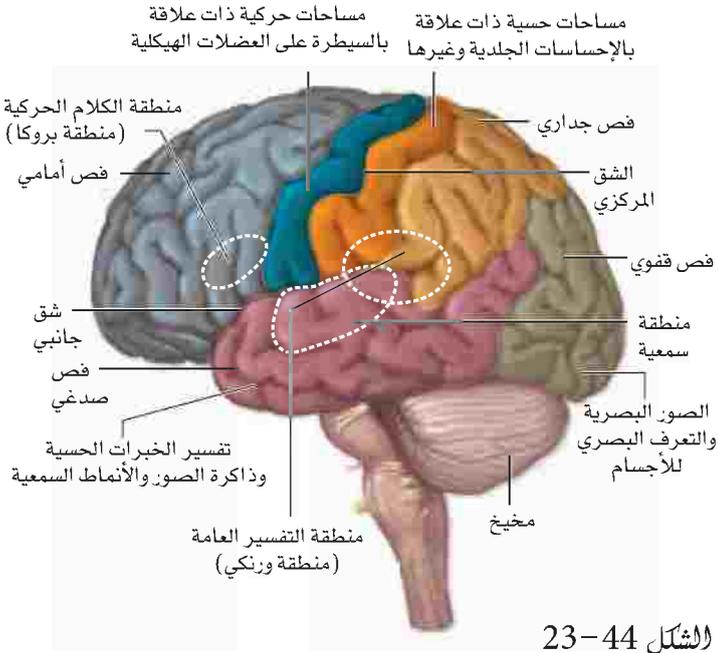
يبدو مخ الإنسان كبيراً لدرجة أنه يغلّف كامل الدماغ. وهو مشقوق إلى نصفي كرة مخ **Cerebral hemispheres**؛ أيمن وأيسر، يرتبطان عن طريق مسلك يدعى الجسم الصلب **Corpus callosum** (الشكل 44 - 22). يُقسم كل نصف كرة مخي إلى فص؛ أمامي، وجداري، وصدغي، وقفوي.

يستقبل كل نصف كرة مخ المعلومات الواردة بشكل أساسي من جانب الجسم المقابل، ويسيطر بشكل أساسي أيضاً 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 غالباً ما يؤدي إلى فقد الإحساس، وإلى الشلل في الجانب المقابل من الجسم.

### القشرة 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 ممثلة 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 التلافيف (الالتواء) الموجود على الحد الخلفي للفص الأمامي، أي مباشرة أمام الشق المركزي. وكل نقطة على سطح القشرة الحركية ترتبط مع حركة جزء

على الحافة الأمامية للفص الجداري، وخلف الشق المركزي مباشرة تقع القشرة الحسية البدنية الأساسية **Primary somatosensory cortex** تتسلم 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 والشفاة

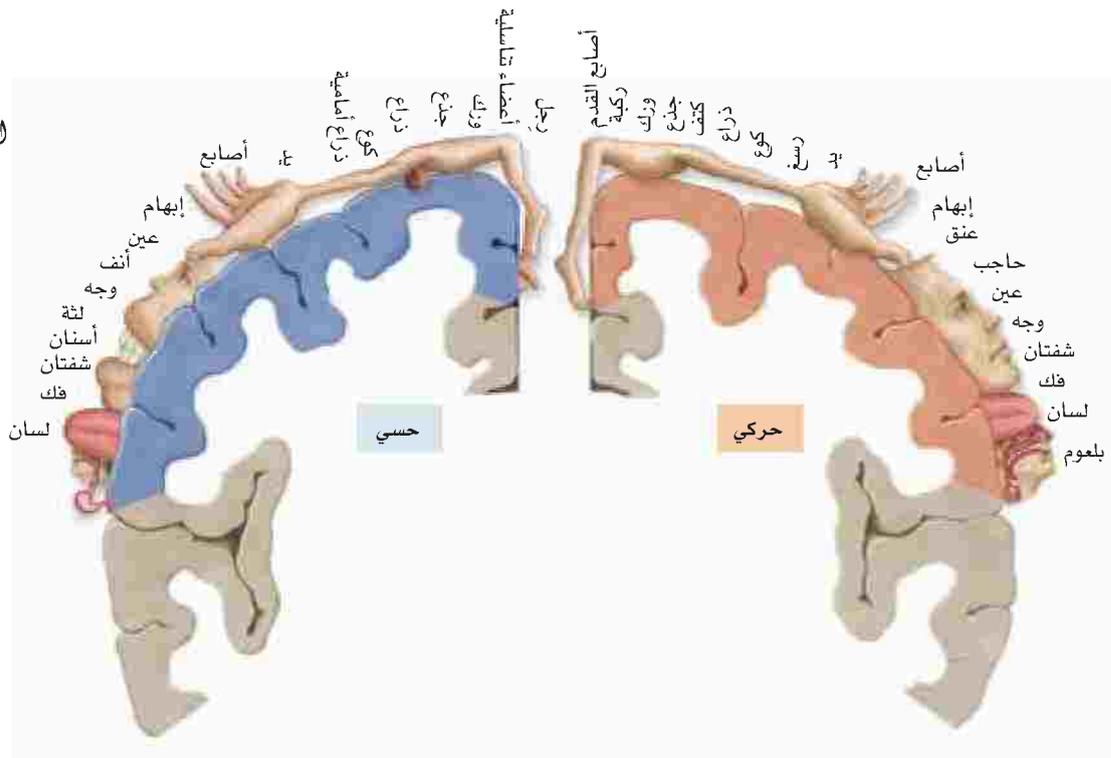


(الشكل 44-23)

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. فمثلاً، الأيدي لها مساحات واسعة للسيطرة الحسية والحركية، أما البلعوم فله مساحة واسعة للسيطرة الحركية، ومساحة أقل للإحساس.



الباحثين. فالتمييز بين النوم والاستيقاظ، واستخدام اللغة واكتسابها، والتعرف المكاني، والذاكرة كلها مساحة خصبة للبحث النشط. وعلى الرغم من أنه لا يزال بعيداً عن الفهم إلا أن تعميماً واحداً 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 واليقظ. تغذي كل المسالك الحسية هذا النظام ما يسمح برصد المعلومات القادمة إلى الدماغ، ويشخص المنبهات المهمة منها. وعندما يُنبه 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 حالتَي النوم والاستيقاظ. من السهل أن ينام المرء في غرفة مظلمة بدلاً من النوم في غرفة مضاءة؛ لأن هناك عدداً أقل من المنبهات البصرية تبه النظام المحفز للتكوين. إضافة إلى ذلك، فإن نشاط هذا النظام يقلل الناقل سيروتونين الذي ناقشناه سابقاً. 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 نمطاً مكوناً من موجات كبيرة بطيئة تدعى أمواج ألفا. وتصبح هذه الأمواج في شخص يقظ وعيونه مفتوحة أسرع (تدعى أمواج بيتا) وتكون أقل تناسقاً بسبب استقبال معلومات حسية. تحدث أمواج بيتا وأمواج دلتا في أثناء النوم، وهي أمواج بطيئة جداً. وعندما يكون المرء في حالة النوم المصحوب بحركات سريعة للعيون REM sleep (يتميز بحركة سريعة للعيون، بينما تكون الجفون مغمضة)، يكون تخطيط الدماغ شبيهاً بذلك الذي لشخص مستيقظ في حالة استرخاء.

### اللغة *Language*

على الرغم من أن نصفي كرة المخ يبدوان متشابهين تركيبياً، إلا أنهما مسؤولان عن وظائف متباينة. وتعد 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 (وَرْنِكِي) 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 المصادر الحركية المطلوب للتواصل باللغة (الإخراج الكلام).

يمكن أن يسبب إتلاف هاتين المنطقتين من الدماغ اضطراباً في اللغة يدعى الحَبَسَة *Aphasia*. فمثلاً إذا أُلْتُفَت منطقة ورنكي فإن كلام الشخص يكون سريعاً

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 نقاطاً محددة في حقل الرؤية للعينين.

يشار إلى المناطق التي لا تشغلها القشرة الحسية والحركية الأساسية بأنها قشرة ارتباطية **Association cortex**. تُعد هذه القشرة موقع الأنشطة العقلية العليا، وهي تصل مداها الأعظم في الرئيسيات، وخاصة الإنسان. حيث تشكل 95% تقريباً من سطح قشرة الدماغ.

### العُقد القاعدية *Basal ganglia*

تتطمر عميقاً ضمن المادة البيضاء للدماغ تجمعات عدة من أجسام الخلايا العصبية وزوائدها ما يعطي جزءاً من المادة الرمادية. تستلم تجمعات أجسام العصبونات هذه، التي تعرف بالعقد القاعدية، معلومات حسية من مسالك عصبية صاعدة، وأوامر حركية قادمة من قشرة المخ ومن المخيخ.

يُرْسَل ما تنتجه العقد من سيالات عبر الحبل الشوكي، حيث يسهم هناك في السيطرة على حركات الجسم. ويمكن أن يحدث تدمير مناطق محددة من العقد القاعدية ارتجاجات 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 كل من هذه الأنواع من المعلومات الحسية عن طريق تجمعات محددة من أجسام العصبونات ضمن المهاد.

تُكامل تحت المهاد الأنشطة الحشوية؛ فهي تساعد على تنظيم درجة حرارة الجسم والجوع، والشبع، والعطش، وعبر الجهاز الطرفي (الحَلَقِي) الحالات العاطفية المختلفة. تسيطر تحت المهاد أيضاً على الغدة النخامية التي تنظم بدورها كثيراً 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 معاً)، 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 تطورياً، من التراكيب التي تقع عميقاً ضمن الدماغ ومسؤولة عن الاستجابات العاطفية، كما وصفنا سابقاً. 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

بذكريات محددة؛ لأن تدميرًا واسعًا نسبيًا للقشرة لم يُلغ 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: قصيرة 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 تُمس. تقترح هذه النتيجة أن الذكريات قصيرة الأمد تُخزّن على هيئة تهيج عصبي مؤقت. 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، وبنادماهما 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 بئًا تشابكيًا أكثر فعالية عند الاستخدام اللاحق. تُدعى هذه الظاهرة **التضخيم طويل الأمد (LTP) - Long-term potentiation**. 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 خزّن 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 وظيفيًا. 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.

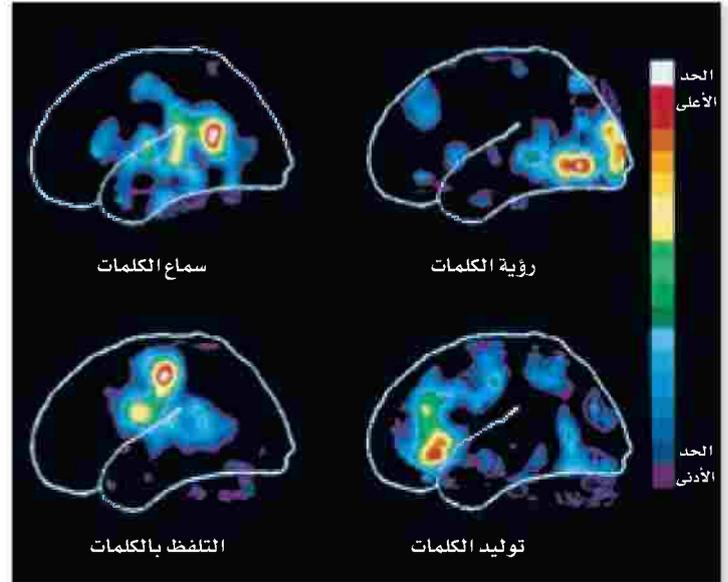
في الفرضية الأولى تقتل بروتينات خارجية تدعى بيتيدات بيتا أميلويد الخلايا العصبية، فحدوث خطأ في معالجة البروتين ينتج شكلًا غير طبيعي للبيتيد ما يشكل تجمعات أو بقعًا تبدأ بملء الدماغ. حيث تدمر الخلايا العصبية ثم تقتلها. ولكن وُجد أن هذه البقع لأميلويد موجودة في خزعات أخذت من أناس لا يظهر لديهم مرض الزهايمر.

في المقابل، تؤكد الفرضية الثانية أن الخلايا العصبية يقتلها شكل غير طبيعي من بروتين داخلي. عادة، يحافظ البروتين الذي يدعى تاو (T) على أنيبيبات دقيقة ناقلة للبروتين. تتجمع بروتينات تاو المغلوطة على هيئة قطع حلزونية تشكل كتلاً 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 أصابها 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



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 يفتر 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 طبيعيًا، 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

يقوم الحبل الشوكي، إضافة إلى وظيفته التوصيلية للرسائل، بال**الأفعال الانعكاسية** Reflexes وهي الحركات المفاجئة، وغير الإرادية للعضلات. فالفعل الانعكاسي (المُنْعَكَس) ينتج عن استجابة حركية سريعة لمنبه ما؛ لأن عصبوناً حسياً يمرر معلوماته إلى عصبون حركي في الحبل الشوكي دون حاجة إلى معالجة على مستوى أعلى. أحد أكثر الأفعال الانعكاسية المعروفة في الجسم هو رَمَش 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 جداً؛ لأنها تمرر المعلومات إلى عدد قليل من العصبونات فقط. فقليل من الأفعال الانعكاسية، كَرَجَّة الركبة مثلاً (شكل 44 - 27)، هي أفعال انعكاسية وحيدة التشابك. في هذه الحالات، يصنع العصبون الحسي اتصالاً تشابكياً 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 بعيداً 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 أيضاً أن العصبون الحسي قد يصنع اتصالاً مع عصبونات بينية أخرى لإرسال الإشارة إلى الدماغ. وعلى الرغم من أنك سحبت يدك بعيداً 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 مرشداً للحبل الشوكي كي يتجدد. لكن معظم هذه التجارب باءت بالفشل. فعلى الرغم من أن المحاور تتجدد خلال العصب المزروع، لكنها تقشل في اختراق نسيج الحبل الشوكي حال خروجها من

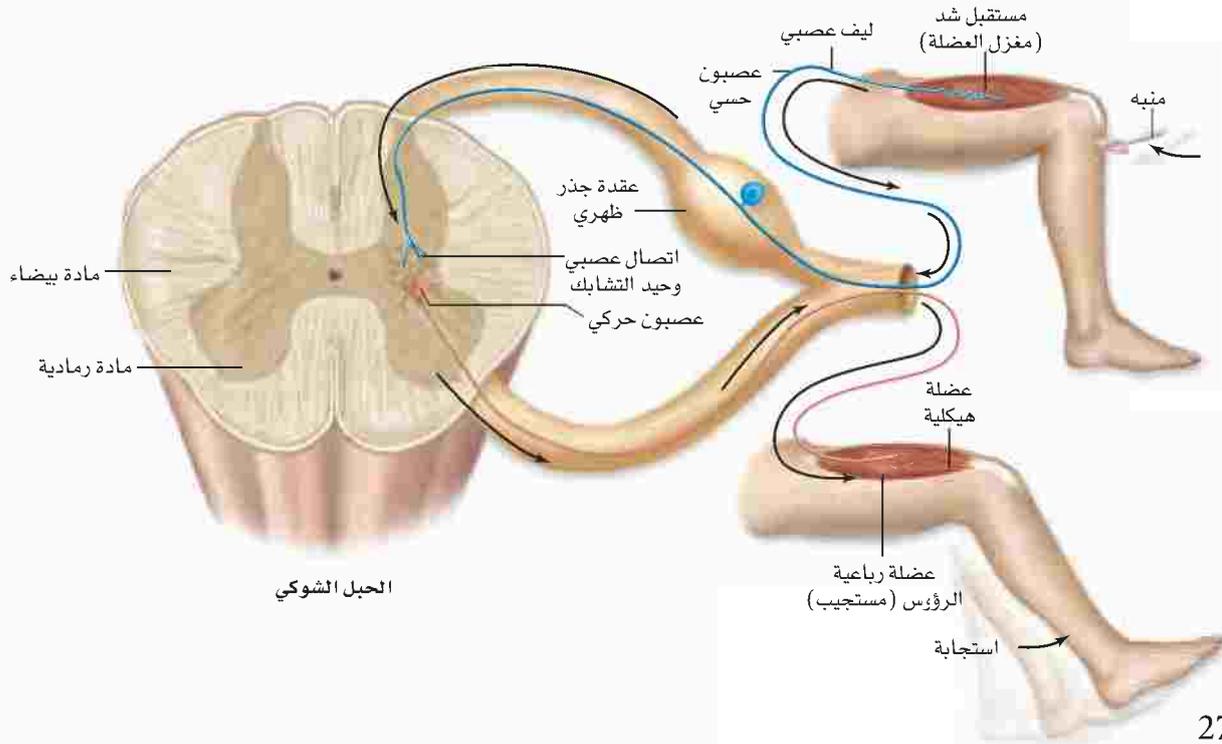
الفقري (شكل 44-26). وهو مغلف ومحمي بالعمود الفقري، وطبقات من الأغشية تُدعى السحايا التي تغلف الدماغ أيضاً.

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.

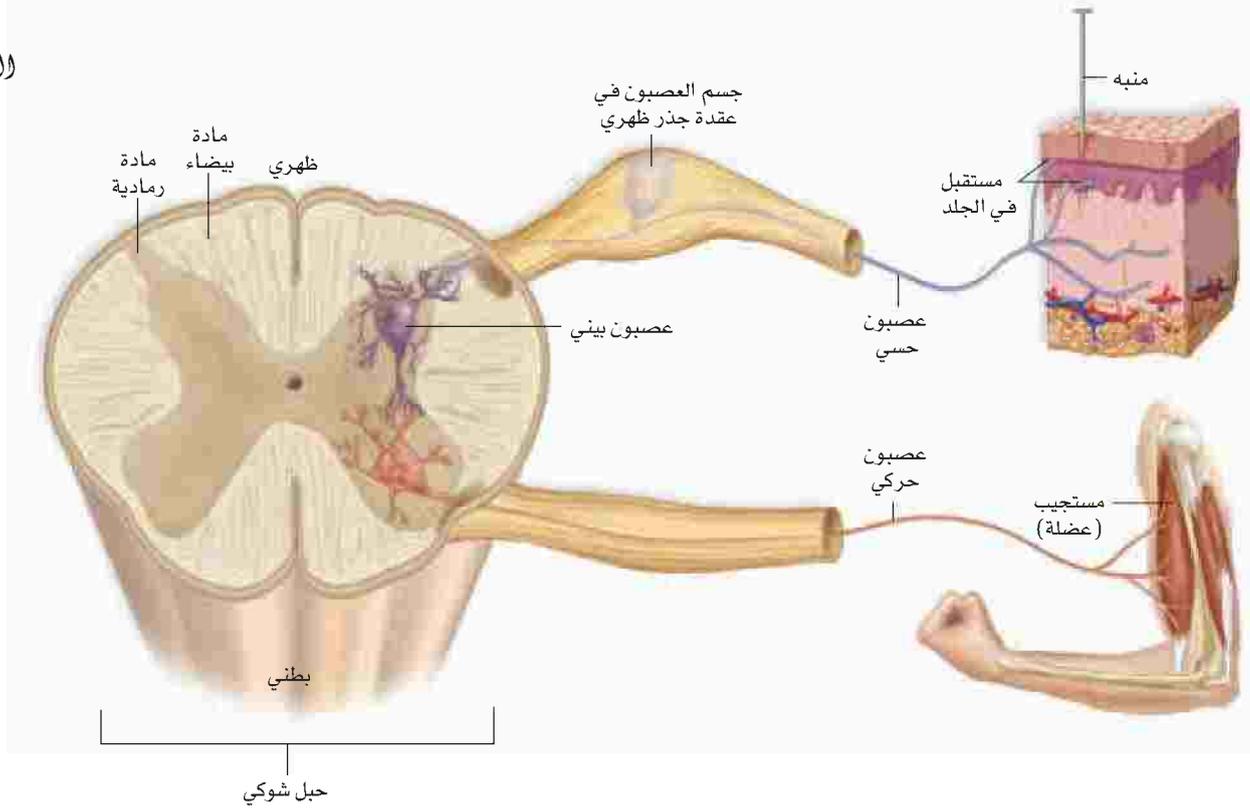


الشكل 44-27

الفعل الانعكاسي لَرَجَّة الركبة. يُعدّ هذا أبسط الأفعال المنعكسة؛ إذ يتضمن عصبوناً حسياً وآخر حركياً فقط.

## الشكل 44-28

فعل منعكس شوكي  
جلدي. هذا الفعل  
المنعكس أكثر تعقيداً  
من رجة الركبة؛ لأنه  
يتضمن عصبونات بينية  
إضافة إلى العصبونات  
الحسية والحركية.  
تربط العصبونات  
البينية العصبونات  
الحسية والحركية لتجعل  
العضلات تقبض كما هو  
واضح. بعض العصبونات  
البينية تثبط العصبونات  
الحركية، فتسمح للعضلة  
المضادة بالانقباض.



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 تطوراً 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، وجزء 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 واليه، كما يعالج بعض المعلومات مباشرة.

القطعة المزروعة. كذلك، فإن عاملاً 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، "إصاق" 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 كل من طرفي الفجوة.

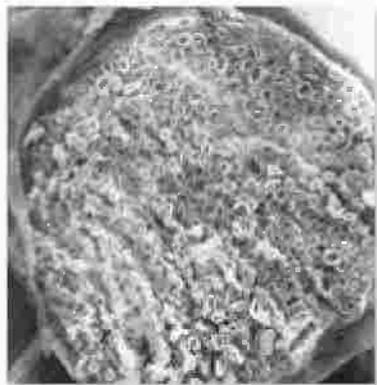
تشجع كثير من العلماء حول إمكان استخدام معالجة مماثلة في طب الإنسان. لكن معظم إصابات الحبل الشوكي في الإنسان لا تتضمن قطعاً كاملاً للحبل الشوكي، فالأعصاب تُهرس هرساً غالباً ولا تقطع، ما يعني حدوث تدمير مختلف للنسيج. كذلك، فإنه حتى إن تمكنت الجرذان التي حظيت بالجسر العصبي من استعادة

## الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

5-44

### الشكل 44-29

الأعصاب في الجهاز العصبي  
الطرفي. تبين الصورة المأخوذة  
بالمجهر الإلكتروني مقطعاً  
عرضياً في عصب الضفدع.  
العصب هو حزمة من المحاور  
ترتبط مع بعضها بنسيج ضام.  
كثير من المحاور واضحة، وكل  
منها يشبه الكعكة المثقوبة في  
وسطها.



6.25 μm

يتألف الجهاز الطرفي من الأعصاب، وهي مجموعات من المحاور، كالكوابل (شكل 44-29)، 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

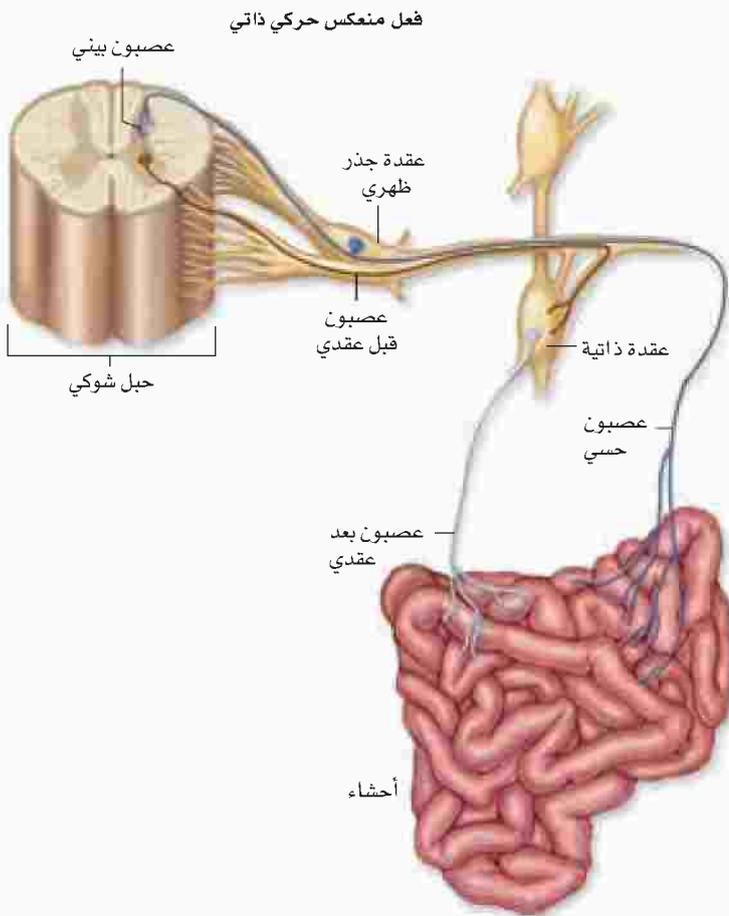
تتفصل الأعصاب الشوكية الخارجة من الحبل الشوكي إلى مكون حسي وآخر حركي. تدخل محاور العصبونات الحسية السطح الظهري للحبل الشوكي، وتشكل الجذر الظهري **Dorsal root** للعصب الشوكي، في حين تغادر محاور

الرغم 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 محوره ليصنع تشابكاً مع العضلات الملساء والقلبية والخلايا الغدية (الشكل 44 - 30). يدعى العصبون الثاني عصبوناً بعد عقدي، وهو يحرر الناقل العصبي أستيل كولين في القسم نظير الودي، والناقل نورإبينفرين في القسم الودي.

### القسم الودي *The sympathetic division*

تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم الودي من المناطق الصدرية والقلبية 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 سلسلة العقد الودية. تحتوي السلسلة الودية 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 تشابكاً في العقدة الذاتية. أما الثاني، العصبون بعد العقدي، فيخرج من العقدة الذاتية، وينظم المستجيبيات الحشوية (العضلات الملساء أو القلبية أو الغدد).

مقارنة بين الجهازين العصبيين: البدني والذاتي		الجدول 4-44
الجهاز الذاتي	الجهاز البدني (الجسمي)	الخاصية
العضلة القلبية	العضلات الهيكلية	المستجيبيات
العضلات الملساء في القناة الهضمية والأوعية الدموية والمسالك التنفسية		
الغدد خارجية الإفراز		
تهيج أو تثبيط	تهيج	أثره في الأعصاب الحركية
مزدوجة بصورة نموذجية	دائمًا مفردة	التغذية العصبية للمستجيبيات
اثنان	واحد	عدد المستجيبيات المتتالية في المسار نحو المستجيب
أستيل كولين ونورإبينفرين	أستيل كولين	الناقل العصبي

العصبونات الحركية من السطح السفلي للحبل الشوكي وتشكل الجذر البطني Ventral root للعصب الشوكي. تتجمع أجسام العصبونات الحسية معاً في عقد الجذر الظهري Dorsal root ganglia. أما أجسام العصبونات الحركية البدنية فتقع ضمن الحبل الشوكي. لذا، فهي ليست موجودة في عقد عصبية.

وكما ذكر سابقاً، فإن العصبونات الحركية البدنية تتبع العضلات الهيكلية للانقباض، والعصبونات الحركية الذاتية تغذي الأعضاء المستجيبة غير الإرادية، العضلات الملساء والقلبية والغدد. ويقدم لنا الجدول 4-44 مقارنة بين الجهازين العصبيين البدني والذاتي، وسوف نناقش كل قسم على حدة.

### يسيطر الجهاز العصبي البدني على الحركات

تُتَبَّه العصبونات الحركية البدنية العضلات الهيكلية في الجسم لتتقبض استجابة لأوامر واعية، أو وصفها جزءاً من الأفعال الانعكاسية التي لا تتطلب سيطرة واعية. تتحقق السيطرة الإرادية على العضلات الهيكلية بتثبيط مسالك من المحاور الهابطة من المخ إلى المستوى المناسب من الحبل الشوكي. تتبَّه بعض المحاور الهابطة عصبونات الحبل الشوكي الحركية مباشرة، أما بعضها الآخر فينبه عصبونات بينية، تتبَّه بدورها العصبونات الحركية في الحبل الشوكي.

عندما تُتَبَّه عضلة معينة لكي تنقبض، يجب أن تُثَبِّط العضلة المضادة لها. فلكي تنشئ الذراع مثلاً، يجب تثبيط العضلات الثانية، وتثبيط العضلات الباسطة المضادة (الفصل الـ 47). تحدث المحاور الحركية الهابطة هذا التثبيط الضروري بأن تسبب زيادة استقطاب (جهد بعد تشابكي مثبت) للعصبونات الحركية الشوكية التي تغذي العضلات المضادة.

### الجهاز العصبي الذاتي يسيطر على الوظائف اللاإرادية

#### من خلال قسميه

يتكون الجهاز العصبي الذاتي من قسم ودي، وآخر نظير ودي، إضافة إلى النخاع المستطيل العائد للدماغ الخلفي، الذي ينسق نشاط هذا الجهاز. وعلى

تُنظَّم 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.

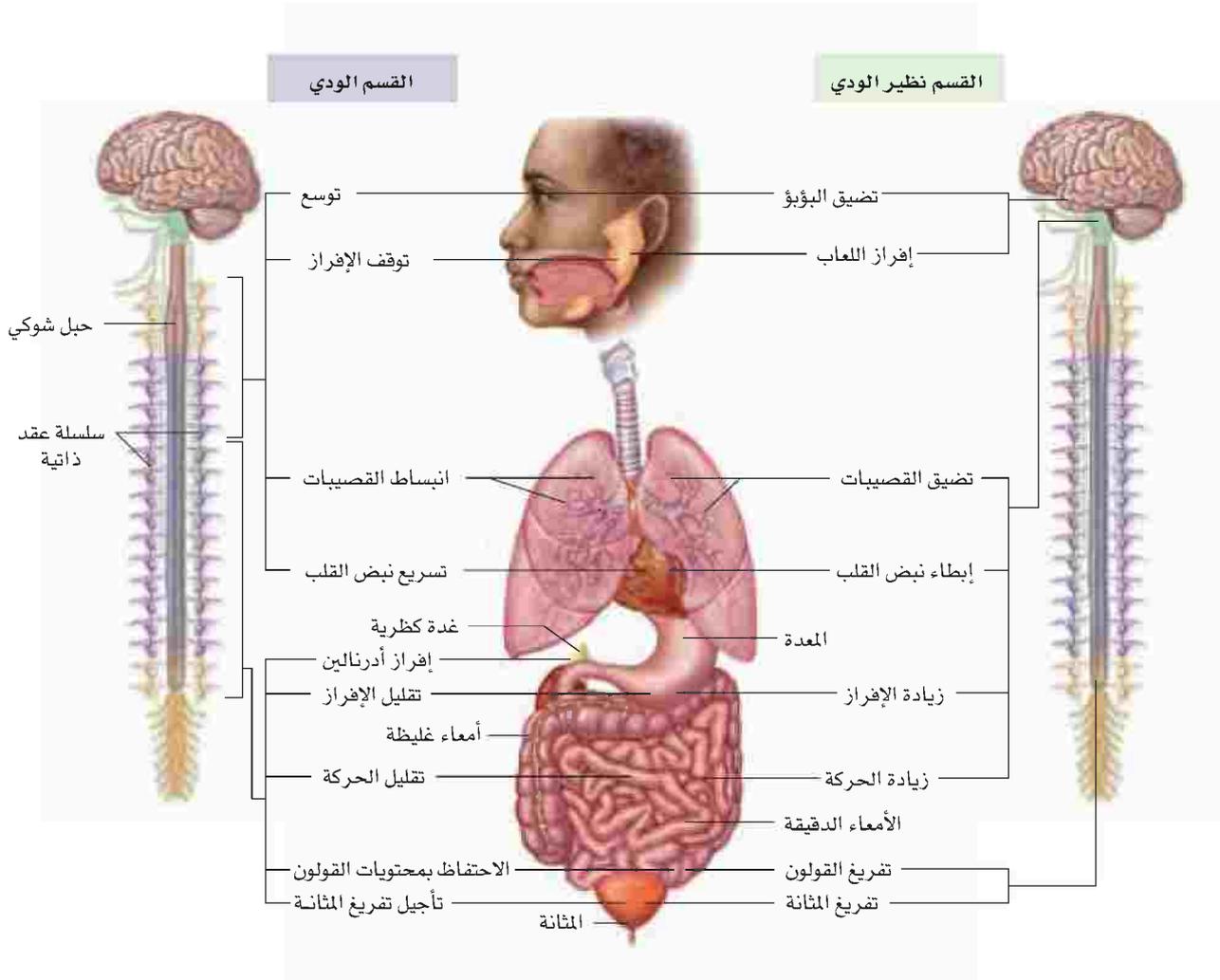
### تتوسط بروتينات G استجابات الخلايا للإشارات الذاتية

قد تتساءل كيف يؤدي تحرير 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 ميوّبة 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.

يوجد بعض الاستثناءات لهذا النمط. إذ تمر محاور بعض العصبونات الودية قبل العقدية خلال السلسلة الودية من العقد دون أن تصنع تشابكات، وبدلاً 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، يُمرز الناقل العصبي نورإبينفرين عند تشابكات العصبونات بعد العقدية. وكما وصفنا سابقاً، فإن هذين الناقلين العصبيين يُعدّان الجسم للعمل، بزيادة الأيض وتدفق الدم.

### القسم نظير الودي *The Parasympathetic division*

يُعاكس القسم نظير الودي أعمال القسم الودي. تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم نظير الودي من الدماغ، ومن المنطقة العجزية للجبل الشوكي (انظر الشكل 44-31، الأيمن). وبسبب هذه النشأة، لن تتكون سلاسل عقد نظير الودية مناظرة لسلاسل العقد الودية. فبدلاً 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.



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. تغذي معظم الأعضاء الداخلية من قبل كلا القسمين.

النسيج الهدف	التنبية الودي	التنبية نظير الودي
بؤبؤ العين	توسّع	تضيّق
الغدد		
الغابية	انقباض الأوعية، قليل من الإفراز	توسّع الأوعية، إفراز غزير
المعدية	تشبيط الإفراز	تنبيه النشاط المعدي
الكبد	تنبيه إفراز جلوكوز	تشبيط إفراز جلوكوز
العرقية	تعرق	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
المرتنان	توسع القصيبات	تضييق القصيبات
الأوعية الدموية		
في العضلات	توسّع	لا شيء
في الجلد	تضيّق	لا شيء
في الأحشاء	تضيّق	توسّع

الودية. إذ يتطلب التنبية عن طريق نورابينفرين المفرّز من النهايات العصبية الودية، وإبينفرين المفرّز من نخاع الكظرية بروتينات G لتنشيط الخلايا الهدف. وسوف نصف هذه التداخلات بالمزيد من التفصيل عند دراسة عمل الهرمونات في (الفصل الـ 46).

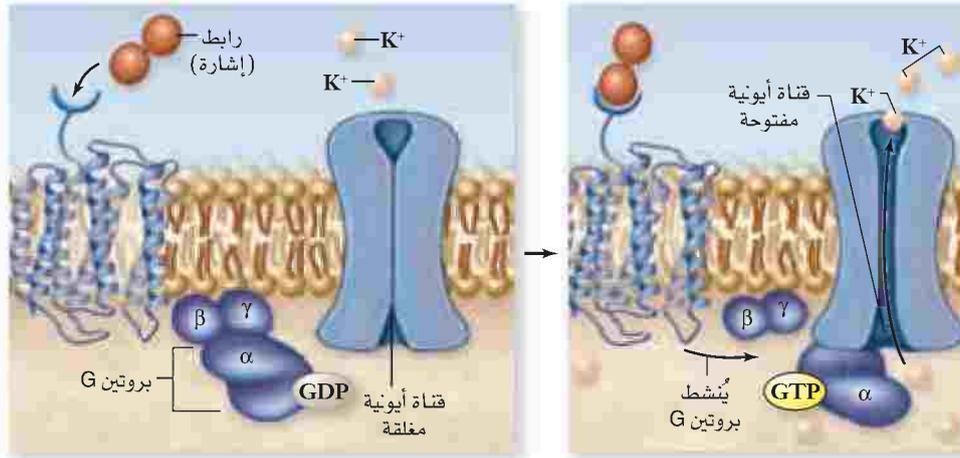
يحتوي العصب الشوكي عصبونات حسية وأخرى حركية. يسيطر الجهاز العصبي البدني (الجسمي) على الأفعال الانعكاسية والحركات الإرادية. في حين يسيطر الجهاز العصبي الذاتي على الوظائف اللاإرادية. القسم الودي للجهاز الذاتي ونخاع الغدة الكظرية معاً يحفزان الجسم لاستجابتي الكر أو الفرّ، في حين يشجع القسم نظير الودي بشكل عام الاسترخاء والهضم. عندما يغذي القسمان عضواً مستجيباً، يكون لهما عادة آثار متضادة. تؤدي بروتينات G دوراً وسيطاً في استجابات الجهاز العصبي الطرفي.

لقد تعلمت في (الفصل الـ 9) أن المستقبلات المزدوجة مع بروتين G تتكون من مستقبل في الغشاء وبروتين مستجيب يزدوجان معاً بفعل بروتين G. ينشط المستقبل عند ارتباط رابط به، والرابط في هذه الحالة هو أستيل كولين، فيحفّز المستقبل بروتين G الذي يحفز بدوره بروتيناً مستجيباً، 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. فمثلاً، يمكن أن تسبب الأعصاب نظير الودية التي تغذي المعدة زيادة إفرازات المعدة وانقباضاتها.

يتوسط عمل المستقبلات المزدوجة مع بروتين G كذلك تأثيرات الأعصاب

## الشكل 44-32



تأثيرات أستيل كولين نظير الودية تتطلب عمل بروتين G. بسبب 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 يبطل من نبض القلب.

#### 4-44 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 والطرقي.
- يتألف الدماغ البيني من المهاد، الذي يكامل وينقل المعلومات الحسية، وتحت المهاد الذي يسيطر على إفرازات الغدة النخامية.
- الدماغ الطرقي 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، وقنوي (الشكل 44-23).
- يستقبل كل نصف كرة مخ معلومات حسية واردة من الجانب المقابل للجسم، ويسيطر على أنشطة ذلك الجانب نفسه.
- يحتوي المخ قشريتين: حركية أساسية، وأخرى حسية بدنية أساسية (الشكل 44-24).
- تتسلم العقد القاعدية معلومات حسية واردة من مسالك عصبية صاعدة، وتصدر أوامر حركية عبر الحبل الشوكي.
- يتكون الجهاز الطرقي 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

- الجهاز العصبي الطرفي مجموعة 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.
- تشأ العصبونات قبل العقدية الودية من المناطق الصدرية والقطنية للحبل الشوكي، وتشابك في عقد ذاتية خارج الحبل الشوكي (الشكل 44-30).
- تشأ 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).

#### 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.
- تنتج خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد أعمادًا ميلينة تحيط بالمحاور وتعزلها (الشكل 44-3).

#### 44-2 آلية بث السائل العصبي عبر الغشاء البلازمي

- يعتمد بث السائل العصبي على نفاذية الأعصاب للأيونات خلال قنوات أيونية ميبوية.
  - 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 ميبوية بالرباط (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).
  - يُعبّر 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 السائل العصبي بزيادة قطر المحور وبالعزل عن طريق غمد المييلين، الذي يسبب النقل الوثيبي (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 السائل العصبي يفتح قنوات كالسيوم ميبوية بفرق الجهد، ما يسبب تحرر الناقل العصبي (الشكل 44-13).
  - تنتشر النواقل العصبية عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات ميبوية بالرباط، ما يغير جهد الغشاء.
  - تشمل أنواع النواقل الأحماض الأمينية، والأمينات الحيوية، والبيبتيدات العصبية، وغازًا هو أكسيد النترريك.
  - الجهود بعد التشابكية المهيجة تزيل استقطاب الغشاء، والجهود المشبطة 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 مكانياً أو زمانياً لإنتاج جهد فعل.

## أسئلة مراجعة

وبمعدل سريع (مؤلم). يعد هذا مثالاً على:

- أ. تجميع زمني.
  - ب. تجميع مكاني.
  - ج. تعوُّد.
  - د. إعادة استقطاب.
10. هب أنك تُشْرَحُ جرداً نفق بهدوء في أثناء نومه بعد تقدمه في العمر. التركيب الذي لا تتوقع وجوده في دماغ الجرذ هو:
- أ. الدماغ الأمامي.
  - ب. الدماغ الأوسط.
  - ج. 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.
  - ج. موجودة في الجهاز المركزي، أيضاً موجودة في الجهاز المركزي.
  - د. كل ما ذكر صحيح.
12. الفعل الانعكاسي الوظيفي يتطلب:
- أ. عصبوناً حسيّاً، وعصبوناً حركياً فقط.
  - ب. عصبوناً حسيّاً، ومهاداً، وعصبوناً حركياً.
  - ج. قشرة مخية، وعصبوناً حركياً.
  - د. قشرة مخية، ومهاداً فقط.
13. بينما تجلس بهدوء لتقرأ هذه الجملة، يكون جزء الجهاز العصبي الأكثر نشاطاً هو:
- أ. العصبي البدني.
  - ب. العصبي الودي.
  - ج. 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.
  - ج. 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.
  - ج. الهبوط سببه خروج  $K^+$  للخارج.
  - د. أ + ج.

### أسئلة تحدُّ

1. تعلق مادة رباعي إيثيل الأمونيوم قنوات  $K^+$  المبوية بفرق الجهد. ما أثر هذه المادة المتوقع في جهود الفعل التي ينتجها عصبون؟ وإذا كان ممكناً إضافتها بشكل انتقائي لعصبون قبل تشابكي يحرق ناقلاً عصبياً مهيجاً، كيف ستغير المادة الأثر التشابكي لذلك الناقل العصبي في الخلية بعد التشابكية؟
2. صف الحالة التي تكون عليها قنوات  $Na^+$  و  $K^+$  في كل من الأطوار الآتية: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز.
3. صف 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 أخيراً أنه مضطر إلى شرب المشروبات المحتوية على الكافيين أكثر مما اعتاد عليه. ولكونك طالباً مجتهداً في الأحياء، أخبرته بأن ذلك أمر متوقع. كيف تفسر ذلك؟

### 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.
  - ج. 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.
  - ج. الجهاز العصبي الذاتي.
  - د. العضلات الهيكلية.
3. استجابتا الكرّ أو الفرّ يُسيطر عليهما عن طريق:
  - أ. القسم الودي للجهاز العصبي.
  - ب. القسم نظير الودي للجهاز العصبي.
  - ج. تحرر أستيل كولين من العصبونات بعد العقدية.
  - د. الجهاز العصبي البدني.
4. تصور أنك تُجري تجربة على حركة الأيونات عبر الأغشية العصبية. الذي يؤدي دوراً في تقرير تركيز التوازن للأيونات عبر هذه الأغشية هو:
  - أ. فروق تركيز الأيونات.
  - ب. الفروق في درجة الحموضة للأيونات.
  - ج. الفروق الكهربائية للأيونات.
  - د. أ + ج.
5. مضخة صوديوم - بوتاسيوم:
  - أ. ليست مطلوبة لإطلاق جهد الفعل.
  - ب. مهمة لإدامة جهد الراحة على المدى الطويل.
  - ج. مهمة فقط عند التشابك العصبي.
  - د. تستخدم لتحفيز الجهود المتدرجة.
6. تثبط مادة بوتوكس، وهي مشتقة من سموم البكتيريا الوشيكية 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.
  - ج. 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.
  - ج. 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.
  - ج. تزيل استقطاب الأغشية بعد التشابكية.
  - د. تزيل استقطاب الأغشية قبل التشابكية.
9. افترض أنك وخزت أصبعك بدبوس حاد، وأن المنطقة المتأثرة صغيرة جداً، بحيث أُطلق مستقبل واحد للألم، لكن المستقبل ينطلق بشكل متكرر

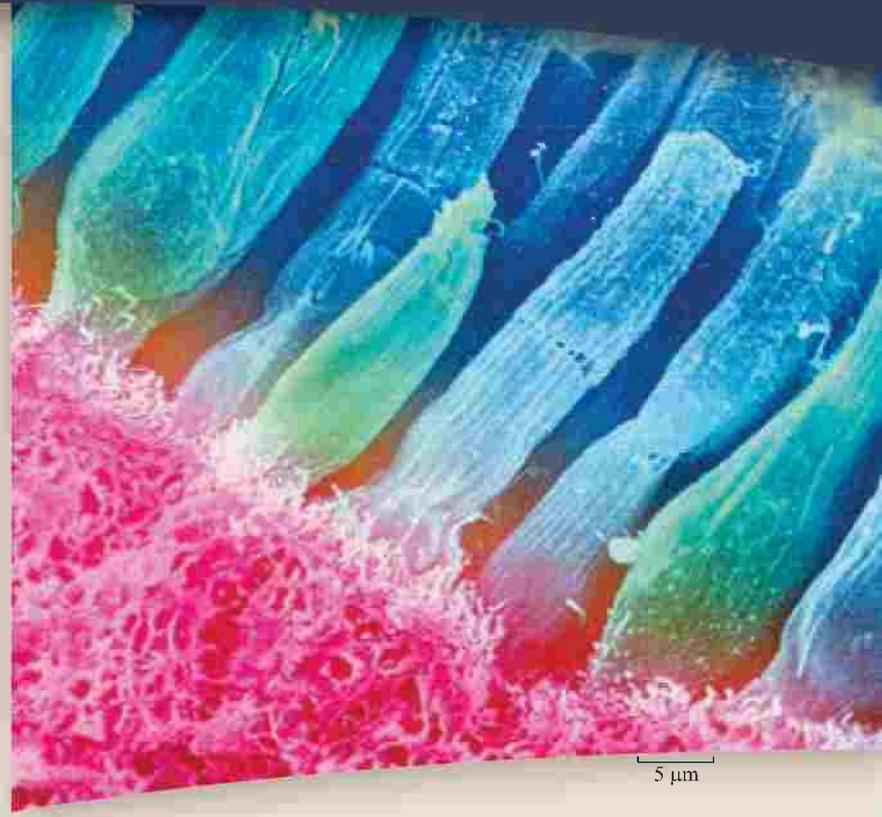
# 45 الفصل

## الأجهزة الحسّية Sensory Systems

### مقرّرة

تصل الإشارات الواردة من العصبونات الحسّية جميعها إلى الجهاز العصبي المركزي بالشكل نفسه، أي على شكل جهود فعل. وتتسلّم العصبونات الحسّية الإشارات الواردة من تشكيلة مختلفة الأنواع من الخلايا المستقبلة الحسّية كالعَصِيّ والمخاريط الموجودة في عيون الفقريّات الموضحة في صورة المجهر الإلكتروني المبيّنة 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 الحسّية. ويميز الدّماغ غروب الشّمس، من سيمفونية موسيقية، من ألم يتلاشى، فقط بدلالة هوية العصبون الحسّيّ الذي ينقل جهود الفعل ومن تكرار هذه السيّالات. وهكذا، فإذا نبّه العصب السمعي بصورة اصطناعية، فإنّ الدّماغ يدرك هذا التنبيه على أنه صوت. ولكن إذا نبّه العصب البصري اصطناعيًا بالطريقة وبالدرجة نفسها، فإنّ الدّماغ يدرك ذلك على أنه ومضة من ضوء.

في هذا الفصل، سنتناول الأجهزة الحسّية في الفقريّات بشكل أساسي. ونقارن بعض هذه الأجهزة مع نظيراتها في اللافقريات أيضًا.



### موجز المفاهيم

#### 1-45

##### نظرة عامة على المستقبلات الحسّية

- ترصد المستقبلات الحسّية المنبّهات الخارجيّة والدّاخليّة.
- يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات.
- تنقل المعلومات الحسّية في عملية ذات خطوات أربع.
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّية قنوات أيونية مبيّنة.

#### 2-45

##### المستقبلات الآلية: اللمس والضّغط

- تحذر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع.
- ترصد مستقبلات مختلفة اللمس بناء على شدته.
- ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة ودرجة توترها.
- مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم.

#### 3-45

##### السمع 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 الفقريّات لديها القدرة على الملاحظة عن طريق الصّوت.
- وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السّمع.

#### 4-45

##### المستقبلات الكيميائية: الذّوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة

##### الأس الهيدروجيني)

- يرصد الذّوق الغذاء المحتمل ويحلله.
- يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى.

#### 5-45 الرؤية

- ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بعد.
- مستقبلات الضّوء في الفقريّات هي خلايا العَصِيّ وخلايا المخاريط.
- تعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية.

#### 6-45 تنوع الخبرات الحسّية

- بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء.
- بعض الفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائيّة.
- ترصد بعض المخلوقات الحقل المغناطيسيّة.

## نظرة عامة على المستقبلات الحسية

تزدوننا أيضاً بمعلومات عن البيئة الداخليّة، مثل درجة شدّ العضلات، ووضع الجسم وضغط الدم، وسنلقي نظرة عامة، في هذا الجزء على أنواع المستقبلات وكيفية عملها.

عند التفكير في المستقبلات الحسيّة، يتبادر إلى الذهن حواس البصر، والسّمع، والتّذوّق، والشّم، واللمس - أو الحواس التي تزدوننا بمعلومات عن بيئتنا. المعلومات الخارجيّة هي بالتأكيد مهمة للبقاء، ولنجاح الحيوانات - لكن المستقبلات الحسيّة

تحويل الإشارات الحسيّة في الفئريّات				الجدول 1-45
عملية تحويل الإشارة	التركيب	الموقع	المستقبل	المنبه
<b>الاستقبال الحسيّ الداخلي</b>				
التغيّر في درجة الحرارة يفتح أو يغلّق قنوات أيونية في الغشاء.	نهايات عصبية حرة	الجلد، تحت المهاد	مستقبلات حرارة ومستقبلات برودة.	درجة الحرارة
التغيّر السريع أو الممتد في الضّغط يُغيّر شكل الغشاء.	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	طلائيّة الجلد	حويصلات ميسنر، مستقبلات جراب الشعر، خلايا ميركل، حويصلات روفيني.	اللمس
التغيّر الحاد في الضّغط يغيّر شكل الغشاء.	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	عميقة ضمن الجلد	حويصلات باسيني	الاهتزاز
المواد الكيميائية أو التغيّرات في الضّغط أو في درجة الحرارة تفتح أو تغلق قنوات أيونية في الغشاء.	نهايات عصبية حرة	في كلّ الجسم	مستقبلات الألم	الألم
شدّ المغزل يؤدي إلى تغير في شكل الغشاء.	نهايات عصبية حلزونية ملتفة حول مغزل العضلة	ضمن العضلات	مستقبلات الشدّ	شدّ العضلات
يؤدي شدّ جدار الشريان إلى تغير شكل الغشاء.	نهايات عصبية فوق طبقة رقيقة من جدار الشريان	الأفرع الشريانية	مستقبلات الضّغط	ضغط الدم
<b>الاستقبال الحسيّ الخارجي</b>				
يُغيّر حصى الأذن من شكل الخلايا الشعرية.	حصى الأذن وخلايا شعرية	الحجرات الخارجيّة للأذن الداخليّة	حويصلات التوازن	الجاذبية
حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.	مجموعة من الخلايا الشعرية	القنوات نصف الهلالية في الأذن الداخليّة	الكؤيس	الحركة
حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.	مجموعة من الخلايا الشعرية	ضمن تجاويف على سطح جسم السمكة	عضو الخط الجانبي	الاهتزاز
ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.	مستقبلات كيميائية: خلايا طلائيّة ذات خملات دقيقة	الفم، جلد الأسماك	خلايا براعم التذوّق	التذوّق
ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.	مستقبلات كيميائية: عصبونات مهدبة	الممرات الأنفية	عصبونات شمّية	الشّم
تحرك أمواج الصوت في السائل الشعر وتسبب انثناء الأغشية.	خلايا الشعر بين الغشاء القاعدي والغشاء السقفي	قوقعة الأذن الداخلية	عضو كورتي	السمع
يحفّز الضّوء عملية تؤدي إلى غلق قنوات أيونية.	تشكيلة من الصبغات الحساسة للضّوء	شبكة العين	خلايا العَصِيّ والمخاريط	البصر
مستقبلات تقارن درجة حرارة السطح مع الحجرتين الداخليتين.	مستقبلات درجة الحرارة في حجرتين	وجه الأفعى	عضو النقرة	الحرارة
تغير الحقول الكهربائية توزيع الأيونات على الأغشية.	حويصلات مغلقة ذات توزيع غير متناظر للأيونات	ضمن جلد الأسماك	حويصلات لورنزيني	الكهرباء
يحفّز الانحراف في المجال المغناطيسي سيالات عصبية.	غير معروف	غير معروف	غير معروفة	المغناطيسيّة

## ترصد المستقبلات الحسية المنبّهات

### الخارجية والداخلية

المستقبلات الخارجية **Exteroceptors** هي المستقبلات التي تحس بالمنبّهات التي تنشأ في البيئة الخارجية. نشأت حواس الفقرات الخارجية جميعها تقريباً في الماء قبل أن تغزو الفقرات اليابسة. نتيجة لذلك، فإن كثيراً من حواس فقرات اليابسة تدرك وتؤكد المنبّهات التي تنتقل جيداً في الماء، وذلك باستخدامها لمستقبلات احتفظت بها عند الانتقال من المحيط إلى اليابسة. فالسمع في الفقرات مثلاً، يحوّل المنبّهات المحمولة بالهواء إلى منبهات محمولة بالماء باستعمالها مستقبلات شبيهة بتلك التي نشأت أصلاً في الماء.

هناك القليل فقط من الأنظمة الحسية للفقرات التي تعمل جيداً في الماء، كالأعضاء الكهربائية في الأسماك، لا تستطيع العمل في الهواء، ولا توجد بين فقرات اليابسة. في المقابل، فإن بعض الفقرات التي تقطن اليابسة لها أنظمة حسية لا تستطيع العمل في البيئة المائية، كرصد الأشعة تحت الحمراء مثلاً.

ترصد المستقبلات الداخلية **Interoceptors** المنبّهات التي تنشأ من داخل الجسم. ترصد المستقبلات الداخلية هذه المنبّهات ذات العلاقة بطول العضلات، ودرجة توترها، ووضع أطراف الجسم، والألم، وكمياء الدم، وحجم الدم وضغطه، ودرجة حرارة الجسم. كثير من هذه المستقبلات أبسط من تلك التي ترصد البيئة الخارجية، ويُعتقد أنها أكثر شبيهاً بالمستقبلات الحسية البدائية. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف نناقش الأنواع المختلفة من المستقبلات الخارجية والداخلية بناءً على نوع المنبه الذي تخصّص كل منها في رصده (الجدول 1-45).

### يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات

تختلف المستقبلات الحسية بالنسبة إلى طبيعة المنبه البيئي الذي يحفّز نهاياتها الشجرية بأفضل صورة. وبشكل عام، يمكننا تمييز ثلاث مجموعات من المستقبلات:

1. **المستقبلات الآلية Mechanoreceptors** التي تنبها القوى الآلية مثل الضّغط، وهذه تشمل مستقبلات اللمس، والسمع، والتوازن.
2. **المستقبلات الكيميائية Chemoreceptors** التي ترصد المواد الكيميائية أو التغيرات الكيميائية، فحواس الشم والتذوق تعتمد على هذا النوع من المستقبلات.
3. **المستقبلات التي ترصد الطاقة Energy - detecting receptors** وتستجيب للطاقة الكهرومغناطيسية وللحرارة، فمستقبلات الضوء في العين ترصد طاقة الضوء، وكذلك مستقبلات الحرارة التي توجد في بعض الزواحف.

أبسط المستقبلات الحسية هي نهايات عصبية حرة تستجيب لانشاء أو لشد غشاء العصبون الحسي نتيجة للتغيرات في درجة الحرارة، أو في المواد الكيميائية، كالأكسجين في السائل خارج الخلايا. هناك مستقبلات حسية أخرى أكثر تعقيداً تتضمن ارتباطاً بين العصبونات الحسية وخلايا طلائية متخصصة.

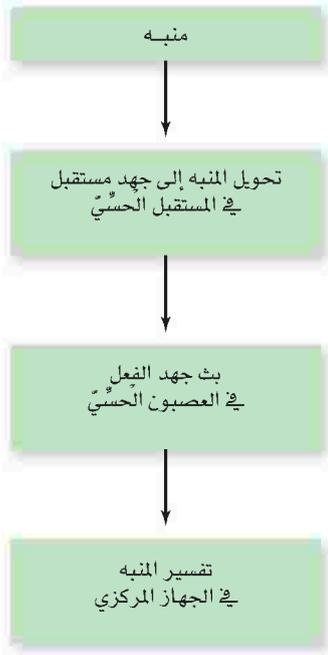
## تُنقل المعلومات الحسية في عملية ذات خطوات أربع

تنتقل المعلومات الحسية التي تلتقطها العصبونات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث يتم إدراك السيالات في عملية تتضمن أربع خطوات (الشكل 1-45):

1. التنبيه. يقع المنبه الفيزيائي على عصبون حسي، أو على مستقبل حسي يرتبط معه، ولكنه منفصل عنه.
2. التحويل. تتحول طاقة المنبه إلى جهود مترددة في الزوائد الشجرية للعصبون الحسي.
3. البث. تتطور جهود فعل في محور العصبون الحسي، ثم تنتقل إلى الجهاز المركزي عبر مسلك عصبي وارد.
4. التفسير. ينشئ الدماغ إدراكاً حسيّاً من الأحداث الكهروكيميائية التي تنتج عن التنبيه الوارد. ونحن ندرك الحواس الخمس بأعضائنا، وليس بأعضاء الإحساس.

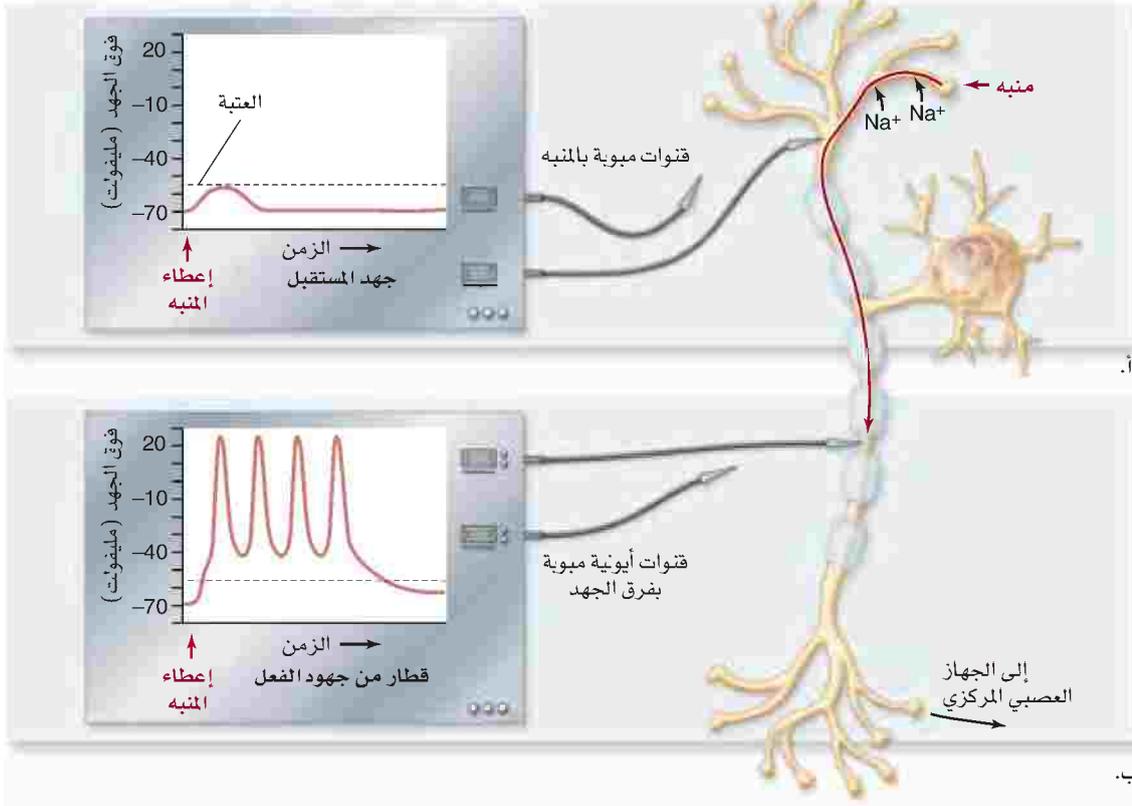
### يتضمن التحويل الإشارة الحسية قنوات أيونية موبية

تستجيب الخلايا الحسية للمنبهات؛ لأنها تمتلك قنوات أيونية موبية بالمنبه **Stimulus-gated ion channels** في أغشيتها. فالمنبّهات الحسية تجعل هذه القنوات الأيونية تفتح أو تغلق بناءً على النظام الحسي ذي العلاقة. في معظم الحالات، يُنتج المنبه الحسي إزالة استقطاب في خلية المستقبل مناظرة للجهد بعد التشابكي المهيح (وُصف في الفصل الـ 44) الذي ينتج في الخلية بعد التشابكية استجابة لناقل عصبي. تدعى إزالة الاستقطاب التي تحدث في المستقبل الحسي



(الشكل 1-45)

الطريق الذي تسلكه المعلومات الحسية. تُحوّل المنبّهات الحسية إلى جهد المستقبل الذي يستطيع أن يطلق جهود فعل من العصبون الحسي تنتقل إلى الدماغ، حيث تُفسر.



الأحداث في أثناء تحويل الإشارة الحسّية.  
 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.

وبشكل عام، توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهد الفعل، فمثلاً يُنتج منبه حسي معين أقوى بعشر مرات من منبه حسي آخر جهود فعل تكررهما ضعف تلك التي ينتجها المنبه الأضعف. تسمح هذه العلاقة للجهاز العصبي المركزي بتفسير قوة المنبه الحسّية بناءً على تكرار الإشارات القادمة.

تنقل المستقبلات الحسّية المعلومات عن البيئة (المستقبلات الأخرجية) وعن حالة الجسم الداخلية (المستقبلات الداخلية). يمكن تقسيم نوعي المستقبلات إلى مستقبلات آلية، وكيميائية، ومستقبلات ترصد الطاقة. تكرر جهود الفعل الصادرة من المستقبلات الحسّية يُعلم الجهاز المركزي عن شدة المنبه.

عند التنبيه جهد المستقبل Receptor potential (الشكل 45-2أ).  
 جهد المستقبل متدرّج، مثله مثل الجهد بعد التشابكي المهيّج؛ فكلما كان المنبه الحسّية أكبر كانت درجة إزالة الاستقطاب أكبر. كذلك يتضاءل حجم جهد المستقبل بالابتعاد عن مصدر التنبيه، وهذا يمنع المنبّهات الصغيرة ليست ذات العلاقة من الوصول إلى جسم الخلية الحسّية. وإذا كان جهد المستقبل أو تجميع جهود المستقبل كبيراً بدرجة كافية لإنتاج إزالة استقطاب تصل حد العتبة، فإنّ جهد فعل يُنتج ويسري على طول محور العصبون الحسّية إلى الجهاز المركزي (الشكل 45-2ب).  
 وكلما كان المنبه الحسّية أقوى، كانت درجة إزالة استقطاب جهد المستقبل أكبر، وكان تكرار جهود الفعل الناتجة أعلى (تذكر أنّ تكرار جهود الفعل، وليس تجميعها مسؤول عن نقل معلومات عن شدة المنبه).

## المستقبلات الآلية: اللمس والضغط

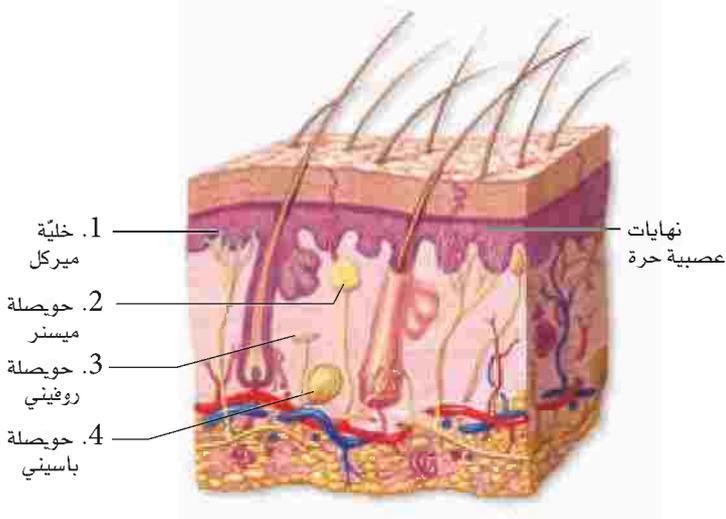
### تحذّر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع

يُدرّك المنبه الذي يسبب أو على وشك التسبب في أذى للأنسجة على أنه ألم. وتُدعى المستقبلات التي تنقل سيالات تُدرّك 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 كثيراً من المستقبلات الحسّية تستطيع أن تنتج إدراكاً للألم في الدماغ إذا ما نُبّهت بقوة كبيرة.

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 الأخرجية والداخلية. تخدم هذه المستقبلات بوصفها أمثلة جيدة على تخصص المستقبل في التركيب والوظيفة، حيث تستجيب للحرارة، والبرودة، والألم، واللمس، والضغط. وسنناقش هنا الألم واللمس والضغط التي ترصدها المستقبلات الجلدية الآلية. أما الحرارة والبرودة فسنناقش في جزء لاحق.

## ترصد مستقبلات مختلفة اللمس 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 أشكالاً مختلفة من الاتصال الفيزيائي المعروف بحاسة اللمس Touch.



تتكون معظم مستقبلات الألم من نهايات عصبية حرة تنتشر في الجسم، وبشكل خاص قرب السطوح، حيث يكون احتمال وقوع الأذى كبيراً. قد تستجيب مستقبلات ألم مختلفة لدرجات الحرارة المتطرفة، وللتبعية الألي الشديد جداً مثل اصطدام قوي، ولمواد كيميائية محددة في السائل خارج الخلوي، بما في ذلك بعض المواد التي تحررها الخلايا المصابة. تختلف عتبة هذه الخلايا الحسّية؛ فبعض مستقبلات الألم حساسة فقط لتهدك الأنسجة الفعلي، في حين يستجيب بعضها الآخر قبل حدوث تلف الأنسجة.

## القنوات الأيونية الآلية لجهد المستقبل

يمكن أن يعزى بعض أنواع تلف الأنسجة إلى درجات الحرارة المتطرفة، وفي هذه الحالة، أصبحت التفاصيل الجزيئية لكيفية إحداث المنبهات المؤذية لإحساس الألم واضحة لدينا، إذ يمكن تنبيه طائفة من بروتينات القنوات الأيونية الموجودة في مستقبلات الألم، تُدعى قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل، بدرجة الحرارة ما ينتج تدفقاً للأيونات الموجبة نحو الداخل، صوديوم وكالسيوم بشكل أساسي. يُسبب تياراً إزالة الاستقطاب هذا إطلاق جهود فعل من العصبون الحسّية، 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 الآلية لدرجة التغير في الحرارة، فبعضها يستجيب فقط لتغيرات في الحرارة لتلف الأنسجة، والآخر يستجيب لتغيرات طفيفة، وهكذا، فإننا نستطيع الاستجابة للإحساس بالحرارة والبرودة، إضافة إلى شعورنا بالألم الذي قد يصاحب الحرارة والبرودة المتطرفتين.

أولى القنوات الآلية لجهد المستقبل التي عُرفت تستجيب لمادة كاسبسين 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 المثنول، ما يفسر إحساس البرودة الذي نشعر به عند تناول هذه المادة (أقراص النعناع). يستطيع تنبيه القنوات الآلية لجهد المستقبل أن يُقلل استجابة الجسم للألم بضعاف حساسية العصبون الحسّية. تُفسر استجابة قتل الألم هذه سبب وجود مادة المثنول في شراب تخفيف السعال (الكحة).

## ترصد مستقبلات الحرارة التغيرات في الحرارة

يحتوي الجلد على مجموعتين من مستقبلات الحرارة Thermoreceptors التي هي نهايات شجرية معراة للعصبونات الحسّية 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.

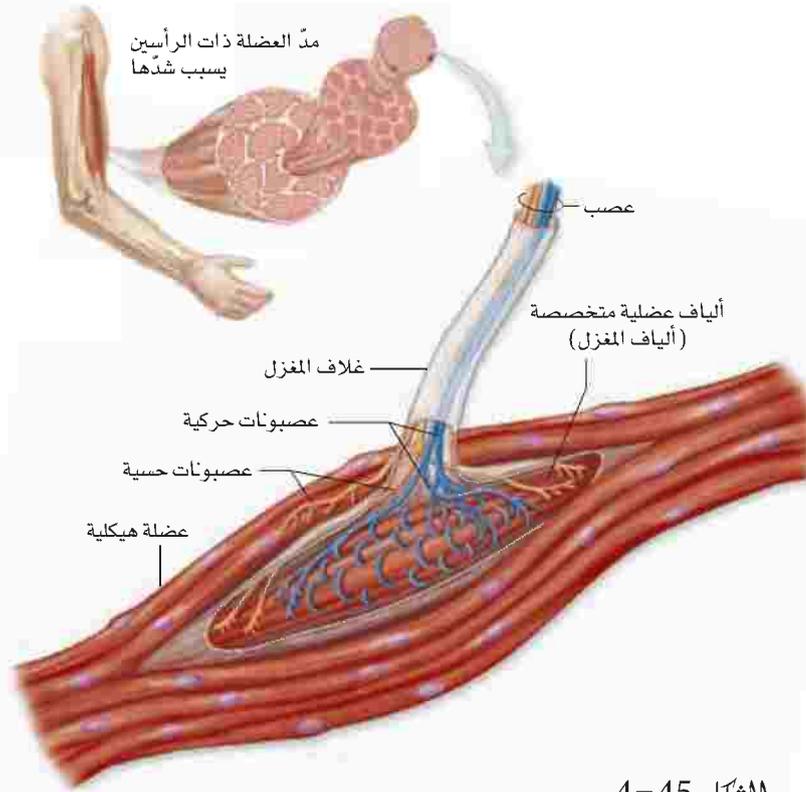
تنبّه مستقبلات البرودة بانخفاض درجة الحرارة، وتنبط بالتسخين، في حين تُنبّه مستقبلات الدفء بارتفاع درجة الحرارة، وتنبط بالتبريد. تقع مستقبلات البرودة تحت البشرة مباشرة، وهي أكثر عدداً من مستقبلات الدفء بثلاث إلى أربع مرات. تقع مستقبلات الدفء بشكل نموذجي في الأدمة الأعمق.

توجد مستقبلات الحرارة كذلك ضمن تحت المهاد في الدماغ، حيث ترصد درجة حرارة الدم الواصل إليها، ولهذا فهي تزود الجهاز المركزي بمعلومات عن درجة حرارة داخل (لب) الجسم، وتغير المعلومات القادمة من مستقبلات الحرارة في تحت المهاد من أبيض الجسم، وتنبه استجابات تزيد أو تقلل من درجة حرارة لب الجسم بحسب الحاجة.



## الشكل 45-3

المستقبلات الحسّية في جلد الإنسان. المستقبلات الجلدية قد تكون نهايات عصبية حرة، أو زوائد شجرية حسية ترتبط مع تراكيب داعمة أخرى.



(الشكل 45-4)

كيف يعمل مغزل العضلة. مغزل العضلة مستقبلٌ شدٌّ مغمور داخل العضلة الهيكلية. يُطيل شدُّ العضلة ألياف المغزل، وينبه النهايات الشجرية الحسّية الملتفة حوله. يدفع هذا العصبون الحسّي لإرسال سيالات إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث تتشابك مع عصبونات بينية، وفي بعض الأحيان مع عصبونات حركية.

عندما ينخفض ضغط الدم، ينقص تكرار السيالات التي تنتجها مستقبلات الضّغط. يستجيب الجهاز المركزي لهذا الانخفاض في الإشارات الواردة بأن يحفّز القسم الودي للجهاز العصبي الودي، مسبباً زيادة في معدل نبض القلب، وتضيّقاً في الأوعية الدموية. يؤدي كلا الأثرين إلى رفع ضغط الدم ما يدعم الاتزان الداخلي. وتؤدي زيادة ضغط الدم إلى زيادة السيالات في مستقبلات الضّغط التي تقلل نشاط القسم الودي، وتنبه بصورة معاكسة نشاط 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 الآلية لجهد المستقبل عن طريق الحرارة والبرودة، فيزال استقطاب العصبون الحسّي. توجد هذه القنوات أيضاً في مستقبلات الحرارة في الجلد وفي مواقع أخرى. ترصد مستقبلات الحرارة هذه التغيرات في طاقة الحرارة، وتنتج استجابات لاستعادة الاتزان الداخلي. ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة، فتمنع زيادة شدّها. ومستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم ضمن الشرايين.

تتركز مستقبلات متخصصة مورفولوجياً تستجيب للمس الرقيق في مناطق كأطراف الأصابع والوجه. وهي تُستخدم لتحديد موقع المنبّهات الجلدية بدقة بالغة. يمكن أن تكون هذه المستقبلات آنية (تُحفز بشكل متقطع) أو مستمرة (تُحفز بشكل مستمر). أما المستقبلات الآنية، فتشمل مستقبلات جراب الشعرة، وحوصلات ميسنر التي توجد على سطوح لا تحتوي شعراً كالأصابع، وراحة اليد، وحلمة الثدي.

تتألف المستقبلات المستمرة من حوصلات روفيني في البشرة، ونهايات قبة اللّمس (أقراص ميركل) الواقعة قرب سطح الجلد. ترصد هذه المستقبلات طول مدة اللّمس، والدرجة التي يسלט بها. تقع مستقبلات آنية حساسة للضّغط تدعى حوصلات باسيني عميقاً في الأنسجة تحت الجلدية. تتألف كل من هذه المستقبلات من نهاية محور وارد محاطة بمحفظة من طبقات متبادلة من خلايا نسيج ضام وسائل خارج خلوي. وعندما يُسلطُ ضغطٌ مستمرٌ على الحويصلة، فإنّ المحفظة المطاطية تمتص معظم الضّغط، فيتوقف المحور عن إنتاج سيالات. وهكذا ترصد حوصلات باسيني بداية الضّغط وانتهائه فقط، كما قد يحدث بشكل متكرر عندما يُوضَع جسمٌ متذبذبٌ على الجلد.

### ترصد المستقبلاتُ الخاصة طول العضلة ودرجة توترها

ينغرس مغزل العضلة Muscle spindle داخل العضلات الهيكلية للفقريات جميعها باستثناء الأسماك العظمية، وهو مستقبل شدّ حسي يمتد موازياً لبقية ألياف العضلة (الشكل 45-4). تتألف كل مغزل من ألياف عضلية عدة رقيقة مغلقة معاً، ويغذيها عصبون حسّي يحفز عندما تشد العضلة، والمغزل بالضرورة. يُدعى مغزل العضلة والمستقبلات الأخرى في الأوتار والمفاصل المستقبلات الخاصة Proprioceptors. تقدّم هذه المستقبلات الحسّية معلومات عن الوضع النسبي، وعن حركة أجزاء جسم الحيوان. ينقل العصبون الحسّي 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 تُشدُّ العضلة مدة قصيرة بضرب رباط صابونة الرّجل بمطرقة مطاطية فإنّ جهاز مغزل العضلة يُشدُّ. ينغمر جهاز المغزل داخل العضلة، وهو يشد كما تُشدُّ ألياف العضلة خارج المغزل. وتكون النتيجة حدوث جهد فعل يحفز العصبون الحركي الجسمي، ويجعل الرّجل تنتفض.

عندما تنقبض العضلة تسلط توتراً على الأوتار المتصلة بها. ويرصد عضو جولجي في الوتر Golgi tendon organ، وهو نوع آخر من المستقبلات الخاصة، هذا التوتر. فإذا أصبح التوتر عالياً، فإنها تبدأ فعلاً انعكاسياً بتبط العصبون الحركي الذي يغذي العضلة. هذا السلوك يضمن عدم انقباض العضلة بقوة كبيرة تؤدي إلى تلف الأوتار المرتبطة بها.

### مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم

يُرصّد ضغط الدم في موقعين رئيسيين في الجسم: أحدهما في الجيب السباتي، وهو توسع للشريان السباتي الداخلي الأيمن والأيسر الذي يزود الدماغ بالدم. أما الموقع الآخر فهو في القوس الأبهر، وهو ذلك الجزء من الأبهر القريب من نقطة خروجه من القلب. تحتوي جدران الأوعية الدموية في كلا الموقعين شبكةً بالغة التفرع من عصبونات حسية واردة تدعى مستقبلات الضّغط Baroreceptors وهي ترصد توتر أو درجة شدّ جدران الأوعية.

نظام الخط الجانبي من خلايا شعرية ضمن قناة طولية موجودة في جلد السمكة، وتمتد على طول كل جانب من جانبي الجسم وضمن مجموعة قنوات في الرأس (الشكل 45-15). تمتد الزوائد السطحية للخلايا الشعرية إلى داخل غشاء جيلاتيني يُدعى الكؤيس *Cupula*. وتغذى الخلايا الشعرية بعصبونات حسية تنقل سيالات إلى الدماغ.

الخلايا الشعرية لها زوائد عدة تشبه كل منها الشعرة، ولها تقريباً الطول نفسه، تُدعى الأهداب الصلبة المجسمة *Sterocilia*، وإن لها زائدة واحدة أطول تُدعى الهدب الحقيقي *Kinocilium* (الشكل 45-5ب). الأهداب الصلبة المجسمة هي في الحقيقة حملات دقيقة تحتوي ألياف أكتين، أما الهدب الأطول فهو هدب حقيقي، ويحتوي أنيبيبات دقيقة. تنتقل الاهتزازات خلال بيئة السمكة، فتنتج حركة في الكؤيس ما يسبب انثناء الزوائد. فعندما تنتهي الزوائد في اتجاه الهدب الحقيقي، فإن الخلية الحسّية تنبه، وتنتج جهداً مستقبلياً. نتيجة لذلك، فإن تكرار جهود الفعل الناتجة عن العصبون الحسّي تزداد. في المقابل، إذا انثنت الأهداب المجسمة في الاتجاه المعاكس، فإن نشاط العصبون الحسّي يتم تثبيطه.

### تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزازات

يسمح تركيب الأذن بتحويل أمواج الصوت إلى سيالات عصبية اعتماداً على خلايا حسية آلية كتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي. وسوف نناقش أولاً 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.

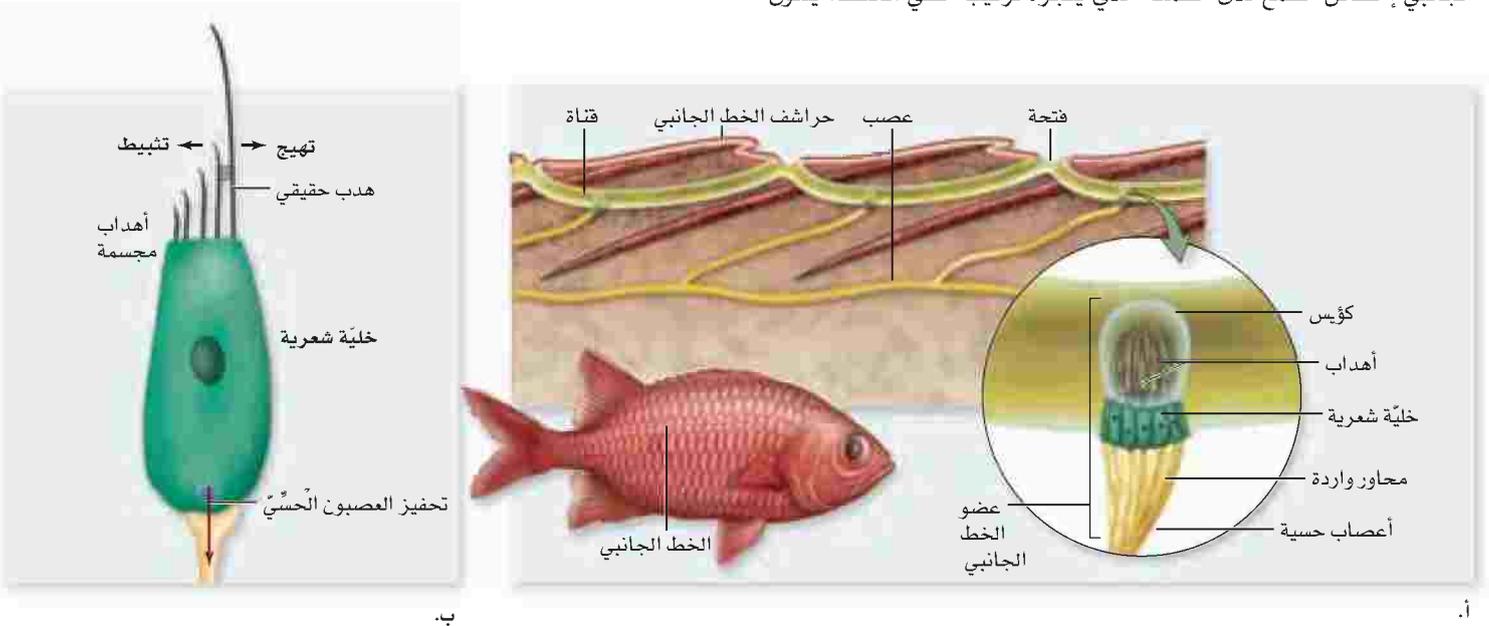
يتمّ رصد أمواج الصّوت أو السّمع **Hearing** بصورة أفضل في الماء منه في الهواء؛ لأنّ الماء ينقل أمواج الضّغط بصورة أكثر كفاءة. وعلى الرّغم من هذا القصور، فإنّ السّمع يُستخدم بشكل واسع من قِبَل حيوانات اليابسة لرصد بيئاتها، وللتواصل مع أفراد النوع وتحريّ مصادر الخطر المحتملة. تنتقل المنبّهات الصوتية مسافة أبعد وبسرعة أكبر من المنبّهات الكيميائية. لكن المنبّهات السّمعية 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 ممكناً من خلال عمل مستقبلات آلية متخصصة كانت قد تطورت أصلاً في المخلوقات المائية. وإن الخلايا ذات العلاقة برصد الصّوت ترتبط تطوريّاً بأنظمة الإحساس بالجاذبية التي سنناقشها في نهاية هذا الجزء.

### يرصدُ نظام الخط الجانبي في الأسماك الاهتزازات منخفضة التردد

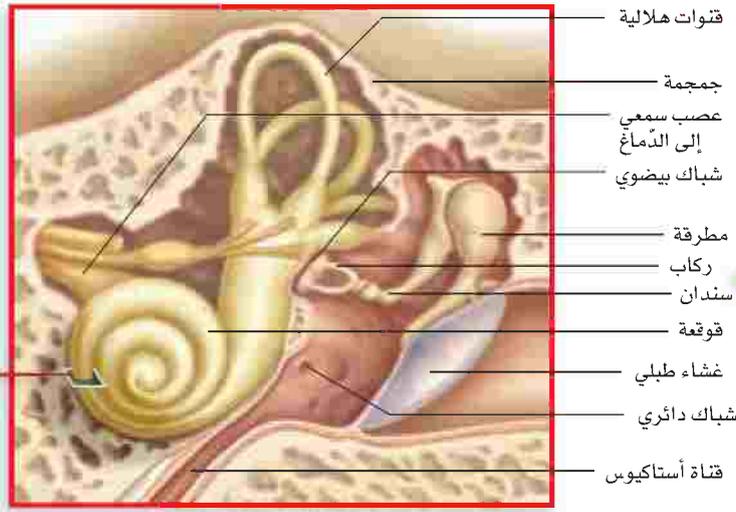
يقدم نظام الخط الجانبي **Lateral line system** في الأسماك، إضافة إلى السّمع، نوعاً من «اللمس البعيد» فيمكنها من الإحساس بالأجسام التي تعكس أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد. يمكن هذا السمكة من رصد فريستها، ومن السباحة بتناغم مع بقية «قطيعها» مثلاً. ويمكن سمكة الكهوف العمياء من الإحساس ببيئتها برصد التغيرات في نمط تدفق الماء الذي يمرّ على مستقبلات الخط الجانبي.

يوجد نظام الخط الجانبي في يرقات البرمائيات، ولكنه يُفقد في أثناء التحوّل، وهو لا يوجد في أيّ من فقريات اليابسة. يكمل الإحساس الذي يقدمه نظام الخط الجانبي إحساس السّمع لدى السمكة الذي يُنجزه تركيبٌ حسيّ مختلف. يتكون

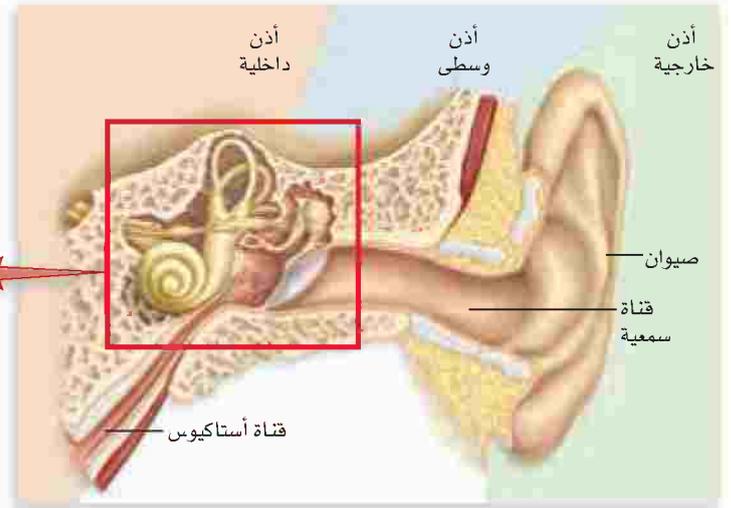


أ. الشكل 45-5

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 الحسّية المرتبطة مع الخلايا الشعرية. ب. الخلايا الشعرية مستقبلات آلية ذات أهداب تشبه الشعرة تندفع خلال غشاء جيلاتيني. تمتلك الخلايا الشعرية لنظام الخط الجانبي (والتيه الغشائي في أذن الفقريات الدّاخلية) عدداً من أهداب أصغر تدعى الأهداب المجسمة، وهدباً واحداً أكبر يدعى الهدب الحقيقي. عندما تنتهي الأهداب في اتجاه الهدب الحقيقي، تفرز الخلية الشعرية ناقلاً كيميائياً يزيل استقطاب العصبون الحسّي المرتبط بها. أما انثناء الأهداب في الاتجاه المعاكس فيعطي تأثيراً مثبطاً.



ب.



أ.

## الشكل 45-6

تركيب أذن الإنسان ووظيفتها. تركيب أذن الإنسان مبين في تكبيرات متلاحقة لتوضيح الأجزاء الوظيفية (أ-د). تمر أمواج الصوت خلال قناة الأذن، فتنشأ اهتزازاً في غشاء الطبلة ما يسبب حركة في عظيمات الأذن الوسطى (المطرقة والسندان والركاب) ضد غشاء داخلي (الشباك البيضوي). ينشأ هذا الاهتزاز أمواج ضغط في السائل الموجود في القنوتات الدهليزية والطبلية بالقوقعة. تسبب أمواج الضغط هذه انثناء أهداب الخلايا الشعرية ما يُنتج إشارات في العصبونات الحسية.

## تركيبات السمع في الأسماك

تنتقل أمواج الصوت خلال جسم السمكة بالسهولة نفسها التي تنتقل بها خلال الماء المحيط؛ وذلك لأن جسم السمكة مكوّن من الماء بشكل أساسي. ولكي يتم رصد الصوت، فإننا نحتاج إلى جسم ذي كثافة مختلفة. في كثير من الأسماك، يقوم بهذه الوظيفة تركيب يدعى **حصى الأذن Otoliths** مكوّن من بلورات كربونات الكالسيوم. يوجد حصى الأذن في عضو حصى الأذن في التيه **Labyrinth** الغشائي الذي هو نظام من حجرات وأنايب 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 أهداباً مجسمة تبرز من سطحها.

في أسماك القطل، والمتموّه، والماصة، يقوم بهذه الوظيفة مئانة السباحة المملوءة بالهواء التي تهتز مع أمواج الصوت. ثم تقوم سلسلة من عظام صغيرة تدعى عظيمات وِبَر **Weberian ossicles** بنقل الاهتزازات إلى الخلايا الشعرية للتية في بعض هذه الأسماك.

## تركيبات السمع في فقريات اليابسة

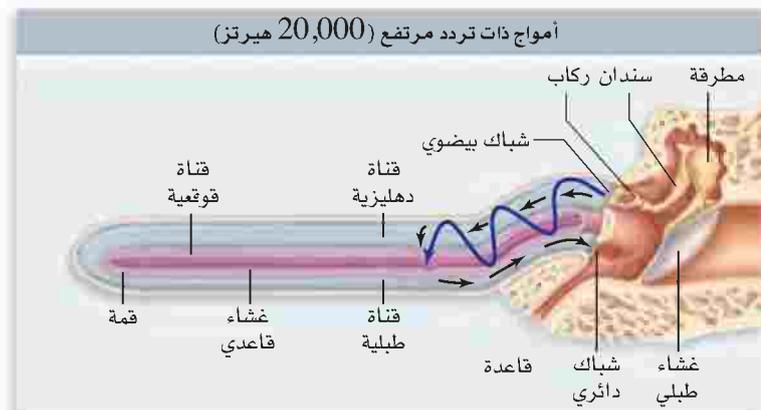
يمكن توجيه الاهتزازات في الهواء، في أذن فقريات اليابسة، خلال قناة الأذن نحو طبلة الأذن أو غشاء الطبلة. تشكل هذه التركيبات جزءاً من **الأذن الخارجية Outer ear**. تسبب اهتزازات غشاء الطبلة حركة لثلاث عظام صغيرة (عظيمات) هي: **المطرقة Malleus** و**السندان Incus** و**الركاب Stapes**، وكلها موجودة في تجويف عظمي يُدعى **الأذن الوسطى Middle ear** (الشكل 45-16، ب). تناظر عظيمات الأذن الوسطى عظيمات وِبَر في الأسماك.

تتصل الأذن الوسطى بالحنجرة عن طريق أنبوب **أستاكيوس Eustachian tube** الذي يدعى أيضاً أنبوب السمع، وهو يساوي ضغط الهواء بين الأذن الوسطى والبيئة الخارجية. ويمثل صوت حركة الهواء الذي نشعر به عند إقلاع الطائرة، أو عند القيادة صعوداً إلى قمة جبل مرتفع مساواة للضغط على جانبي طبلة الأذن.

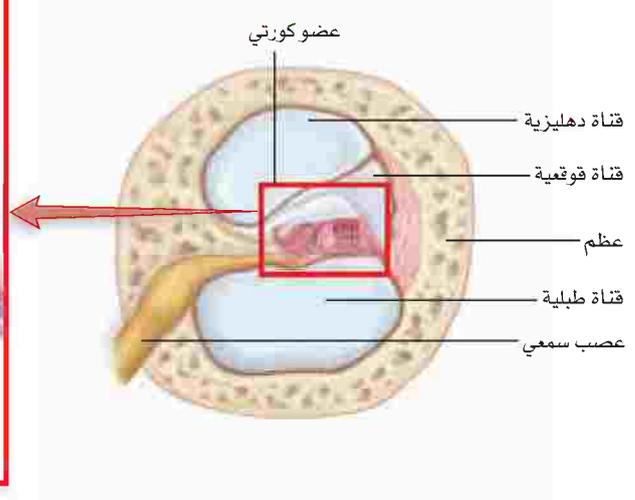
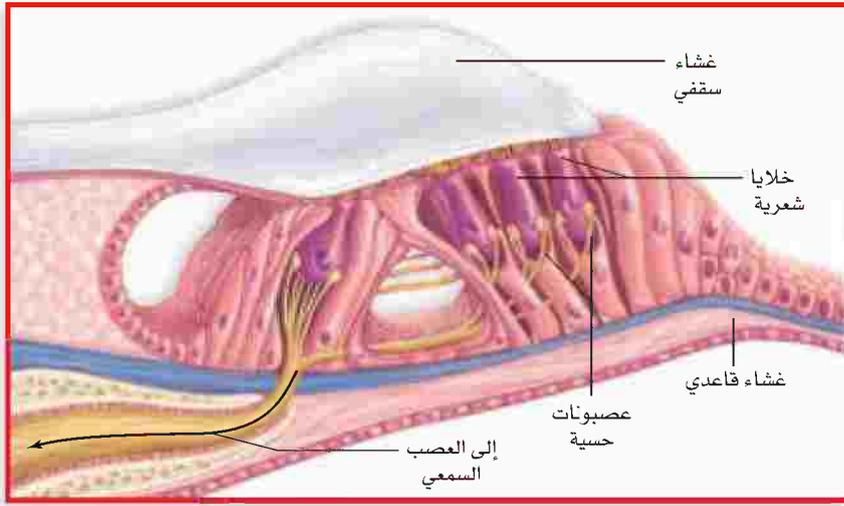
يهتز الركاب فوق غشاء مرن هو الشباك البيضوي **Oval window** الذي يعود إلى **الأذن الداخلية Inner ear**. وحيث إنّ الشباك البيضوي أصغر قطرًا من غشاء

## الشكل 45-7

تحديد موقع التردد في القوقعة. القوقعة مبيّنة هنا، وقد فُردت لفاتها، بحيث يُرى طول الغشاء القاعدي. تهتز الألياف ضمن الغشاء القاعدي استجابة لترددات المختلفة للصوت المرتبطة بحدة الصوت. وهكذا، فإنّ المناطق المختلفة للغشاء القاعدي تبدي أقصى اهتزاز استجابة لترددات الصوت المختلفة. لاحظ أن الأصوات ذات التردد (والحدة) المرتفع تسبب اهتزاز الغشاء القاعدي قريباً من قاعدته، ولكن الترددات المتوسطة (ب) والترددات المنخفضة (ج) تسبب اهتزازاً أقرب إلى القمة.



أ.



عندما يهتز الغشاء القاعدي، فإن أهداب الخلايا الشعرية تنثني استجابة لحركة الغشاء القاعدي بالنسبة إلى الغشاء السقفي. بسبب انثناء هذه الأهداب المجسمة في اتجاه ما إزالة استقطاب في الخلايا الشعرية، في حين يسبب انثناءها في الاتجاه المعاكس إعادة استقطاب، وربما زيادة استقطاب الغشاء. تحفز الخلايا الشعرية بدورها إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّية التي تنقل نشاطها إلى الدماغ، فيفسره على أنه أصوات.

#### تحديد موقع تردد الأصوات في القوقعة

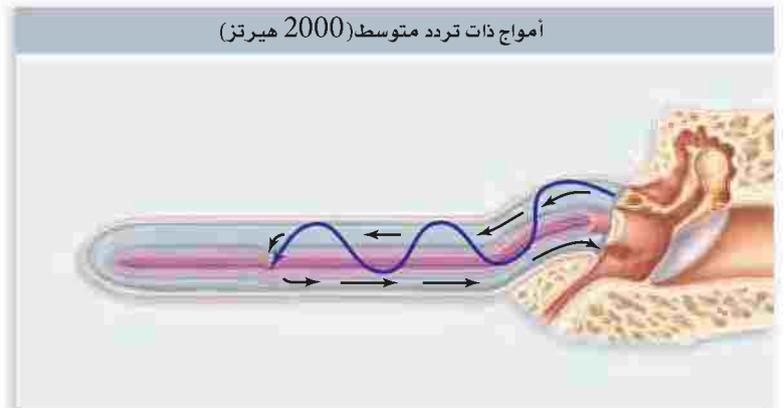
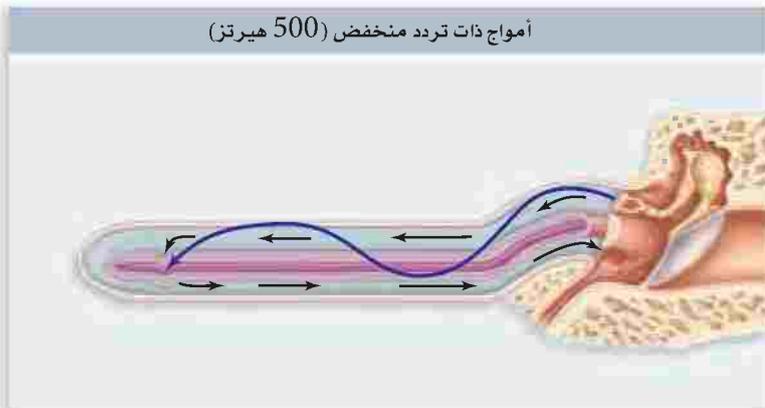
يتكون الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف مطاطية بدرجات متفاوتة من الطول والصلابة، فيشبه بذلك أوتار أداة موسيقية، تنغمر في مادة جيلاطينية. تكون الألياف عند قاعدة القوقعة (قرب الشباك البيضوي) قصيرة وصلبة، ولكنها تكون عند الطرف البعيد للقوقعة (قمة القوقعة) أطول بخمس مرات، وأكثر مرونة بمئة مرة. لهذا، فإن تردد الرنين للغشاء القاعدي سيكون أعلى عند القاعدة مما هو عليه عند القمة، فالقاعدة تستجيب لأصوات ذات حدة أو تردد أعلى. أما القمة، فإنها تستجيب لأصوات منخفضة التردد.

عندما تدخل موجة من طاقة الصوت 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 قريباً من تردد أمواج الصوت، ما ينتج أكبر إزاحة للغشاء القاعدي عند تلك النقطة (الشكل 45-7). نتيجة لذلك، فإن إزالة استقطاب الخلية الشعرية هناك ستكون أعلى ما يمكن،

الطبلية، فإن اهتزاز الركاب فوقه الذي ينتج قوة أكبر على وحدة المساحة، ينتقل إلى الأذن الداخليّة. تتألف الأذن الداخليّة من قوقعة Cochlea وهي تركيب يحتوي جزءاً 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 الطبلية Tympanic duct (الشكل 45-6 ج). 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 الطبلية، فتدفع غشاء مرناً 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 اهتزازاً في قناة القوقعة. تشكل قاعدة قناة الطبلية من غشاء مرّن جداً يدعى الغشاء القاعديّ Basilar membrane الذي يهتز الآن استجابة لأمواج الضّغط هذه. يحتوي سطح الغشاء القاعدي على خلايا شعرية حسية. وتدفع الأهداب الصلبة المجسمة للخلايا الشعرية هذه في غشاء جيلاطيني عالق فوقها يُدعى الغشاء السقفي Tectorial membrane. يعرف هذا الجهاز الحسّية المكون من الغشاء القاعدي، والخلايا الشعرية، وما يرتبط بها من عصبونات حسية، والغشاء السقفي معاً بعضو كورتي Organ of Corti (الشكل 45-6 د).



## بعض الفقرات لديها القدرة على الملاحظة عن طريق الصوت

نظرًا لأن لفقرات اليايسة أذنين تقعان على جانبي الرأس، فإن المعلومات التي يقدمها السمع يمكن أن تستخدم في تحديد اتجاه مصدر الصوت بدرجة من الدقة. تختلف مصادر الصوت في قوتها، وإن الأصوات تضعف وتنعكس بدرجات مختلفة بحسب الأجسام التي تعترضها في البيئة. لذا، فإن مجسات السمع لا تشكل مقياسًا للمسافة يُعتمدُ 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 طريقه، حتى إن كانت سلكًا قطره أقل من مليمتر واحد. وتستخدم الزبابة شكلًا مماثلًا من «الرؤية دون ضوء» تحت الأرض، كما تفعل ذلك الحيتان والدلافين تحت الماء. هذه الثدييات جميعها قادرة على إدراك وجود الأشياء، وبعدها باستخدام الصوت.

ترسل هذه الثدييات أصواتًا، ومن ثم تقرر الزمن الذي تحتاج إليه هذه الأصوات لكي تصل إلى عائق ما، ثم تعود إلى الحيوان. وتُدعى هذه العملية تحديد 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 الصوتي السمعي.

إن القدرة على الرؤية في الظلام فتحت أمام الخفاش مؤئلًا بيئيًا كان مقتصرًا بشكل أساسي على الطيور؛ لأن على الطيور أن تعتمد على الرؤية. ليس هناك طيور ليلية المعيشة حقًا، حتى اليوم فهو يعتمد على الرؤية لكي يصطاد، وهو لا يستطيع الطيران في الليالي حالكة الظلمة.



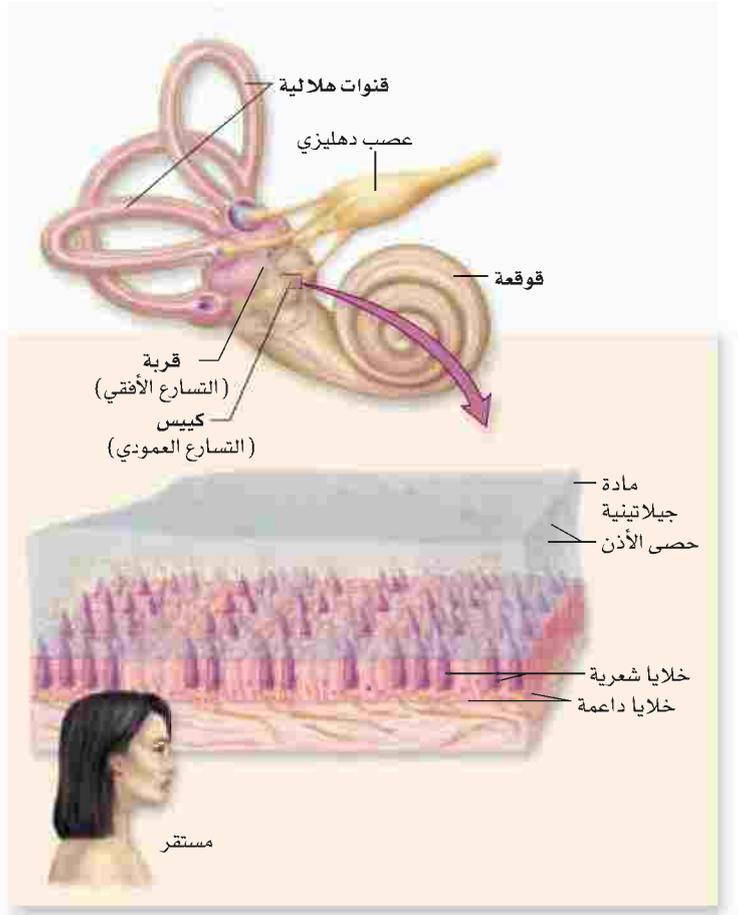
ب.

وستُبه المحاور الحسية من تلك المنطقة أكثر من أي منطقة أخرى. وعندما تصل جهود الفعل هذه إلى الدماغ، فإنها تُفسَّر على أنها أصوات ذات تردد معين، أو ذات حدة معينة.

## مدى السمع في فقرات اليايسة

تحدد مرونة الغشاء القاعدي مدى تردد السمع في الإنسان ليقع بين 20 و 20,000 موجة في الثانية (هيرتز) في الأطفال. وتتناقص قدرتنا على سماع الأصوات عالية التردد تدريجيًا في وسط العمر. وتستطيع فقرات أخرى أن 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 الدماغ، والسيالات 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.



أ.

## الشكل 45-8

تركيب القربة والكيبس ووظيفتهما. أ. المواقع النسبية للقربة والكيبس ضمن التيه الغشائي للأذن الداخلي للإنسان. يبين التكبير المادة الجيلاتينية التي تحتوي حصى الأذن، وتغطي الخلايا الشعرية. ب. عندما ينحني رأسك إلى الأمام، فإن الجاذبية تغير من شكل المادة الجيلاتينية وفي اتجاه الحركة. يجعل هذا الأهداب المجسمة في الخلايا الشعرية تنبث منبهة بذلك العصبونات الحسية.

ولأنّ الخفاش قادر على النشاط والفعالية في الظلام الدامس، فإنه واحد من أكثر رتب الثدييات تعددًا وانتشارًا. إنَّ 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 داخليًا بوصفها طريقة لرصد الاهتزازات، بتطور أعضاء الإحساس التي ترصد وضع الجسم في الفراغ وحركاته مثل التسارع.

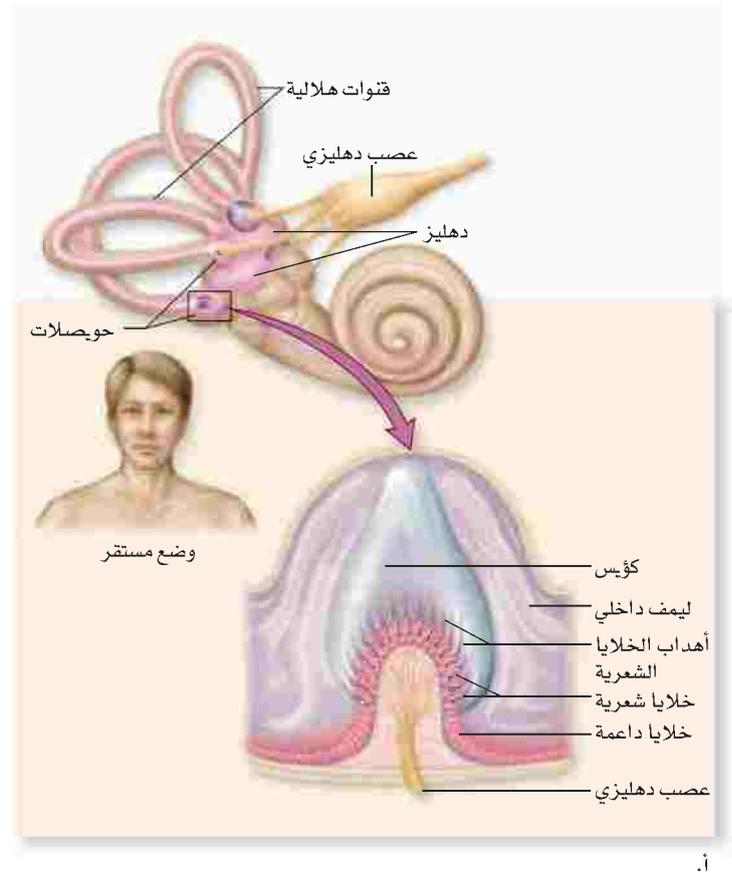
يمكن لمعظم اللافقريات توجيه نفسها بالنسبة إلى الجاذبية عن طريق تركيب يدعى كيس التّوازن Statocyst. يتكون كيس التّوازن بشكل عام من خلايا شعرية مدببة تنغمر أهدابها في غشاء جيلاتيني يحتوي بلّورات من كربونات الكالسيوم. هذه الحصى؛ حصى التّوازن Statoliths، تزيد كتلة الغشاء الجيلاتيني، بحيث يستطيع ثني الأهداب عندما يغير الحيوان وضعه. فإذا مال الحيوان نحو اليمين مثلاً، فإنّ الغشاء والحصى تنثني الأهداب نحو اليمين، ويحفّز بذلك العصبونات الحسيّة ذات العلاقة.

يوجد تركيب مماثل في التيه الغشائي للأذن الدّاخلية للفقريات. يحاط هذا التيه بعظم وباللييف الخارجي الذي يشبه في تركيبه تركيب سائل الأنسجة. وعلى الرّغم من تعقيدته، فإنّ التركيب بكامله في الإنسان صغير، ويصل إلى حجم حبة البازيلاء فقط.

## تركيب التيه والقنوت نصف الهلالية

تتكون مستقبلات الجاذبية في الفقريّات من حجرتين في التيه الغشائي تدعيان القربة Utricle والكيس Saccule (الشكل 45-8). في هذين التركيبين، خلايا شعرية ذات أهداب صلبة مجسمة وهذب حقيقي طويل شبيه بتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي في الأسماك. وتنغمر الزوائد التي تشبه الشّعْر ضمن غشاء جيلاتيني، هو غشاء الحصى الذي يحتوي بلّورات كربونات الكالسيوم. وحيث إنّ عضو حصى الأذن موجّه بشكل مختلف في القربة عنه في الكيس، فإنّ القربة أكثر حساسية للتسارع الأفقي (كما في سيارة متحركة) والكيس أكثر حساسية للتسارع العمودي (كما في مصعد كهربائي). في كلتا الحالتين يسبب التسارع انثناء الأهداب المجسمة، فينتج بالضرورة جهود فعل في العصبونات الحسيّة ذات العلاقة.

يتصل التيه الغشائي في القربة والكيس مع ثلاث قنوت نصف هلالية Semicircular canals موجهة في مستويات مختلفة، بحيث ترصد التسارع الزاوي (الذي يحدث بزواوية معينة) في أيّ اتجاه (الشكل 45-9). يوجد في نهايات القنوت حجرات منفتحة 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 اللييف الداخلي لكلّ قناة نصف هلالية.



الشكل 45-9

تركيب القنوتات الهلالية. مواقع القنوتات الهلالية بالنسبة إلى بقية الأذن الدّاخلية. أ. تكبير لمقطع في إحدى الحويصلات، مبينا كيف تنغرز أهداب الخلايا الشعرية في الكؤيس. ب. التسارع الزاوي في مستوى القنوتات الهلالية يسبب انثناء الكؤيس، فتنبه بذلك الخلايا الشعرية.

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 تنتهي به الأهداب. ويشبه هذا إلى حد كبير الطريقة التي يعمل بها نظام الخط الجانبي في الأسماك. فإذا انحنى الأهداب المجسمة في اتجاه الهدب الحقيقي، ينتج جهد مستقبل ينبه إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسية المتصلة. تُدعى القربة، والكيس، والقنوات الهلالية معاً الجهاز الدهليزي Vestibular system. يزودنا كل من الكيس والقربة بإحساس للتسارع الخطي. أما القنوات الهلالية، فتزودنا بإحساس للتسارع الزاوي. ويستخدم الدماغ المعلومات القادمة من الجهاز الدهليزي عن وضع الجسم في الفراغ للمحافظة على التوازن والاتزان.

تهتز عظيمات الأذن الوسطى استجابةً لأمواج الصوت، فتحدث اهتزازاً في السائل داخل الأذن الداخلية. يسبب هذا الاهتزاز انثناء الخلايا الشعرية ما يحول طاقة الصوت إلى جهود فعل. الغشاء القاعدي أكثر استجابة للترددات المرتفعة عند قاعدته، ولترددات المنخفضة عند قمته، فيسمح بذلك بتمييز الأصوات ذات الترددات المختلفة. تستخدم بعض الثدييات كالفخاش الصوت لمعرفة موقعها وموقع الأجسام الأخرى بطريقة تحديد الموقع بصدى الصوت. ترصد الخلايا الشعرية في عضو الخط الجانبي في الأسماك حركات الماء. تعطي الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي لفقرات اليابسة إحساساً بالتسارع وبالتوازن.

## المستقبلات الكيميائية: الذوق، والشم، ودرجة الحموضة (درجة الرقم الهيدروجيني)

تقع براعم التذوق لفقرات اليابسة جميعها في طلائية اللسان والتجويف الفمي ضمن مناطق مرتفعة تدعى حلقات *Papillae* (الشكل 45 - 10). وبراعم التذوق هي تراكيب شكلها كالبصل، وتضم 50-100 خلية تذوق، وكل خلية لها نتوءات إصبعية تدعى خملات دقيقة تبرز من خلال فتحة عند قمة برعم التذوق تدعى ثقب التذوق *Taste pore* (الشكل 45-10 ج). تذوب المواد الكيميائية من الغذاء في اللعاب، وتصبح في تلامس مع خلايا التذوق عن طريق ثقب التذوق.

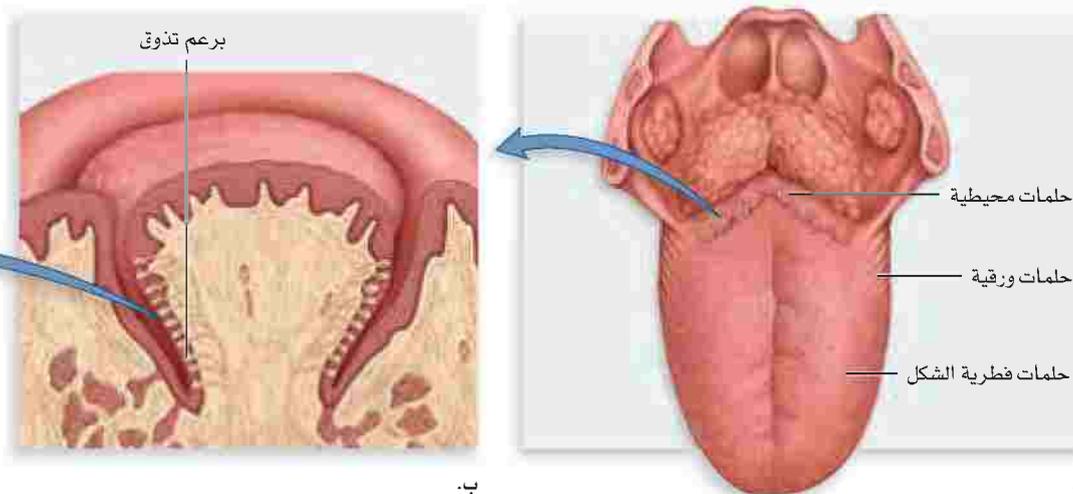
تعمل المواد الكيميائية التي تنتج طعمًا مالحًا وطعمًا حامضيًا، ضمن براعم التذوق، مباشرة عبر قنوات أيونية. والنمط التذوقي المالح النموذجي يُعزى إلى أيونات  $Na^+$  التي تنتشر عبر قنوات صوديوم إلى داخل الخلايا في الخلايا المستقبلية في براعم التذوق. يزيل دخول الصوديوم هذا استقطاب الغشاء، فيسبب تحرر الناقل العصبي من الخلية المستقبلية ما يحفز العصبون الحسي الذي يرسل سيالاً إلى الدماغ. وتعمل الخلايا التي ترصد التذوق الحامضي بطريقة مماثلة فيما عدا أنها ترصد تركيز أيون هيدروجين ( $H^+$ ). يرتبط التذوق الحامضي بزيادة تركيز البروتونات التي تستطيع أن تزيل استقطاب الغشاء عندما تنتشر خلال قنوات أيونية.

تحتوي بعض الخلايا الحسية، التي تدعى المستقبلات الكيميائية، بروتينات غشائية تستطيع الارتباط بمواد كيميائية معينة، أو برابط في السائل خارج الخلايا. واستجابة لهذا التفاعل الكيميائي، فإن استقطاب غشاء العصبون الحسي يُزال، ويُنتج جهود فعل. تُستخدم المستقبلات الكيميائية في الإحساس بالتذوق وبالشم، وإنها مهمة في رصد التركيب الكيميائي للدم وللسائل الدماغي الشوكي.

### يرصد التذوق الغذاء المحتمل ويحلله

إن إدراك التذوق، مثله مثل إدراك اللون؛ مزيج من عوامل فيزيائية ونفسية. ويقسم هذا بصورة عامة إلى خمس مجموعات: الحلو، والحامض، والمالح، والمر، والشهي *Umami* (إدراك طعم جلوتاميت، وأحماض أمينية أخرى). تتوسط براعم التذوق - وهي مجموعات من خلايا طلائية حساسة كيميائياً، وتتصل مع عصبونات حسية - حاسة الذوق في الفقرات. في الأسماك تكون براعم التذوق مبعثرة فوق سطح الجسم، وهي أكثر المستقبلات الكيميائية المعروفة في الفقرات حساسية، فهي حساسة بشكل خاص للأحماض الأمينية، إذ إنها تستطيع أن تميز في سمكة القط مثلاً بين حمضين أميين مختلفين بتركيز أقل من 100 جزء في البليون (1 جرام، في 10,000 لتر من الماء) ! إن القدرة على تذوق الماء المحيط مهمة جداً للأسماك التي تعيش على القعر، حيث يمكنها الإحساس بوجود الغذاء في بيئة ضبابية غالباً.

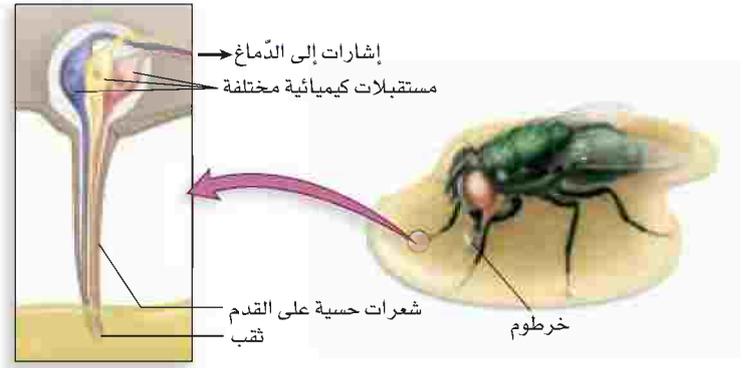
### الشكل 45-10



التذوق. أ. يمتلك لسان الإنسان نتوءات تدعى حلقات تحمل براعم التذوق. تتموضع أنواع مختلفة من براعم التذوق على مناطق من اللسان. ب. تنغمر مجموعات من براعم التذوق ضمن الحلمة الواحدة. ج. براعم التذوق المفردة مجموعات من المستقبلات الكيميائية ذات شكل بصلي، وتمتد نحو الفم عن طريق ثقب. د. صورة بالمجهر الضوئي لبراعم التذوق في إحدى الحلقات.

## يستطيع الشم أن يتعرف عدداً كبيراً من الجزيئات المعقدة

تضم حاسة الشم (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 الشم بالطريقة نفسها التي تستخدم بها الأسماك حاسة التذوق، أي لفحص عينات من البيئة الكيميائية حولها.

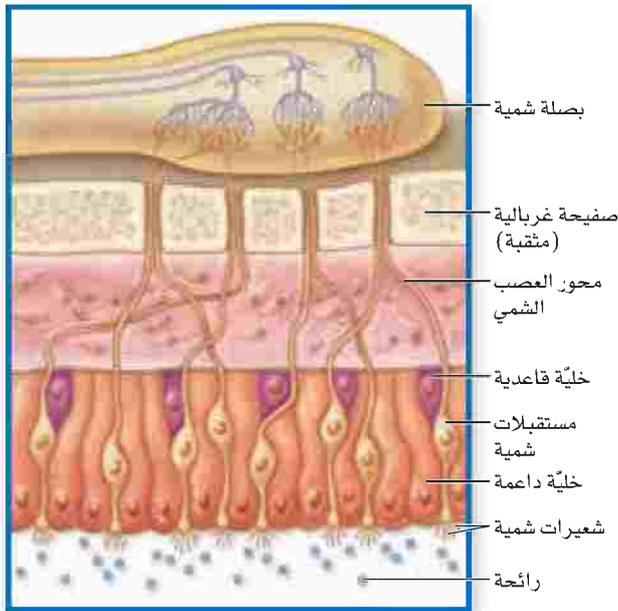
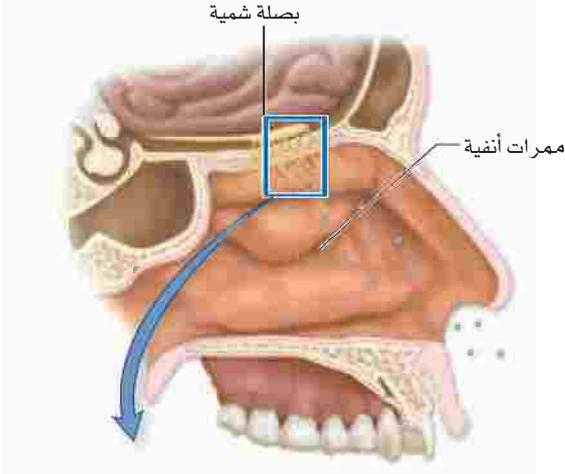


الشكل 45-11

تتذوق كثير من الحشرات بأقدامها. في الذبابة السرور المبينة هنا، تمتد المستقبلات الكيميائية في الشعرات الحسّية 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.

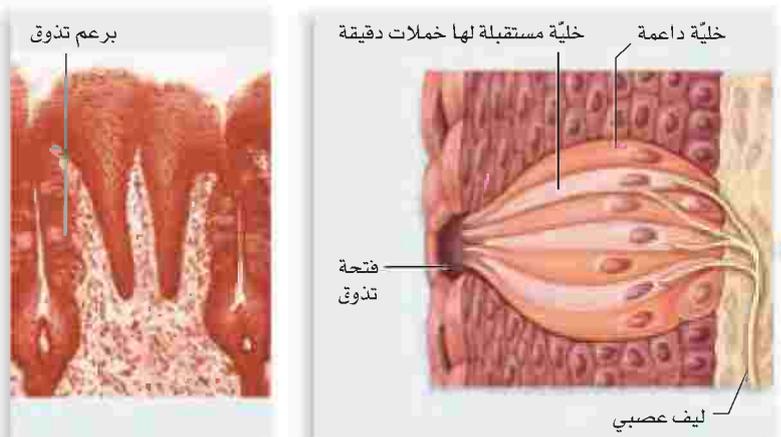
تكون آلية رصد التذوق الحلو، والمر، والشهي غير مباشرة. في هذه الحالة تستطيع المواد التي تقع ضمن هذه المجموعات الارتباط بمستقبل مرتبط ببروتين G (الفصل الـ 9) يكون نوعياً لكل مجموعة. إن طبيعة هذه المستقبلات وتوزيعها تشكل مساحة واسعة للاستقصاء النشط، لكن البيانات الحديثة تشير إلى أن الخلايا المستقبلية المفردة في براعم التذوق تترجم نوعاً واحداً فقط من المستقبل. يقود هذا إلى خلايا لها مستقبلات للحلو، أو للمر، أو للشهي. عندئذ، فإن تنشيط أي من هذه المستقبلات المرتبطة ببروتين G سيلتقي عند مسلك ترميز واحد يقود إلى تحرر ناقل عصبي من الخلايا المستقبلية لتنشيط عصبون حسي، وإرسال سيال إلى الدماغ. هناك ستفاعل هذه السيالات مع عصبونات حسية أخرى تحمل معلومات ذات علاقة بالرائحة (سنصفها لاحقاً). في هذا النموذج، فإن الأذواق المختلفة تُشفر إلى الدماغ بناءً على أي خلية حسية جرى تنشيطها.

كثير من المفصليات لها مستقبلات كيميائية للتذوق كما للفقريات. فالذبابة مثلاً، وبسبب طريقة بحثها عن الطعام، لها مستقبلات تذوق في شعيرات حسية واقعة على أقدامها. تحتوي الشعيرات الحسّية تشكيلة من المستقبلات الكيميائية القادرة على تذوق السكر والملح، وغيرها بتكامل المُنبّهات من هذه المستقبلات الكيميائية (الشكل 45-11). فإذا ما وَطِئَت الذبابة على غذاء محتمل، فإن خرطومها (جهاز التغذية الأنبوبي) يمتد للتغذية.



الشكل 45-12

الشم. يرصد الإنسان الروائح عن طريق عصبونات شمية (خلايا مستقبلية) تقع في بطانة الممرات الأنفية. تنقل محاور هذه العصبونات سيالات مباشرة إلى الدماغ عبر العصب الشمي. تجدد الخلايا القاعدية عصبونات شمية جديدة لتحل محل الخلايا الميتة أو المتهتكة. تعيش العصبونات الشمية نحو شهر واحد بصورة نموذجية.



حساسة بشكل أساسي لدرجة حموضة البلازما، والمستقبلات الكيميائية المركزية **Central chemoreceptors** الموجودة في النخاع المستطيل في الدماغ التي هي حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي. عندما يكون معدل التنفس منخفضاً يزداد تركيز ثاني أكسيد الكربون في البلازما منتجاً المزيد من حمض الكربونيك ومسبباً انخفاضاً في درجة حموضة الدم. يستطيع ثاني أكسيد الكربون أن يدخل السائل الدماغي الشوكي، ويخفض درجة الحموضة، وبذا ينبه المستقبلات المركزية. يؤثر هذا التنبيه بشكل غير مباشر في مركز السيطرة التنفسي الموجود في جذع الدماغ، ما يسبب زيادة معدل التنفس. تستطيع الأجسام الأبهريّة أيضاً أن تستجيب لانخفاض تركيز أكسجين الدم، لكن هذا التأثير لا يكون عادة مهماً ما لم يصعد الفرد إلى ارتفاعات شاهقة، حيث يكون الضغط الجزئي للأكسجين منخفضاً.

المستقبلات التي ترصد المواد الكيميائية التي تأتي من خارج الجسم مسؤولة عن حاستي التذوق والشم. تساعد المستقبلات الكيميائية الداخلية على رصد المواد الكيميائية، وبشكل خاص توازن الأحماض داخل الجسم، وهي مطلوبة لتنظيم التنفس.

وحيث إن فقرات اليابسة محاطة بالهواء، فإن حاسة الشم لديها أصبحت متخصصة في رصد الدقائق المحمولة بالهواء، لكن هذه الدقائق يجب أن تذوب أولاً في السائل خارج الخلايا قبل أن تحفز مستقبلات الشم. يمكن أن تكون حاسة الشم حادة في كثير من الثدييات لدرجة أن جزيئاً واحداً من المادة الكيميائية هو كل ما تحتاج إليه لتحفيز المستقبل.

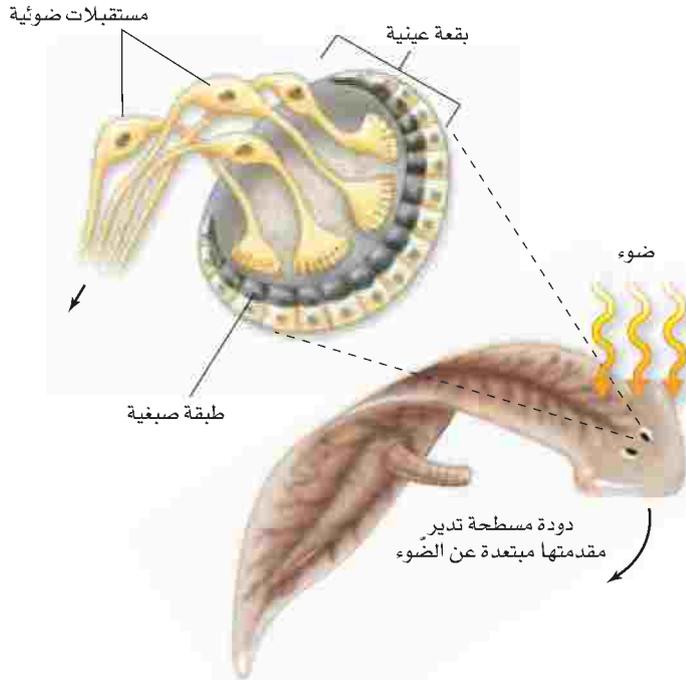
وعلى الرغم من أن الإنسان يستطيع رصد أربعة أنماط من التذوق، فإنه يستطيع أن يميز آلافاً من الروائح المختلفة. وتشير البحوث الحديثة إلى وجود نحو 1000 جين مختلف قد يشفر كل منها بروتيناً مستقبلاً مختلفاً للشم. أما مجموعة العصبونات الشمية المحدودة التي تستجيب لرائحة معينة، فإنها قد تعمل «كبصمة إصع» يستخدمها الدماغ للتعرف إلى المادة.

## ترصد المستقبلات الكيميائية الداخلية درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى

ترصد المستقبلات الحسية ضمن الجسم تشكيلةً من الخصائص الكيميائية للدم أو للسوائل المشتقة منه، بما في ذلك السائل الدماغي الشوكي. من هذه المستقبلات، **المستقبلات الكيميائية الخارجية (المحيطية) Peripheral chemoreceptors** الموجودة في الأجسام الأبهريّة والسباتية التي تكون

## الرؤية

5-45



الشكل 45-13

البقع العينية البسيطة في الديدان المسطحة. ترصد البقع العينية اتجاه الضوء؛ لأن الطبقة الصبغية على أحد جانبي البقعة العينية تحجب الضوء القادم من خلف الحيوان. ولهذا فإن الضوء يرصد بدقة أكثر إذا ما جاء من أمام الحيوان، تستجيب الدودة المسطحة بالاستدارة بعيداً عن مصدر الضوء.

إن القدرة على إدراك الأجسام من على بُعد مهمة لمعظم الحيوانات. فالمفترس يحدد موقع الفريسة، والفريسة تتجنب المفترس اعتماداً على طرق الإحساس عن بعد الثلاث: السمع والشم والإبصار. يستطيع الإبصار، من بين هذه الطرق، أن يعمل عن بعد كبير، فبالعين المجردة يستطيع الإنسان رؤية النجوم من على بُعد آلاف السنوات الضوئية، ويكفي فوتون واحد لتنبيه خلية في الشبكية لتعطي جهد فعل.

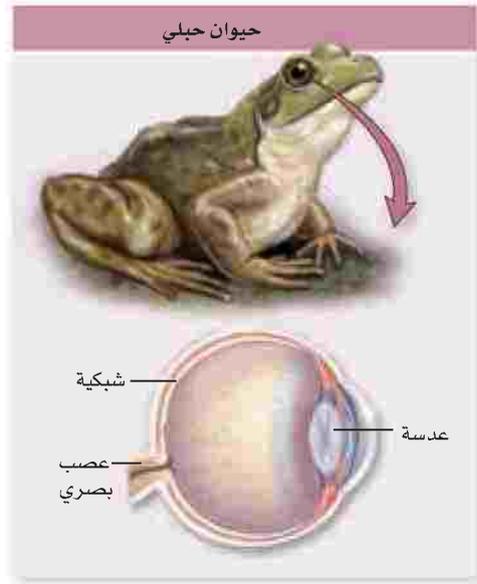
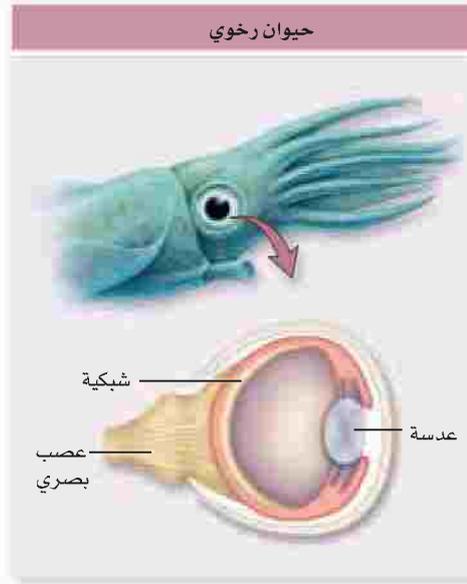
## ترصد الرؤية الضوء وتغيراته من على بُعد

تبدأ الرؤية **Vision** باقتصاص طاقة الضوء عن طريق **مستقبلات ضوئية Photoreceptors**. وحيث إن الضوء ينتقل في خطوط مستقيمة، ويصل إلى مسافات على الأرض أنبياً تقريباً، فإن المعلومات البصرية يمكن أن تُستخدم لتحديد اتجاه جسم ما وبُعده، ولا يوجد منه آخر يقدم لنا معلومات أكثر تفصيلاً.

## عيون اللافقريات

تمتلك كثير من اللافقريات أنظمة رؤية بسيطة، حيث تتجمع المستقبلات الضوئية في بقعة عينية. البقع العينية البسيطة يمكن أن تصبح حساسة لاتجاه مصدر الضوء بإضافة طبقة من الصبغة تظلل أحد جانبي العين.

فالديدان المسطحة لها طبقة ذات صبغة، وتعمل كستارة على الجوانب الداخلية 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 الضوء أقل تنبيهاً. وعلى الرغم من أن البقعة العينية تدرك اتجاه الضوء، لكنها لا تستطيع أن تُكوّن صورة بصرية.



الشكل 45-14

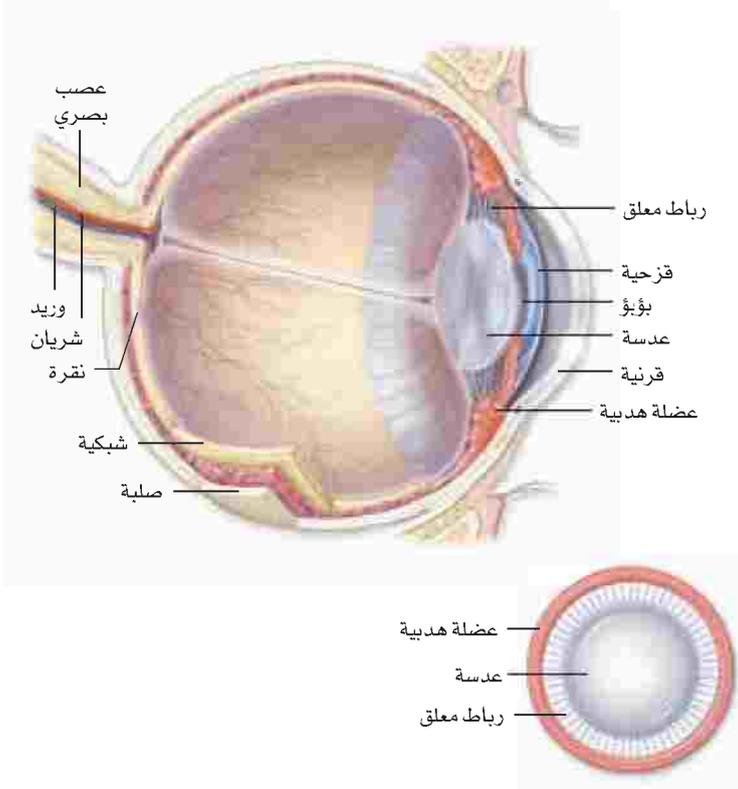
العيون في ثلاث قبائل من الحيوانات. على الرغم من أنها تتشابه ظاهرياً، إلا أن هذه العيون تختلف كثيراً في تركيبها، وهي غير متماثلة. لقد تطور كلٌ منها بشكل منفصل على الرغم من التعقيد التركيبي الظاهري، وقد تمّ هذا التطور من تراكيب أبسط.

أفراد القبائل الأربع: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات طورت عيوناً قادرة على تكوين صور بصرية. وعلى الرغم من التشابه المدهش في التركيب، فإنه يُعتقد أنّ العيون التي تُكوّن صوراً في هذه القبائل تطورت بشكل مستقل، وهذا مثال على التطور الالتقائي (الشكل 45-14). ومن المثير للاهتمام أنّ نجد المستقبلات الضوئية لهذه العيون المكونة للصور جميعاً تستخدم الجزيء نفسه القادر على اقتصاص الضوء ما يقترح أنه لا يوجد الكثير من الجزيئات البديلة لتؤدي هذا الدور.

### تركيب عين الفقريّات

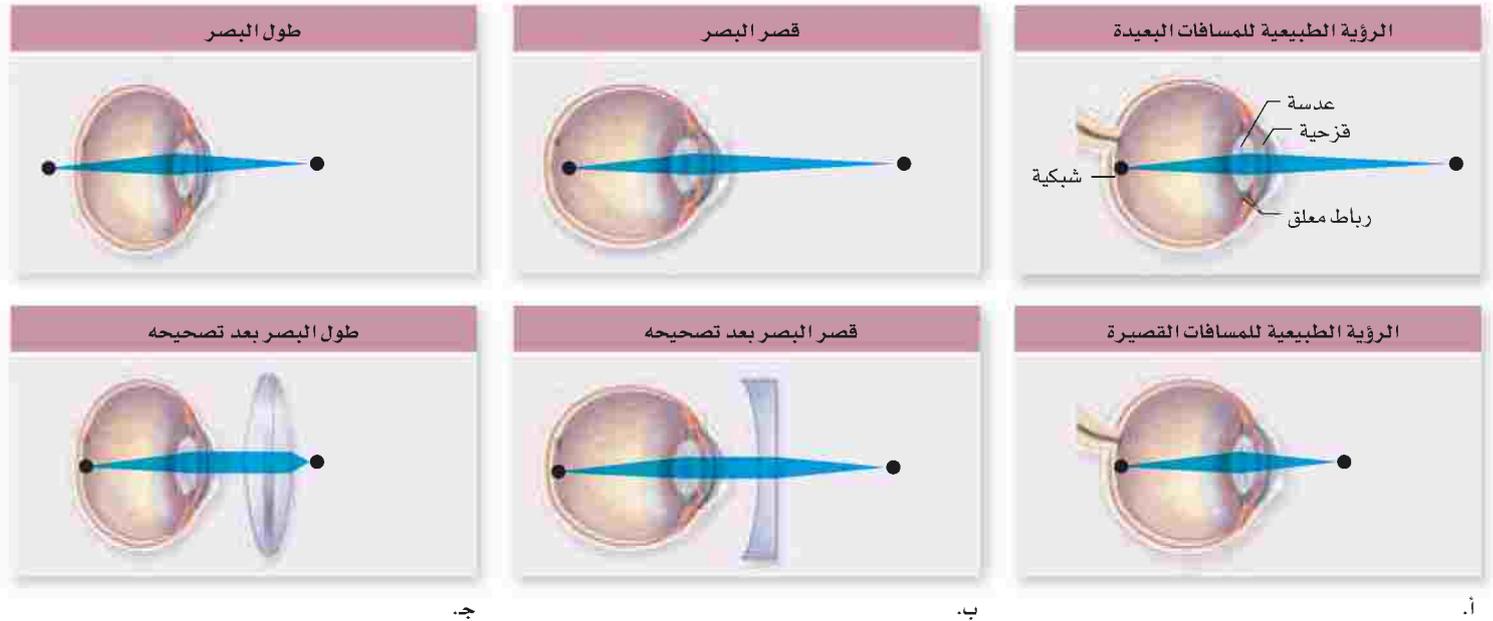
تعدّ عين الإنسان مثلاً نموذجياً لعيون الفقريّات (الشكل 45-15). فيباض العين هو الصلبة *Sclera* المكونة من نسيج ضام صلب. يدخل الضوء إلى العين من خلال القرنية *Cornea* الشفافة التي تبدأ بتجميع الضوء. يحدث تجميع الضوء بسبب انكساره عندما ينتقل إلى وسط مختلف الكثافة. الجزء الملون من العين هو *Iris* القزحية. ويؤدي انقباض عضلات القزحية في الضوء الساطع إلى تقليل حجم فتحتها، أي البؤبؤ. يمر الضوء خلال البؤبؤ إلى العدسة *Lens* وهي تركيب شفاف يكمل عملية تجميع الضوء وتركيزه في بؤرة على الشبكية الواقعة عند مؤخرة العين. ترتبط العدسة عن طريق رباط معلق *Suspensory ligament* إلى العضلات الهدبية.

يتأثر شكل العدسة بكمية التوتّر في الرّباط المعلق الذي يحيط بالعدسة، ويعلقها بالعضلة الهدبية الدائرية. عندما تتقلص العضلة الهدبية، فإنها ترخي الرّباط المعلق، وتصبح العدسة أكثر استدارة وتكوّراً، وتكسر الضوء بقوة أكبر، وهذا التكوّن مطلوب لرؤية الأشياء القريبة. ولرؤية الأشياء البعيدة، تنبسط العضلات الهدبية، وتبتعد عن العدسة، فتشد بذلك الرّباط المعلق. وهكذا تصبح العدسة أكثر تفلحطاً وانساشطاً، فتكسر الضوء 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. تُركّز القرنية الشفافة والعدسة الضوء على الشبكية الموجودة في مؤخرة العين، وتحتوي المستقبلات الضوئية (العصبي والمخاريط). يتم تركيز منتصف الحقل البصري لكل عين في النقرة. يتم تركيز الضوء وتبثيره عن طريق انقباض العضلة الهدبية وانساشطها، حيث تضبط، وتعديل درجة تكوّن العدسة.



الشكل 16-45

التبشير 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 تكوّن العدسة. فعندما يقف شخص ذو بصر طبيعي على بعد 20 قدماً أو أكثر من جسم ما، فإنّ العدسة تكون في أقل درجة من التحدّب، وتُركز الصورة على الشبكية. ب. في الأشخاص قصيري النظر، يتم تركيز الصورة أمام الشبكية؛ ولهذا تظهر الصورة مشوشة. ج. في الأشخاص طويلي النظر تكون الصورة مركزة خلف الشبكية؛ لأن المسافة بين العدسة والشبكية قصيرة جداً. تقوم عدسات بضغط زاوية دخول الضوء إلى العين، ما يركزه على الشبكية تماماً.

تُدعى الصبغة الضوئية في خلايا العَصِيّ رودوبسين Rhodopsin وهي تتكون من بروتين أوبسين مرتبط به جزيء من Cis-retinal وهو ينتج من فيتامين أ (A). يشق فيتامين أ من الكاروتين، وهو صبغة لتمثيل الضوئي في النباتات. تُدعى الصبغات الضوئية للمخاريط فوتوبسين Photopsins وهي شبيهة جداً من ناحية تركيبية برودوبسين. يمتلك الإنسان ثلاثة أنواع من المخاريط، كلّ منها

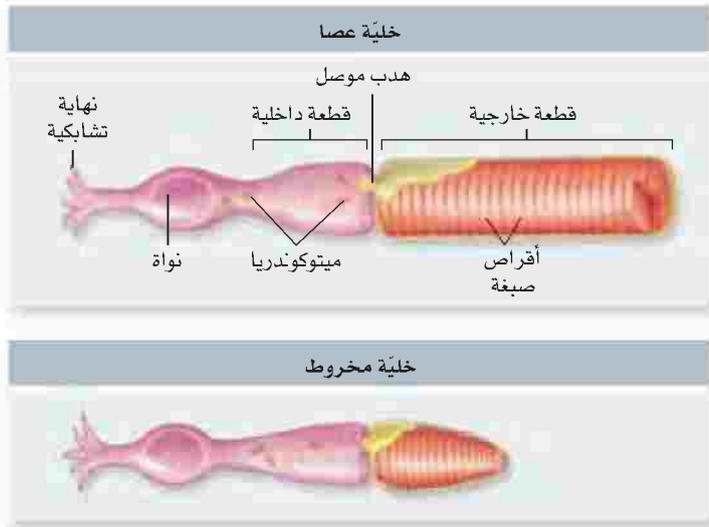
تركيز (تبشير) الصورة على الشبكية (الشكل 16-45). ومن المثير للاهتمام أنّ عدسة البرمائيات أو الأسماك لا تغير شكلها، فهذه الحيوانات في المقابل تركز الصور، وتوضحها بتحريك العدسة إلى الأمام أو إلى الخلف تماماً كما تفعل عند استخدام الكاميرا.

### مستقبلات الضوء في الفقريات هي خلايا العَصِيّ وخلايا المخاريط

تحتوي شبكية الفقريات نوعين من خلايا المستقبلات الضوئية هما: العَصِيّ والمخاريط (الشكل 17-45). والعَصِيّ Rods التي استمدت اسمها من شكل قطعنها الخارجيّة مسوّلة عن الرؤية البيضاء والسوداء عندما تكون الإضاءة منخفضة. في المقابل، فإنّ المخاريط Cones مسوّلة عن حدة الإبصار العالية وعن رؤية الألوان، ولها قطعة خارجية مخروطية الشكل. لدى الإنسان نحو 100 مليون من خلايا العَصِيّ، ونحو 3 ملايين من المخاريط في كلّ شبكية. تتركز معظم المخاريط في المنطقة المركزية من الشبكية المسماة الحفرة Fovea حيث تشكل العيون الصور الأكثر وضوحاً للأجسام. وتخلو النقرة تقريباً تماماً من العَصِيّ.

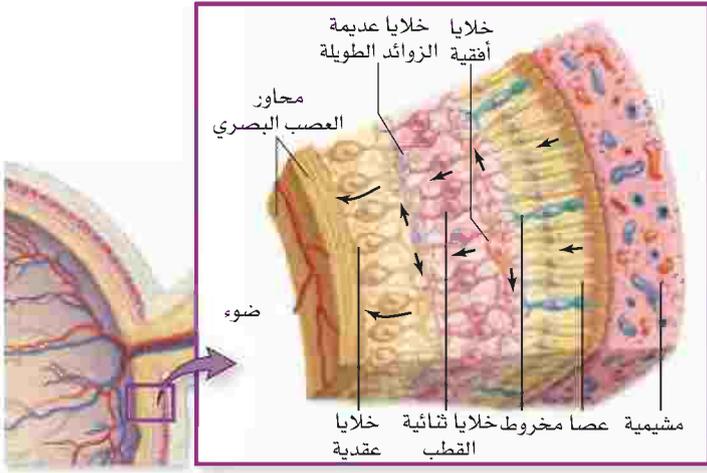
### تركيب العَصِيّ والمخاريط

للعصبي والمخاريط التركيب الخلوي الأساسي نفسه. فهناك قطعة داخلية غنية بالميتوكوندريا، وتحتوي حويصلات عدة مملوءة بجزيئات الناقل العصبي. وهذه القطعة تتصل عن طريق عنق إلى قطعة خارجية مملوءة بمئات من أقراص مسطحة مكدسة واحدها فوق الآخر. وتقع الجزيئات القابضة للضوء أو الصبغات الضوئية على أغشية هذه الأقراص (انظر الشكل 17-45).



الشكل 17-45

العَصِيّ والمخاريط. تكون القطعة الخارجيّة المحتوية على الصبغة لكلّ من هذه الخلايا مفصولة عن بقية الخليّة بحاجز يخترقه ممر ضيق فقط يُدعى الهدب الموصل.



الشكل 19-45

تركيب الشبكية. لاحظ أن العَصِيَّ والمخاريط تقع في مؤخرة الشبكية، وليس في مقدمتها. يمر الضوء خلال أربعة أنواع أخرى من الخلايا (العقدية، وعديمة الزوائد الطويلة، وثنائية القطب، والأفقية) هي الشبكية قبل أن يصل إلى العَصِيَّ والمخاريط. عندما تحفز المستقبلات الضوئية، فإنها تنبّه الخلايا ثنائية القطب التي تنبّه بدورها الخلايا العقدية. لهذا، فإن تدفق المعلومات الحسية في الشبكية معاكس لاتجاه مرور الضوء.

تمتلك معظم الفُقرِيَّات، خاصة تلك النهارية منها (التي تنشط خلال النهار) رؤية للألوان، كما هو حال كثير من الحشرات. ويستطيع نحل العسل أن يرى الضوء في مدى قرب اللون فوق البنفسجي الذي لا يكون مرئياً 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 والطيور مثلاً، لها أربعة أو خمسة أنواع من المخاريط، والمخاريط «الإضافية» هذه تمكنها من الرؤية قرب اللون فوق البنفسجي. وكثير من الثدييات كالسنجاب مثلاً، لها نوعان من المخاريط فقط.

### تحويل الإشارة الحسية في المستقبلات الضوئية

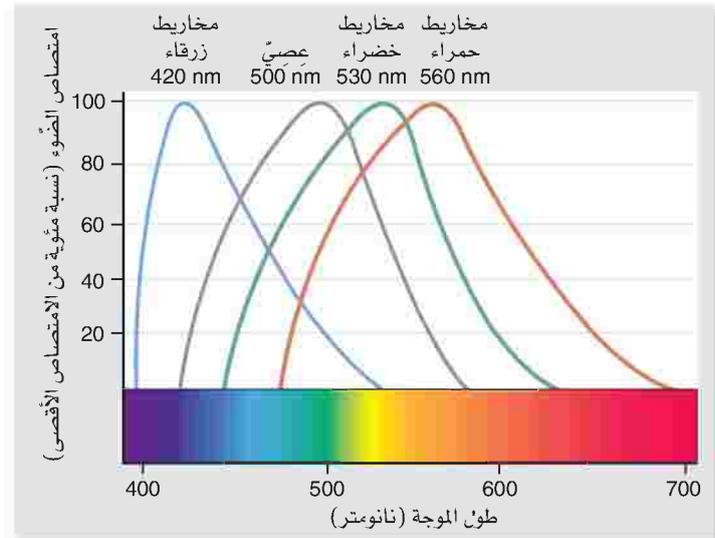
يتبع تحويل طاقة الضوء إلى سيالات عصبية تسلسلاً يعاكس الطريقة العادية التي يتم بها رصد المنبّهات الحسية. ففي الظلام تُحَرِّزُ خلايا المستقبلات الضوئية ناقلاً عصبياً مثبطاً يزيد استقطاب العصبونات ثنائية القطب. يمنع هذا العصبونات ثنائية القطب من تحرير ناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية التي ترسل الإشارات إلى الدماغ. أما بوجود الضوء، فتتوقف خلايا المستقبلات الضوئية عن إطلاق الناقل العصبي المثبط، ما يؤدي بالنتيجة إلى تنبيه الخلايا ثنائية القطب. وتنبه الخلايا ثنائية القطب بدورها الخلايا العقدية، فتنتقل جهود فعل إلى الدماغ.

يعزى إنتاج المستقبلات الضوئية للناقل العصبي المثبط إلى وجود قنوات صوديوم مُمَيَّبة بالرباط. ففي أثناء الظلام يكون كثير من هذه القنوات مفتوحاً ما يسمح بتدفق الصوديوم إلى الداخل. ويدعى تدفق الصوديوم هذا بغياب الضوء، فتغلق القنوات، وهو يزيل استقطاب الخلايا ثنائية القطب. أما بوجود الضوء، 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.

يملك صبغة فوتوسين مكونة من رتال مرتبط ببروتين له تعاقب مختلف قليلاً من الأحماض الأمينية. تغير هذه الاختلافات البسيطة الامتصاص الأقصى للصبغة، أي تلك المنطقة من الطيف الكهرومغناطيسي التي تمتصها الصبغة بأقصى درجة (الشكل 18-45). فالامتصاص الأقصى لرتال في رودوبسين هو عند 500 نانومتر، وفي المقابل، فالامتصاص الأقصى لصبغات الأنواع الثلاثة من المخاريط هو: 420 نانومتراً (المتص للأزرق)، 530 نانومتراً (المتص للأخضر)، 560 نانومتراً (المتص للأحمر). هذه الاختلافات في خصائص امتصاص الضوء من قبل الصبغات الضوئية مسؤولة عن الحساسية المختلفة للألوان في الأنواع الثلاثة من المخاريط، التي يشار إليها غالباً ببساطة بأنها مخاريط زرقاء، وخضراء، وحمراء.

السطح الداخلي للعين، أي الشبكية **Retina**، مكون من ثلاث طبقات من الخلايا (الشكل 19-45): وتتألف الطبقة الأقرب إلى السطح الخارجي لكرة العين من العَصِيَّ والمخاريط، وتحتوي الطبقة التي تليها **الخلايا ثنائية القطب Bipolar cells**، أما الطبقة الأقرب إلى تجويف العين فمكوّنة من **خلايا عقدية Ganglion cells**. لهذا، فإن الضوء يجب أن يمر أولاً عبر الخلايا العقدية والخلايا ثنائية القطب، من أجل الوصول إلى المستقبلات الضوئية. تتشابك العَصِيَّ والمخاريط مع الخلايا ثنائية القطب، وهذه بدورها تصنع تشابكاً عصبياً مع الخلايا العقدية التي تنقل السيالات إلى الدماغ عبر العصب البصري. الخلايا العقدية هي العصبونات الوحيدة في الشبكية القادرة على إرسال جهود فعل إلى الدماغ، ولهذا، فإن تدفق المعلومات الحسية في الشبكية معاكس لمسار الضوء خلال الشبكية.

تحتوي الشبكية نوعين إضافيين من العصبونات هما: الخلايا الأفقية **Horizontal cells** والخلايا عديمة الزوائد الطويلة **Amacrine cells**. يمكن أن يؤدي تشبيه الخلايا الأفقية عن طريق المستقبلات الضوئية الموجودة عند مركز بقعة ضوء إلى تثبيط استجابة المستقبلات الضوئية الواقعة عند محيط هذا المركز. هذا التثبيط الجانبي يُحسّن من تضارب الصورة ودرجة وضوحها.



الشكل 18-45

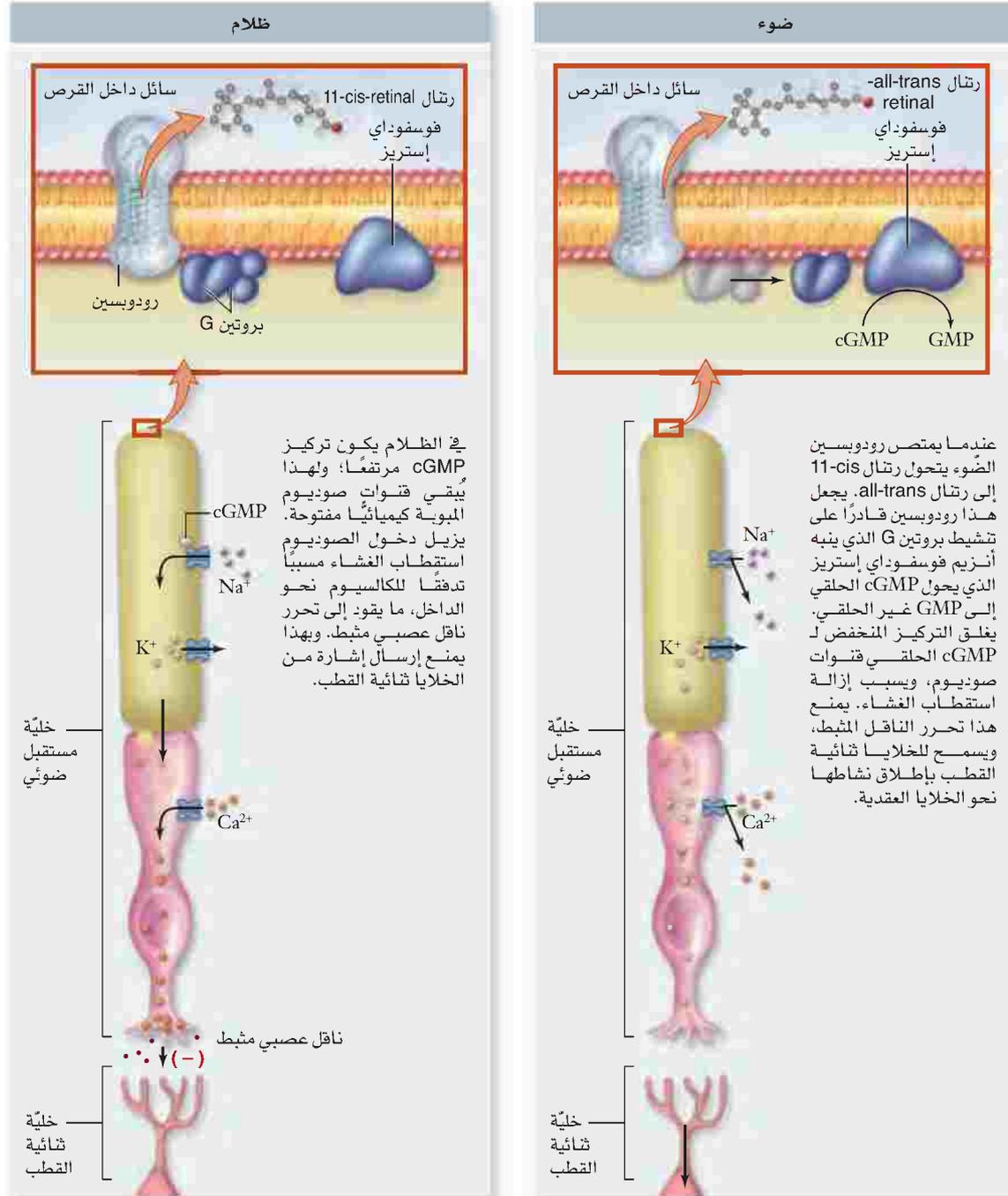
رؤية الألوان. الامتصاص الأقصى لرتال في صبغة رودوبسين في العَصِيَّ هو 500 نانومتر. امتصاص المخاريط الزرقاء الأقصى للضوء 420 نانومتراً، أما امتصاص المخاريط الخضراء الأقصى للضوء فهو 530 نانومتراً، في حين امتصاص المخاريط الحمراء 560 نانومتراً. يدرك الدماغ الألوان الأخرى جميعها من النشاط المشترك لهذه المخاريط الثلاثة.

فقدان cGMP إغلاق قنوات صوديوم الميوية بـ cGMP، ما يقلل تيار الظلام (الشكل 45-20). يرتبط كل أوبسين مع أكثر من 100 بروتين G منظم التي تطلق، عند تحفيزها، تحت وحدات تحفز مئات من جزيئات الأنزيم فوسفوداي إستريز. ويستطيع كل جزيء من الأنزيم أن يُحوّل 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 الضوء 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 الدماغ (الشكل 45 - 21).

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. فالصبغات الضوئية في العين هي مستقبلات بروتينية مزدوجة مع بروتين G يتم تحفيزها عند امتصاص الضوء. 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. يُحفز بروتين G المُحفز بروتينًا مستجيبًا هو الأنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويحوّله إلى GMP غير حلقي. بسبب

## الشكل 20-45



تحويل الإشارة في عين الفقريات. بقيت cGMP الحلقي قنوات صوديوم مفتوحة مما يسبب دخول صوديوم، ويقود إلى تحرر ناقل عصبي مثبط. عند امتصاص الضوء من قِبَل رتنال في رودوبسين يتغير تركيبه. يجعل هذا رودوبسين يرتبط مع بروتين G ويحفزه لينبه أنزيم فوسفوداي 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.

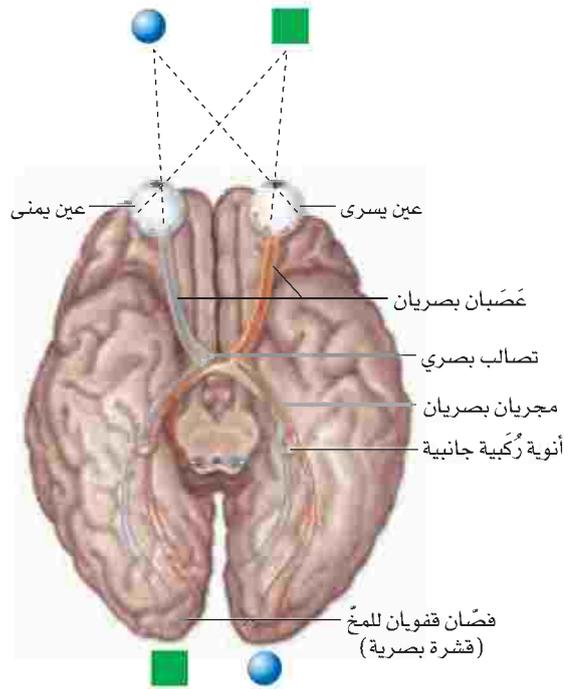
## تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية

تحط جهود الفعل المنقولة في محاور الخلايا العقدية في تراكيب تدعى **النواة الرُكبية الجانبية Lateral geniculate nucleus** في المهاد، ثم تنقل بعد ذلك إلى الفصّ القفوي للقشرة المخية (انظر الشكل 45-21). هناك يفسر الدماغ هذه المعلومات على أنها ضوء في منطقة محددة من حقل استقبال العين. إن نمط النشاط في الخلايا العقدية عبر الشبكية يشفر خريطة مفصلة لكل نقطة في حقل الاستقبال، سامحاً بذلك للشبكية وللدمغ برؤية الأجسام في الحيز البصري المتاح.

يقدم تكرار السّيالات في كلّ خلية عُقدية معلومات عن شدة الضوء عند كل نقطة. وفي الوقت نفسه، فإنّ النشاط النسبي للخلايا العقدية المرتبطة (عبر الخلايا ثنائية القطب) مع أنواع المخاريط الثلاثة يقدم معلومات عن اللون.

### حدةُ الإبصار

تختلف العلاقة بين المستقبلات والخلايا ثنائية القطب والخلايا العقدية في الأجزاء المختلفة من الشبكية. ففي النقرة يتصل كلّ مخروط مع خلية ثنائية القطب (بنسبة 1:1) وكلّ خلية ثنائية القطب تتشابك بدورها مع خلية عُقدية واحدة. وتعدّ 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 الرُكبتين الجانبيتين، ومن هناك تنقل إلى القشرة البصرية للفصين القفويين. لاحظ أنّ نصف الأعصاب البصرية (الألياف الداخليّة 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 كثيراً من العَصبيّ تلتقي مع خلية 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 جيداً، 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. فمثلاً: الأشخاص الذين لديهم عمى ألوان للونين الأحمر والأخضر قد يفقدون المخاريط الحمراء، ويكون لديهم صعوبة في تمييز الأحمر من الأخضر. يُورث عمى الألوان كصفة متنحية مرتبطة بالجنس (انظر الفصل الـ 13)، وهي غالباً ما تظهر في الذكور.

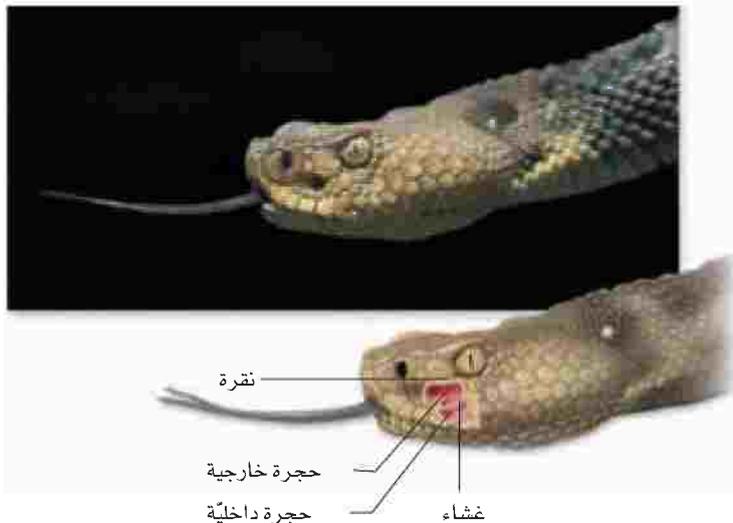
### الرؤية ثنائية العينين Binocular Vision

تمتلك الرُئيسيّات (بما فيها الإنسان) ومعظم المفترسات عيّنين تقعان على جانبي الوجه. وعندما توجه العينان على جسم واحد، فإنّ الصورة التي تراها كل عين تختلف قليلاً 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 عظم 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 حابي رصد المفترس المحتمل على عمق الإدراك في كثير من أنواع الفرائس. فعينا ديك الشجر الأمريكي *Scolopax minor* مثلاً واقعتان في موقعين متقابلين تماماً على الجمجمة، بحيث إن له حقل إبصار مقداره 360° دون أن يدير رأسه بتاتاً.

تمتلك معظم الطيور عيوناً موضوعة على الجانبين. من أجل تكيفها، فإنّ لها تقرتين في كل شبكية: النقرة الأولى، تقدم رؤية أمامية حادة كالنقرة الوحيدة الموجودة في الثدييات، أما النقرة الثانية، فتقدم رؤية جانبية حادة.

طورت الحلقيات والرخويات والمفصليات والحلبيات عيوناً تكوّن الصورة، بصورة مستقلة. تسمح عين الفقريات للضوء بالمرور من خلال البؤبؤ، ثم تقوم بتركيزه عن طريق عدسة قابلة للضبط على الشبكية في مؤخرة العين. تحتوي العَصبيّ والمخاريط صبغة ضوئية هي ريتينال، 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 حقل إبصار متداخلين تعطي إدراكاً للعمق.



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).

بشكل مستقل في منقار البط، وهو ثديي يَضَعُ بيضاً. 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.

### ترصد بعض المخلوقات الحقول المغناطيسية

يبدو أن الحنكليس، والقرش، والنحل، وكثيراً من الطيور توجه نفسها ملاحظاً على طول خطوط المجال المغناطيسي للأرض. حتى إن بعض البكتيريا تستخدم هذه القوى لتوجيه نفسها.

فالطيور التي حُبست في أقفاص مغطاة، وليس لديها دليل بصري يوجهها، تنقر وتحاول أن تتحرك في الاتجاه الذي تتخذه عادة عند الهجرة في الوقت المناسب من السنة. لكنها لا تفعل ذلك عندما يعزل القفص عن الحقول المغناطيسية باستخدام الفولاذ. إضافة إلى ذلك، فإنه عندما يحرف المجال المغناطيسي للقفص بزوايا مقدارها  $120^\circ$  مع اتجاه عقارب الساعة باستخدام مغناطيس اصطناعي، فإن الطائر الذي كان يتجه بصورة طبيعية نحو الشمال سيتجه الآن نحو الشرق وجنوب الشرق.

ولا تزال طبيعة هذه المستقبلات المغناطيسية في هذه الفقريات موضوعاً للكثير من التكهّن، والآليات تبقى عسيرة الفهم.

تستطيع أفاعي النقرة السامة تحديد موقع فريستها باستخدام الأشعة تحت الحمراء (الحرارة)، وتستطيع كثير من الفقريات المائية أن تحدد موضع فريستها، وتحدد معالم بيئتها عن طريق مستقبلات كهربائية. المستقبلات المغناطيسية قد تساعد على هجرة الطيور.

الإبصار هو الحاسة الأساسية التي تستخدمها الفقريات جميعها التي تعيش في بيئة يملؤها الضوء، لكن الضوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطيف الكهرومغناطيسي الذي تستخدمه الفقريات بالضرورة لتَحُسُّسِ بيئاتها.

### بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة

#### تحت الحمراء

الإشعاعات الكهرومغناطيسية ذات طول موجي أطول من الضوء 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 منبهاً بيئياً رديئاً جداً في الماء؛ حيث إن الماء يمتص الحرارة بيسر. في المقابل، فإن الهواء له سعة حرارية منخفضة، ولهذا يمكن أن تُشكَّلَ الحرارة في الهواء منبهاً مفيداً محتملاً. والفقريات الوحيدة المعروفة بقدرتها على رصد الأشعة تحت الحمراء هي الأفاعي التي تُسمّى أفاعي النقرة الخبيثة.

تمتلك أفاعي النقرة زوجاً من أعضاء النقرة **Pit organs**، التي ترصد الحرارة، وتقع على كل من جانبي الرأس بين العين وفتحة المنخر (الشكل 45-22). تحدد هذه المستقبلات الخارجية موقع مصادر الحرارة في البيئة، وهي تمكّن الأفعى المجلجلة من أن تحدد موقع فريستها، وتنقض عليها في الظلام، كما في جحر تحت الأرض، أو في كهف، أو في الليل.

يتكون كل عضو نقرة من حجرتين مفصولتين بغشاء. تسقط الأشعة تحت الحمراء على الغشاء، وترفع درجة حرارته، فتنبه مستقبلات حرارية على هذا الغشاء. لا تُعرَفُ طبيعة هذه المستقبلات، ويُحتمَلُ أنها تتكون من عصبونات حساسة للحرارة تغذي كلتا الحجرتين. ويبدو أن وجود زوج من الأعضاء يقدم معلومات مجسمة تحدد الاتجاه بطريقة مماثلة للطريقة التي تعمل بها العيون. وفي الحقيقة، فإن المعلومات المنقولة من أعضاء النقرة في الأفاعي تُعالج في الدماغ من قِبَلِ تراكيب مماثلة للمركز البصري في فقريات أخرى.

### بعض الفقريات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية

على الرّغم من أن الهواء لا يوصل بيسر التيارات الكهربائية، فإن الماء موصل جيد. تولّد 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 تفرغ كهربائي من أعضاء كهربائية متخصصة. تستطيع هذه السمكة أن تستخدم تفرغاً كهربائياً ضعيفاً لتحديد موقع فريستها وشريك تزاوجها، وأن تبني صورة ثلاثية الأبعاد للبيئة التي تعيش فيها، حتى إن كانت عكرة وضبابية.

تمتلك الأسماك مطاطية الخياشيم (القرش، والراي، والورنك) مستقبلات كهربائية تدعى **حويصلات لورنزيني Ampullae of Lorenzini**. تقع الخلايا المستقبلية في أكياس تفتح عن طريق قنوات مملوءة بالهلام في ثقب على سطح جسم. يشكل الهلام موصلاً جيداً. وهكذا، فإن شحنة سالبة عند فتحة القناة يمكن أن تزيل استقطاب المستقبل عند قاعدته ما يسبب تحرر ناقل عصبي وزيادة في نشاط العصبونات الحسية. يسمح هذا لسمك القرش مثلاً أن يتحرى الانقباضات العضلية لفريسته. وعلى الرّغم من أن حويصلات لورنزيني قد فقدت في أثناء تطور الأسماك العظمية (معظم الأسماك العظمية) فإن الاستقبال الكهربائي عاد للظهور مجدداً في بعض مجموعات الأسماك العظمية التي طورت تراكيب حسية مناظرة. ونشأت المستقبلات الكهربائية مرة أخرى

- براعم التذوق تجمعت من خلايا طلائية حساسة كيميائياً، وتقع على الحلقات (الشكل 45-10).
- يمكن تقسيم أنماط الذوق 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 المخية.
- ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطية الدّاخلية في الأبرح التغيرات في درجة حموضة الدم، والمستقبلات الكيميائية المركزية في النخاع المستطيل حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي.

#### 5 - 45 الرؤية

- تسمح المستقبلات التي ترصد الطاقة للحيوانات إدراك الأجسام من على مسافات بعيدة.
- يبدأ الإبصار باقتناص طاقة الضوء.
- طوّرت أربع قبائل: الحلقيات، والرّخويات، والمفصليات، والحبيّيات باستقلال عن بعضها عيوناً تشكل صوراً (الشكل 45-14).
- يدخل الضوء في عين الفقريات، خلال قرنية شفافة، وتتحكم القرنية في شدة الضوء. وتركز العدسة الضوء على شبكية موجودة في مؤخرة العين (الشكل 45-15).
- تسيطر العضلة الهدبية على شكل العدسة وتكيفها للرؤية القريبة والبعيدة.
- هناك نوعان من المستقبلات الضوئية في الفقريات هما العصبي، وترصد الأبيض والأسود، والمخاريط، وهي ضرورية لحدة الإبصار ولرؤية الألوان (الشكل 45-17).
- في الشبكية، تتشابك المستقبلات الضوئية مع الخلايا ثنائية القطب التي تتشابك بدورها مع خلايا عقدية ترسل جهود فعل إلى الدماغ (الشكل 45-19).
- في غياب الضوء، يُبقي cGMP قنوات الصوديوم مفتوحة، ما يسبب دخول الصوديوم الذي يدعى تيار الظلام، والذي يسبب تحرر ناقل عصبي مثبط.
- يحفّر الضوء الذي تمتصه المستقبلات الضوئية بروتين G الذي ينبه أنزيم فوسفودي إسترز الذي يشق cGMP ويعطل عمله.
- يمنع فقدان cGMP دخول الصوديوم وتحرر الناقل العصبي المثبط تبعاً 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 كل مخروط بخلية واحدة من ثنائية القطب / والخلايا العقدية.
- في الضوء الخافت، تتخفف حدة الإبصار بسبب التقاء عصبي عدة عند خلية ثنائية قطب واحدة، وخلايا عدة ثنائية قطب عند خلية عقدية واحدة.
- للرئيسيات ومعظم المفترسات رؤية ثنائية العينين، تتداخل الصور من كل عين لإنتاج صورة ثلاثية الأبعاد.

#### 6 - 45 تنوع الخبرات الحسية

- الضوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطيف المغناطيسي الكهربائي الذي تستخدمه الفقريات لرصد بيئتها.
- ترصد الأفاعي ذات النقرة الأشعة تحت الحمراء باستخدام أعضاء نقرة تتحرى الحرارة.
- الأسماك مطاطية الخياشيم ومنقار البطل لها مستقبلات كهربائية ترصد التيارات الكهربائية.
- كثير من مخلوقات يبدو أنها تتوجه ملاحياً مع خطوط الحقل المغناطيسي، لكن أليات عملها تبقى غير مفهومة جيداً.

#### 1 - 45 نظرة شاملة على المستقبلات الحسية

- ترصد المستقبلات الحسية بمعلومات عن البيئة الدّاخلية والخارجية التي تُعد مهمة للبقاء والنجاح (الجدول 45-1).
- ترصد المستقبلات الخارجية المُنبهات القادمة من البيئة الخارجية، في حين ترصد المستقبلات الدّاخلية المُنبهات من البيئة الدّاخلية.
- هناك ثلاث مجموعات من المستقبلات: الآلية والكيميائية والمستقبلات التي ترصد الطاقة.
- تُنقل المعلومات الحسية في خطوات أربع: التنبيه، وتحويل الإشارة، والبت، والتفسير (الشكل 45-1).
- يتضمن تحويل الإشارة الحسية قنوات أيونية مبهية بالمنبه تُنتج جهد مُستقبل 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.

#### 2 - 45 المستقبلات الآلية: اللمس والضغط

- تُنبّه المستقبلات الآلية بقوى آلية كالضغط.
- مستقبلات الألم نهايات عصبية حرة تقع في الجلد، وتستجيب للمنبهات المؤذية، وتدرّكها على أنها ألم.
- يمكن أن تؤثر درجات الحرارة المتطرفة في القنوات الأيونية الآلية لجهد المستقبل، وتسبب إزالة استقطاب نتيجة لتدفق الصوديوم والكالسيوم إلى الداخل.
- المستقبلات الحرارية هي نهايات شجرية عارية للعصبونات الحسية تحتوي أيضاً قنوات أيونية آلية لجهد المستقبل، وتستجيب للبرودة أو الحرارة.
- تنتج حاسة اللمس من عمل مستقبلات مختلفة موجودة في الجلد، وتستجيب للإزاحة الميكانيكية للمشاء (الشكل 45-3).
- ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة.
- ترصد مستقبلات الضغط، الواقعة في الجيب السباتي والقوس الأبرح، ضغط الدم.

#### 3 - 45 السمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم

- يعمل السمع، وهو رصد الأصوات وأمواج الضغط، بصورة أفضل في الماء، ويزودنا بمعلومات عن الاتجاه.
- تتحول أمواج الضغط إلى سيالات عصبية بانثناء الخلايا الشعرية ما ينتج جهود فعل.
- يرصد نظام الخط الجانبي في الأسماك أمواج الضغط والاهتزازات منخفضة التردد (الشكل 45-5).
- تستخدم أذن السمكة حصى أذنية، وهي بلورة من كربونات الكالسيوم تهتز فوق خلية شعرية لتحويل إشارة الصوت.
- تجمع الأذن الخارجية لفقريات اليابسة الاهتزازات في الهواء، وتوجهها نحو طبلة الأذن، أو غشاء الطبلة (الشكل 45-6).
- تنتقل أمواج الصوت من الطبلة عبر المطرقة والسندان والركاب إلى الشباك البيضوي. وتحول أمواج الصوت في القوقعة عن طريق عضو كورتني.
- يتألف الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف تستجيب لترددات مختلفة من الأصوات (الشكل 45-7).
- يسمح تحديد الموقع بالصدى لبعض الأنواع بالملاحة عن طريق الصوت.
- يُحدد موضع الجسم عن طريق كيس الاتزان، وهو خلايا شعرية مهدبة مغمورة في مادة جيلاتينية تحتوي حصى التوازن (الشكل 45-8).
- تُرصد حركة الجسم عن طريق خلايا شعرية موجودة في الكيس والقربة، بحيث يمكن رصد التسارع الزاوي (الشكل 45-9).

#### 4-45 المستقبلات الكيميائية: الذوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأس الهيدروجيني)

- تحتوي المستقبلات الكيميائية بروتينات غشائية ترتبط برابط محدد ما يتوّد إلى إزالة استقطاب، وإلى تكوين جهود فعل.
- إدراك التذوق مزيج من العوامل الفيزيائية والنفسية.

10. المشترك بين الأجهزة الحسّية للحلقيات والرخويات والمفصليات والحلبيات هو:

- أ. تستخدم جميعها المُنْبَهَات نفسها من أجل التّدوُّق.
- ب. تستخدم جميعها عصبونات لرصد الاهتزازات.
- ج. 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

التعرّف إليه سابقًا، ثم قمت بإخبار زوجتك التي كانت تستمع على مضض أن وضع العينين على الجهة نفسها من الرأس (أي على الوجه مثلًا) بحيث تتداخل حقول الرؤية هو:

- أ. موجود في الرئيسيات والمفترسات.
- ب. يدعى الرؤية ثنائية العينين.
- ج. يسمح بإدراك العمق.
- د. كل ما ذكر.

12. استيقظت على يوم جميل، وبعد فتح جفونك، فإنّ التراكيب التي تسمح للضوء بالدخول إلى العين هي:

- أ. الشبكية.
- ب. القرنة.
- ج. البؤبؤ.
- د. العدسة.

13. \_\_\_\_\_ هي الصبغة الضوئية التي تحتويها العَصِيّ والمخاريط في العين.

- أ. كاروتين.
- ب. رتنال Cis-retinal.
- ج. صبغة ضوئية.
- د. كلوروفيل.

14. واحد مما يأتي ليس طريقة تستخدمها الفَقْرِيَّات لجمع معلومات عن بيئتها:

- أ. الأشعة تحت الحمراء.
- ب. الحقول المغناطيسية.
- ج. التيارات الكهربائية.
- د. كل هذه طرق تستخدم للاستقبال الحسّي.

15. فص الدِّماغ الذي يتعرف إلى المعلومات البصرية، ويفسرّها هو الفصّ:

- أ. القفوي.
- ب. الأمامي.
- ج. الجداري.
- د. الصدغي.

### أسئلة تحدّ

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 التّغْيِر؟ كيف يتغير معدل التنفس؟ كيف يرفع ذلك من درجة الحموضة؟

2. إن وظيفة عين الفَقْرِيَّات غير عادية عند مقارنتها بالعمليات الأخرى ضمن الجسم. فالاتجاه الذي تتدفق به المعلومات الحسّية مثلًا هو عكس الاتجاه الذي يسلكه الضوء خلال الشبكية. فسر تتابع الأحداث المتعلقة بحركة الضوء وبالمعلومات خلال تراكيب العين، وشرح 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؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أي من الآتي لا يُعدّ طريقة تستقبل بها المستقبلات الحسّية معلومات من البيئة الدّاخِليّة أو الخارجيّة:

- أ. تغيرات في الضّغط.
- ب. تغيرات في الضّوء أو الحرارة.
- ج. تغيرات في تركيز الجزيئات.
- د. كل هذه تستخدمها المستقبلات الحسّية.

2. الترتيب الصحيح لخطوات الإدراك هو:

- أ. التفسير، التنبية، التحويل، البث.
- ب. التنبية، التحويل، البث، التفسير.
- ج. التفسير، التحويل، التنبية، البث.
- د. التحويل، التفسير، التنبية، 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. رَضْدُ التّغْيِر في ضغط الدم.
- ب. رَضْدُ انقباض العضلات وحركة الأطراف.
- ج. مستقبلات خارجية.
- د. رَضْدُ التغيرات في كيمياء الدم.

4. المستقبلات الحسّية جميعها قادرة على تكوين سيالات عصبية بفتح أو غلق:

- أ. قنوات أيونية مبنية بفرق الجهد.
- ب. مستقبلات خارجية.
- ج. مستقبلات داخلية.
- د. قنوات أيونية مبنية بالمنبه.

5. في حكاية «الأميرة النائمة» تستسلم الأميرة للنوم بعد وخز إصبعها. نوع المستقبلات التي تستجيب لهذا النوع من المُنْبَهَات المؤلمة مستقبلات:

- أ. آلية.
- ب. ألم.
- ج. حرارة.
- د. لمس.

6. ترصد الأذن الأصوات عن طريق حركة:

- أ. الغشاء القاعدي.
- ب. الغشاء السقفي.
- ج. قناة أوستاكايوس.
- 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 محقًا إلى حد ما؛ لأنّ الأفاعي تستخدم:

- أ. مستقبلات ضوئية.
- ب. قوقعة.
- ج. قنوات هلالية.
- د. أعضاء القرنة.

8. الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي في فقرات الياسة:

- أ. تقيس التغيرات في درجة الحرارة ضمن الجسم.
- ب. ترصد الصّوت في مدى منخفض من السّمع.
- ج. تقدم إحساسًا بالتسارع والتّوازن.
- د. تقيس التغيرات في ضغط الدم.

9. عند التفكير في وجبة الغذاء التي تناولتها، فإنّ القدرة على تذوق الطعام تعتمد على مستقبلات:

- أ. كيميائية خارجية.
- ب. كيميائية داخلية.
- ج. شمّية.
- د. ألم.

# 46 الفصل

## جهاز الغدد الصماء

### The Endocrine System

#### مقدمة

السُّكري مرض يبدو فيه المرضى ذوو التغذية الجيدة، كأنهم يعانون مجاعة مميتة. لقد كان المرض معروفاً لدى أطباء الرومان والإغريق، الذين وصفوه بأنه «ذوبان للحم» مصحوب بإنتاج فائض من البول «مثل فتح قناة مائية». كان تشخيص السكري في طفل يُعدّ حكماً نافذاً بالموت حتى عام 1922. في ذلك العام، استخلص كل من فردريك بانتج وتشارلز بست جزيء الأنسولين من البنكرياس. وإن حقن أنسولين في تيار الدم، يعكس بشكل درامي أعراض هذا المرض. وقد شكّل هذا تأكيداً مثيراً للإعجاب لمفهوم جديد: إن بعض الأعضاء الداخلية تُنتج مواد كيميائية مُنظمة 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 مُنظمة، تسيطر على أعضاء الجسم، بأن ترتبط بمستقبلات بروتينية موجودة على خلايا هذه الأعضاء، أو بداخل تلك الخلايا. في هذا الفصل، سندرس الجزيئات المُنظمة لجهاز الغدد الصماء، والخلايا، والأعضاء التي تنتجها، وكيف تعمل على تنظيم أنشطة الجسم.

#### 5-46 هرمونات أخرى وآثارها

- تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري.
- ميلاتونين ضروري جداً 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.



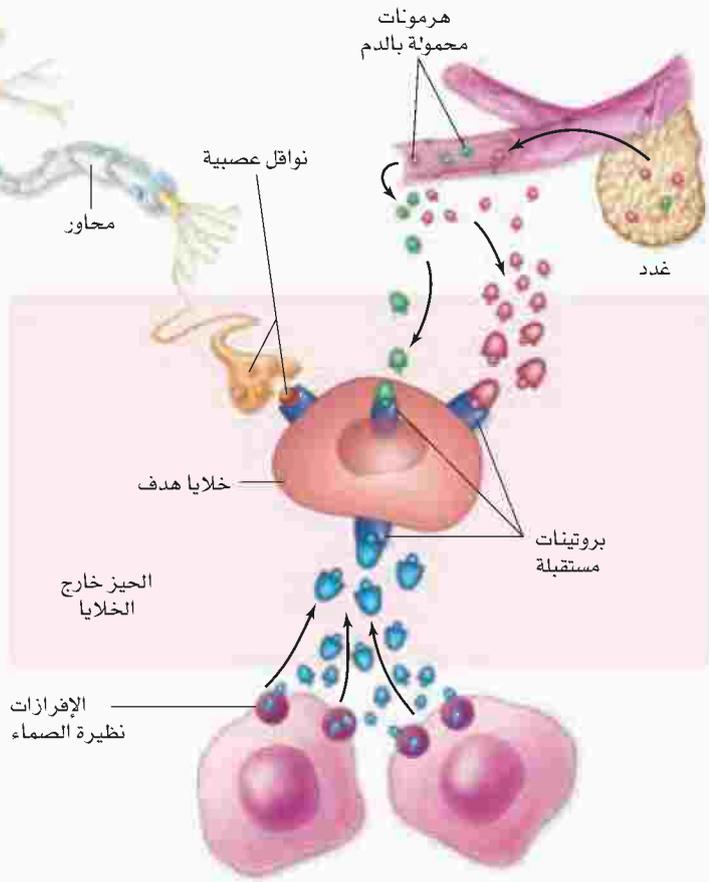
#### المفاهيم

- 1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية
  - تعمل بعض النواقل العصبية أيضاً بوصفها هرمونات تدور في الدم.
  - تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات.
  - يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء.
  - تحدث المُنظمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة.
- 2-46 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.
- 3-46 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.
- 4-46 الغدد الصماء المحيطة الرئيسية
  - تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكويني الجنيني.
  - تُنظم هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي.
  - تفرز الغدة الكظرية كاتيكولامينات وهرمونات ستيرويدية.
  - هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة لأيض الكربوهيدرات.

# تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

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 ستري، 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 بالمنظمات العصبية، والغدية الصماء، ونظيرة الصماء. يرتبط كل نوع من المنظمات الكيميائية ببروتينات مستقبلة محددة على سطح خلايا الأعضاء الهدف أو في داخلها.

عندما ناقشنا في (الفصل الـ 9) التفاعل بين الخلايا، وصفنا أنذاك 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 تتسلم الناقل العصبي فقط.

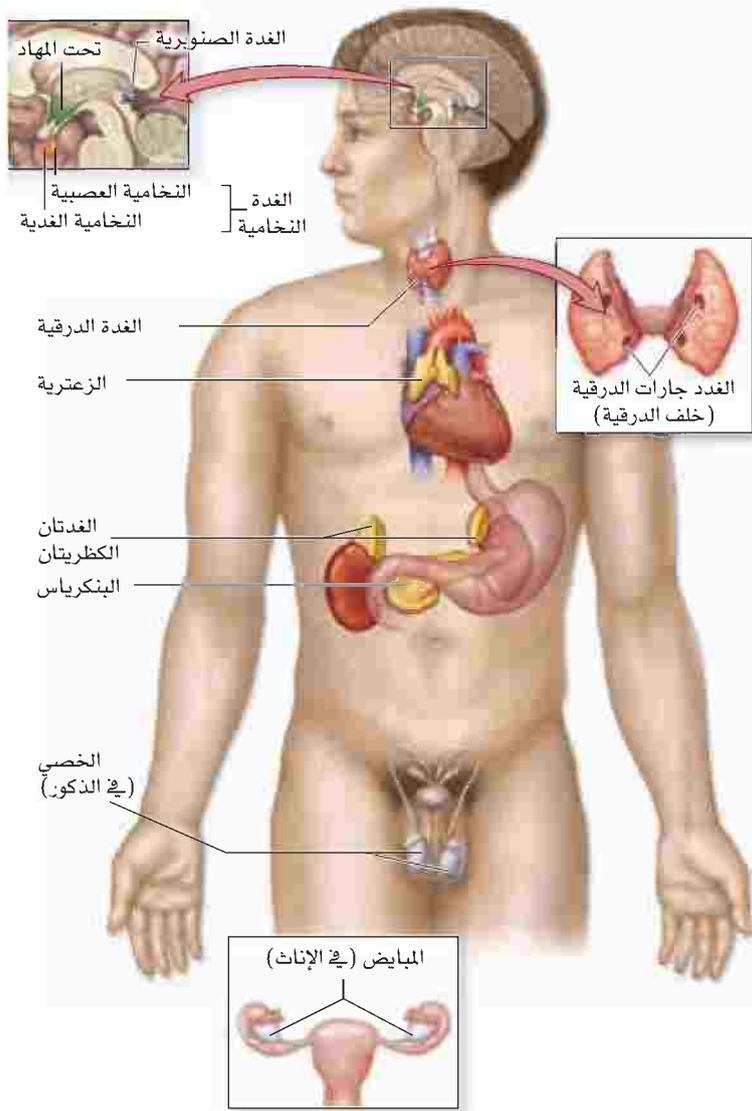
**الهرمون Hormone**، في المقابل، مادة كيميائية مُنظمة، تفرز في السائل خارج الخلايا، ويحملها الدم، ويستطيع لهذا أن يعمل على بعدٍ من مصدر إفرازه. تدعى الأعضاء المتخصصة في إفراز الهرمونات **غددًا صماء Endocrine glands**، لكن بعض الأعضاء كالكلب، والكلية يستطيع إفراز هرمونات إضافة إلى إنجازها لوظائف أخرى. 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. يُمكن 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 منظمات محلية. تدعى هذه المواد الكيميائية **المُنظمات 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 بين أنواع الرسل الكيميائية المختلفة المستخدمة في التنظيم الداخلي.

**تعمل بعض النواقل العصبية بوصفها هرمونات تدور في الدم**

يُمكن نقل الدم للهرمونات الغدد الصماء من تسييق نشاط أعداد كبيرة من الخلايا الهدف الموزعة في الجسم، فالمنظم الكيميائي المسمى نورابينفرين، مثلًا، الذي يتحرر بوصفه ناقلًا عصبيًا من النهايات العصبية الودية، تفرزه أيضًا الغدد الكظرية في الدم. ويعمل نورابينفرين بوصفه هرمونًا لتسييق نشاط القلب، والكبد، والأوعية الدموية في أثناء الاستجابة للكرب. يمكن للعصبونات أن تفرز مواد كيميائية تدعى **الهرمونات العصبية Neurohormones**، ويحملها الدم.



الشكل 46-2

جهاز الغدد الصماء في الإنسان. تظهر هنا الغدة الصماء الرئيسية، 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 الكيميائية، 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 بيسرفي الدم، ولكنها لا تستطيع أن تدخل الخلايا الهدف.

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 والكظرية، 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.

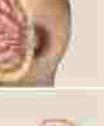
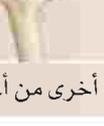
يجب أن تبدي الجزيئات التي تعمل بوصفها هرمونات صفتين رئيسيتين: أولاهما، أنها يجب أن تكون معقدة بدرجة كافية لتنتقل معلومات مُنظمة إلى أهدافها. فالجزيئات البسيطة مثل ثاني أكسيد الكربون أو الأيونات مثل أيون الكالسيوم لا تعمل بوصفها هرمونات. وثانيهما، أن الهرمونات يجب أن تكون مستقرة بدرجة كافية؛ لكي تقاوم 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 أمينيًا) وهرمون النمو (191 حمضًا أمينيًا). 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 بتحويل أنزيمي لأحماض أمينية محددة؛ تشمل هذه المجموعة الأمينات المنتجة حيويًا 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 **كاتيكولاأمينات 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 أمينيًا مختلفًا هو **ميلاتونين Melatonin** وهو مشتق من حمض تربتوفان.

**الستيرويدات Steroids** دهونٌ تصنع بتحويل أنزيمي للكوليسترول. تشمل هذه المجموعة، تستوستيرون وإسترايول، وبروجستيرون، وألدوستيرون، وكورتيزول.

يمكن تقسيم الستيرويدات إلى **ستيرويدات الجنس Sex Steroids**، وتفرز من الخصية، والمبيض، والمشيمة، وقشرة الكظرية، و**ستيرويدات قشرية corticosteroids** تفرز من قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدة الكظرية).

الغدة الصماء الرئيسية للثدييات وهرموناتها*				الجدول 46-1
الطبيعة الكيميائية	التأثيرات الرئيسية	الصورة	النسيج الهدف	الغدة الصماء والهرمون
تحت المهاد				
ببتيدات	تشط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.		النخامية الأمامية	الهرمونات المفرزة
ببتيدات (باستثناء العامل المثبط لإفراز برولاكتين، وهو دوبامين)	تثبط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.		النخامية الأمامية	الهرمونات المثبطة
النخامية الخلفية				
ببتيد (9 أحماض أمينية)	الحفاظ على الماء بتنبيه إعادة امتصاص الماء من البول.		الكلية	المانع لإدرار البول
ببتيد (9 أحماض أمينية)	ينبه الانقباض.		الرحم	أوكسيتوسين
	ينبه إدرار الحليب.		الغدة اللبنية	
النخامية الأمامية				
ببتيد (39 حمضًا أمينيًا)	ينبه إفراز هرمونات قشرة الكظرية، مثل كورتيزول.		قشرة الكظرية	المنشط لقشرة الكظرية
ببتيد (شكلان، 13، 22 حمضًا أمينيًا)	ينبه تغير اللون في الزواحف والبرمائيات، وظائف أخرى في الثدييات.		الجلد	المنبه للخلايا الصبغية
بروتين	ينبه النمو بالسماح بنمو العظم وبناء البروتين وتحطيم الدهون.		أعضاء عدة	هرمون النمو
بروتين	ينبه إنتاج الحليب.		الغدة اللبنية	برولاكتين
بروتين سكري	ينبه إفراز ثيروكسين.		الغدة الدرقية	المنبه للغدة الدرقية
بروتين سكري	ينبه الإباضة وتكوين الجسم الأصفر في الإناث، وينبه إفراز تستوستيرون في الذكور.		الغدة التناسلية	المكون للجسم الأصفر
بروتين سكري	ينبه تكوين المنى في الذكور، وتطور حويصلات المبيض في الإناث.		الغدة التناسلية	المنشط للحويصلات
الغدة الدرقية				
مشتق من الأحماض الأمينية (فيه يود)	ينبه معدل الأيض، ضروري للنمو والتطور الطبيعيين.		معظم الخلايا	هرمونات الدرقية (ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين)
ببتيد (32 حمضًا أمينيًا)	يثبط فقدان الكالسيوم من العظم.		العظم	كالسيتونين

\* هذه هي الهرمونات التي تتحرر من الغدة الصماء. تفرز هرمونات أخرى من أعضاء لها وظائف غير صماء مثل الكبد والكلية والأمعاء.

		تابع		الجدول 1-46
الطبيعة الكيميائية	التأثيرات الرئيسية	الصورة	النسيج الهدف	الغدة الصماء والهرمون
				الغدد جارات الدرقية
بيتيد (34 حمضاً أمينياً)	يرفع مستوى الكالسيوم في الدم بتثبيته تحطيم العظم، ينبه إعادة امتصاص الكالسيوم في الكلى، ينشط فيتامين D.		العظم، الكلى، الجهاز الهضمي	الجار درقي
				نخاع الكظرية
مشتق من حمض أميني	يبدأ استجابة الكرب، يرفع معدل نبض القلب، وضغط الدم ومعدل الأيض. يوسع الأوعية الدموية، ويحرك الدهون، ويرفع مستوى جلوكوز الدم.		العضلات الملساء، العضلات القلبية، الأوعية الدموية	إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين)
				قشرة الكظرية
ستيرويد	التكيف للكرب طويل الأمد، يرفع مستوى جلوكوز الدم، ويحرك الدهون.		كثير من الأعضاء	قشريات سكرية (كورتيزول)
ستيرويد	يحافظ على توازن الصوديوم، وإخراج البوتاسيوم.		أنبيبات الكلية	قشريات معدنية
				البنكرياس
بيتيد (51 حمضاً أمينياً).	يخفض مستوى جلوكوز الدم، ينبه بناء جليكوجين والدهون والبروتينات.		الكبد، العضلات الهيكلية، النسيج الدهني	أسولين
بيتيد (29 حمضاً أمينياً)	يرفع مستوى جلوكوز الدم، ينبه تحطيم جليكوجين في الكبد.		الكبد، النسيج الدهني	جلوكاجون
				المبيض
ستيرويد	ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى.		عام	إسترايول
	ينبه نمو أعضاء الجنس عند البلوغ، وتحضير الرحم كل شهر للحمل.		جهاز التكاثر الأنثوي	
ستيرويد	يكمل تحضير الرحم للحمل.		الرحم	بروجستيرون
	ينبه تطورها.		الغدة اللبنية	
				الخصية
ستيرويد	ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الذكور، ويسبب اندفاع النمو عند البلوغ.		أعضاء عدة	تستوستيرون
	ينبه تطور أعضاء الجنس، وينبه تكوين الحيوانات المنوية.		جهاز التناسل الذكري	
				الغدة الصنوبرية
مشتق من حمض أميني	يُنظم الإيقاع البيولوجي.		الغدة الجنسية، الدماغ، الخلايا الصبغية	ميلاتونين

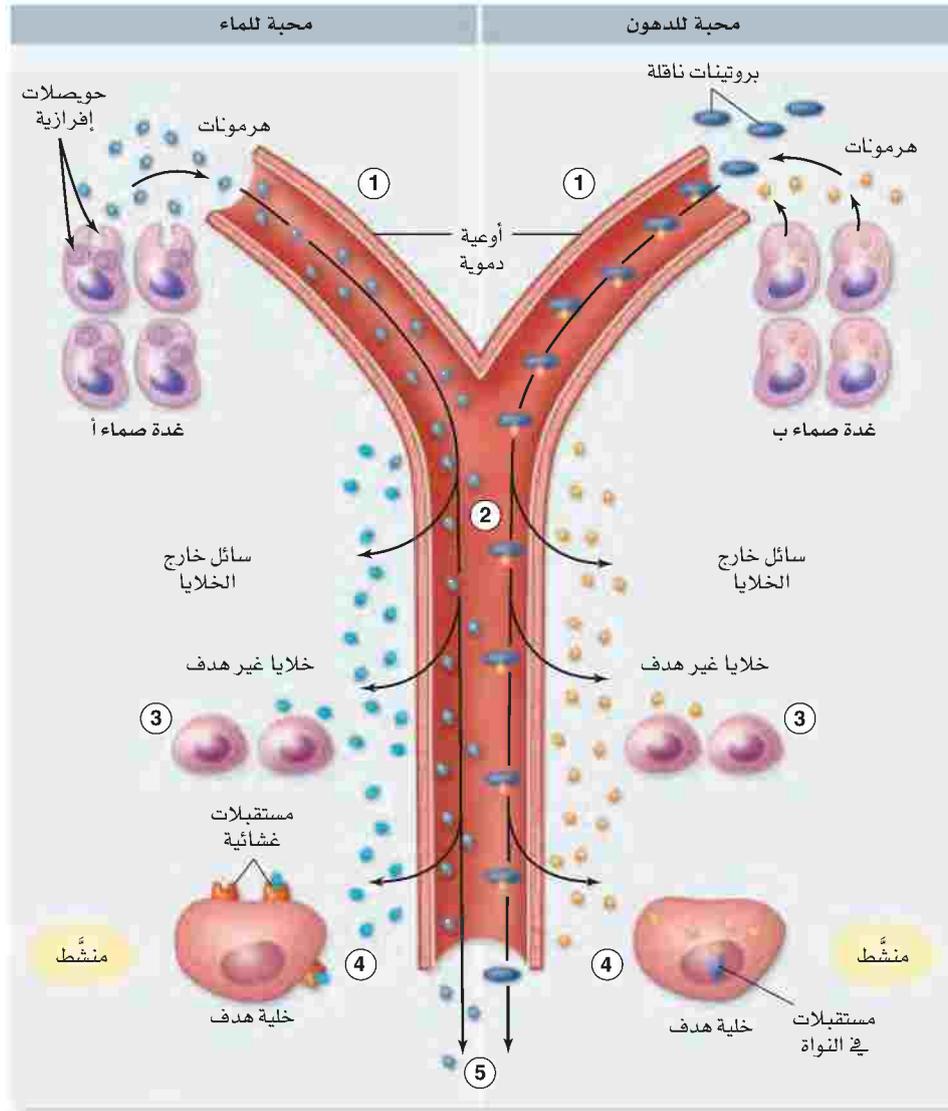
والتكوين الجنيني لخلايا الأنسجة الضامة، في حين يحفز عامل نمو الأعصاب *Nerve growth factor* نمو العصبونات وبقائها. ويحفز عامل النمو شبيه أنسولين *Insulin-like growth factor* انقسام الخلايا في العظم قيد التطور، إضافة إلى بناء البروتين في أنسجة أخرى عدة. أما **المحركات الخلوية (سايوتوكاين) Cytokines** (الموصوفة في الفصل الـ 51) فهي عوامل نمو متخصصة للسيطرة على انقسام الخلايا وتمايزها في الجهاز المناعي، في حين أن **المنشطات العصبية Neurotropins** عوامل نمو لتنظيم الجهاز العصبي. لقد تعززت أهمية وظيفة عوامل النمو، عندما لوحظ أن إتلاف الجينات التي تُشفر عوامل النمو أو مستقبلاتها، يمكن أن يقود إلى انقسام خلوي غير منتظم وإلى تطور الأورام.

**تنظيم الأوعية الدموية عن طريق المُنظّمات نظيرة الصماء**  
يتم إنتاج غاز أكسيد النتريك NO الذي يعمل أيضًا بوصفه ناقلاً عصبياً (الفصل الـ 44) في الطلائية الداخلية للأوعية الدموية. في هذا السياق، يمكن النظر إلى أكسيد النتريك على أنه من المُنظّمات نظيرة الصماء؛ لأنه ينتشر إلى طبقة العضلات الملساء في الأوعية الدموية، ويشجع على انبساط الأوعية الدموية، ويتضمن أحد أدواره الرئيسية السيطرة على ضغط الدم بتوسيعه الشرايين الدموية. الطلائية الداخلية للأوعية الدموية هي مصدر

ولهذا، فإن عليها أن تُحفّر مستقبلات، وهي خارج غشاء الخلية. في المقابل تنتقل الهرمونات المحبة للدهون في الدم، وهي متعلقة ببروتينات ناقلة (الشكل 46-3). وتمكنها ذاتيبتها 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 إخراجها 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).

## تحدث المُنظّمات 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 المُنظّمات 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 البشري *Epidermal growth factor*، مثلاً، ينشط الانقسام المتساوي في الجلد



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 تنشط بالهرمونات.

5. تزال الهرمونات غير المستخدمة، التي تم إيقاف عملها، عن طريق الكبد والكلى.

## 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.

يُعدّ الإسبرين الأكثر استعمالاً 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 الحلقي 1، 2 (سايكلوأوكسجيناز Cyclooxygenase) وتعزى التأثيرات المضادة للالتهاب إلى تثبيط المؤكسج الحلقي 2 الذي يعد ضرورياً لإنتاج بروستاغلاندينات من حمض أراكيدونيك.

يخفف هذا من الالتهاب والألم المصاحب له الناتج عن فعل البروستاغلاندينات. ولسوء الحظ، فإن تثبيط المؤكسج الحلقي 1 يعطي آثاراً جانبية غير مرغوبة تشمل نزيفاً في المعدة، وإطالة زمن تخثر الدم. طُوّرت حديثاً 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 البروستاغلاندينات 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.

الجزئيات المُنظمة 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 مُنظمات نظيرة صماء. يُعدّ أي عضو يفرز الهرمونات التي تحمل في الدم جزءاً من جهاز الغدد الصماء. الجزئيات الهرمونية التي تنتمي إلى ثلاث طوائف كيميائية تعمل لتنسيق نشاط خلايا هدف معينة في الجسم.

خصب للمُنظمات نظيرة الصماء، فهي تنتج إندوثيلين *Endothelin* التي تسبب انقباض الأوعية الدموية، وبراديكينين *Bradykinin* الذي يشجع توسعها. يُكمل عمل المُنظمات نظيرة الصماء عمل الأعصاب الذاتية في تنظيم الأوعية الدموية، ما يسمح للأوعية الدموية بالاستجابة للظروف المحلية مثل زيادة الضغط أو انخفاض الأكسجين.

### البروستاغلاندينات *Prostaglandins*

تشكل البروستاغلاندينات مجموعة متباينة من المُنظمات 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 خلافة. تنتج البروستاغلاندينات في كل عضو تقريباً، وتسهم في تشكيلة من الوظائف التنظيمية. تكون بعض البروستاغلاندينات 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 أيضاً في تنظيم عمل الرئة والكلية من خلال آثارها في العضلات الملساء. في الأسماك، وجد أن البروستاغلاندينات تعمل بوصفها هرمونات ومُنظمات نظيرة صماء. فالبروستاغلاندينات التي تنتج في المبيض عند الإباضة يمكن أن تنتقل إلى الدماغ لتنسيق سلوك التفرخ المرافق. تُنتج البروستاغلاندينات في مواقع تهتك الأنسجة، حيث تشجع بعض جوانب الالتهاب مثل الانتفاخ، والألم، والحمى. (لقد درس هذا التأثير للبروستاغلاندينات جيداً، حيث وجد أن الأدوية التي تثبط بناء البروستاغلاندينات كالإسبرين، تساعد على تخفيف هذه الأعراض.

2-46

## عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

الجزء الدهني من غشاء الخلية لا يشكل عائقاً لمرورها. حالما تصبح الجزئيات المُنظمة المحبة للدهون داخل الخلايا، فإنها جميعاً لها آلية العمل نفسها.

كما ذكرنا سابقاً، يمكن تقسيم الهرمونات، إلى محبة للدهون (الذائبة في الدهون) وأخرى محبة للماء (الذائبة في الماء). إن مستقبلات هاتين المجموعتين الواسعتين وتأثيراتهما تديان فروعاً ملحوظة سنستقصيها في هذا الجزء.

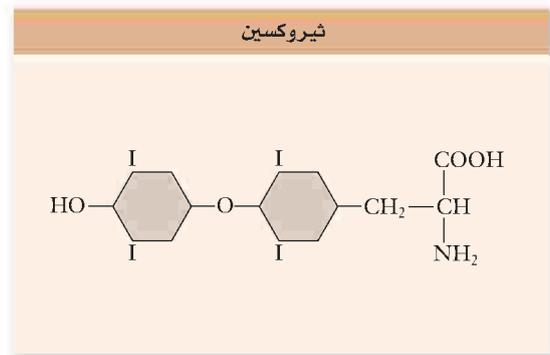
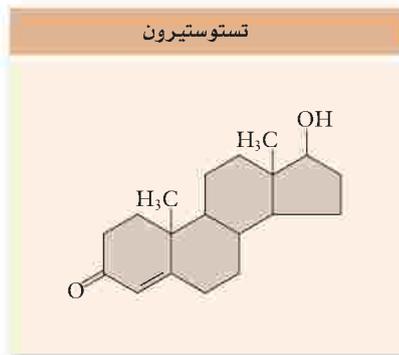
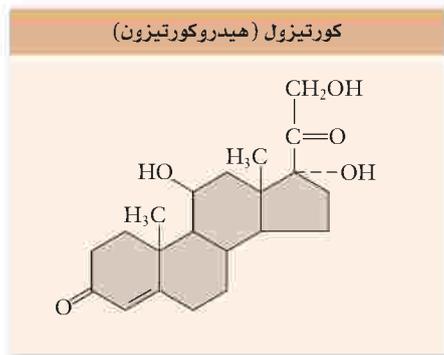
### الشكل 4-46

التركيب الكيميائي للهرمونات المحبة للدهون. الهرمونات الستيرويدية مشتقة من الكوليسترول. الهرمونان الستيرويديان المبينان هنا، كورتيزول وتستوستيرون، يختلفان قليلاً في التركيب الكيميائي، ومع ذلك، فإن لهما تأثيرات مختلفة جداً في الجسم. يتكون هرمون الدرقي، ثيرونكسين بازودواج بارتباط مزدوج بين اليود والحمض الأميني تيروسين

### تنشط الهرمونات المحبة للدهون

#### مستقبلات داخل خلوية

تضم الهرمونات المحبة للدهون كل الهرمونات الستيرويدية والهرمونات الدرقيّة (الشكل 4-46)، إضافة إلى جزئيات مُنظمة محبة للدهون أخرى، مثل الرتينويدات أو فيتامين أ. يمكن أن تدخل الهرمونات المحبة للدهون الخلايا؛ لأن



## 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.

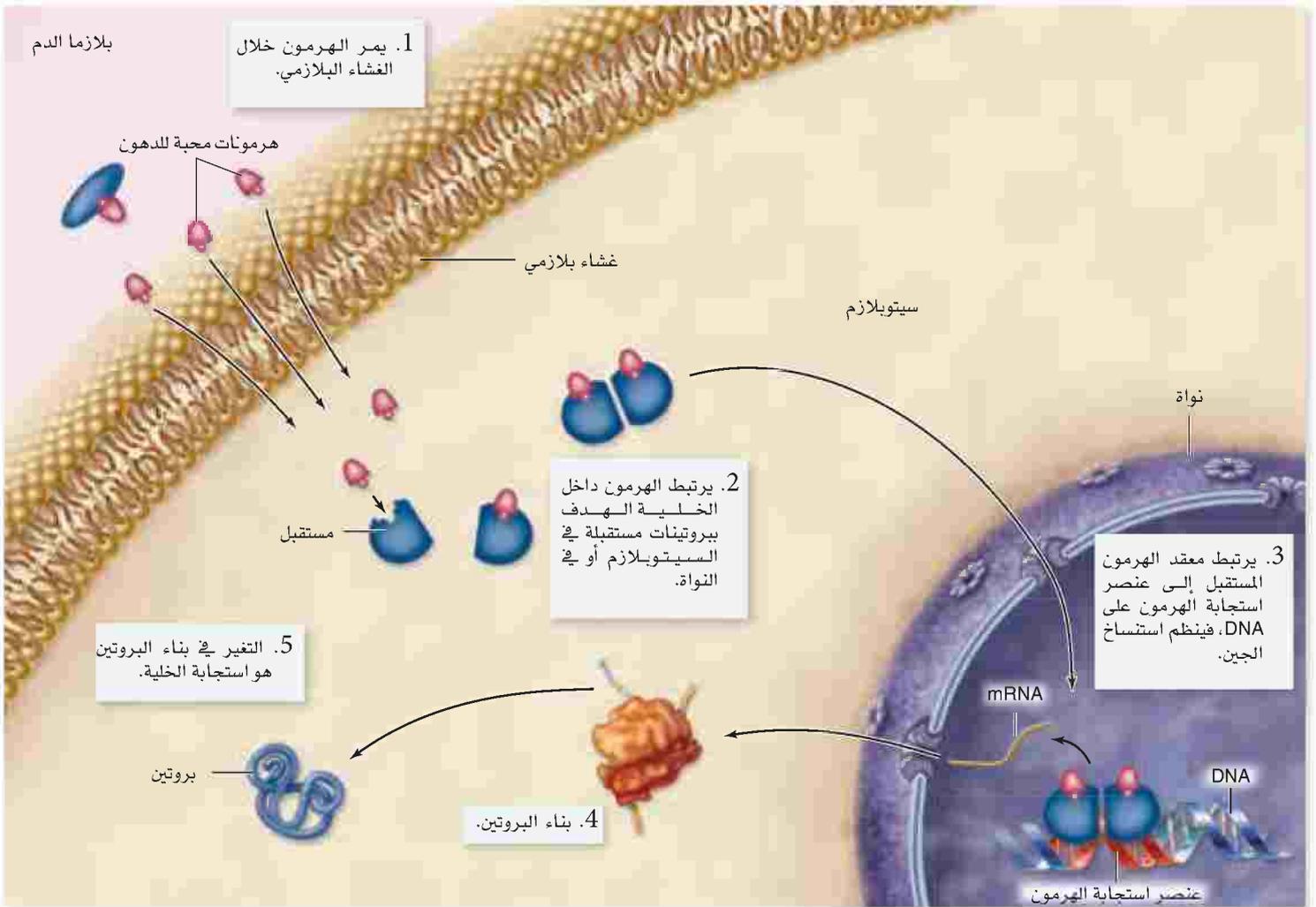
ترتبط بعض الهرمونات الستيرويدية بمستقبلاتها في السيتوبلازم، ومن ثم ينتقل معقد الهرمون - المستقبل إلى داخل النواة. تنتقل هرمونات ستيرويدية أخرى، وهرمونات الدرقية مباشرة إلى النواة، قبل أن تلتقي بمستقبلاتها البروتينية هناك. وسواء وُجدَ الهرمون مستقبلاً في النواة أم انتقل مع مستقبله إلى داخلها من السيتوبلازم، فإن بقية القصة هي نفسها في الحالتين.

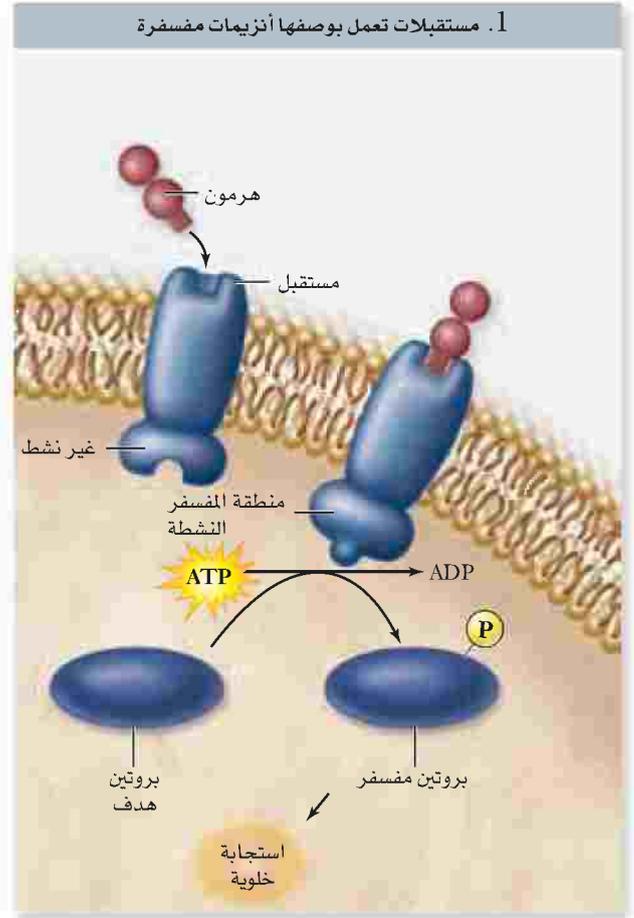
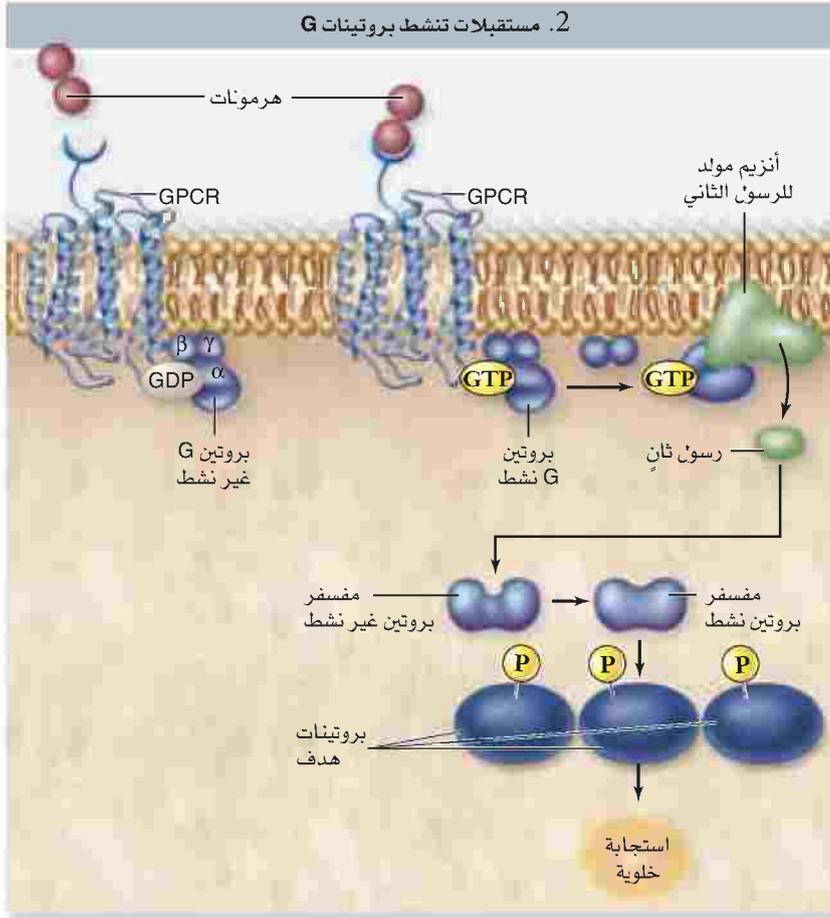
## تحفيز الاستنساخ في النواة

يصبح الآن مستقبل الهرمون الذي حُفَزَ بارتباط الهرمون قادراً على الارتباط بمنطقة محددة من DNA. إن مناطق DNA هذه، الواقعة عند مشير 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 يحفِز، وفي بعض الحالات يُثبِت استنساخ الجينات. فالمستقبلات إذاً تعمل على أنها عوامل استنساخ محفزة بالهرمونات *Hormone-activated transcription factors* (انظر الفصلين 9، 16).

## الشكل 46-5

آلية عمل الهرمونات المحبة للدهون. تنتشر الهرمونات المحبة للدهون خلال الغشاء البلازمي للخلية، وترتبط ببروتينات مستقبلة داخل الخلية. بعدئذٍ 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 واحداً ممن يرتبط بمستقبل في السيتوبلازم، عندئذٍ 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 مستقبلية عابرة للأغشية. (1) يمكن أن تعمل هذه المستقبلات بوصفها أنزيمات مفسرة، فتنشط فسفرة بروتينات أخرى داخل الخلايا. (2) بخلاف ذلك، قد تعمل من خلال بروتينات G وسيطة، حيث ينشط الهرمون المرتبط بالمستقبل إنتاج رسول ثانٍ. يحفز الرسول الثاني مفسرات بروتين تقسفر، ومن ثم تنشيط بروتينات أخرى. GPCR هو مستقبل مرتبط ببروتين G.

### المستقبلات المفسرة Receptor kinases

عند عمل بعض الهرمونات، كالأنسولين، يعمل المستقبل نفسه بوصفه أنزيمًا مفسرًا (الشكل 46-6)، ويستطيع أن يفسر بشكل مباشر بروتينات داخل الخلية تغير النشاط الخلوي. ففي حالة الأنسولين ينتج عن هذا النشاط وضع بروتينات ناقلة للجلوكوز في الغشاء الخلوي، ما يمكن الجلوكوز من دخول الخلايا. تعمل هرمونات ببتيدية أخرى، كهرمون النمو، بألية مماثلة على الرغم من أن المستقبل نفسه لا يكون أنزيمًا مفسرًا. بدلاً من ذلك، فإن المستقبل الذي يرتبط به الهرمون يستنفر أنزيمات مفسرة داخل الخلية ويحفزها، 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 رسلاً أخرى، كما رأينا في (الفصل الـ 9). يحفز التفاعل بين الهرمون ومستقبله آليات في الغشاء الخلوي، تزيد من تركيز الرسول الثاني ضمن سيتوبلازم الخلية الهدف.

لقد بين إيرل سودرلاند في مطلع الستينيات من القرن الماضي أن أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي، (Cyclic adenosine monophosphate (cAMP)، يعمل بوصفه رسولاً ثانياً عندما يرتبط إبينفرين مع مستقبلاته على الغشاء

وحيث إن التحفيز، وعملية الاستنساخ تتطلبان تغيرات في التعبير عن الجينات، فإنه غالباً ما يستدعي الأمر ساعات عدة، قبل أن تصبح الاستجابة للتنبية بالهرمونات المحبة للدهون واضحة في الخلايا الهدف.

### تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف

تشمل الهرمونات التي تكون كبيرة الحجم، أو مستقطبة جداً، بحيث لا تعبر الغشاء البلازمي لخلايا الهدف الببتيدات جميعها، والبروتينات، والهرمونات البروتينية السكرية، إضافة إلى الكايتولأمينات. 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 تنشيط معتمد على المستقبل لأنزيمات قوية داخل الخلية، تدعى مفسرات البروتين (بروتين كابينيز). وكما وصفنا في (الفصل الـ 9) فإن مفسرات البروتين هي أنزيمات منظمة حرجة تحفز، أو توقف تحفيز بروتينات داخل خلوية بعملية الفسفرة. تستطيع مستقبلات الهرمونات المحبة للماء أن تحدث تأثيراً قوياً في عدد واسع من الوظائف داخل الخلية، عن طريق تنظيم مفسرات البروتين.

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 إيبينفرين في الكبد، مثلًا، تُنتج cAMP عن طريق أنزيم محلّق أدنيل الذي ذكرناه آنفًا. ويحفز cAMP الذي تولده أنزيمات مفسفرة للبروتين تشجع إنتاج جلوكوز من جليكوجين. بالمقارنة، في العضلات الملساء ترتبط مستقبلات إيبينفرين عن طريق بروتين G منبّه مختلف إلى أنزيم مولد لإينوسايتول ثلاثي الفوسفات، هو محلل الدهون المفسفرة C. ونتيجة لذلك، فإن تنبيه إيبينفرين للعضلات الملساء ينجم عنه تحرر كالسيوم داخل الخلايا، الذي ينظمه إينوسايتول 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 ومفسفات 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.

تُعتبر الهرمونات المحبة للدهون خلال الأغشية البلازمية لخلاياها الهدف، وترتبط بمستقبلات بروتينية داخل الخلايا. يرتبط معقد الهرمون-المستقبل إلى مناطق معينة من DNA، ما يُنظم 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.

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  $(IP_3)$  والجلسرول ثنائي الأحماض  $(DAG)$  وقد وُصف هذان النظامان في (الفصل الـ 9).

#### عمل بروتينات G

إن المستقبلات التي تحفّز 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 يتقل جيئةً وذهابًا بين المستقبل والأنزيم المولد للرسول الثاني (انظر الشكل 46-6)، وعندما يحفّز بروتين G الأنزيم، فإن النتيجة هي زيادة في جزيئات الرسول الثاني داخل الخلية.

في حالة إيبينفرين، يحفّز بروتين G الأنزيم محلّق الأدينين، الذي يحفّز تكوين الرسول الثاني cAMP من ATP. ينتشر بعدئذ الرسول الثاني الذي تكوّن 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 أعمالاً 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 inhibition*

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

## النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

3-46

Adenohypophysis. أما الجزء الآخر فيبدو ليفيًا، ويدعى النخامية الخلفية Posterior pituitary 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 عصبين

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

تتعلق الغدة النخامية Pituitary gland، التي تدعى أيضًا النمو السطحي 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.

#### النخامية غدة صماء مركبة

يبين النظر بالمجهر الضوئي أن الغدة مكونة من جزأين، يبدو أحدهما غذيًا، ويدعى النخامية الأمامية Anterior pituitary أو النخامية الغدية

## أوكسيتوسين *Oxytocin*

تفرز النخامية الخلفية أيضاً أوكسيتوسين، وهو هرمون عصبي بيتيدي آخر مؤلف مثل المانع لإدرار البول من 9 أحماض أمينية في الثدييات. يحفز أوكسيتوسين الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب. ففي أثناء الرضاعة، ترسل 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 أرجنين فاسوتوسين *Arginine vasotocin*، وله آثار مماثلة في الأنواع الحيوانية غير الثديية. يحفز أرجنين فاسوتوسين، في الدجاج والسلاحف البحرية، انقباض قناة البيض عند وضع البيض.

لقد اكتشف حديثاً جداً أن أوكسيتوسين مُنظّم مهم لسلوك التكاثر، ففي الرجال والنساء يعتقد أن له علاقة بتشجيع رابطة الأزواج 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

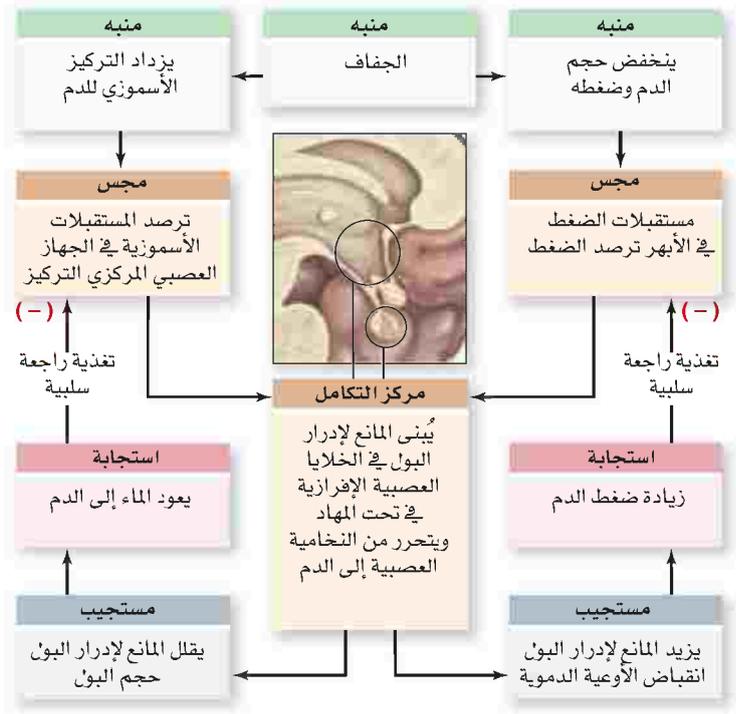
إن المانع لإدرار البول وأوكسيتوسين ينتجان بالفعل من قبل أجسام العصبونات الواقعة في تحت المهاد. يُنقل هذان الهرمونان العصبيان عن طريق مسلك المحاور الذي يمتد من تحت المهاد إلى النخامية الخلفية، حيث يخزان هناك. وبالإستجابة للتنبه المناسب - زيادة التركيز الأسموزي ليلازما الدم في حالة المانع لإدرار البول، ومص الرضيع للثدي في حالة أوكسيتوسين - فإن الهرمونات العصبية تفرز من الغدة النخامية الخلفية إلى الدم.

وحيث إن هذا الفعل الانعكاسي يتضمن كلاً من الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء، فإنه يقال: إن المانع لإدرار البول وأوكسيتوسين يفرزان عن طريق فعل انعكاسي عصبي غدي أصم *Neuroendocrine reflex*.

### تنتج 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 جزءاً 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 العضو الهدف للهرمونات المنشطة غدة صماء أخرى، فإن الغدة الأخرى ينبهها هرمون منشط لتفرز هرموناتها. يمكن تصنيف الهرمونات التي تنتجها وتفرزها أنواع الخلايا المختلفة في النخامية الأمامية في ثلاث عوائل متشابهة تركيبياً: الهرمونات البيبتيدية، والهرمونات البروتينية، والهرمونات البروتينية السكرية.



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 واضحاً عام 1912، عندما كتب تقرير عن حالة طبية مميزة: أصيب رجل بطلقة في رأسه، وأصبحت لديه الحاجة للبول كل 30 دقيقة أو ما يقاربها، وعلى مدة 24 ساعة في اليوم. لقد استقرت الرضاصة في النخامية الخلفية. وقد أثبت البحث اللاحق أن إزالة هذا الجزء من النخامية يُنتج الأعراض نفسها.

وفي مطلع الخمسينيات من القرن الماضي عزل الباحثون بيتيداً 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.

## الهرمونات اليبتيديية Peptide hormones

تُشتق الهرمونات اليبتيديية للنخامية الأمامية من بروتين سابق وحيد، ولهذا فإنها تتقاسم بعض تعاقب مشترك من الأحماض الأمينية، وكلها أقل من 40 حمضاً أمينياً في الحجم.

**الهرمون المنشط لقشرة الكظرية أو منشط القشرة Adrenocorticosteroid hormone** يحفز قشرة الكظرية لإنتاج هرمونات ستيرويدية قشرية تشمل كورتيزول (في الإنسان) وكورتيكوستيرون (في فئريات 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 دكنا 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 تشابهاً مهماً 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 الخلايا، وتنبيه أعضاء مختلفة لتغذية الصغار، وتحفيز السلوك الأبوي.

## الهرمونات البروتينية السكرية Glycoprotein hormones

تعد هذه أضخم الجزيئات الهرمونية المعروفة وأكثرها تعقيداً، وهي عادة ثنائية القطع، إذ تضم تحت وحدة ( $\alpha$ ) وتحت وحدة ( $\beta$ ) وكل منهما نحو 100 حمض أميني حجماً، ويرتبط بهما مخلفات سكرية برابطة تشاركية. تشترك الهرمونات الثلاث في تحت وحدة ألفا ( $\alpha$ ) واحدة، في حين تختلف تحت وحدة ( $\beta$ )، 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 والأبيض.

**الهرمون المكون للجسم الأصفر: Luteinizing hormone** ينبه إنتاج إستروجين وبروجسترون من المبايض، وهو ضروري للإباضة في الدورة التكاثرية للإناث (انظر الفصل الـ 52). في الذكور، ينبه المكون للجسم الأصفر الخصي لإنتاج تستوستيرون الضروري لإنتاج المنى، 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 معاً بأنهما منشطان للغدد الجنسية *Gonadotropins*؛ لإنهما يحفزان الغدد الجنسية لأداء وظائفها.

## تنظم الهرمونات العصبية تحت المهاد

### الغدة النخامية الأمامية

النخامية الأمامية ليست مشتقة من الدماغ، ولا تستقبل محاور من تحت المهاد خلافاً للنخامية الخلفية. ومع ذلك، فإن تحت المهاد يسيطر على إنتاج هرموناتها وعلى إفرازها. تحدث هذه السيطرة ذاتها هرمونياً، 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 سريراً شعيرياً ثانياً يقع تحت الأول؛ والمواقع الوحيدة الأخرى في الجسم التي لها نظام كهذا هي الكبد، حيث تتسلم الشعيرات الدموية الدم القادم من القناة الهضمية، والكلى، حيث توجد الشعيرات الدموية في الكبد وحول الأنبيبية موصولة على التوالي (انظر الفصل الـ 50). وحيث إن السرير الشعيري الثاني يتسلم القليل من الأكسجين من أوعية كهذه، فإن الأوعية غالباً ما تنقل شيئاً آخر ذا أهمية.

### المُفرزات Releasers

يُنظّم كل هرمون عصبي يفرزه تحت المهاد نحو النظام البابي إفراز هرمون محدد من النخامية الأمامية. الهرمونات المفرزة هي بيتيدات عصبية هرمونية تحفّز إفراز هرمونات أخرى، وتحديداً، يحفّز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية إفراز الهرمون المنبه للدرقية TRH، ويحفّز الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية CRH إفراز الهرمون المنبه لقشرة الكظرية، ويحفّز 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 أيضاً 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.

## تنظّم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية

نظراً لأن هرمونات تحت المهاد تسيطر على إفرازات النخامية الأمامية، ونظراً لأن هرمونات النخامية الأمامية تسيطر بدورها على إفرازات غدد صماء أخرى،

النوع من أنظمة السيطرة يدعى التغذية الراجعة السلبية، وهي تعمل للحفاظ على مستويات ثابتة نسبياً من هرمونات الخلايا الهدف.

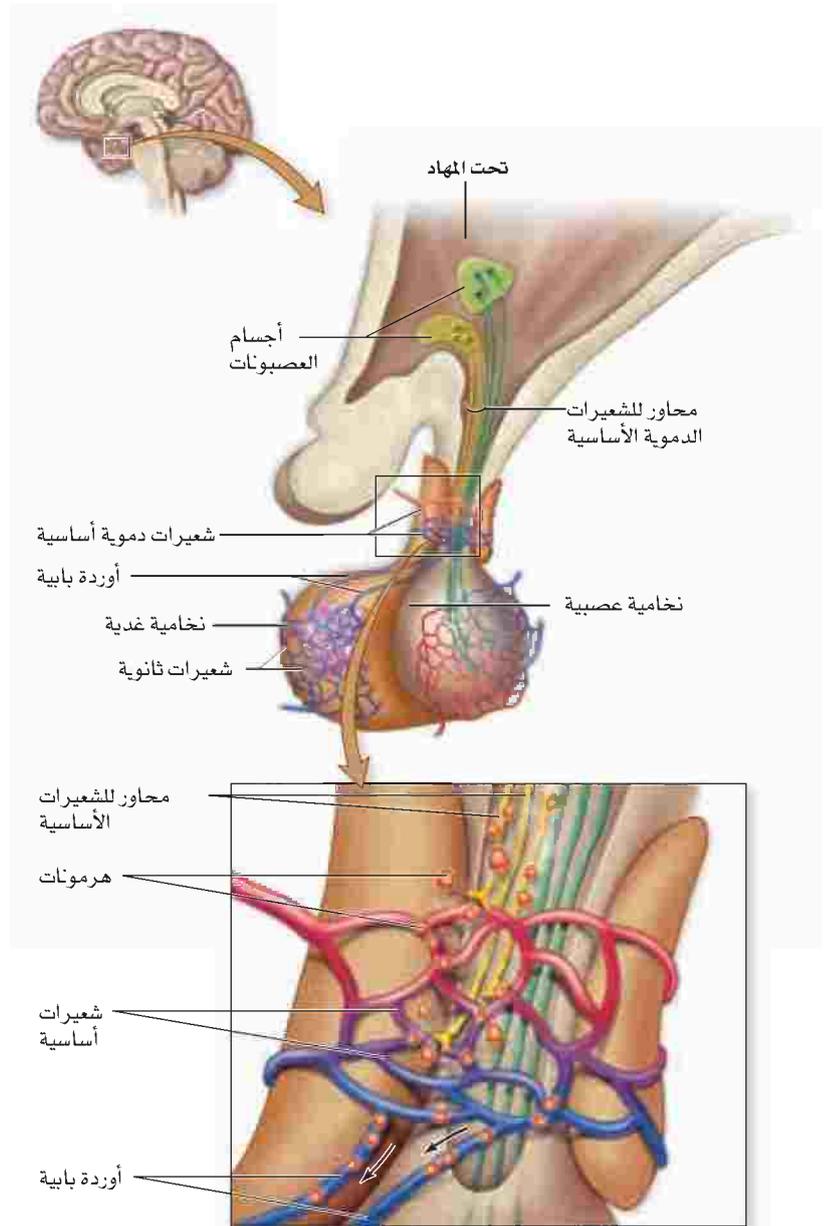
#### مثال على التغذية الراجعة السلبية: سيطرة الغدة الدرقية

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 الباطي، الذي ينبه النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. يجعل الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية تفرز هرمون **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 منكما على التوالي. إن هذه التغذية الراجعة السلبية ضرورية للاتزان الداخلي؛ لأنها تحفظ مستوى ثيروكسين ثابتاً تقريباً.

يحتوي هرمون ثيروكسين على عنصر اليود. ودون اليود، فإن الغدة الدرقية ليست قادرة على إنتاج ثيروكسين. فالأشخاص الذي يعيشون في مناطق فقيرة باليود (كالمرج الوسطى البعيدة عن السواحل) يفتقرون إلى كمية كافية من اليود لصناعة ثيروكسين. ولهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الأمامية تستقبلان مقداراً أقل من المعتاد من التغذية الراجعة السلبية. ينتج عن هذا التثبيط المتدني ارتفاع إفراز كل من الهرمون المفرز لمنشط الدرقية والهرمون المنبه للدرقية.

تتبع تراكيز مرتفعة من الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية، حيث تتضخم خلاياها في محاولة بآسنة لصناعة المزيد من ثيروكسين، ولكنها لا تستطيع ذلك دون اليود. وتكون النتيجة تضخم الغدة الدرقية. وهي حالة تدعى الجويتر (الشكل

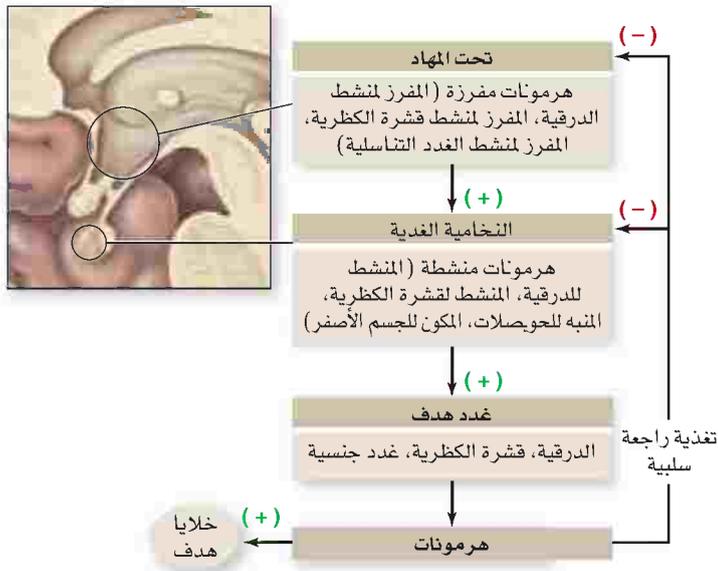


الشكل 46-8

السيطرة الهرمونية على النخامية عن طريق تحت المهاد. تفرز عصبونات في تحت المهاد هرمونات تحملها الأوعية الدموية الباطية مباشرة إلى النخامية الغدية، حيث إنها تتببه 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 كخناق الكظرية والبنكرياس، لا تُنظَّم بشكل مباشر بنظام السيطرة بتحت المهاد هذا. والثاني، أن تحت المهاد والنخامية الأمامية أنفسهما تحت سيطرة جزئية للهرمونات التي تحفز إفرازها. وفي معظم الحالات، فإن هذه السيطرة الأخيرة هي تثبيطية (الشكل 46-9). إن هذا



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.

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 الصغوية بشكل رئيس من خلال آثار مباشرة، أما منشط قشرة الكظرية، ومنبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر، ومنبه الحويصلات، فلها غدد صماء، تعمل بوصفها هدفًا مستقلًا لها.

#### آثار هرمون النمو

تتجلى أهمية النخامية الأمامية في حالة تدعى العملاقة **Gigantism** تتصف بالنمو الزائد لكامل الجسم أو لأي من أجزائه. أطول إنسان جرى تسجيل حالته، وهو روبرت وادلو، كان يتصف بالعملاقة (الشكل 46-11). ولد عام 1928، وبلغ طوله نحو 268 سنتيمترًا 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 المفترزة لهرمون النمو عندما كان طفلًا، ولم يتوقف عن النمو خلال سني عمره الاثنتين والعشرين، حيث بلغ طوله نحو 268 سنتيمترًا.



#### الشكل 46-10

امرأة لديها جويتر. هذه الحالة سببها نقص اليود في الغذاء. نتيجة لذلك يقل إفراز ثيروكسين، ولهذا فسيكون هناك القليل من التنشيط بالتغذية الراجعة السلبية، للهرمون المنبه للدرقية. يُنبه إفراز الهرمون المنبه للدرقية بدوره الغدة الدرقية لتتضخم في محاولة منه لجعلها تنتج ثيروكسينًا إضافيًا.

10-46). يمكن إنقاص حجم الجويتر بإضافة اليود إلى الغذاء، وفي معظم الأقطار يتم الحد 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 تُقاوم التغيير، وتدفعه في اتجاه التغيير 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 مستمرًا 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 الحويصلة تتمزق، وتحرر خلية البيضة نحو قناة البيض، حيث يمكن نظريًا 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، وسناقش 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

تعرف الآن أن العملاقة 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 التشبيه 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 يحفز إنتاج عوامل نمو شبيهة بأنسولين، التي ينتجها الكبد والعظام استجابة للتشبيه 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 أيضاً في البالغين لتنظيم أيض البروتينات والدهون والكاربوهيدرات. وقد تم تشخيص هرمون بيتيدي هو **غريلين Ghrelin** حديثاً الذي تفرزه المعدة بين الوجبات، ويعمل منبهًا قويًا 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 العملاقة يُدعى **تضخم النهايات Acromegaly** يتصف بشوه الأنسجة الطرية والعظام، مثل بروز الفك، واستطالة الأصابع، وتضخم 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 العملاقة هي أقل شيوعًا بكثير هذه الأيام.

تمو الحيوانات التي جرت هندستها وراثيًا 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 النمو على أعضاء ليست غدداً صماء. لكن أعماله، بالمقارنة مع هرمون النمو، تبدو شديدة التباين. فإضافة إلى تحفيز إنتاج الحليب في الثدييات، جرت الإشارة ضمناً إلى برولاكتين، بأنه ينظم أنسجة مهمة في الطيور في التغذية، وحضانة الصغار مثل الحوصلة (التي تُنتج حليب الحوصلة) وهو سائل مغذٍ تتغذى عليه الصغار بعد أن تقذفه الأم نحو الفم) وبقعة الحضنة

4-46

## الغدد الصماء المحيطية الرئيسية

(منطقة وعائية في بطن الطيور تستخدم لتدفئة البيض في أثناء حضانتها). في البرمائيات، يشجع برولاكتين تحول السلمندرات من أشكال تعيش على اليابسة إلى البالغة 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 أيضاً 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 نسبياً 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 للغدة التناسلية، أي المكونة للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات، على الغدة التناسلية فقط (الخصي والمبايض). وعلى الرغم من أن المكون للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات يعملان على الغدة التناسلية، إلا أن كلاً منهما يستهدف خلايا مختلفة في الغدة 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 لهرمون المنبه للخلايا الصبغية، تتوزع صبغة ميلانين خلال الخلايا، فيصبح لون الجلد أداكن 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 أداكن 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 غدة صماء هدف. يُسيطر على كل من تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق هرمونات تنتج من الغدد الصماء التي حضرتها عن طريق التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية.

القناة الهضمية (الفصل الـ 48). هذه الغدة التي تشمل الدرقية وجارات الدرقية تنتج هرمونات، تنظم عمليات ترتبط بتناول المواد الغذائية كالكاربوهيدرات، والدهون، والبروتين، وأيض المعادن.

على الرغم من أن النخامية تنتج تشكيلة مهمة من الهرمونات، إلا أن عدداً 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 جداً من

## تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكوين الجنيني

تختلف الغدة الدرقية **Thyroid gland** في الشكل في الأنواع الفقرية المختلفة، ولكنها توجد دائماً في منطقة العنق أمام القلب. يشبه شكلها في الإنسان ربطة العنق الفراشة، وتقع تحت فتحة آدم في مقدمة العنق. تفرز الغدة الدرقية ثلاثة هرمونات: بشكل أساسي ثيروكسين، وكميات أقل من ثلاثي يود الثايرونين **Triiodothyronine** (ويدعيان معاً هرمونات الدرقية)، وكالسيستونين. وكما وصف سابقاً، فهرمونات الدرقية فريدة في أنها الجزيئات الوحيدة في الجسم المحتوية على اليود (يحتوي ثيروكسين أربع ذرات يود، ويحتوي ثلاثي يود الثايرونين ثلاثاً).

### 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 أيضاً متدناً بسبب إنتاج القليل من ثيروكسين، بما في ذلك انخفاض القدرة على استخدام الكربوهيدرات والدهون. نتيجة لذلك، فإنه غالباً ما يكون

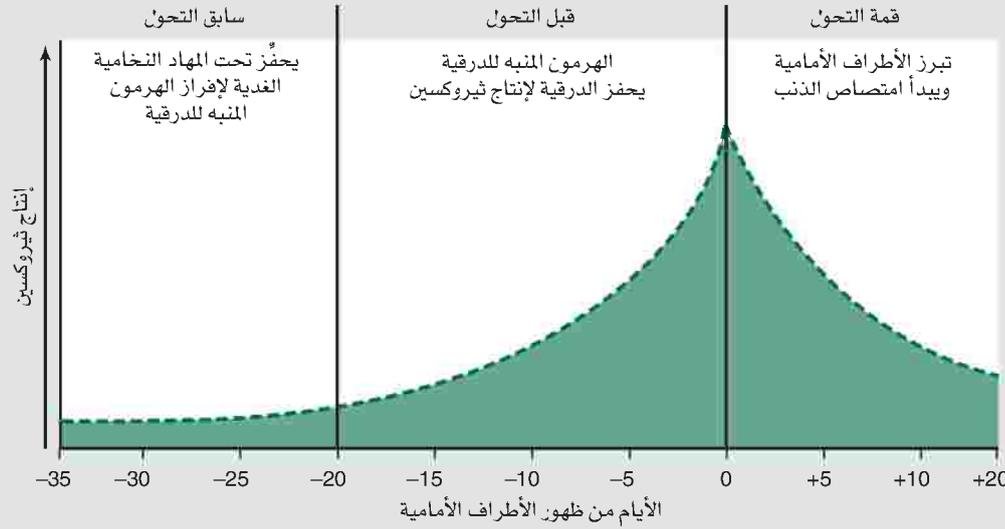
متعماً، وزائد الوزن، ويشعر بالبرودة. إن نقص إفراز الدرقية يكون مثيراً للقلق بشكل خاص في المواليد والأطفال؛ حيث يعيق النمو، وتطور الدماغ، والنضج التنكاثري. ولحسن الحظ، وحيث إن هرمونات الدرقية جزيئات صغيرة وبسيطة، فإن الشخص الذي لديه نقص في إفراز الدرقية يستطيع تناول ثيروكسين أقرصاً عن طريق الفم.

في المقابل، فإن الأشخاص الذين لديهم إفراط 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 جراحياً.

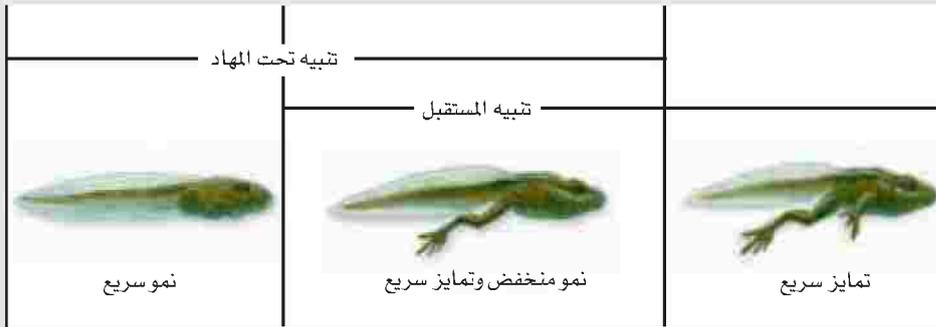
### أعمال هرمونات الدرقية

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 غالباً بتعاون وبتناسق مع هرمونات أخرى، فتشجع نشاط هرمون النمو، وإبينفرين، وستيرويدات التنكاثري. 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 ذنبية، يحفّز تحت المهاد النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. ويحفّز 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.



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 هبوطاً واضحاً في مستوى الكالسيوم في الدم يسبب تشنجات عضلية حادة. إن معدلاً طبيعياً من الكالسيوم في الدم مهم لعمل العضلات بما في ذلك القلب، وأنه مهم لعمل الأجهزة العصبية والغدد الصماء بشكل صحيح. يحفز الجاردرقي خلايا محطمة العظم (خلايا في العظم) لتحلل بلورات 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.

في الإنسان، حيث يكون معدل الأيض مرتفعاً نسبياً كل الوقت، يكون تركيز هرمونات الدرقية في الدم مرتفعاً 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 مثلاً، تشجع هرمونات الدرقية نمو العصبونات، وتنبه نضج الجهاز العصبي المركزي. فالأطفال المولودون ولديهم نقص في إفراز الدرقية يكون نموهم معاقاً، 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 أهمية هرمونات الدرقية في التكويني الجنيني في البرمائيات. فهرمونات الدرقية توجه تحول أبي ذنبية 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 ذنبية فلن يتحول إلى ضفدع بالغ، وبالعكس إذا عُذِّي أبو ذنبية غير ناضج قطعاً من الغدة الدرقية فإنه سيدخل في تحول قبل الأوان، ويصبح ضفدعاً صغير الحجم. يوضح هذا الأمر الأعمال القوية لهرمونات الدرقية التي تنجزها بتنظيم التعبير عن جينات متعددة.

### تنظم عدة هرمونات ائزان الكالسيوم الداخلي

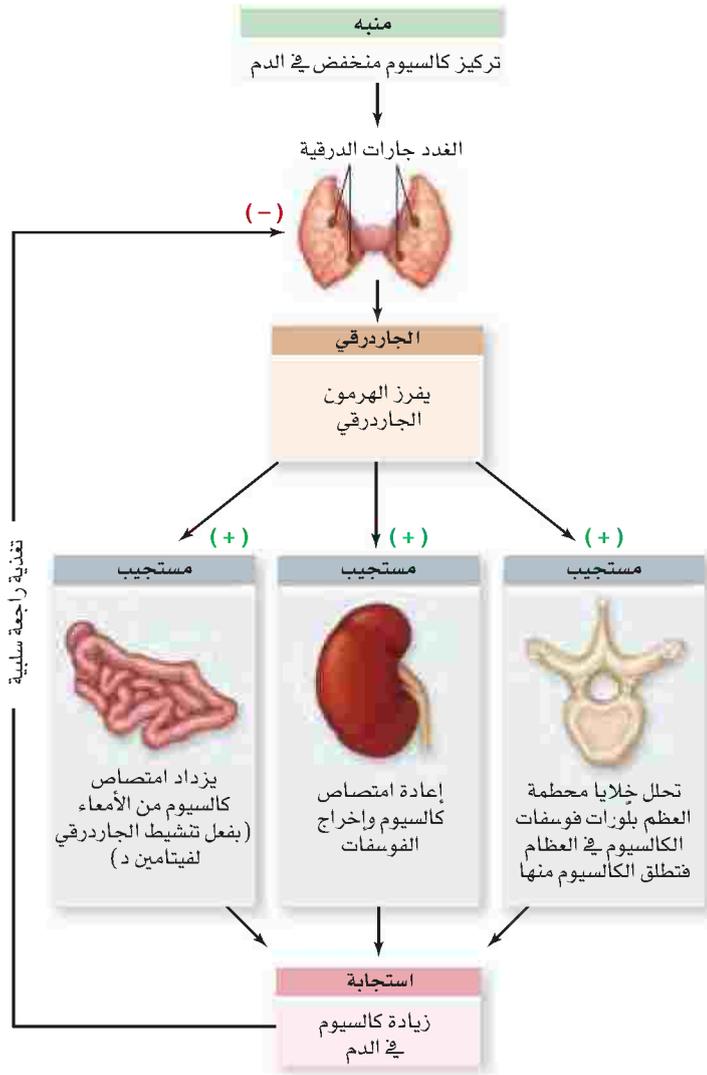
يُعد الكالسيوم مكوناً حيوياً في جسم الفقريات؛ لأنه مكون تركيبي للعظام، ولدوره في العمليات التي تتوسطها الأيونات مثل انقباض العضلات، والغدد التي تنظم الكالسيوم تشمل الدرقية، وجارات الدرقية التي تيسر آثار فيتامين D أعمالها.

### إفراز كالسيوتونين من الدرقية

إضافة إلى هرمونات الدرقية، تفرز الدرقية أيضاً **كالسيوتونين Calcitonin**، وهو هرمون ببتيدي يؤدي دوراً في الحفاظ على مستوى مناسب من الكالسيوم في الدم. فعندما يرتفع تركيز الكالسيوم في الدم كثيراً يحفز كالسيوتونين تناول الكالسيوم في العظام، ولهذا فإنه يقلل مستواه في الدم. وعلى الرغم من أن كالسيوتونين قد يكون مهماً في فيزيولوجيا بعض الفقريات، إلا أنه يبدو أقل أهمية في التنظيم اليومي لمستويات الكالسيوم في الإنسان البالغ. ومع ذلك، فإنه يؤدي دوراً مهماً في تشكيل العظام في الأطفال، حيث يكون النمو سريعاً.

### الهرمون الجاردرقي Parathyroid hormone

الغدد جارات الدرقية هي 4 غدد صغيرة تتعلق بالدرقية، وبسبب صغر حجمها، فقد أهملها الباحثون تماماً حتى القرن العشرين. وقد جاءت أولى الاقتراحات بأن لهذه الأعضاء وظيفة غذية 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 كثيراً فوق المعدل الطبيعي، في حين تبدأ بلورات فوسفات الكالسيوم في العظام في الذوبان. لذا كان واضحاً أن جارات الدرقية تنتج هرموناً يحفز تحرر الكالسيوم من العظام.



الشكل 46-13

تنظيم مستوى كالسيوم الدم عن طريق الهرمون الجاردرقي. عندما يكون الكالسيوم في الدم منخفضاً يُمرَّر 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.

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، تُفرز بكميات كبيرة استجابة للكرب. ولقد اقترح أنه في أثناء الكرب، 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 يحافظ فيها على مستويات مرتفعة من الستيرويدات القشرية السكرية فترات طويلة من الوقت (أي الكرب طويل الأمد). تعطل الستيرويدات القشرية السكرية طبيًا لتثبيط جهاز المناعة في أشخاص ذوي اضطرابات مناعية مثل التهاب المفاصل الرماتيزمي، ولمنع جهاز المناعة من رفض الأعضاء المزروعة. وتُعدّ بعض مشتقات كورتيزول، مثل برنديسولون، 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. يُحفّز 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<sup>+</sup>). يُحفّز أنجيوتنسين II إفراز ألدوستيرون عندما ينخفض ضغط الدم.

العمل الأساسي لألدوستيرون هو تحفيز الكلى على إعادة امتصاص Na<sup>+</sup> من البول (ينخفض مستوى Na<sup>+</sup> في الدم إذا لم تتم إعادة امتصاصه من البول). إن الصوديوم هو المذاب خارج الخلية 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<sup>+</sup> التي يُحفّزها ألدوستيرون تسبب كذلك إخراج الكلية للبوتاسيوم في البول. ولهذا، فإن ألدوستيرون يمنع تراكم K<sup>+</sup> 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.

## هرمونات البنكرياس منظمات رئيسية

### لأيض الكربوهيدرات

يقع البنكرياس مجاورًا للمعدة، وهو موصول بالاثني عشر العائد للأعضاء 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.

يُنْتَج فيتامين د في الجلد من مشتق من الكوليسترول، استجابة للضوء فوق البنفسجي، وهو يدعى فيتامينًا أساسيًا؛ لأنه في المناطق المعتدلة من العالم يحتاج المرء إلى مصدر غذائي لمساعدة 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 الكلى.

يُحفّز 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. يحفّز هذا الهرمون امتصاص الأمعاء للكاليوم، وبهذا يساعد على رفع مستويات كاليوم 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 تجاريًا 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 كاتيكولامينات وهرمونات ستيرويدية

تقع الغدتان الكظريتان Adrenal glands فوق الكليتين (الشكل الـ 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 الكاتيكولامينات إبينفرين Epinephrine ونورإبينفرين Norepinephrine استجابة للتنبه 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.

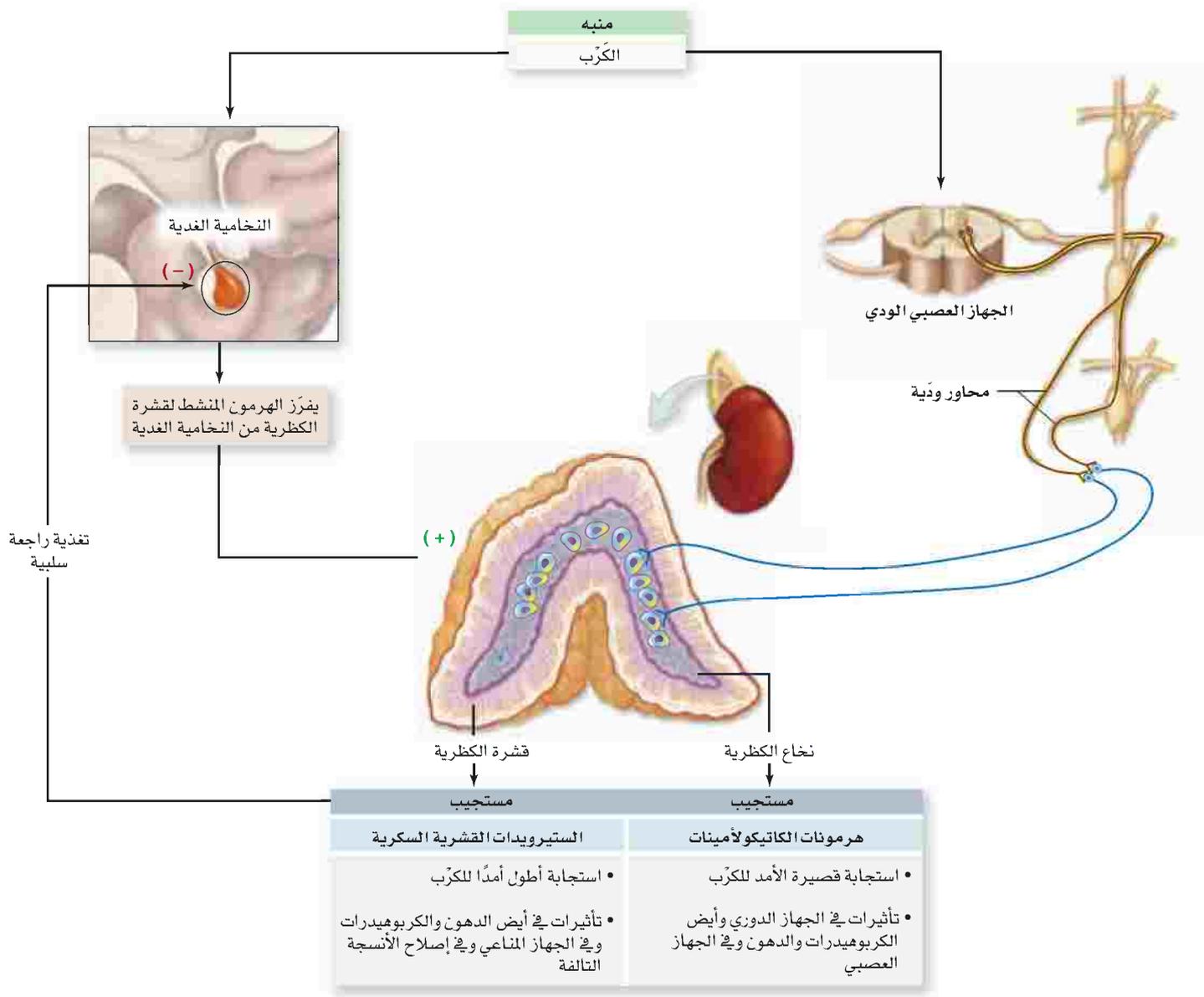
### قشرة الكظرية Adrenal cortex

هرمونات قشرة الكظرية كلها ستيرويدات، ويشار إليها معًا على أنها ستيرويدات قشرية Corticosteroids. فكورتييزول (ويدعى أيضًا هيدروكورتييزون) 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، وينظم إفرازها بشكل أساسي عن طريق هرمون منشط قشرة الكظرية المفرز من النخامية الأمامية. تنبه الستيرويدات القشرية السكرية

## الأنسولين *Insulin*

هذا الهرمون هو الأنسولين الذي تفرزه خلايا بيتا في هذه الجُزيرات. لم يتم عزل أنسولين إلا عام 1922 عندما نجح كل من بانتج وبست 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.

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.

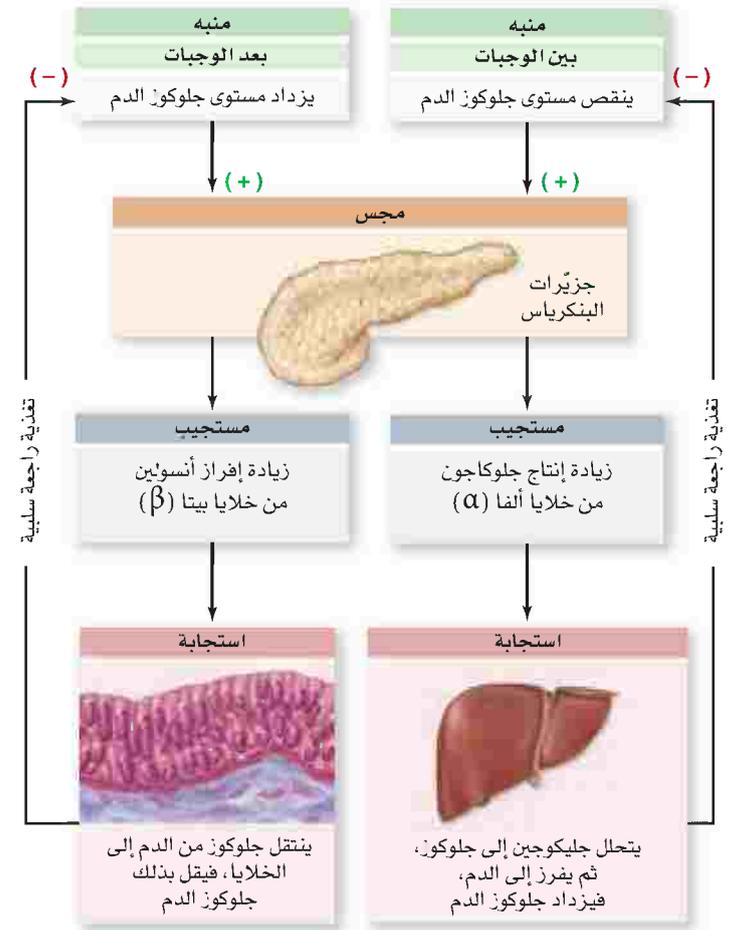


الشكل 46-14

الغدتان الكظريتان. يُنتج نخاع الكظرية الكاتيكولامينات إبينفرين ونورإبينفرين، ما يبدأ الاستجابة للكرب الآني. وتنتج قشرة الكظرية هرمونات ستيرويدية من ضمنها الستيرويد القشري السكري كورتيزول. عند الاستجابة للكرب، يزيد إفراز كورتيزول من إنتاج جلوكوز، وينبه الاستجابة المناعية.

## جلوكاجون Glucagon

تنتج جزيرات لانجرهانز هرموناً آخر؛ خلايا 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. وانه يحفز أيضاً 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 كثيراً من الهرمونات (هرمون النمو والستيرويدات القشرية السكرية وجلوكاجون مثلاً) 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 الكيمائية 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 حقن أنسولين (وحيث إن أنسولين هو هرمون بيتيدي، فإنه سوف يهضم، إذا تم تناوله عن طريق الفم، ولهذا يجب أن يحقن في الدم حقناً).

في الماضي، لم يكن متوافراً 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 وراثياً. ويحمل البحث النشط في الوقت الحاضر حول إمكانية زراعة جزيرات لانجرهانز أملاً كبيراً 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 والتمارين. ويعتقد أن أكثر من 90% من حالات السكري في الولايات المتحدة هي من النوع الثاني، ويوجد حول العالم على الأقل 171 مليون شخص يعانون من 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 عدد صماء محيطية عمليات مختلفة. فهرمونات الدرقية والستيرويدات القشرية السكرية من الكظرية، وهرمونات البنكرياس تنظم أيض الكربوهيدرات، والدهون، والبروتين. أيضاً المعادن، بما في ذلك معدل كالسيوم وفسفور وبيوتاسيوم في الدم ينظمها كالسيتونين، والهرمون الجاردرقي، وفيتامين د والستيرويدات القشرية المعدنية. إيبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية، والستيرويدات القشرية السكرية تتحرر في أثناء الكذب لتحريك المواد الغذائية لأجل البقاء.

## هرمونات أخرى وآثارها

5-46

الجنس الرئيسية في "الإناث"، في حين يشكل تستوستيرون، ومشتقاته المباشرة ستيرويدات الجنس الرئيسية في "الذكور" أو ما يدعى الأندروجينات. مع ذلك، يمكن أن يوجد كلا النوعين من الهرمونات في كلا الجنسين. يُعد إنتاج تستوستيرون في جنين الذكر مهماً لتطور أعضاء الجنس الذكرية في أثناء التكوين الجنيني.

وفي الثدييات، تكون ستيرويدات الجنس مسؤولة عن تطور الصفات الجنسية الثانوية عند البلوغ. تشمل هذه الصفات الثدي في الإناث، والشعر وزيادة كتلة

تُنظَّم تشكيلة كبيرة من عمليات الفقرات واللافقرات عن طريق هرمونات ورسول كيميائية أخرى. وفي هذا الجزء سنراجع تلك العمليات الأكثر أهمية.

### تنظيم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري

إن المبايض والخصي في الفقرات هي عدد صماء مهمة تنتج هرمونات جنس ستيرويدية، بما في ذلك إستروجين، وبروجسترون، وتستوستيرون (سنصفها

## هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول

تنتج معظم مجموعات اللافقرات 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 جليدها القديم. الانسلاخ عملية تقع تحت السيطرة الهرمونية.

العضلات في الذكور. ويسبب هذا الأثر الأخير، فقد أساء بعض الرياضيين استعمال الأندروجينات لزيادة كتلة عضلاتهم. إن استخدام الستيرويدات لهذا الغرض تحاسب عليه جميع المنظمات الرياضية الرئيسية، 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 مُنظمان حرجان للدورة الشهرية والدورة المبيضية. في أثناء الحمل يحافظ إنتاج بروجستيرون في المشيمة على بطانة الرحم، ما يحمي الجنين قيد التطور، ويفغديه.

## 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. يُنظّم إفراز ميلاتونين عن طريق نشاط النواة فوق التصالبية تحت 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 تحدته النواة فوق التصالبية ينشط إفراز ميلاتونين من الغدة الصنوبرية في الظلام.

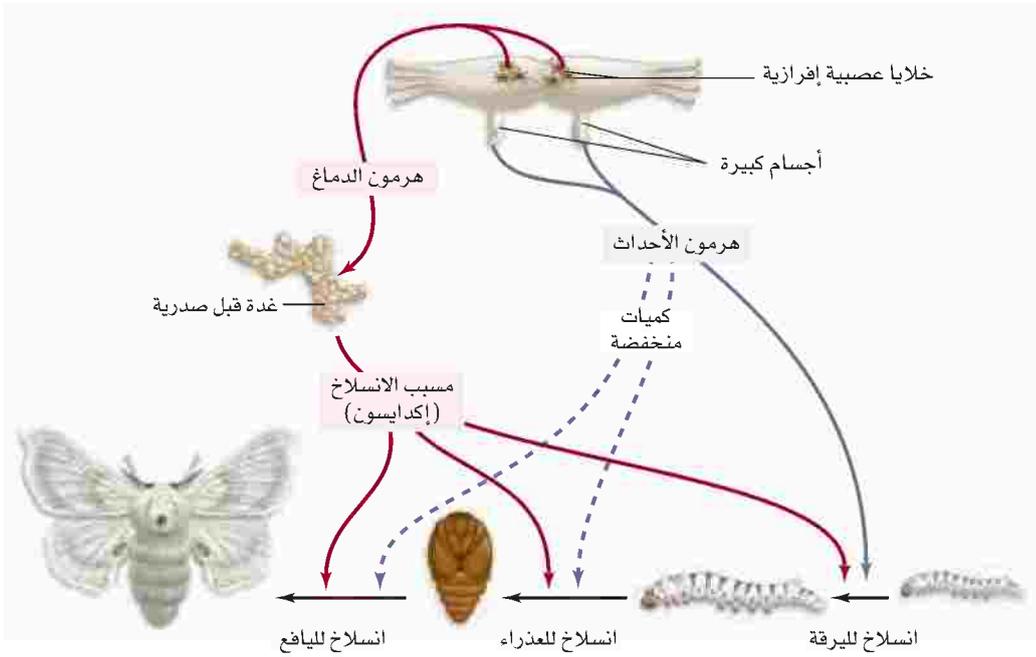
تُنظّم الدورة اليومية لتحرر ميلاتونين دورات النوم والاستيقاظ ودرجة حرارة الجسم. إن اضطراب هذه الدورات، كما قد يحدث عند الانتقال بالطائرة من الشرق إلى الغرب أو العكس (تلكو الطائرة النفاثة)، أو في أثناء مناوبات العمل الليلية، يمكن تخفيف آثاره بإعطاء ميلاتونين. يساعد ميلاتونين أيضًا على تنظيم الدورات التكاثرية في بعض أنواع الهرمونات التي تتميز بوجود فصول تكاثر محددة.

## بعض الهرمونات لا تنتجها غدة صماء

تُفرز مجموعة من الهرمونات عن طريق أعضاء لا تُعدّ غدًا 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 الكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة تفرز هرمونات، وقد أشرنا سابقًا إلى أن الجلد يفرز فيتامين د.



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.

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، مثلاً، يمكن أن تنشط الانقسام الزائد للخلايا، ما ينجم عنه تكون الأورام. بعض الأورام التي تتطور في أنسجة مستجيبة للستيرويدات كالثدي والبروستاتا تبقى حساسة للتنبه الهرموني. ويمكن أن يقلل منع إفراز الهرمون الستيرويدي من نمو الورم.

إن الآثار المهمة للهرمونات على التكوين الجنيني والتمايز موضحة في حالة ثنائي إيثيل ستلبيستروول. ثنائي إيثيل ستلبيستروول هو إستروجين مخلق أعطي للنساء الحوامل منذ 1940 وحتى 1970 لمنع الإجهاض، ولقد اكتشف لاحقاً أن الفتيات اللاتي تعرضن للهرمون عندما كنَّ أجنة طوَّرن -لاحقاً في أثناء الحياة- شكلاً نادراً من سرطان عنق الرحم باحتمال مرتفع. وهكذا، فإن التغيرات التطورية الجنينية التي تنتج من المعالجة الهرمونية قد تأخذ كثيراً من السنوات لتصبح واضحة.

تؤثر الإفرازات الهرمونية في الانسلاخ والتحول البعدي في الحشرات. قبل الانسلاخ، تفرز خلايا عصبية إفرازية على سطح الدماغ ببتيداً صغيراً 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* هرموناً يدعى **هرمون الأحداث Juvenile hormone**. تمنع مستويات عالية من هرمون الأحداث التحول إلى الياضع، 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

تنظم 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 أحياناً. يمكن أن يقود التنبه الهرموني غير المنظم إلى عواقب جسمية خطيرة.

يمكن أن تُنتج الأورام التي تتطور في الغدد الصماء، كما في النخامية الأمامية أو الدرقية، كميات زائدة من الهرمونات، ما يسبب حالات كالعلمقة، أو فرط إفراز

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.

تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

تستخدم المواد الكيميائية للتواصل بين الخلايا ضمن المخلوق الواحد أو بين الأفراد.

- الهormونات 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 قِبل الجهاز العصبي.
- يتكون جهاز الغدد الصماء من غدد صماء تفرز ثلاث طوائف من الهرمونات: ببتيدات وبروتينات، ومشتقات من الأحماض الأمينية وستيرويدات (الجدول 1-46).

- 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 مجموعة متباينة من الأحماض الدهنية ذات علاقة بالاستجابة الالتهابية.
- بناء البروستاغلاندينات هدفٌ لكثير من مسكنات الألم والأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب.

2 - 46 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 3-46).
- اعتمادًا على النوع، قد ترتبط الهرمونات الستيرويدية مع بروتينات مستقبلية داخل الخلايا، ثم تنتقل إلى النواة، أو قد تنتشر مباشرة إلى النواة لترتبط بمستقبل داخل النواة (الشكل 5-46).
- تعمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية بالارتباط بمنطقة مثيرة لجينات معينة، تدعى عناصر استجابة الهرمون، لتنشيط الاستساخ.
- تُنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات تقع على السطح الخارجي لأغشية الخلية الهدف. تُنشئ هذا الارتباط مسار تحويل الإشارة الذي قد ينتج رسولاً ثانيًا (الشكل 6-46).

- مفسر تيروسين المستقبل يستطيع فسفرة بروتينات أخرى عند ارتباطه بالرباط به.
- يمكن أن ينشط مفسر تيروسين المستقبل نقل الإشارة، خلال مسلسل مفسر MAP الذي يتضمن تنشيطًا تسلسليًا لأنزيمات مفسرة.
- عندما يرتبط هرمون بمستقبل مرتبط مع بروتين G، فإن بروتين G، يحفز أنزيمًا ينتج رسولاً ثانيًا مثل أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي.
- ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلها يكون قصير الأمد، ما يوقف عمل الهرمونات.

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

مناطق السيطرة الرئيسية 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 تبه نمو الأنسجة الهدف أو غدًا صماء أخرى (الجدول 1-46).
- الهرمونات العصبية لتحت المهاد تمر إلى النخامية الأمامية خلال نظام بابي، وتنظم النخامية الأمامية عن طريق هرمونات مفرزة، وأخرى مثبطة للإفراز محددة (الشكل 8-46).
- يُنظّم نشاط هرمونات النخامية الأمامية عن طريق التغذية الراجعة السلبية (الشكل 9-46).

4-46 الغدد الصماء المحيطة الرئيسية

الغدد الصماء المحيطة الرئيسية 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 ثيرونين وثلاثي يود الثايرونين لتنظيم الأيض القاعدي في الفقريات، ولإطلاق التحول البعدي في البرمائيات (الشكل 12-46).
- يُنظّم كالسيوم الدم عن طريق كالسيونين الذي يخفض مستوى كالسيوم الدم وعن طريق الهرمون الجاردرقي الذي يرفع مستوى كالسيوم الدم (الشكل 13-46).

الكاتيكولامينات مثل إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية تطلق استجابة الإنذار بالخطر (الشكل 14-46).

تحافظ الستيرويدات القشرية السكرية على اتزان الجلوكوز، وتحتج بعض جوانب الاستجابة المناعية.

- تنظم الستيرويدات القشرية المعدنية، مثل الألدوستيرون، توازن المعادن بتحفيز الكلى لإعادة امتصاص صوديوم، وإخراج بوتاسيوم.
- يفرز البنكرياس الأنسولين الذي يخفض مستوى جلوكوز الدم، وجلوكاجون الذي يرفع جلوكوز الدم (الشكل 15-46).

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

تنظّم مجموعة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسائل كيميائية أخرى.

- تنتج الغدة 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 للألدوستيرون.
- تفرز الكلى الإريثروبويتين، وهو هرمون ينبه نخاع العظم لصناعة خلايا الدم الحمراء.
- تفرز أعضاء أخرى: كالسيوم، 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.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أفضل وصف للهرمونات هو:
    - أ. غير مستقرة نسبياً، 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 جزئياً 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. إيبينفرين.
    - ب. ألدوستيرون.
    - ج. جلوكوكورتيكويد.
    - 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 هرموناً.
  5. عندما يتناول شخص ما الكحول، فإنه يحتاج إلى التبول مرات عدة. تفسيرك للأمر أن الهرمون الذي ينشط الكحول إفرازه، وينظم احتفاظ الكلية بالماء هو:
    - أ. بروتاكتين.
    - ب. أوكسيتوسين.
    - ج. ثيروكسين.
    - د. فاسوبريسين (المانع لإدرار البول).
  6. يُحفز الرسول الثاني استجابة لـ:
    - أ. هرمونات ستيرويدية.
    - ب. ثيروكسين.
    - ج. هرمونات بيتيديدية.
    - د. كل ما سبق ذكره.
  7. طلب منك في بحث علمي أن تصمم مبيدًا للأفات يعيق عمل جهاز الغدد الصماء في المفصليات، دون أن يؤدي الإنسان أو الثدييات الأخرى. المادة التي ستكون هدف الاستقصاء هي:
    - أ. أنسولين.
    - ب. فاسوبريسين.
    - 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 قادراً على صناعة الكثير من الهرمونات:
    - أ. البيتيديية.
    - ب. الستيرويدية.
    - ج. البيتيديية 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 بيتيديدية أو بروتينية.
  - د. مواد نظيرة صماء أو منظمات محلية.
11. يصنف العضو بأنه جزء من غدة صماء إذا:
- أ. كان ينتج الكوليسترول.
  - ب. كان قادراً على تحويل أحماض أمينية إلى هرمونات.
  - ج. كانت له مستقبلات داخل خلوية للهرمونات.
  - د. كان قادراً على إفراز هرمونات في الجهاز الدوري.
12. الذي يستطيع العبور خلال الغشاء البلازمي هو:
- أ. هرمونات الدرقية.
  - ب. إستروجين.
  - ج. إيبينفرين.
  - د. أوب معاً.
13. للهرمونات المتحررة من الغدة النخامية مصدران مختلفان. تلك التي تنتجها عصبونات في تحت المهاد، وتحرر 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. إيبينفرين ونورإيبينفرين والستيرويدات القشرية السكرية:
- أ. كلها هرمونات محبة للماء.
  - ب. كلها تتحرر من النخامية الأمامية.
  - ج. تُستخدم جميعها لتحريك المواد الغذائية في أثناء استجابة الكرب.
  - د. كلها مواد سابقة لهرمونات الجنس.

أسئلة تحدد

1. كيف يؤدي منع إنتاج الهرمونات إلى التقليل من النمو السرطاني الورمي؟
2. افترض أن عضوين مختلفين كالكدب والقلب حساسان لهرمون معين (مثل إيبينفرين)، 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. فسّر كيف يمكن أن يحدث ذلك.
3. كثير من المؤشرات الفيزيولوجية، مثل تركيز الكالسيوم في الدم، أو مستوى جلوكوز الدم، يُسيطر عليها عن طريق هرمونين لهما تأثيرات متعاكسة. ما فائدة تحقيق التنظيم بهذه الطريقة بدلاً من استخدام هرمون واحد يغير المؤشرات في اتجاه واحد فقط؟

# 47 الفصل

## الجهاز العضلي الهيكلي The Musculoskeletal System

### مقدمة

إن القدرة على الحركة جزءٌ كبير من حياتنا اليومية، التي علينا تقبّلها بشكلٍ 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 تغيراً 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

- 4-47 انقباض العضلات
- تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معاً.
  - الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعاً للإشارة العصبية (الإثارة).
  - النوعان الرئيسيان من الألياف العضلية: الومضة السريعة والومضة البطيئة.
  - يتغير أيض العضلات تبعاً لنوع المجهود المطلوب منها.
  - التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية.
- 5-47 أنماط حركات الحيوان
- الحيوانات المائية تظهر عدداً من التكيفات الحركية.
  - الحركة على اليابسة عليها التعامل أولاً مع الجاذبية.
  - تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم.

- 1-47 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.
- 2-47 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.
- 3-47 حركة المفاصل والعظام
- تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها.
  - العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل.

ذلك الجزء من الدودة من الانزلاق إلى الخلف. وتستمر هذه الحركة الموسمية الناجمة عن أمواج من الانقباض للعضلات الدائرية، يتبعها انقباض العضلات الطولية، فتتحرك الدودة إلى الأمام.

### عمل الجهاز العضلي الهيكلية في اللاقريات المائية

تستخدم بعض الحيوانات البحرية طريقة للحركة معتمدة على السائل، هذه لا تنطبق بشكل مثالي مع تعريف الحركة الموسمية 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 طافيةً على سطح الماء بشكل أفقي متوازن، معتمداً 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 تُعد شيئاً مقارنة بحركة الحبار. يستخدم الحبار الحركة التموجية لزعانفه لأغراض السباحة. وكذلك يستخدم طريقة السباحة النفثة القوية، كما في حالة قنديل البحر، ولكن باستخدام ماء البحر بدلاً 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.

تسحب العضلات ضد شيء معين لإحداث تغير ينتج الحركة. يحتاج هذا بالضرورة إلى شكل من أشكال الدعم يقوم به الجهاز الهيكلية. يميز علماء الحيوان ثلاثة أنواع من الجهاز الهيكلية لدى الحيوانات، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي، والهيكل الداخلي.

### يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء

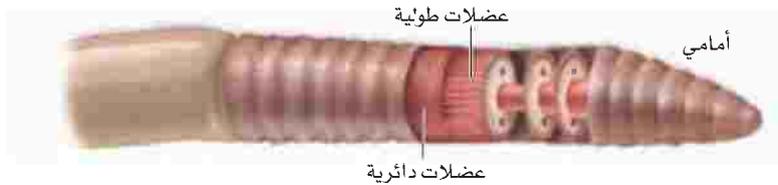
#### داخل جدار الجسم

يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي بشكل أساسي في أجسام اللاقريات الأرضية الرخوة كدودة الأرض، والبزاق، واللاقريات المائية الرخوة؛ كقنديل البحر، والحبار، والإخطبوط، وغيرها.

### عمل الجهاز العضلي الهيكلية 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 الموسمية (الشكل 47-1) تنقبض العضلات الدائرية الأمامية ضاغطة بذلك على السائل الداخلي، فنتج بذلك قوة تجعل مقدمة الجسم رقيقة. وبذلك، فإن جدار الجسم يمتد إلى الأمام.

توجد في أسفل جسم الدودة تراكيب شوكية دقيقة، تدعى الأهداب 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 موجة 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



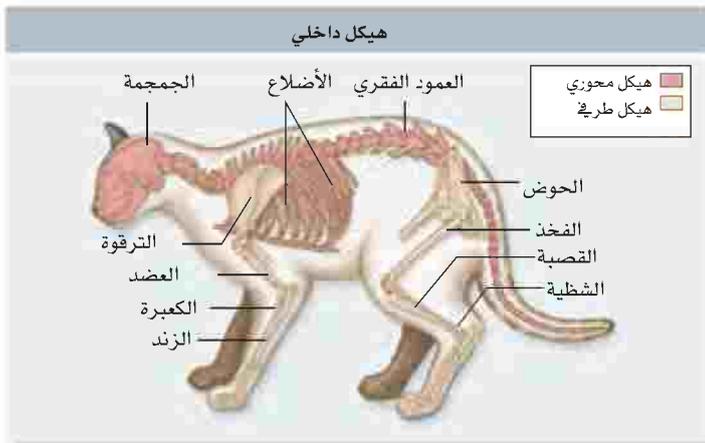
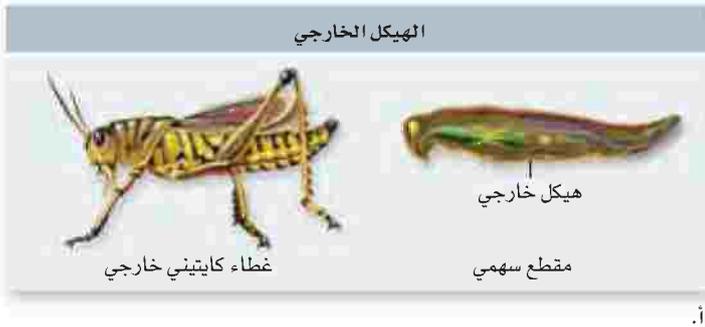
للشكل 1-47

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.

الهيكل الخارجي به. وحتى يتمكن الحيوان من النمو، لا بد له من طرح الهيكل الخارجي دورياً (انظر فصل الـ 34). ويصبح الحيوان عرضة للافتراض، ريثما يتكون هيكله الخارجي من جديد (أكبر عادةً). وتختبئ السلطعونات وجراد البحر عادة في أثناء عملية طرح الهيكل الخارجي. وإذا لم تطف هذه الحيوانات عن طريق الماء، فإن الحيوانات الأكبر والأثقل تتكسب 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 شكلاً 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. وأخيراً، 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.

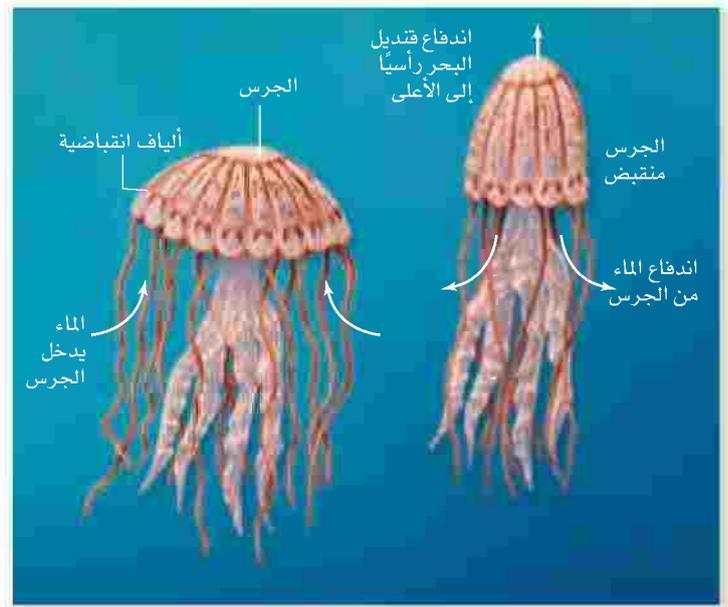
### يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة

الهيكل الداخلي **Endoskeleton** الموجود في الفقريات وشوكيات الجلد صلب، 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.



### الشكل 3-47

الجهاز الهيكل الخارجي والداخلي. أ. تمتلك المفصليات غطاء خارجياً صلباً وقوياً، مكوناً من مادة الكايتين، ويمثل هيكلها الخارجي. ب. أما الفقريات كالثقل، فعندها هيكل داخلي مكون من العظام والغضروف. بعض العظام الرئيسية معلمة بأسمائها.



### الشكل 2-47

السباحات النفاثة: قنديل البحر والحبار. أ. يسبح قنديل البحر من خلال انقباضات الجرس الذي يدفع الماء خارجاً 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 للهروب السريع، ويساعد على ذلك الانقباض السريع للعضلات الدائرية، ما يسمح للحبار بالانطلاق بسرعة تعادل سرعة أسرع الأسماك البحرية.

### يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب

يحيط الهيكل الخارجي بالجسم كعلبة صلبة قاسية. تمتلك الحيوانات المفصلية كالثقل والحشرات هيكلًا خارجياً مكوناً من مركب عديد التسكر يدعى الكايتين **chitin** (الشكل 3-47 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 الانتشاء، ويعمل من ثم كقالب هيكل للجسم، إضافة إلى وظيفته في حماية الأعضاء الداخلية، والتصاق العضلات الموجودة داخل صفائح

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 يتكوّن الهيكل الداخلي في الفقريات من نسيج ضام ليفي كثيف، هو العظم أو الغضروف، وينتظم في شقين: محوري وطرقي.

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 كحشو لنهايات العظام، حيث تلتقي مع بعضها عند المفاصل. ومع أن هناك حيوانات كبيرة الحجم ونشيطة تمتلك هيكلًا غضروفيًا 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

يتكوّن الهيكل الداخلي للفقريات من شقين: محوري وطرقي (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.

## نظرة فاحصة على العظم

2-47

الخلايا على طول خيوط الكولاجين، وتفرز أنزيم محلل الفوسفات القلوي، الذي يسبب تكوين أملاح فوسفات الكالسيوم على شكل بلورات تسمى **هيدروكسي أباتيت Hydroxyapatite**. وهذه البلورات 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 لبلورات 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 قنبيات صغيرة **Canaliculi**، تعطي المحفظة شكلًا نجميًا، وتوفر إمكانية اتصال كل خلية عظم بالخلايا 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، ووظيفتها تحطيم نسيج 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 المميز نكيمي Mesenchyme** الذي يملأ فراغ الجسم، وهو نسيج ضام مفكك مكون من خلايا ميزنكيمي غير متميزة، ومن غيرها من الخلايا المنبثقة عنها، إضافة إلى ألياف الكولاجين. بعض هذه الخلايا غير المتميزة تكمل نموها لتصبح خلايا متخصصة تسمى **خلايا بانية العظم Osteoblasts** (الشكل 47-4). تصطف هذه



الشكل 4-47

يرجع أصل هذه الخلايا إلى الخلايا الميزنكيمية الجنينية غير المتميزة، التي تعطي أنواعًا متعددة من الخلايا ذات الوظائف المختلفة. فخلايا بانية الألياف تنتج الكولاجين، والخلايا بانية الغضروف تنتج الغضروف، وتحول إلى خلايا الغضروف. أما الخلايا بانية العظم فهي خلايا تكوّن 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 قنبيات 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.

## التكوين الغضروفي الداخلي Endochondral development

تتكون بهذه الطريقة العظام التي تكوّن 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 للمجمعة. يبدأ هذا العظم بنمو غضروفي صغير، يأخذ شكلاً بدائياً لشكل العظمة التي سوف تتكوّن.

يأتي تكوين العظم هنا بإضافته إلى خارج النموذج الغضروفي، في أثناء إحلل العظم محل الغضاريف الداخلية. يُنتج العظم المضاف إلى الخارج في هذا النموذج في غمد ليفي يغلف الغضروف. يكون الغمد قوياً، ويتكون من ألياف الكولاجين، ويحتوي أيضاً على خلايا ميزنكيمية غير متميزة. تظهر خلايا بانية العظم، وتتنظم 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 هادمة للعظم، وتنتج خلايا هادمة للعظم بطريقة مشابهة لما حصل في نوع العظم السابق.

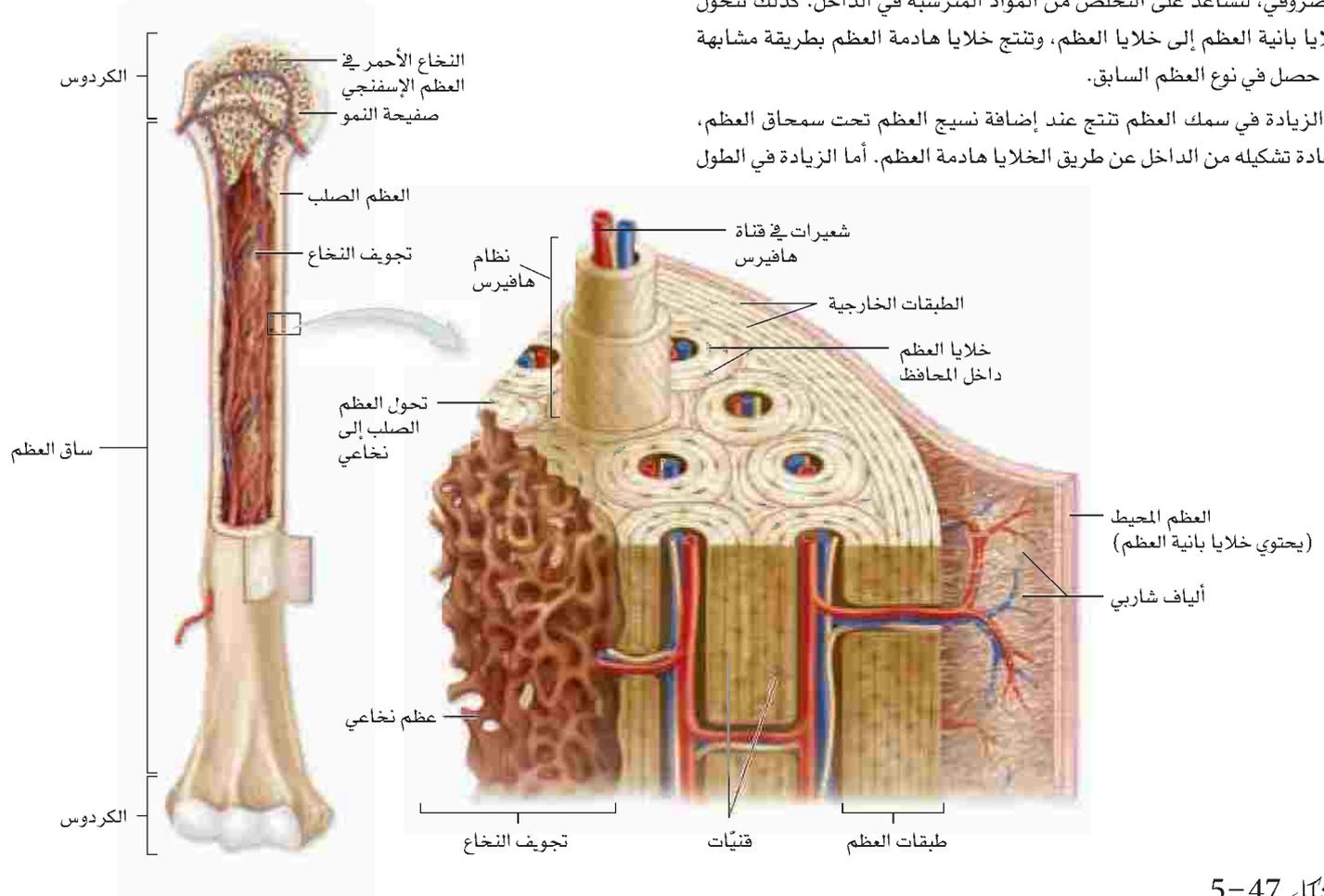
إن الزيادة في سمك العظم تنتج عند إضافة نسيج العظم تحت سمحاق العظم، وإعادة تشكيله من الداخل عن طريق الخلايا هادمة للعظم. أما الزيادة في الطول

هنا فهي أكثر تعقيداً؛ خذ مثلاً 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 ضرورياً 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 بعيداً 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 طولاً. بعد ذلك، يبطؤ نمو الغضروف، وتغلب عليه عملية التكلس التي تعمّ أجزاء العظم كله.



للشكل 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، وببطن تجويف اللب. يمكن رؤية تفاصيل الطبقات الأمامية إضافة إلى قناة هافيرس وخلايا العظم داخل المحافظ.

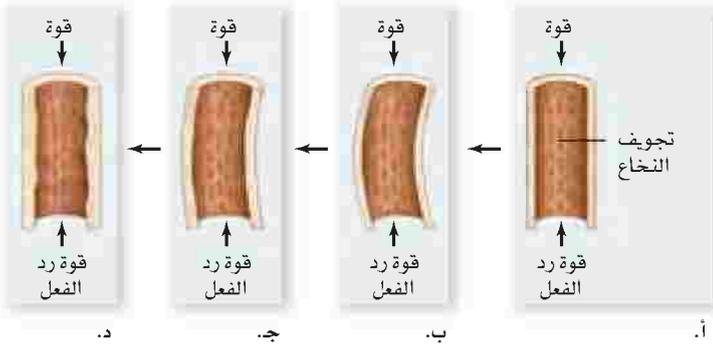
## إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال

من السهل علينا، التفكير في أن العظام خاملة، خاصة ونحن لا نراها إلا وهي على هيئة هيكل عظمي لحيوان نافق. لكنها كأى جزء آخر من الجسم، كالعضلات والجلد، قابلة للتغير بحسب الضغوط البيئية، وإن العظم نسيج ديناميكي يستطيع التغير وفق 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 أيضاً. واعتماداً على اتجاه القوى المؤثرة في العظم ومقدارها، فإن سمك العظم قد يزداد، 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 أيضاً يزيد من كمية الأوعية الدموية والأنسجة الليفية الضامة، ويصبح الهيكل العظمي أغلظ وأصلب بزيادة سمك العظم وقوته.

إن ظاهرة إعادة التشكيل **Remodeling** تحدث في العظام جميعها، ولكنها تظهر بشكل أفضل في العظام الطويلة. إن القوى الصغيرة قد لا تؤثر في العظم، ولكن القوة الكبيرة المتكررة قد تسهم في إعادة البناء (الشكل 47-6). فالقوة الكبيرة قد تعمل على ثني العظم إلى درجة لا يمكن للعين مشاهدتها دائماً. 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 بلورات هيدروكسي أباتيت نفسها. وهناك أنواع كثيرة من البلورات



الشكل 47-6

تظهر الصورة مقطعاً بيانياً 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).

ج. عند حدوث الضغط، فإن خلايا بانية العظم تحفز عند منطقة الثني لتقوم

بإنتاج عظم إضافي. ومع إضافة عظم صلب جديد، يقل مقدار الانحناء.

د. عندما تضاف كمية كافية من العظم الصلب لمنع الانحناء، يتوقف إنتاج

الخلايا بانية العظم، وتتوقف بذلك إضافة العظم الصلب.

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 أيضاً 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 تجويفاً مركزياً يسمى الفجوة النخاعية **Medullary cavity**. في كثير من الفقرات، 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. واعتماداً على الكثافة والتركيب، تم تقسيم العظام إلى ثلاث مجموعات، هي: **العظام الصلبة (المصمتة) Compact bone**، و**العظام النخاعية Medullary bone** التي تبطن الفجوة الداخلية، و**العظام الإسفنجية Spongy bone** ذات التركيب الشبيه بخلايا العسل، وتشكل الجزء الأساسي من الكردوس محاطاً 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 دوماً على أوعية دموية، تبقى على خلايا العظم حية على الرغم من أنها مدفونة داخل حشوة العظم.

تتكون هذه الأوعية الدموية من شرايين وأوردة صغيرة، وغالباً شعيرات دموية، حيث ترتبط بأوعية أكبر تمتد داخلياً من السمحاق الخارجي، والسمحاق الداخلي، وتسير في قنوات عمودية بالنسبة إلى قناة هافيرس.

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 بلورات 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 بلورات من فوسفات الكالسيوم تُسمى الهيدروكسي أباتيت. يتكون العظم المتخصص من تشكيلة من الكولاجين، وبلورات هيدروكسي أباتيت. تحتوي الكثير من العظام دورة دموية داخلية، وخلايا حية ضمن مكوناتها. تتم عملية إعادة تشكيل للعظام استجابة لمؤثرات فيزيائية.

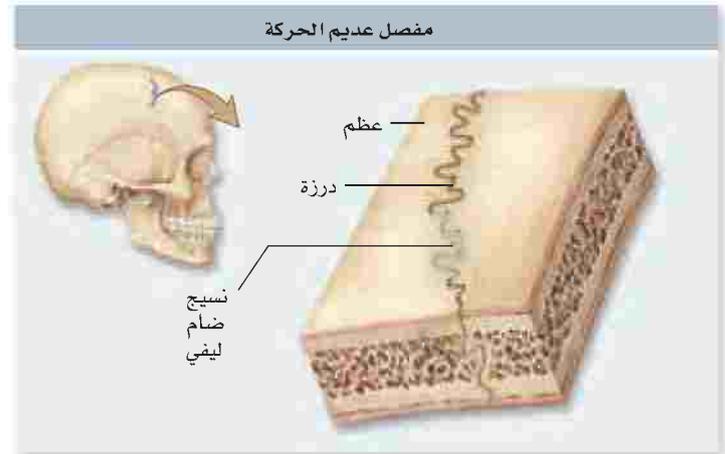
## حركة المفاصل والعظام

3-47

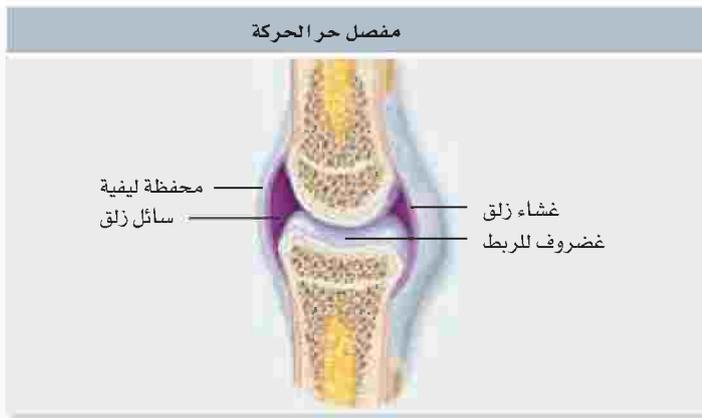
يتحرك الهيكل الداخلي بالقوة الناتجة عن الجهاز العضلي الهيكلي. ترتبط العضلات الهيكلية بالعظام بطرق عدة. فألياف العضلات ترتبط مباشرة بالسماحق الخارجي في العظم أو النسيج الضام في العضلات الهيكلية لتشكل حبلًا ليفيًا قويًا يُسمى **الوتر Tendon** الذي يربط ألياف العضلة بسماحق العظم. تحدث حركة الهيكل استجابة لانقباض العضلة عند **المفاصل Joints** أو أماكن الارتباط، حيث تلتقي عظمة بأخرى.

هناك ثلاثة أنواع رئيسية من المفاصل، هي:

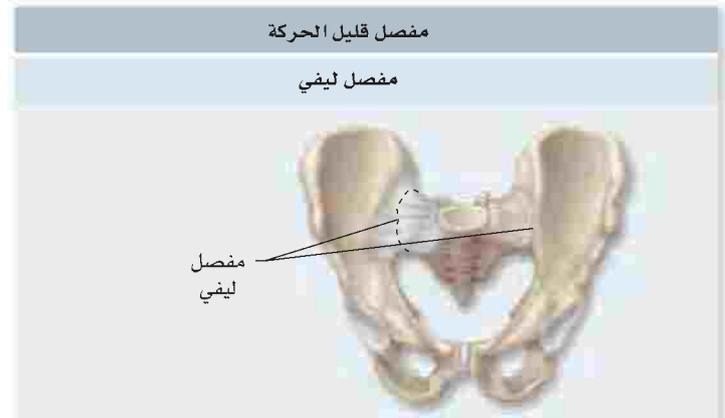
1. **المفاصل عديمة الحركة Immovable joints** التي تشمل الدرزات التي تربط عظام الجمجمة (الشكل 47-7 أ).
2. **المفاصل قليلة الحركة Slightly movable joints** التي تشمل نوعين اعتمادًا على المادة الرابطة بين العظمتين: الأولى تحتوي على نسيج



أ.



ج.



ب.

### 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).
- ج. المفاصل حرة الحركة، وهي المفاصل الزلقة كمفاصل الأصابع.

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 اللاثدية، وأيضًا بين النتوءات الجانبية للفقرات في الثدييات (الشكل 47-8 ج). النتوءات الجانبية تكون على شكل أزواج، وتمتد من الأمام والخلف في كل فقرة. والنتوءات الأمامية تكون مائلة للأسفل قليلاً، 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 رزّي (ثنائي الاتجاه). أما الثدييات، فهي مختلفة؛ لأنها تقوم بطحن الطعام في الفم إلى أجزاء صغيرة، ثم تبتلعها خلافاً 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 شكلاً قريباً من شكل المفصل الرزي ليتمكن للفم بالفتح والإغلاق. وعليه، فإن مفصل الفك مزيج لصفات المفصل الرزي وحركته، والمفصل المنزلق (الشكل 47-8 د).

ضام ليفي كتلك التي في المفصل المعجزي 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 ج).

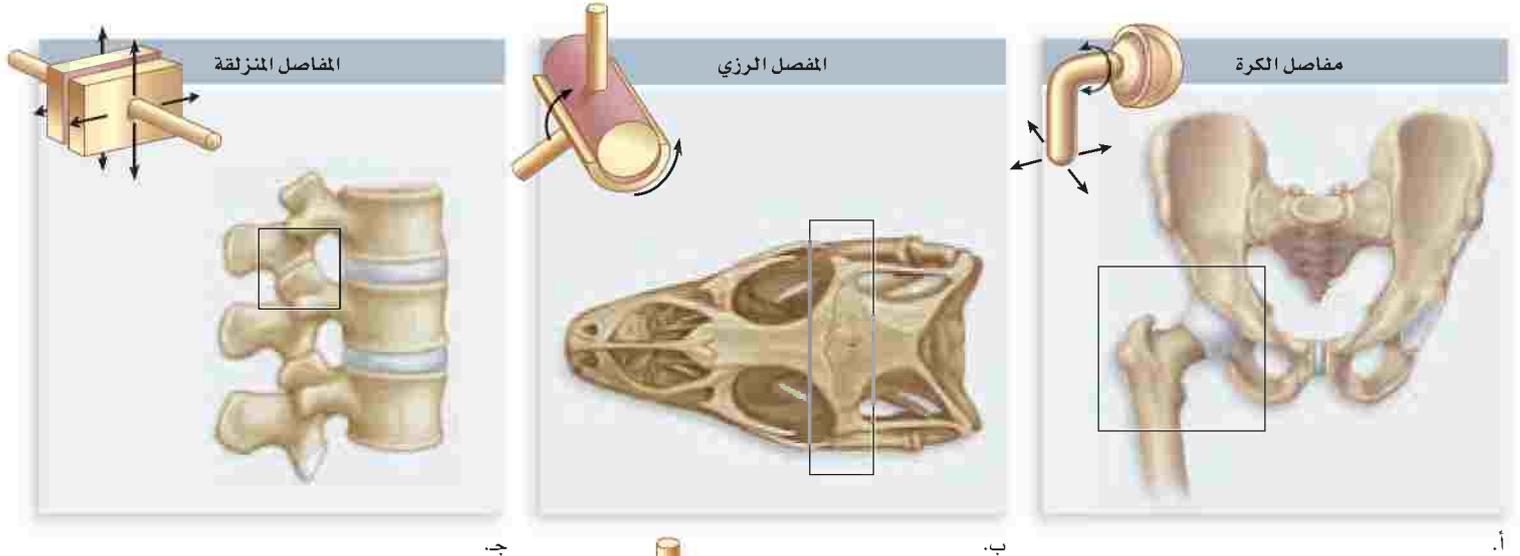
### تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة

#### بحسب نوعها

يحتوي كل مفصل في الهيكل على مدى مميز من الحركة، وأنماط الحركة الأربعة المعروفة، هي: الكرة والمحجر (الكرة والجيب)، والرزي (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



الشكل 47-8

#### أنماط حركة المفاصل:

- مفاصل الكرة-المحجر، كما في مفصل الورك: يسمح بحركة الساق والتفافها ضمن محجر (تجويف) الورك.
- المفصل الرزي (ثنائي الاتجاه): يسمح بالحركة ضمن مستوى واحد، كما في المفاصل الليفية في أعلى جمجمة السحلية، ومفصل الركبة.
- المفاصل المنزلقة، وتتمثل جيداً في المفاصل الجانبية للفقرات (ليس المركزية) التي تسمح بانزلاق سطح على آخر.
- المفاصل المركبة التي تمثل مجموعة من المفاصل تعمل معاً، 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 (المتبَت) **Origin** ويبقى في مكانه تقريباً عند الحركة والانقباض. أما مكان ارتباط النهاية الأخرى للعضلة فيسمى **المُرتَكز 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 وزناً معيناً بقبض العضلة ذات الرأسين في ذراعك، فإن القوة الناتجة عن العضلة هي أكبر من قوة الجاذبية على ذلك الوزن. في هذه الحالة يقل 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 تقريباً في أثناء عملية الانقباض.

أما إذا كان الوزن أكبر من أن تحمله العضلة، فإن العضلة تقبض دون أن ينقص طولها؛ لأنها لا تستطيع رفع الوزن. ويدعى هذا الانقباض **انقباض 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 تضم النوعين من الانقباض.

تمنح المفاصل الهيكل الصلب قدرة على الحركة، فتسمح بمجال معين من الحركة اعتماداً على نوع المفصل. أنواع المفاصل هي: الكرة-المحجر، والربضية (ثنائية الاتجاه)، والزلفة، والمركبة. تتموضع العضلات عبر المفصل، ويعمل انقباضها على حركة الجسم. العضلات المتضادة لها أعمال متعاكسة.

### هيكل خارجي



### ثني



### مد



أ.

### هيكل داخلي

### ثني



### مد



ب.

### (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 (التصبية) 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 فتمد الساق السفلية إلى أعلى عند انقباضها.

## انقباض العضلات

4-47

### Myofilaments رقيقة وغلظية (الشكل 10--47).

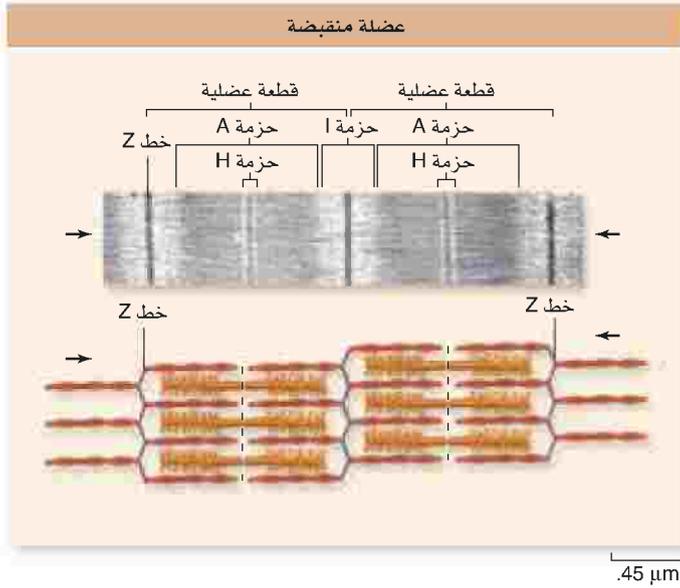
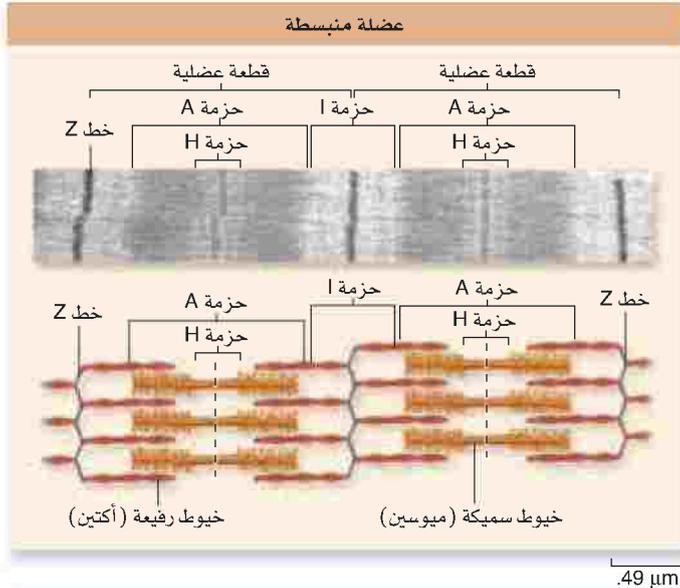
يمكن أن نرى تحت المجهر أن الليفات العضلية تحتوي على أشرطة Bands متكررة غامقة وفاتحة، وهذا يعطي المظهر المخطط للعضلات الهيكلية. تجتمع الخيوط العضلية الغلظية لتعطي الشريط الغامق، وتسمى شريط A، أما الخيوط الرقيقة فتوجد في الشريط الفاتح، أو شريط I.

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 43). وتحتوي كل ليفة عضلية حزمة من الليفات العضلية **Myofibrils** يتراوح عددها بين 4-20 في كل ليفة عضلية. وتتكون كل ليفة عضلية 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 البيوكيميائية أن الخيوط الغليظة تتكون من جزيئات البروتين **ميوسين Myosin** المرتبطة مع بعضها، يتكون بروتين **ميوسين** من تحت

يقسم كل شريط فاتح في اللييف العضلي في المنتصف بقرص كثيف متعرج من البروتينات يسمى خط **Z (Z line)**، وقد سُمي هكذا بسبب مظهره في المجهر الإلكتروني. تتركز الخيوط الرفيعة إلى هذا القرص المتعرج. تظهر صورة المجهر الإلكتروني للييف العضلي (الشكل 47-11) تكرار التركيب من خط **Z** إلى آخر، هذا التركيب يُسمى **قطعة عضلية Sarcomere** وهي أصغر وحدة وظيفية في العضلة.



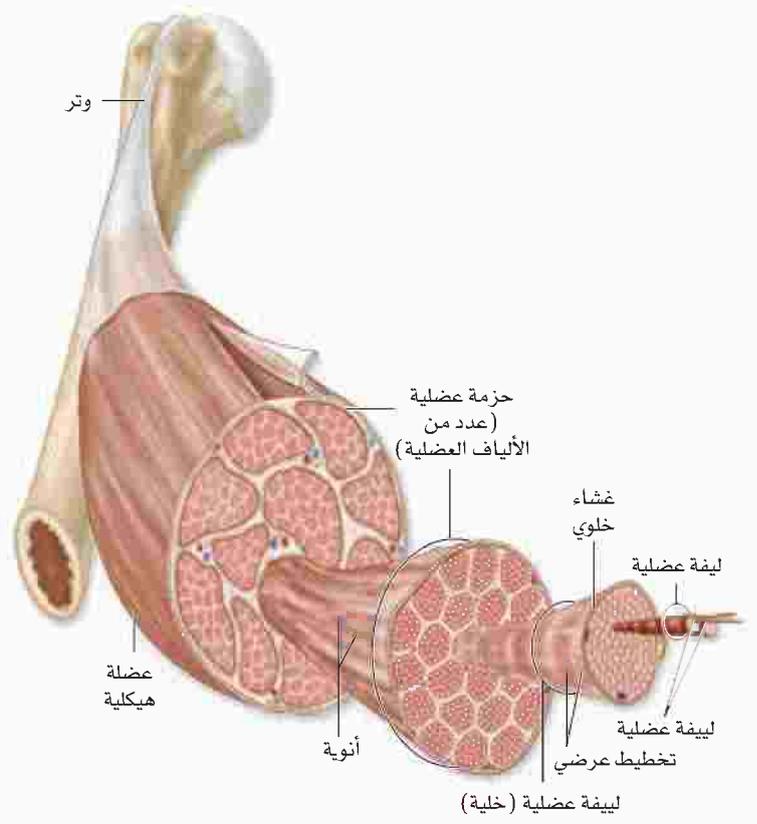
الشكل 11-47

تركيب القطعة العضلية في كل 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.

## تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا

تبرز الخيوط الرفيعة، وتتداخل جزئيًا 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 اللييف 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 10-47

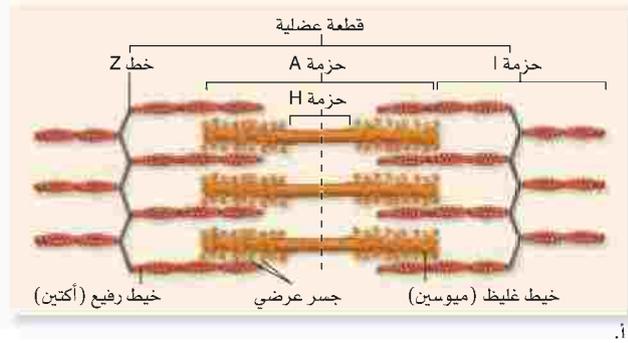
تركيب العضلات الهيكلية في الفقاريات. تتكون كل عضلة من عدد من الحزم العضلية، وكل منها مكون من حزمة ألياف أو خلايا عضلية. وتحتوي كل خلية عددًا من اللييفات التي يتكون كل منها من خيوط عضلية.

ADP+P<sub>i</sub> يتغير الشكل الفراغي لميوسين، ويصبح في الحالة النشطة استعداداً لشوط القوة اللاحق. يبقى ADP و P<sub>i</sub> 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 مشكّلة جسورًا عرضية. وعندما يرتبط رأس الميوسين بأكتين، ويشكلان جسورًا عرضيًا يتحرر ADP و P<sub>i</sub>، 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 14-47 ب، 15-47). 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 متتابعة؛ يبدأ بعد الأخرى. فرؤوس ميوسين هي الأيدي وألياف أكتين هي الحبل.

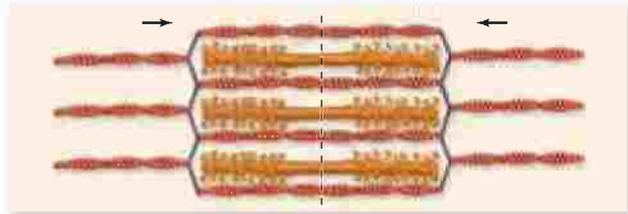
بعد موت الكائن الحي، تتوقف الخلايا عن إنتاج ATP. وبذلك، فإن الجسور العرضية لا يمكن أن تنفصل عن أكتين؛ لأن الانفصال يحتاج إلى ارتباط ATP مع رؤوس الميوسين من جديد. ويسبب هذا تصلبًا في العضلات، يتبعه الموت، ويسمى تصلب الوفاة أو التخشب الموتى *Rigor mortis*. في المقابل، فإن الخلية الحية يكون لديها رصيد من 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 ومرتبطين بـ ADP و P<sub>i</sub>، ولكنه لا يملك القدرة على الارتباط بأكتين. والسبب في ذلك أنه في



أ.



ب.

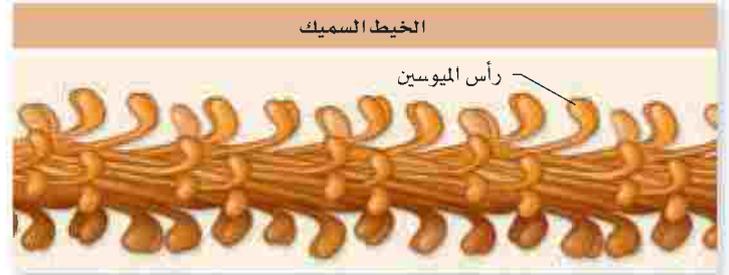
الشكل 14-47

تفاعل الخيوط الرفيعة مع السميكة في قطعة عضلية هيكلية.

- ترتّب رؤوس الميوسين عند نهايتي الخيط السميكة في اتجاهين متعاكسين. وهذا يسمح بسحب الخيوط الرفيعة وخطوط Z عن طريق الجسور العرضية نحو منتصف القطعة العضلية.
- يسبب انزلاق الخيوط العضلية انقباض العضلة.



أ.



ب.

الشكل 12-47

الخيوط السميكة تتكون من الميوسين.

- يتكون كل جزيء ميوسين من سلسلتين من عديد البيبتيد ملتفتين حول بعضهما. وفي نهاية كل سلسلة منطقة كروية تُسمّى الرأس.
- 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 12-47). 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 ملتفتين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج (الشكل 13-47). وإذا استطعنا رؤية القطعة العضلية على المستوى الجزيئي فسوف تكون كما تظهر في (الشكل 14-47).

يشكل الميوسين مثالاً على البروتينات المتحركة *Motor proteins* القادرة على تحويل الطاقة الكيميائية في جزيء ATP إلى طاقة حركية (انظر الفصل 4). ويحدث هذا بتسلسل من الأحداث يُسمى دورة الجسور العرضية *Cross-bridge cycle* (الشكل 15-47). عندما تحطّم رؤوس ميوسين ATP إلى



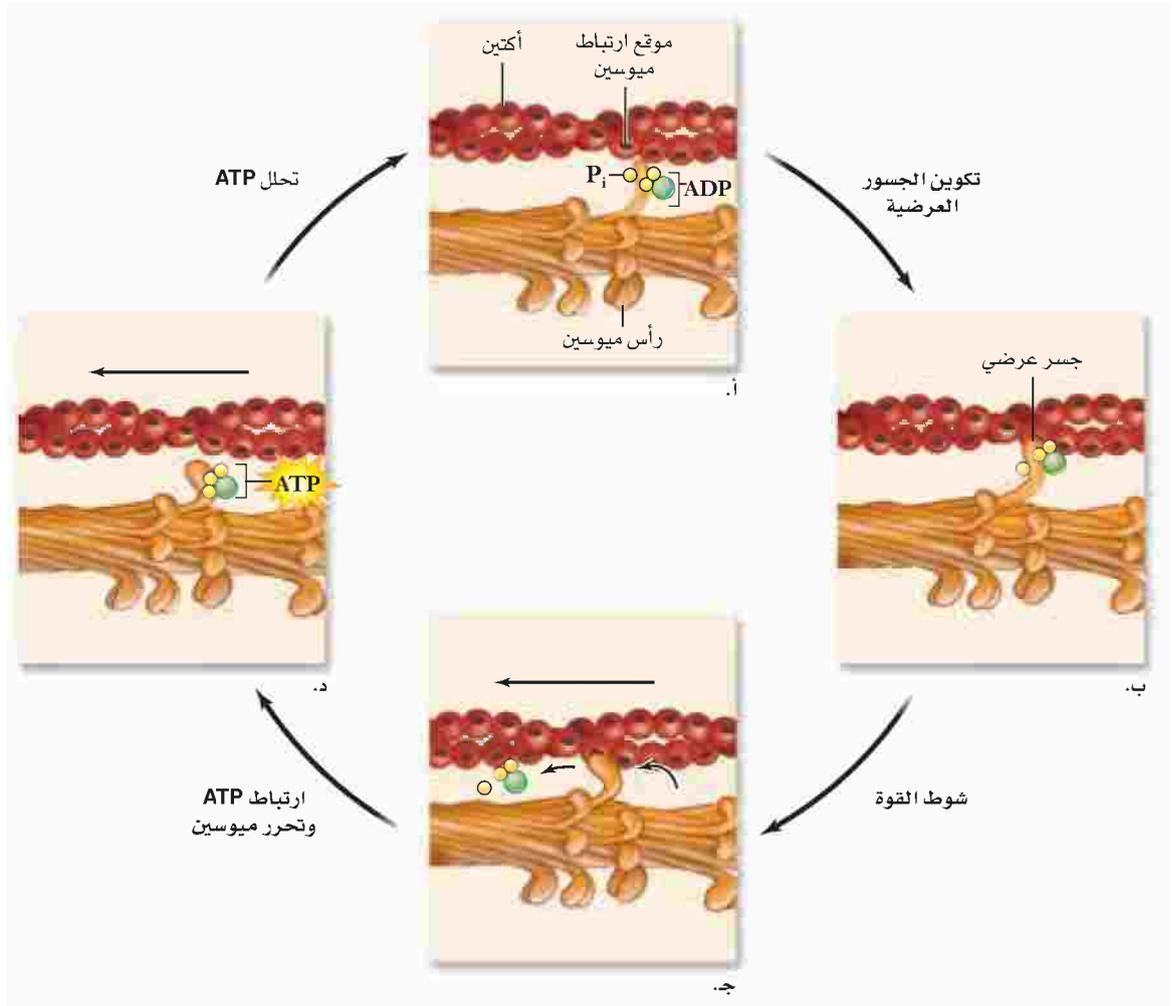
الشكل 13-47

الخيوط الرفيعة تتكون من بروتينين أكتين الكروي. يتشكل الخيط الرفيع من صفيين من جزيئات أكتين ملتفتين بشكل حلزوني. وترتبط بروتينات أخرى بخيط أكتين، وهذه هي تروبوميوسين وتروبونين التي تسهم في انقباض العضلة.

الشكل 47-15

دورة الجسر العرضي في انقباض العضلة.

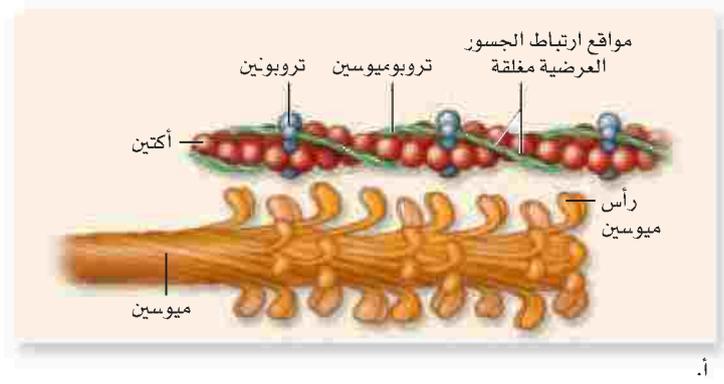
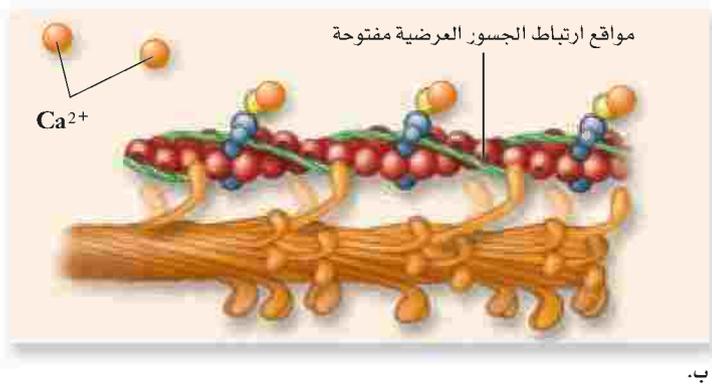
- إن تحطم ATP عن طريق ميوسين يُنتج تغيراً في شكل رأس ميوسين، ويحولته إلى الوضع النشط. ويبقى ADP و  $P_i$  ملتصقين برأس ميوسين الذي يستطيع الآن الارتباط بأكتين.
- يرتبط ميوسين بأكتين ليشكلا الجسر العرضي.
- يعود ميوسين إلى شكله الأصلي خلال شوط القوة، ويطلق ADP و  $P_i$ .
- يرتبط جزيء ATP برأس ميوسين، فيسبب انفكاك الجسر العرضي، يتبعه تحطم ATP ليعيد رأس ميوسين إلى الحالة النشطة لتبدأ الدورة من جديد.



وتروبوميوسين تسيطر عليه أيونات الكالسيوم  $Ca^{2+}$  في سيتوبلازم الخلية العضلية. عندما يكون تركيز  $Ca^{2+}$  في السيتوبلازم قليلاً، يثبط تروبوميوسين تكوين الجسر العرضي بين أكتين وميوسين (الشكل 47-16). وعندما يزداد تركيز  $Ca^{2+}$ ، يرتبط  $Ca^{2+}$  بتروبونين مغيراً بذلك شكل المعقد تروبونين-تروبوميوسين، ويزيحه قليلاً 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).

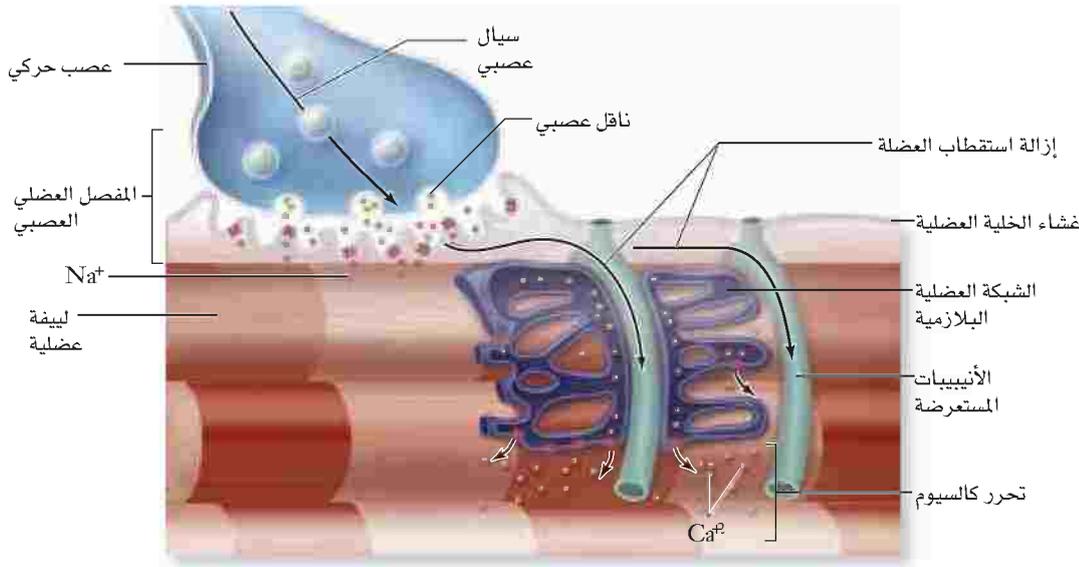
حالة الانبساط يكون مكان الارتباط مغلقاً فيزيائياً عن طريق بروتين آخر يُسمى تروبوميوسين Tropomyosin موجود في الخيوط الرفيعة، وبذلك لا يتكون الجسر المتداخل العرضي، ولا تنزلق الخيوط العضلية.

لحصول الانقباض، يجب إبعاد تروبوميوسين من الطريق؛ لكي يتمكن رأس الميوسين من أن يرتبط هذا باكتين في مكان الارتباط الذي أصبح مكشوفاً الآن. إن عملية إبعاد تروبوميوسين تحتاج إلى بروتين آخر يسمى تروبونين Troponin وهو بروتين تنظيمي يربط تروبوميوسين وأكتين معاً. إن التفاعل التنظيمي بين تروبونين



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.



العلاقة بين اللييف 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. وتقل هذه الاستثارة على طول غشاء الخلية والى داخل الخلية عبر الأنيبيبات المستعرضة إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية. وعندما ينتشر كالسيوم خلال السيتوبلازم إلى اللييفات العضلية يحصل الانقباض.

3. تنقل القنوات المستعرضة الاستثارة (السيال) في اتجاه الشبكة العضلية البلازمية، فتفتح قنوات كالسيوم ما يؤدي إلى تحرره، حيث يرتبط كالسيوم بترابونين، ويحصل بعدها انقباض العضلة.

إن توقف السيال العصبي يؤدي إلى توقف إفراز أستيل كولين، فيتوقف بذلك إنتاج الاستثارة في اللييف العضلي. يعمل بعدها بروتين غشائي في الشبكة العضلية على ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية مستخدماً ATP بوصفه مصدرًا للطاقة، ويُسمى

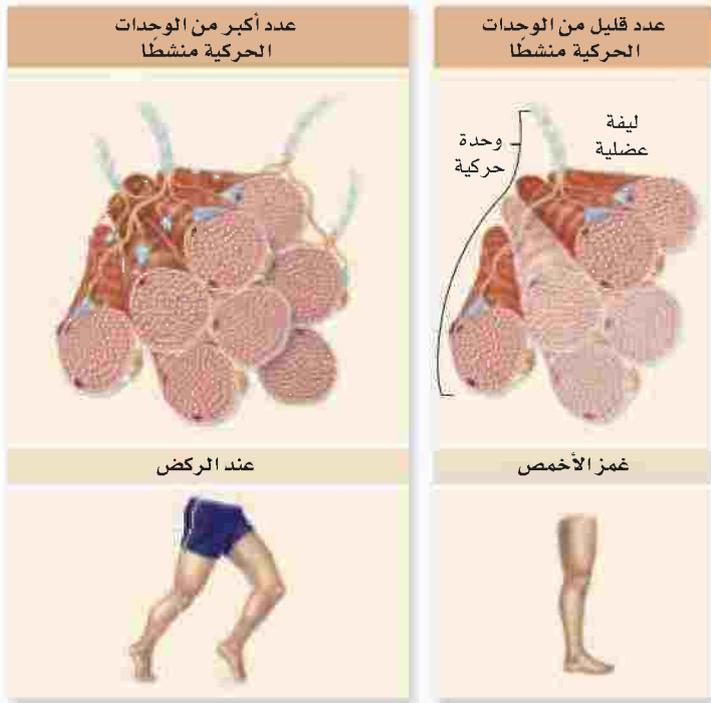
تحتاج العضلات إلى مصدر معتمد من  $Ca^{2+}$ . تحتفظ الألياف العضلية بالكالسيوم في الشبكة الأندوبلازمية المعدلة التي تُسمى الشبكة العضلية البلازمية (Sarcoplasmic reticulum (SR) (الشكل 17-47). عند استثارة اللييف العضلي للانقباض، فإن غشاء اللييف العضلي يفقد حالة الاستقطاب، فيصبح مزال الاستقطاب. وتنقل هذه الاستثارة إلى داخل اللييفة 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 اللييفات العضلية، حيث يرتبط هناك بترابونين 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. ويُسمى هذا الارتباط بين نهاية العصب والخلية العضلية المفصل العصبي العضلي Neuromuscular junction (الشكل 17-47). يمكن لمحور واحد أن يحفز عددًا كبيرًا من الألياف العضلية، وفي بعض الحيوانات يمكن للييف 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 كيميائيًا كهربائيًا، 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  $Na^+$  ليُدخل  $Na^+$  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.



الشكل 18-47

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 مرتبطاً 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 اعتماداً على تكرار التنبيه. تتمتع 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 السعال العصبي، تقبض جميع الألياف العضلية المشكلة للوحدة الحركية معاً. إن تقسيم العضلة إلى وحدات حركية يسمح بالانقباض التدريجي للعضلة، وبالتحكم في قوة انقباضها، وهو مطلب 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 استئثارها بشكل انتقائي عن طريق الجهاز العصبي. ويتضمن أضعف انقباض للعضلة استثارة عدد قليل من الوحدات الحركية الصغيرة. وعند الحاجة إلى انقباض أقوى، فإن عدداً أكبر من الوحدات الحركية يتم استئثاره. لهذا، فإن الزيادة الابتدائية من أجل زيادة القوة هي صغيرة نسبياً. 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:

#### الومضة السريعة، والومضة البطيئة

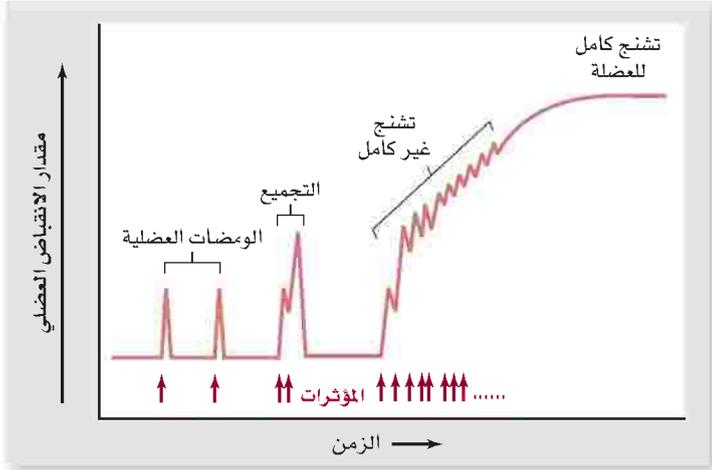
يمكن تحفيز العضلة الهيكلية المعزولة عن طريق الصدمة الكهربائية. فعند تحفيز العضلة بصدمة كهربائية واحدة، فإنها تقبض وتبسط (ترتخي) بسرعة، ويدعى ذلك الومضة العضلية Twitch. إن زيادة فرق جهد المنبه يزيد من قوة الومضة لتبلغ أقصى مدى لها. وإذا نبهت مرة ثانية بعد الأولى مباشرة، فإن العضلة ستعطي ومضة ثانية تدمج مع الومضة الأولى بشكل مترامك أو «تمطيها». ويطلق على الاستجابة التراكمية هذه التجميع Summation (الشكل 47-19).

عند زيادة تكرار التنبيه الكهربائي، يقل زمن الارتخاء بين الومضات، وتزداد قوة الانقباض. وعند تكرار معين، لا يظهر هناك أي ارتخاء في العضلة بين الومضات المتعاقبة. ويكون الانقباض مستداماً وسلساً 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 انقباضاً دائماً في عضلاته.

يمكن تقسيم العضلات الهيكلية بحسب سرعة الانقباض إلى ألياف الومضة البطيئة Slow-twitch (Type I) وألياف الومضة السريعة Fast-twitch (Type II) فالعضلات التي تحرك العين تحتوي نسبة كبيرة من ألياف الومضة السريعة، حيث تصل إلى أقصى انقباض (توتر) لها في نحو 7.3 ميلي ثانية. أما العضلة الأخرسية في الساق، فإنها تحتوي عدداً كبيراً من ألياف الومضة البطيئة، وتحتاج إلى 100 ميلي ثانية لتصل إلى أقصى توتر (الشكل 47-20).

### ألياف الومضة البطيئة

هذه الألياف غنية بالشعيرات الدموية، وتحتوي عدداً كبيراً من الميتوكوندريا وأنزيمات التنفس الخلوي إضافة إلى تركيز عالٍ من الميوجلوبين Myoglobin وهي صبغة حمراء تشبه الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء، ولكنها ذات قوة جذب أكبر للأوكسجين لضمان وصوله إلى الألياف العضلية. ولأن هذه الألياف تحتوي كمية كبيرة من الميوجلوبين فإنها تدعى أيضاً الألياف الحمراء Red

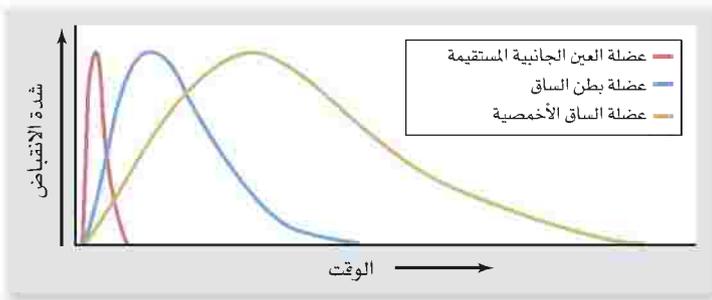


الشكل 47-19

يمكن جمع الومضات العضلية لتكوين انقباض تشنجي مستدام. ويمكن حدوث ذلك عند تحفيز العضلة كهربائياً 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 الومضة السريعة أو البطيئة. العضلة التي تحرك العين تتألف بشكل كلي من ألياف ذات ومضة سريعة، أما العضلات الداخلية في الساق فأليافها ذات ومضة 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 ومضة سريعة وبطيئة، أو أنها تحتوي أليافاً ذات تركيب متوسط؟

**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 والميتوكوندريا مقارنة بالألياف ذات الومضة البطيئة، وأيضًا كمية أقل من الميوجلوبين، ولهذا تُسمى أحيانًا الألياف البيضاء *White fibers*. ولقد تكيفت الألياف البيضاء لتقوم بالتنفس اللاهوائي باستخدام كميات كبيرة من الجليكوجين، وتراكم كبير من الأنزيمات المحطمة للجليكوجين. تحتوي اللحوم الداكنة والفاثحة 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 للتدريب 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 كاسيوم إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية خلال ارتخاء العضلة.
- تتنفس العضلات الهيكلية لاهوائيًا 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، سهلاً كان، أو صعباً أو متوسطاً لشخص معين، يعتمد على القدرة القصوى للتمرين الهوائية. إن أقصى معدل لاستهلاك الأكسجين من قبل الجسم يدعى السعة الهوائية *Aerobic capacity*. 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 هوائيًا أم غير هوائي. في حالة قيام العضلة بأقصى جهد مدة قصيرة يحصل تعب العضلة. وقد اعتُقد 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، يُعتقد أن التعب ينتج بسبب نقص مستوى الجليكوجين.

ولأن نقص الجليكوجين في العضلة يضع حدًا 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 يُسمى **التضخم Hypertrophy** وليس من خلال انقسام الخلايا وزيادة عددها.

تحتوي الخلايا العضلية على الليبيات 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 يخلق 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 لتشكيل انقباضًا مستدامًا.

## أنماط حركات الحيوان

5-47

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*.

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.

ومع أن الحركة عند الحيوانات تحدث بأشكال مختلفة، يبقى المبدأ العام واحدًا عند كل المجموعات. إن المعينات الفيزيائية للحركة (الجاذبية وقوة الاحتكاك) متشابهة في البيئات جميعها، ولكنها تختلف في الدرجة أو المقدار.

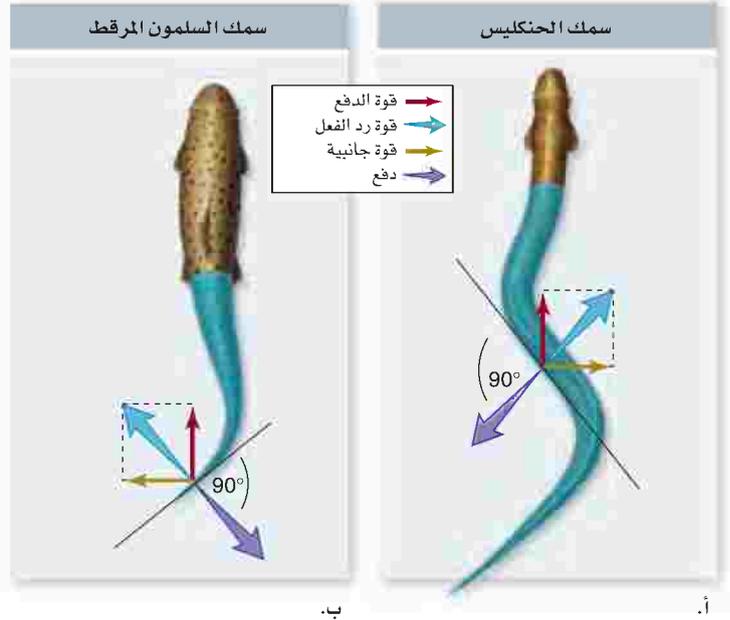
## الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية

تتحرك الكثير من اللا فقريات المائية زاحفة على قعر الماء مستخدمة طريقة الحركة الشبيهة بتلك المستخدمة عند الحيوانات البرية الزاحفة على سطح الأرض. تستخدم الديدان المفلحة النشاط الهدي لتزحف إلى الأمام. أما الديدان الأسطوانية فتستخدم الحركة الدودية، في حين يستخدم العلق الطيبي في زحفه طريقة الانقباض- والتثيت- 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 اللا فقريات البحرية باستخدام الدفع الهيدروليكي. على سبيل المثال، يشدّ المحار طرفي صدفته بقوة إلى بعضهما، في حين يدفع الحبار والأخطبوط الماء كنفات مائي، كما أوضحنا سابقًا.

إن اللا فقريات المائية جميعها سباحة. 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 خلافاً 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 تتسبب 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 السباحة كالبط والإوز تدفع أجسامها ضد الماء عن طريق أرجلها الخلفية، حيث تمتلك عادة أرجلاً 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 أولاً مع الجاذبية

تتحرك المجموعات الثلاث الأكبر من الحيوانات البرية: الرخويات، ومفصليّة الأرجل، والفقريات على سطح الأرض بطرق مختلفة. تتحرك الرخويات بكفاءة أقل من المجموعات الأخرى. تفرز الحلزونيات والبزاق ممراً من المخاط ترحف فوقه، عندما تدفع أجسامها عن طريق القدم العضلية. أما بقية الفقريات ومفصليّة الأرجل (الحشرات، والعناكب، والقشريات) فقد طورت طرقاً أسرع للحركة على السطوح. وفي كلتا المجموعتين نرى أن الجسم مرفوع عن الأرض، ويتحرك إلى الأمام عن طريق مجموعة من الزوائد المفصليّة، أو الأرجل.

من وظائف الأرجل الدعامة والدفع. لذا كان من الأهمية بمكان ألا تؤدي حركتها إلى إبعاد نقطة توازن الجسم عن محيط دعم الأرجل للجسم، إلا إذا كانت مدة عدم التوازن قصيرة. وخلافاً 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 نمطاً فطرياً لإيقاع الأرجل. إن أقصى سرعة ركض لذوات الأربع أرجل كعدو الحصان يمكن أن يشمل حالات يكون الحيوان مرتكزاً فيها على رجل واحدة، أو يكون مرتفعاً 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.



الشكل 47-23

تطورت الأجنحة ثلاث مرات عند الحيوانات الفقرية. تمتلك هذه الحيوانات الفقرية المختلفة عظاماً خفيفة وأطرافاً أمامية تحولت 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 ليلاً، فإن بإمكان الخفافيش العيش في مخازن على الوفير من الغذاء برفقة القليل من الرفقاء مثل البعوض والحشرات، والعت. تكيفت الخفافيش للنشاط الليلي بتطوير أعضاء حس مميزة تعتمد على رجع الصدى (انظر الفصل الـ 45) بدلاً 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 كاملاً 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.

إن كثيراً من الحشرات كالجراد يستخدم القفز إلى الأمام عن طريق أرجله الخلفية القوية. وإن الثدييات كالكنغر، والأرنب، والضفدع هي أيضاً 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، فلكنونها أكبر، فإنها تحتاج إلى قوة رفع أكبر تحصل عليها من الأجنحة ذات السطح العلوي الأكثر تحديباً من سطحها السفلي. إن أي سائل، كالهواء أيضاً، يقلل ضغطها الداخلي كلما زادت سرعة حركتها. لذا، فإن هناك ضغطاً 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 كلياً، 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 حاثاً إياها على الانقباض دون انتظار وصول سيال عصبي جديد.

أما في الفقريات، فقد ظهر الطيران أولاً قبل نحو مئتي مليون سنة عند الزواحف الطائرة التي تدعى الزواحف المجنحة (الشكل 47-23). ويوصفها مجموعة ناجحة ومنتوعة، تراوحت الزواحف المجنحة في حجمها من أفراد في حجم العصفور الدوري، إلى أفراد في حجم الطائرة المقاتلة. وخلال تلك الفترة اشتركت تلك

### 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 تقريباً.



## 1-47 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 1-47).
- تستخدم قوة النفث في الحركة عن طريق نفث الماء خارج الجسم، كما في قنديل البحر والحبار (الشكل 2-47).
- الهيكل الخارجي يمثل علبة صلبة وقاسية لحماية الجسم. يتخلص الحيوان من هذا الهيكل ليتمكن من النمو، واستخدام القصب الهوائية للتنفس يحد من حجم الجسم (الشكل 2-47).
- الهيكل الداخلي للفقريات أنسجة تحتوي فوسفات الكالسيوم، وهو صلب، وقاس، وداخلي. (الشكل 3-47 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 3-47 ب).

## 2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب، ولكنه مرن، وخاص بالحيوانات الفقرية.

- يتطور العظم جنينياً بطريقتين مختلفتين، هما: التطور داخل الغشائي، والتطور داخل الغضروفي الأكثر تعقيداً.
- في حالة تطور العظم داخل الغشائي، يتشكل العظم على هيئة نسيج ضام أساسي عن طريق الخلايا بانية العظم والخلايا العظمية، وهذا شائع في تكوين عظام الجمجمة (الشكل 4-47).
- في حالة تطور العظم داخل الغضروفي، تحصل عملية التكلس عميقاً في الجسم ابتداءً من الغشاء الليفي المحيط بالغضروف، الذي يدعى بعد ذلك السمحاق، ويستمر نحو الداخل.
- ينمو العظم طويلاً وعرضياً. ويبقى الغضروف بعد تطور الكردوس ليشكل طبقة عازلة بين سطوح العظم (الشكل 5-47).
- 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، ووفق القوى المؤثرة في العظم (الشكل 6-47).

## 3-47 حركة المفاصل والعظام

تحدث حركة الجهاز الهيكلي التي تستجيب لأثر العضلات عند المفاصل، حيث تتقابل العظام.

- ترتبط العضلات مباشرة بالسمحاق الخارجي، وهو نسيج ضام 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، وأخيراً المفاصل حرة الحركة أو المفاصل الزلقة المليئة بسائل يسهل الحركة (الشكل 7-47).
- تمتلك المفاصل المتحركة مجالاً مميزاً 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. وأخيراً، فإن المفاصل المركبة تسمح بالدوران والانزلاق (الشكل 8-47).
- تعمل العضلات الهيكلية ضمن أزواج متضادة، حيث يكون فعل إحدى العضلات معاكساً لفعل العضلة الأخرى (الشكل 9-47).

## 4-47 انقباض العضلات

تحتوي العضلة الهيكلية كثيراً من الألياف العضلية المكونة من ليفيات عضلية محتوية على خيوط عضلية (الشكل 10-47).

- تتميز الليفيات العضلية الموجودة في العضلات الهيكلية أو المخملطة بمورفولوجية واضحة: يتكون الشريط A من الأكتين والميوسين، في حين يحتوي الشريط I الأكتين، أما الخط Z فموجود على طرفي القطعة العضلية (الشكل 11-47).
- يحصل انقباض العضلة عندما تنزلق خيوط الأكتين والميوسين بالنسبة إلى بعضها، وتُشكّل جسوراً عرضية فيما بينها (الشكل 11-47).
- تتكون الخيوط السميكة من عدد من خيوط الميوسين. ويتألف جزيء الميوسين من وحدتين: منطقة الرأس، وخيط طويل يلتف بشكل حلزوني مع غيره من الخيوط الطويلة (الشكل 12-47).
- الميوسين أحد البروتينات الحركية التي تحوّل الطاقة الكيميائية ATP إلى طاقة ميكانيكية عندما يتغير الشكل النهائي لجزيئات الميوسين (الشكل 13-47).
- يتكون كل خيط رفيع من سلسلتين من جزيئات الأكتين الكروية ملتفتين على شكل لولب حلزوني، ومن البروتينات تروبوميوسين وتروبونين (الشكل 13-47).
- يشكل رأس الميوسين جسراً عرضياً مع خيوط الأكتين عندما يتحلل جزيء ATP إلى  $ADP + P_i$  (الشكل 15-47).
- يمنع جزيء تروبوميوسين فيزيائياً تكوين الجسور العرضية، ويرتبط تروبوميوسين بالأكتين من خلال بروتين آخر هو تروبونين.
- ينظم عمل التروبونين عن طريق أيونات الكالسيوم. ويقوم تروبونين المرتبط بالكالسيوم بتحريك تروبوميوسين جانبياً ليُسمح بتكوين الجسور العرضية (الشكل 16-47).
- يخزن 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، فينتقل الكالسيوم إلى السيتوبلازم، وتدعى هذه العملية مزدوج الاستثارة والانقباض (الشكل 18-47).

- يستطيع الليف العضلي الواحد إنتاج توتر عضلي متغير اعتماداً 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 الاستثارة 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 19-47).
- تحتوي العضلات الهيكلية نوعين رئيسيين 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 تقتصر 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.

## 5-47 أنماط حركات الحيوان

- تُظهر الحيوانات أشكالاً عدة من آليات الدفع التي يحفزها، ويسيطر عليها الجهاز العصبي.
- في الحيوانات الكبيرة، يكون الانتقال طرفياً عن طريق تموجات الزوائد، أو محورياً عن طريق التموجات أو الأمواج الدودية (الشكل 21-47).
- 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

7. تُشغّل الخلايا العصبية الحركية انقباض العضلة من خلال تحرير:
- أيونات الكالسيوم.
  - ATP.
  - أسيتل كولين.
  - الهرمونات.
8. واحدة من الجمل الآتية حول الأيض عند العضلة غير صحيحة:
- تحصل العضلات الهيكلية على الطاقة في أثناء الارتخاء من جليكوجين العضلات وجلوكوز الدم.
  - يتكون ATP بسرعة من اتحاد ADP مع الفوسفات المستمد من فوسفات الكرياتين.
  - تناسب شدة التمرين مع المعدل الأعلى لاستهلاك الأكسجين.
  - 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:
- التجميع.
  - الومضة العضلية.
  - ظاهرة الدرج.
  - التشنج العضلي.
10. الترتيب الصحيح للأحداث الآتية:
- انسياب أيونات الكالسيوم من الشبكة العضلية البلازمية.
  - ارتباط ميوسين بأكتين.
  - وصول السيال العصبي من الخلية العصبية.
  - ارتباط أيونات الكالسيوم بتريونين هو:
- 1, 2, 3, 4.
  - 1, 3, 4, 2.
  - 3, 1, 2, 4.
  - 2, 4, 1, 3.
11. تحرك العضلات يدك في الهواء ب:
- الانقباض.
  - الارتباط بعظمتين عبر مفصل.
  - الجاذبية.
  - د. أ + ب.
12. الذي يسمح للحيوان بالطيران هو الفرق في:
- الجاذبية.
  - الرطوبة.
  - الضغط.
  - الحرارة.
13. تستمر خلايا العظم حية داخل العظم بسبب:
- تكوّن العظم من خلايا ميتة أو ساكنة فقط.
  - وجود قنوات هافيرس في العظم، التي تحتوي أوعية دموية تزود خلايا العظم بما تحتاج إليه من مواد.
  - امتداد زوائد من أغشية خلايا العظم؛ لتساعد على تبادل المواد.
  - أن العظم مجوف من الداخل، والضغط المنخفض هناك يسحب السوائل من الدم؛ ليغذي خلايا العظم.

### أسئلة تحدّد

- تريد تصميم مركبة لاستكشاف الفضاء لاستخدامها على كوكب جاذبيته أعلى من جاذبية الأرض. فإذا خيّرت بين نظام هيدروستاتيكي أو هيكل خلوي. فماذا تختار؟ لماذا؟
- تبدأ 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؟
- يعمل غاز الأعصاب مثل فسفونو حمض الفلوريديك (سارين) على تشييط الأنزيم أسيتل كولين إستيريز، الضروري لتعطيم أسيتل كولين. اعتماداً على هذه المعلومة، ما مدى أثر هذا الغاز في عمل الأعصاب؟

### اختبار ذاتي

- ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:
- يختلف الهيكل الخارجي والداخلي فيما يأتي:
    - الهيكل الخارجي صلب، أما الداخلي فهو مرن.
    - الهيكل الداخلي موجودة فقط عند الفقريات.
    - تتكون الهياكل الخارجية من الكالسيوم، أما الهياكل الداخلية فمبنية من الكايتين.
    - الهيكل الخارجية تقع خارج أسجة طرية، في حين أن الهياكل الخارجية تقع داخل الجسم.
  - تستخدم الديدان واللافقريات البحرية هيكلًا هيدروستاتيكيًا للحركة، حيث:
    - تمتلئ عظامها بالماء الذي يعطي الهيكل وزنه.
    - ينتج التغير في تركيب الجسم عن انقباض العضلات التي تضغط على سائل الجسم.
    - تحتوي العضلات فجوات مائية تعطي تركيبًا داخليًا قاسيًا عندما تمتلئ بالماء.
    - يشير المصطلح هيدروستاتيكي إلى الوسط الرطب. وتنتج الحركة بطريقة تشبه مفصليات الأرجل.
  - لديك صورة أشعة X لشخصين. ربيع، حامل أقال وكمال أجسام مدة 30 عامًا، أما بشير فعاش معظم حياته جالسًا. تتوقع الفرق بين صورتَي X لكليهما:
    - لا فرق؛ يمتلك الاثنان عظامًا أسمك من الأشخاص الأصغر سنًا بسبب النمو الطبيعي مع الزمن.
    - لا فرق؛ فطريقة المعيشة لا تؤثر في كثافة العظم.
    - ربيع، سيكون لديه عظام أسمك بسبب إعادة التشكيل الناتجة عن الضغط الفيزيائي.
    - عظام بشير أكثر سماكة؛ لأن العظم يتراكم مثل الدهن بسبب بقائه جالسًا.
  - ينتج العظم عن طريق واحدة من طريقتين اعتمادًا على الهيكل الأساسي. الزوج الذي يصف هذه الميكانيكية بشكل صحيح مما يأتي هو:
    - داخل غشائي، وخارج غشائي.
    - داخلي غضروفي، وخارجي غضروفي.
    - خارج غشائي، وخارج غضروفي.
    - داخلي غضروفي، وداخل غشائي.
  - الجملة التي تمثل أفضل وصف لميكانيكية الخيوط المنزلفة في انقباض العضلة هي:
    - لا تقصر خيوط الأكتين والميوسين، ولكنها تنزلق خلف بعضها.
    - تقصر خيوط الأكتين والميوسين، وتنزلق خلف بعضها.
    - عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الأكتين دون خيوط الميوسين.
    - عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الميوسين دون خيوط الأكتين.
  - تم التعرف إلى مرض يتعلق بتخزين أيونات الكالسيوم في الجرد. يؤثر عدم المقدرة على تخزين الكالسيوم في انقباض العضلة، حيث:
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوميوسين، وهذا يسمح لتريوميوسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوميوسين، وهذا يسمح لتريوميوسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوميوسين، وهذا يسمح لتريوميوسين بتحرير ATP.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوميوسين، وهذا يسمح لتريوميوسين بتحرير ATP.

## الجهاز الهضمي

### The Digestive System

#### مقدمة

تستطيع النباتات والمخلوقات الحية الأخرى القدرة على عمل البناء الضوئي إنتاج الجزيئات العضوية التي تحتاج إليها من مركبات غير عضوية. لهذا، تُدعى مخلوقات ذاتية التغذية، أو ذاتية الإمداد. تُعدّ الحيوانات، مثل السنجاب الأمريكي الظاهر في الصورة، مخلوقات غير ذاتية التغذية: يجب على هذه المخلوقات أن تستهلك الجزيئات العضوية الموجودة في مخلوقات حية أخرى. ويجب على الجزيئات التي تتغذى عليها المخلوقات غير ذاتية التغذية 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 التنفس الخلوي، أو تُستخدم لبناء جزيئات كبيرة تُشكل أنسجته. في هذا الفصل، سيتمُّ التركيز على عملية الهضم في الحيوانات.



#### موجز المفاهيم

##### 1-48 أنواع أجهزة الهضم

- الأجهزة الهضمية في اللاقريات هي أكياس أو أنابيب.
- الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب مُتخصصة بحسب طبيعة الغذاء.

##### 2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

- تكيفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها.
- الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم.

##### 3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

- الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة.
- المعدة هي "محلّة تجميع وتخزين" تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض.

##### 4-48 الأمعاء الدقيقة: التّحطيم (الهضم) والامتصاص

- تركيب الأمعاء الدقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها.
- تُفرز الأعضاء المُساعدة (العُدّة المُلحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدقيقة.
- تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشعيرات الدّموية أو الشعيرات الليمفية.

##### 5-48 الأمعاء الغليظة: التّخلّص من الفضلات

##### 6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

- المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر.
- تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلة للهضم.

##### 7-48 التّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

##### 8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (العُدّة المُلحقة)

- يُعدّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الداخلي.
- المُحافظة على تركيز جلوكوز الدّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون.

##### 9-48 طاقة الغذاء، وانفاق الطّاقة، والمواد الغذائية الضرورية

- الإجهاد يزيد من مُعدّل الأيض.
- تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والعُدّة الصّماء.
- المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها.

هذه الحالة، تُطلق الأنزيمات الهاضمة إلى داخل تجويف يمتد إلى البيئة الخارجية للحيوان. في اللواسع والديدان المُفلطحة مثل البلاناريا، يمتلك التَّجْويف الهضمي فتحة واحدة فقط تعمل عمل الفم والشرج (انظر الفصل الـ 33). لا يوجد تخصص في هذا النوع من الجهاز الهضمي، الذي يُسمى التَّجْويف المعدي الوعائي *Gastrovascular cavity*، حيث إن كل خلية مُعرَّضة لمرحل هضم الغذاء جميعها (الشكل 1-48).

يحدث التَّخصيص فقط عندما تمتلك القناة الهضمية فماً وفتحة شرح مُنفصلتين، ولهذا يتحرك الغذاء في اتجاه واحد. إن أكثر القنوات الهضمية بدائية تُلاحظ في الديدان الأسطوانية (شعبة الديدان الأسطوانية)، حيث تكون القناة الهضمية على شكل أنبوب مُحاط بغشاء طلائي. تمتلك ديدان الأرض (شعبة الديدان الحلقيّة) قناة هضمية مُتخصّصة في مناطق مُختلفة لابتلاع الغذاء، وتخزينه، وتجزئته، وهضمه، وامتصاصه. مُعظم المجموعات الحيوانية الأكثر تعقيداً ومن ضمنها الفقريات جميعها، لها تخصصات مُماثلة (الشكل 2-48).

إنّ الغذاء المهضوم يُمكن أن يُخزّن 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 يطحن الغذاء عن طريق الحصى (في القانصة لديدان الأرض والطيور). بعد ذلك، يتمّ الهضم الكيميائي، بحيث تُحطّم جزيئات الغذاء الكبيرة مثل السكريات المُتعددة وثنائية السُّكر، والدهون، والبروتينات إلى تحت وحدات بنائية صغيرة.

يتضمّن الهضم الكيميائي تفاعلات التَّحلُّل المائي التي تُحرر تحت الوحدات البنائية - في المقام الأول إلى سكريات أحادية السُّكر، وأحماض أمينية، وأحماض دُهنية - من الغذاء. تمرّ نواتج الهضم الكيميائي هذه عبر النسيج الطلائي المُبطّن للقناة الهضمية إلى الدَّم، في عملية تُسمى الامتصاص *Absorption*. لا يستطيع الحيوان استخدام ما تبقى من جزيئات الغذاء التي لم يحدث لها امتصاص. فهذه الفضلات يتمّ إخراجها على شكل براز من خلال فتحة الشَّرج.

### الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي

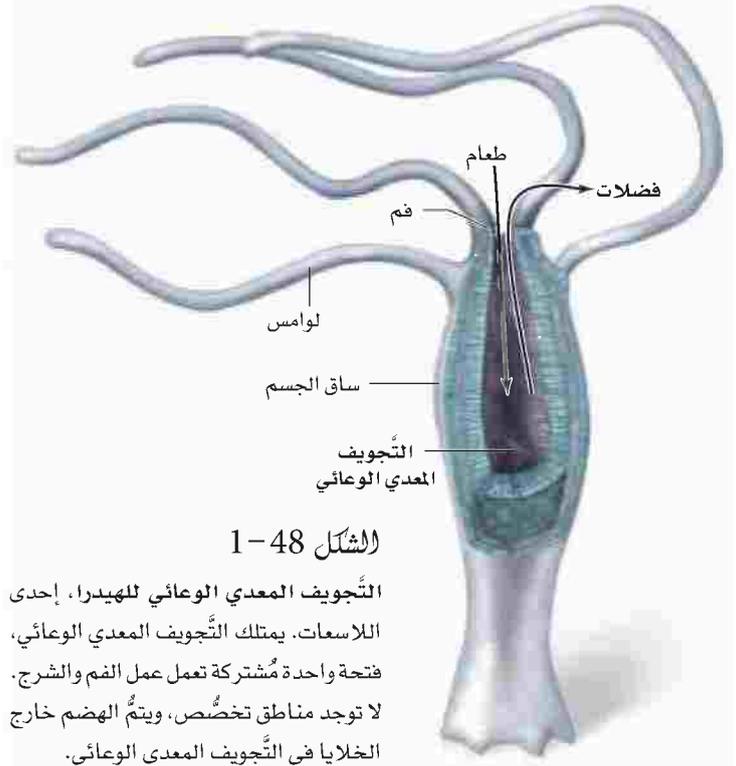
#### على تراكيب متخصصة بحسب طبيعة الغذاء

يتكوّن الجهاز الهضمي في الإنسان والفقريات الأخرى من قناة معدية معوية أنبوبية، وأعضاء هضمية مُساعدة (الشكل 3-48).

تُقسّم المخلوقات غير ذاتية التَّغذية إلى ثلاث مجموعات اعتماداً على مصدر غذائها. تُسمى الحيوانات التي تعتمد في غذائها على النباتات عاشبة التَّغذية أو عواشب **Herbivores**؛ ومن الأمثلة الشائعة عليها الحزونات الآكلة للطحالب، والحشرات الماصة للعُصارة النَّباتية، والفقريات مثل الأبقار، والخيول، والأرانب، وعصافير الدَّوري. الحيوانات التي تعتمد في غذائها على حيوانات أخرى، مثل السُّلطفونات، والحبار، وكثير من الحشرات، والقمل، والنسور، وسمك السلمون المرقط، والضفادع، تُسمى لاحمة التَّغذية أو لواحم **Carnivores**. أما الحيوانات التي تعتمد في غذائها على نباتات وحيوانات أخرى، فتعد خليطة التَّغذية **Omnivores**. ومن الأمثلة عليها: الإنسان، والخنزير، والذبّية، والغربان.

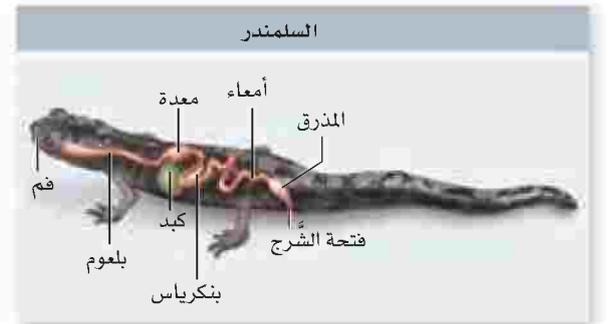
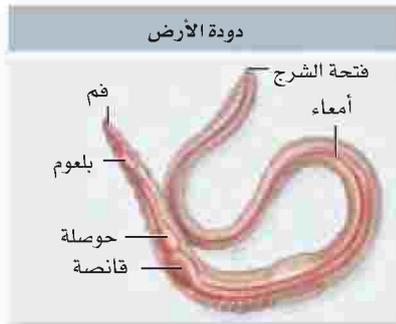
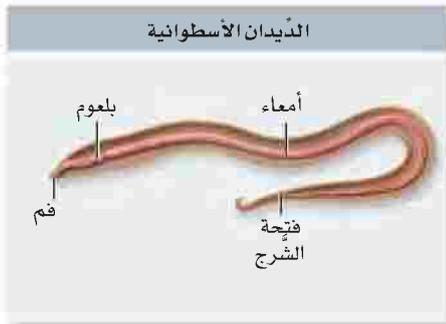
### الأجهزة الهضمية في اللاقريات هي أكياس أو أنابيب

تهضم المخلوقات وحيدة الخلية والإسفنجيات طعامها داخل الخلايا. وتهضم حيوانات أخرى متعددة الخلايا طعامها خارج الخلايا داخل تجويف هضمي. في



(الشكل 1-48)

التَّجْويف المعدي الوعائي للهيدرا، إحدى اللاسعات. يمتلك التَّجْويف المعدي الوعائي، فتحة واحدة مُشتركة تعمل عمل الفم والشرج. لا توجد مناطق تخصص، ويتمّ الهضم خارج الخلايا في التَّجْويف المعدي الوعائي.



(الشكل 2-48)

الجهاز الهضمي أحادي الاتجاه في الديدان الأسطوانية، وديدان الأرض، والفقريات. إن الحركة في اتجاه واحد في القناة الهضمية يسمح لمناطق مُختلفة من القناة أن تكون مُتخصّصة لتقوم بوظائف مُختلفة.

والبيكربونات المنظمة لدرجة الأحماض. تُفرز العصارة الهاضمة البنكرياسية والعصارة الصفراء في الجزء الأول من الأمعاء الدقيقة، الذي يُدعى (الاثنا عشر) حيث تقوم بالمساعدة في عملية الهضم.

#### الأنسجة المكونة للقناة الهضمية

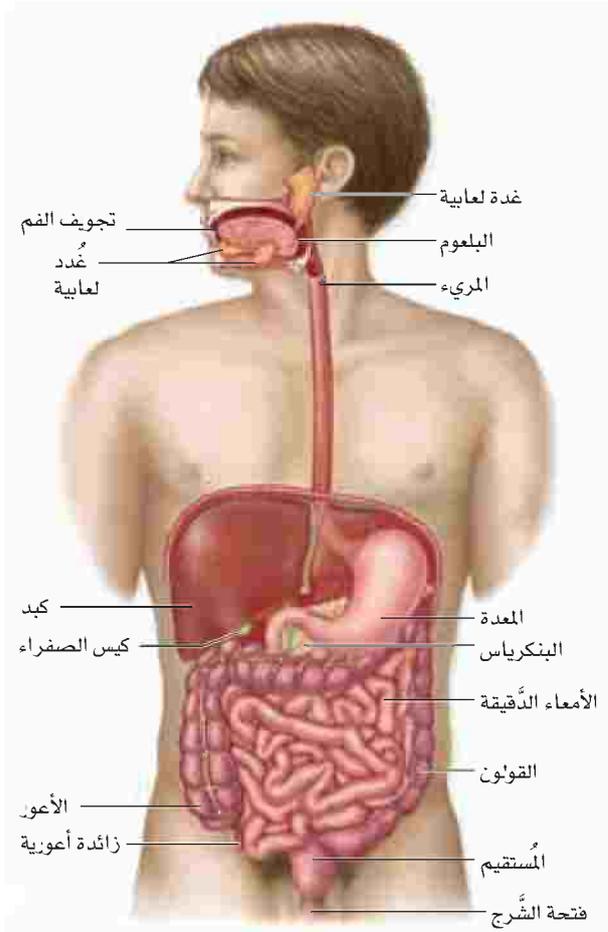
تتكون القناة المعوية الأنبوبية في الفقرات من تركيب مميز ذي طبقات (الشكل 4-48). الطبقة الداخلية هي الطبقة المخاطية **Mucosa**، وهي طبقة من النسيج الطلائي تبطن القناة من الداخل، أو التجويف الداخلي **Lumen**. للقناة الطبقة التي تليها، وتُصنع من النسيج الضام، تُسمى الطبقة تحت المخاطية **Submucosa**.

توجد الطبقة العضلية **Muscularis** إلى الخارج من الطبقة تحت المخاطية، وهي تتكون من طبقتين من العضلات الملساء. تترتب الطبقة الداخلية بشكل دائري، والخارجية بشكل طولي. يُغطي السطح الخارجي للقناة طبقة طلائية أخرى تُدعى الطبقة المصلية **Serosa**. وتندس شبكات عصبية على شكل ظفائر **Plexuses** بين الخلايا العضلية، وفي الطبقة تحت المخاطية لتقوم بتنظيم نشاط القناة المعوية المعوية.

#### الاختلافات في تركيب القناة الهضمية

بشكل عام، تمتلك آكلات اللحوم أمعاء أقصر بالنسبة إلى أحجامها من آكلات الأعشاب. إن قصر الأمعاء في آكلات اللحوم ملائم لها، لكن آكلات الأعشاب تبتلع كميات كبيرة من السيلولوز النباتي الذي يقاوم الهضم. ولذا، تمتلك هذه الحيوانات أمعاء دقيقة، طويلة وملتبنة.

إضافة إلى ذلك، يمتلك نوع من أنواع الثدييات يُسمى المُجترات **Ruminants** (مثل الأبقار) التي تستهلك الأعشاب ونباتات أخرى، حُجرات قبل المعدة، حيث يتم فيها هضم السيلولوز باستخدام البكتيريا. تمتلك آكلات أعشاب أخرى، مثل



الشكل 48-3

الجهاز الهضمي في الإنسان. يتكون الجهاز الهضمي في الإنسان من: تجويف الفم، والمرئ، والمعدة، والأمعاء الدقيقة، والأمعاء الغليظة، والمستقيم، وفتحة الشرج؛ وتساعد الأعضاء المساعدة.

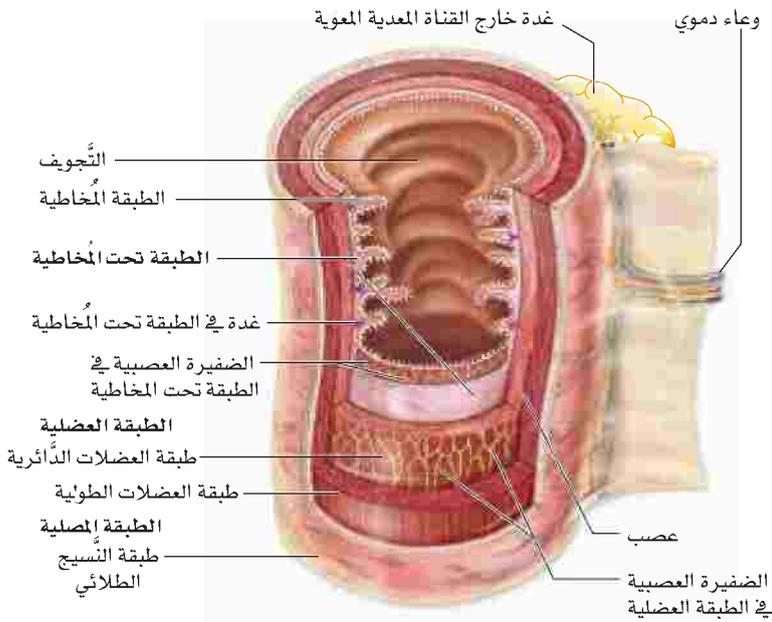
#### نظرة شاملة للقناة الهضمية

تبدأ القناة المعوية المعوية بالفم والبلعوم، الذي يعدّ ممراً مشتركاً لتجويف الفم والتجويف التنفسي. يؤدي البلعوم إلى المرئ، وهو أنبوب عضلي يوصل الغذاء إلى المعدة التي يحدث بها هضم تمهيدي.

ينتقل الغذاء من المعدة إلى الأمعاء الدقيقة، وهناك تقوم مجموعة من الأنزيمات الهاضمة بإكمال عملية الهضم. يتم في الأمعاء الدقيقة امتصاص نواتج الهضم، والمعادن، ومعظم الماء إلى مجرى الدم. وما تبقى يُفرغ في الأمعاء الغليظة، حيث يمتص ما تبقى من الماء والمعادن.

في معظم الفقرات من غير الثدييات، تخرج الفضلات من الأمعاء الغليظة إلى تجويف يدعى المذرق (المجمع) (انظر الشكل 2-48)، الذي يستقبل أيضاً نواتج الجهاز البولي والتناسلي. في الثدييات، تنفصل نواتج الجهازين التناسلي والبولي عن المادة البرازية الموجودة في الأمعاء الغليظة؛ تدخل المادة البرازية إلى المستقيم، ثم تُطرد من خلال فتحة الشرج.

تتضمن الأعضاء الهضمية المساعدة الكبد الذي يُفرز العصارة الصفراء **Bile** (محلول اللون يعمل على استحلاب الدهون)، وكيس الصفراء أو المرارة التي تُخزن، وتُرَكز العصارة الصفراء، والبنكرياس. يُفرز البنكرياس العصارة الهاضمة البنكرياسية **Pancreatic juice**، التي تحتوي على الأنزيمات الهاضمة



الشكل 48-4

طبقات القناة المعوية المعوية. تحتوي الطبقة المخاطية على البطانة الطلائية؛ وتتكون الطبقة تحت المخاطية من نسيج ضام؛ وتتكون الطبقة العضلية من عضلات ملساء. تُفرز الغُد المواد عن طريق قنوات مباشرة إلى مناطق مختلفة من القناة.

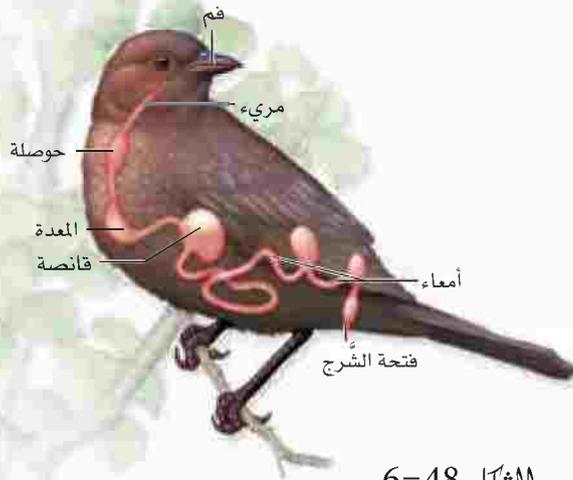
تهضم معظم الحيوانات الغذاء خارج خلاياها. تسمح القناة الهضمية، التي تنقل الغذاء في اتجاه واحد، وتمتلك مناطق مُتخصّصة لوظائف مُختلفة، بابتلاع الغذاء، وبتجزئته فيزيائياً، وبالتهضم الكيميائي، والامتصاص. يتكوّن الجهاز الهضمي في الفقريات من قناة معدية معوية مُكوّنة من عدد من الطبقات النسيجية، ويحتوي على مجموعة من الأعضاء المُساعدة. تمتلك الفقريات تكيفات في القناة الهضمية تهيئها لنوع الغذاء المُتناول، وتُساعد على هضمه.

الأرانب والخيول، بكتيريا هاضمة لسليولوز في كيس يُدعى **الأعور Cecum** يقع عند التقاء الأمعاء الدقيقة 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 بمناقشة المواد الغذائية الضرورية للفقريات.

## الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

2-48



الشكل 48-6

القناة الهضمية لدى الطيور. لا تمتلك الطيور أسناناً إلا أنها تمتلك قائصة تعمل على تكسير الغذاء وتحطيمه. تتلع الطيور حبيبات حصى قاسية تستقر في القائصة التي تطحن الغذاء قبل أن يمر في الأمعاء. يُخزّن الغذاء في الحوصلة.

20 سنّاً من الأسنان المُساقطة، لكنها تُفقد في مرحلة الطُفولة، ويُستبدل بها 32 من أسنان البلوغ.

### الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم

يمزج اللسان في داخل الفم الغذاء بمحلول مخاطي يُسمى اللعاب **Saliva**. عند الإنسان، هناك ثلاثة أزواج من الغدد اللعابية تفرز اللعاب في الفم من خلال قنوات موجودة في البطانة المُخاطية للفم. يرطب اللعاب الغذاء، ويُساعد على مروره، بحيث يكون أسهل ابتلاعاً، ولا يخدش الأنسجة التي يمر بها في طريقه خلال المريء.

تمكس تخصصات الجهاز الهضمي في الفقريات المُختلفة طريقة معيشتها. فالأسماك مثلاً تمتلك بلعوماً **Pharynx** كبيراً يحتوي على فتحات خيشومية، في حين تحتوي الفقريات التي تتنفس الهواء مباشرةً بلعوماً أصغر بكثير. تمتلك كثير من الفقريات الأسنان (الشكل 48-5)، التي تستخدمها لعملية المضغ **Mastication**، التي تُحطّم الغذاء إلى جزيئات صغيرة، وتمزجه مع إفرازات سائلة. تُحطّم الطيور، وهي عديمة الأسنان، الغذاء في معدتها المُكوّنة من حجرتين (الشكل 48-6). واحدة من هذه الحجرات، تُسمى القائصة **Gizzard**، حيث تمتزج مجموعة من الحصى يبتلعها الطائر، مع الغذاء بقوة عن طريق فعل عضلي. يُساعد هذا على طحن البذور وكثير من المواد النباتية الصلبة إلى قطع صغيرة يستطيع الطائر هضمها بسهولة.

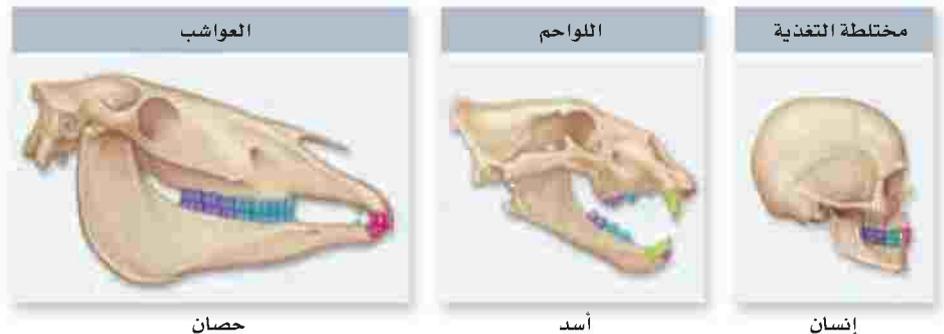
### تكيّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها

تمتلك الثدييات آكلة اللحوم أسناناً حادة تقتدر إلى السطوح المستوية الطّاحنة. إنّ مثل هذه الأسنان قد تكيّفت لتقطيع الغذاء وتمزيقه، حيث عادةً ما تقوم آكلات اللحوم بتمزيق الفريسة إلى قطع، ولا تحتاج إلى مضغها؛ لأنها تمتلك أنزيمات هاضمة قادرة على العمل بشكل مباشر على الخلايا الحيوانية. بالمقارنة، تمتلك آكلة الأعشاب أسناناً كبيرة مسطّحة مُلائمة لعملية طحن الأنسجة النباتية، بحيث تُساعد على سحق السليولوز المُكوّن للجدران الخلوية في الأنسجة النباتية، قبل أن تقوم البكتيريا الموجودة في المعدة الأولى أو في الأعور بهضمها. هذه الحيوانات لها أسنان مسطحة كبيرة وذات نتوءات معقدة مناسبة تماماً للطحن.

تخصّصت أسنان الإنسان في تناول الغذاء الحيواني والنباتي. حيث يُعدّ الإنسان بشكل بسيط، آكل لحوم في الناحية 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 والتقطيع. على كل جانب من جانبي القواطع هناك أسنان مُدبّبة، تُسمى الأنياب، تُستخدم لتمزيق الغذاء. خلف الأنياب، هناك اثنان من الأضراس الأمامية وثلاثة من الأضراس الخلفية، تمتلك جميعها سطوحاً مُستوية لتكسير الغذاء وطحنه (الشكل 48-7). يمتلك الأطفال

الشكل 48-5

شكل الأسنان وتوزيعها يعتمد على طبيعة الغذاء. طوّرت الفقريات المُختلفة (آكلات الأعشاب، وآكلات اللحوم، أو مختلطة التغذية) تنوعاً في شكل أسنانها وتوزيعها اعتماداً على طبيعة غذائها.



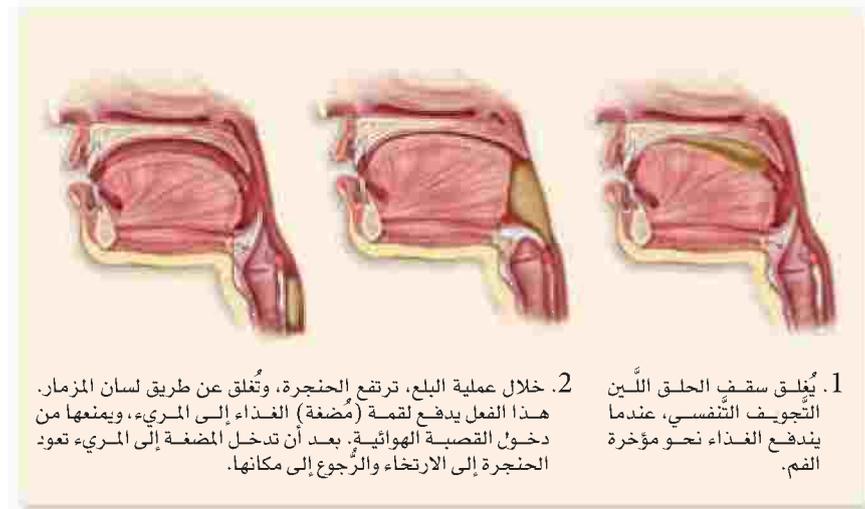
يُحفز وجود الغذاء في الفم على زيادة الإفراز من الغُدَد اللعابية. تُرسل براعم الذُّوق والأعصاب الشَّمية إشارات عصبية إلى الدِّماغ، فيستجيب لها بدوره بتبنيه الغُدَد اللعابية للإفراز (انظر الفصل الـ 45). تُعدُّ المحاليل الحمضية أكثر المؤثرات قوَّةً لزيادة مُعدَّل الإفراز؛ فمثلاً، تقوم عصارة الليمون بزيادة مُعدَّل الإفراز ثمانية أضعاف. إن رؤية الطعام أو سماعه، أو شمُّه تحفز إفرازات الغُدَد اللعابية في الكلاب بشكل كبير، لكن مجرد التَّفكير أو التَّحدث عن الطعام عند الإنسان قد يسبب زيادة إفرازات الغُدَد اللعابية.

### البلع

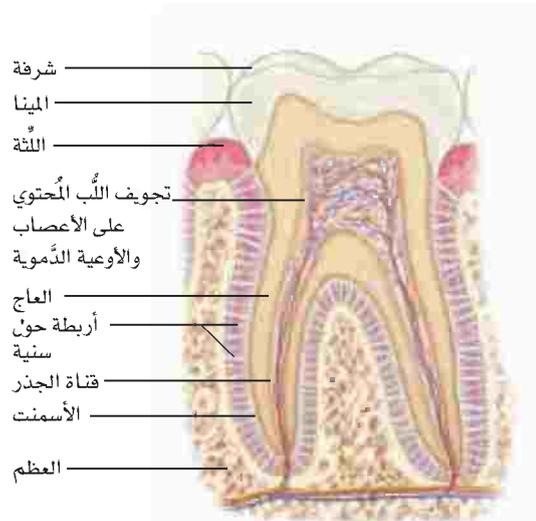
يبدأ البلع بحركات إرادية، ويستمر بعد ذلك تحت سيطرة غير إرادية. عندما يصبح الطعام جاهزاً للبلع، يدفعه اللسان إلى المنطقة الخلفية من الفم. في الثدييات، تبدأ عملية البلع عندما يقوم سقف الحلق بالارتفاع إلى الأعلى، ضاغطاً على الجدار الخلفي للبلعوم (الشكل 48-8). يعمل ارتفاع سقف الحلق على إغلاق تام للتجويف الأنفي، ومن ثم يمنع الغذاء من المرور فيه. إنَّ الضغط على البلعوم يُؤدِّد 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 تُسمى لسان المزمار **Epiglottis**. يدفع هذا الفعل الغذاء في اتجاه المريء، بدلاً من الممر التنفسي.

في كثير من الفقريات، يتجزأ الغذاء المُبتلع من خلال تمزيقه وطحنه باستخدام الأسنان. في الطيور، يتم ذلك من خلال طحن الغذاء في القانصة باستخدام الحصى. يُحفز طعم الغذاء ورائحته إفراز اللعاب الذي يُسهل انزلاق الغذاء. يُحفز هذا أيضاً استجابة ابتلاع الغذاء، حيث يبتلع الغذاء الممزوج مع اللعاب، ويدخل المريء.



1. يُغلق سقف الحلق اللِّين التجويف التنفسي، عندما يندفع الغذاء نحو مؤخرة الفم.
2. خلال عملية البلع، ترتفع الحنجرة، وتُغلق عن طريق لسان المزمار. هذا الفعل يدفع لقمة (مُضغَّة) الغذاء إلى المريء، ويمنعها من دخول القصبة الهوائية. بعد أن تدخل المضغَّة إلى المريء تعود الحنجرة إلى الارتخاء والرُّجوع إلى مكانها.



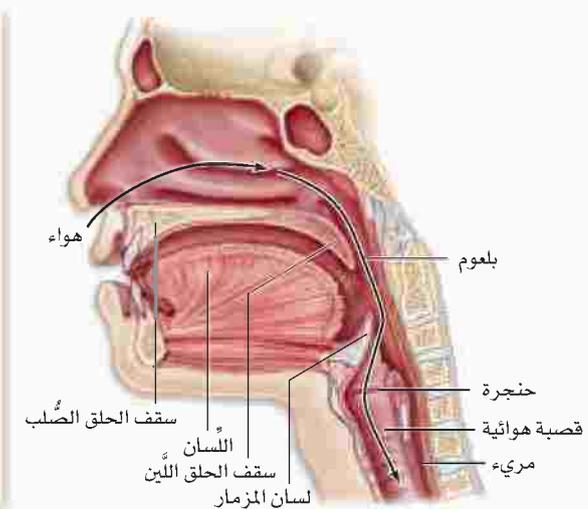
الشكل 48-7

تركيب السِّن في الإنسان. يمتلك الإنسان أسناناً تُشبه أسنان آكلات اللحوم في مقدمة الفم، وأسناناً تُشبه أسنان آكلات الأعشاب في مؤخرته. تحتوي كل سن على أعصاب وأوعية دموية في تجويف اللب، ولهذا، فإنَّه يتَّصف بالحياة. يُعدُّ المينا الصُّلب السُّطح الحقيقي للهضم، وهو يغطِّي العاج اللين الذي يُشكِّل جسم السِّن.

يحتوي اللعاب أيضاً على أنزيم مُحلِّل هو أنزيم أميليز اللعابي **Salivary amylase**، الذي يبدأ عملية تحطيم النُّشا عديد التُّسكر إلى المالتوز ثنائي التُّسكر. عادةً ما يكون هذا الهضم محدوداً في الإنسان؛ لأنَّ مُعظم الأشخاص لا يعضون الطعام ساعات طويلة.

### تنبيه إفراز اللعاب

يتحكم الجهاز العصبي في إفراز الغُدَد اللعابية، حيث يحافظ في الإنسان على إفراز ما يُقارب نصف مليلتر في كل دقيقة، عندما يكون الفم خاليًا من الغذاء. هذا الاستمرار في الإفراز يُحافظ على رطوبة الفم.



الشكل 48-8

آليات البلع. مقطع عرضي خلال الرَّأس والحلق يُبيِّن الأجزاء التي تُشارك في عملية البلع (يسار). خلال عملية البلع (اليمين)، يدفع اللسان سقف الحلق الصُّلب إلى الأعلى، فيُغلق سقف الحلق اللين للتجويف التنفسي (الأنفي). يُؤدِّي ارتفاع الحنجرة إلى إغلاق القصبة الهوائية عن طريق لسان المزمار، وهذا يمنع مرور الغذاء إلى الممرات الهوائية.

## المرىء والمعدة: بداية الهضم

لاحتواء لترين إلى أربعة لترات تقريباً من الغذاء، عندما تكون مُمتلئة. تمتلك الحيوانات أكلة اللحوم، التي يعتمد غذاؤها على التهام الغذاء في فترات مُتقطعة، معدة قادرة على التمدد أكثر من ذلك، وتعد هذه إستراتيجية مهمة للبقاء في هذه الحيوانات.

### أجهزة الإفراز

تحتوي المعدة على طبقة ثالثة من العضلات الملساء لتحطيم الغذاء وخلطه مع **العصارة المعدية Gastric juice**، وهي إفرازات حمضية من الغُدِّ المعدية الأنبوبية الموجودة في الطبقة المُخاطية (انظر الشكل 48-10). تمتلك الغُدِّ خارجية الإفراز هذه نوعين من الخلايا الإفرازية، هما: الخلايا الجدارية **Parietal cells**، التي تُفرز حمض الهيدروكلوريك، والخلايا الرئسية **Chief cells** التي تُفرز أنزيم **مُولد الببسين Pepsinogen**، وهو الشكل غير الفعّال من **أنزيم الببسين Pepsin** الهاضم للبروتين.

يملك مُولد الببسين 44 حمضاً أمينياً إضافياً تحجب الموقع النشط منه. يعمل حمض الهيدروكلوريك على فرد طية مُولد الببسين، كاشفاً بذلك الموقع النشط، الذي يعمل بدوره على إزالة 44 حمضاً أمينياً. يُنتج هذا بدوره أنزيمًا فعّالاً هاضماً للبروتين هو الببسين. إن إفراز شكل غير فعّال من الأنزيم وتحويله إلى شكل فعّال خارج الخلايا يحمي الخلايا الرئسية من هضم نفسها.

في الإنسان البالغ، يتم هضم جزئي للبروتينات في المعدة - ولا تهضم الكربوهيدرات والدهون بشكل ملموس.

إضافة إلى حمض الهيدروكلوريك، تقوم الخلايا الجدارية بإفراز **عامل داخلي Intrinsic Factor**، وهو عديد بيتيد نحتاج إليه لامتصاص فيتامين ب12. وحيث إن هذا الفيتامين ضروري لإنتاج خلايا الدم الحمراء، والأشخاص المُصابون بنقص العامل الداخلي يتولّد لديهم نوع من أنواع فقر الدم (عدد قليل من خلايا الدم الحمراء) يُسمى فقر الدم الوبيل (الخبيث) **Pernicious anemia**.

### فعل الأحماض

تُفرز معدة الإنسان لترين تقريباً من حمض الهيدروكلوريك، وإفرازات معدية أخرى كل يوم، مُشكلةً بذلك محلولاً حمضياً قوياً في المعدة. يبلغ تركيز حمض الهيدروكلوريك في هذا المحلول 10 (مليجزيئي)، أي ما يُقارب درجتي أحماضه (pH=2). لهذا، تُعدّ العصارة المعدية أكثر حمضية من الدم الذي يملك 7.4 درجة أحماضه، أي 250 ألف مرة تقريباً.

يُساعد انخفاض درجة الأحماض في المعدة على إزالة طبيعة بروتينات الغذاء، وبذلك يُسهّل عملية هضمها، ويُحافظ على نشاط أنزيم الببسين عند درجته القصوى. يحلّل الببسين الفعّال البروتين إلى سلاسل قصيرة من عديدات الببتيدات التي لا تهضم بشكل كامل، وستُهضم لاحقاً في الأمعاء الدقيقة. إن مزيج الغذاء المهضوم بشكل جزئي والعصارة المعدية يُدعى **الكايوس Chyme**.

تقتل البيئة الحمضية في المعدة معظم 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 الفقرات على مُستعمرات مُزدهرة من البكتيريا في أمعائها، وتُعدّ البكتيريا جزءاً رئيساً من البُرّاز. وكما سنتحدث لاحقاً، فإنّ البكتيريا التي تعيش في القناة الهضمية تؤدي دوراً مهمّاً في قدرة هذه الثدييات على هضم السليلوز.

يدخل الغذاء المُبتلع إلى داخل أنبوب عضلي يُسمّى المرىء، يربط بين البلعوم والمعدة. يدفع نشاط المرىء مُضغّة الغذاء، أو **اللُقمة الغذائية Bolus**، إلى الأمام باستخدام العضلات. يُخزّن الغذاء في المعدة، وتبدأ عملية الهضم الأولية.

### الانقباضات العضلية في المرىء تدفع الغذاء إلى المعدة

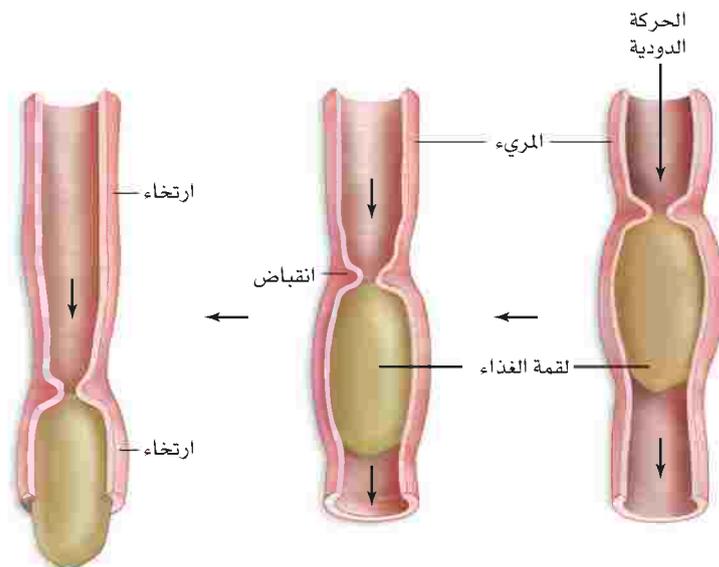
في الإنسان البالغ، يبلغ طول المرىء **Esophagus** نحو 25 سم؛ يتضمّن الثلث الأول منه عضلات هيكلية إرادية تتحكّم في عملية البلع، في حين يحتوي الثلثان المُتبقيان على عضلات ملساء غير إرادية. يُنبه مركز البلع أمواجاً مُتعاقبة من الانقباضات تتم في اتجاه واحد، وتدفع بدورها الغذاء على طول المرىء إلى المعدة. تُسمّى هذه الأمواج المُنتظمة من الانقباضات العضلية **الحركة الدودية Peristalsis** (الشكل 48-9)؛ تُمكن هذه الحركة الإنسان والفقرات الأخرى من ابتلاع الغذاء، حتى لو كان الرأس إلى الأسفل، والأرجل إلى الأعلى.

في كثير من الفقرات، يتحكّم في حركة الغذاء من المرىء إلى المعدة حلقة من العضلات الملساء الدائرية، تُسمّى عاصرة **Sphincter**، التي تفتح استجابة لضغط الغذاء عليها. يمنع انقباض هذا الصمام أو العاصرة الغذاء من الرجوع من المعدة إلى المرىء. تمتلك القوارض والخيول صمامات حقيقية، ومن ثم لا تستطيع التقيؤ؛ الإنسان يفتقد إلى هذا الصمام الحقيقي ومن ثم يستطيع التقيؤ. ويكون المرىء عادةً مُغلّقاً في أثناء عملية الابتلاع.

### المعدة هي "محطة تجميع وتخزين"

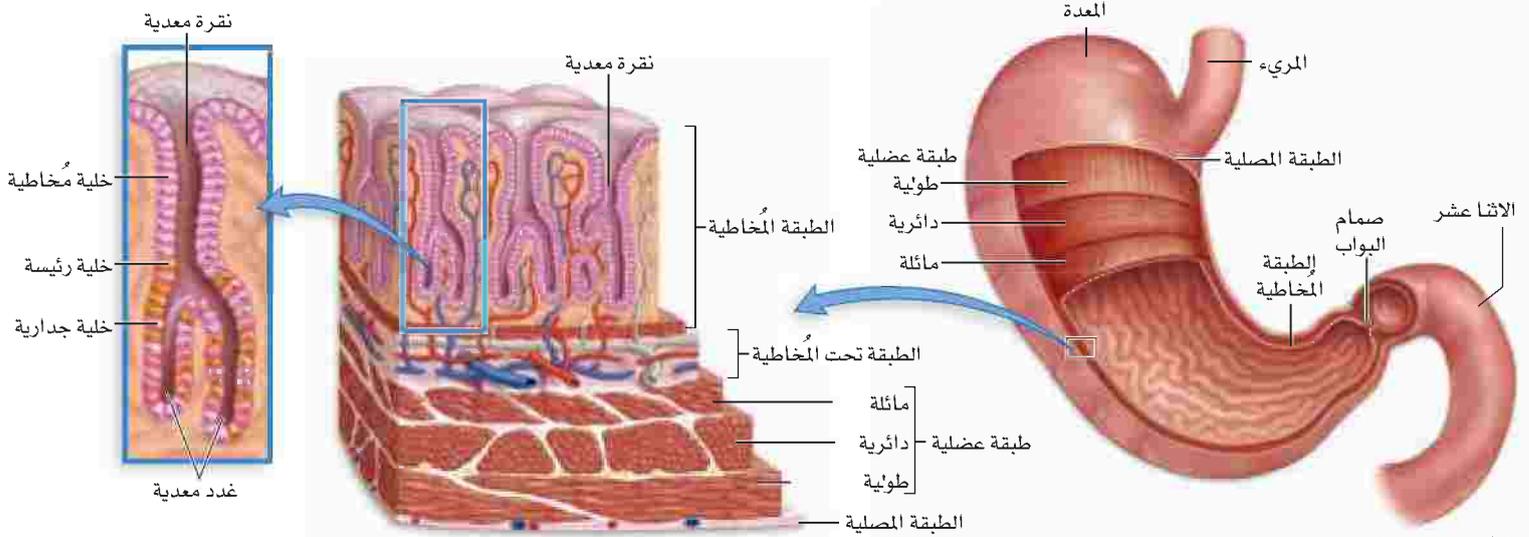
#### تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض

المعدة **Stomach** (الشكل 48-10) جزء شبيه بالكيس تابع للقناة الهضمية. يُعدّ السطح الداخلي للمعدة كثير التعرُّج، وتُساعد هذه التعرجات على انطواء المعدة عندما تكون مُفرّغة، وعلى تمددها عندما تكون مُمتلئة بالغذاء. فمثلاً، يكون حجم المعدة في الإنسان 50 مليتراً تقريباً عندما تكون فارغة، لكنّها، قادرة على التمدد



الشكل 48-9

المرىء والحركة الدودية. بعد دخول الغذاء إلى المرىء، يتحرّك الغذاء إلى المعدة، عن طريق أمواج عضلية انقباضية مُنتظمة تُدعى الحركة الدودية.



الشكل 10-48

المعدة والاثنا عشر. يدخل الغذاء إلى المعدة من المريء. تتحكم حلقة من العضلات الملساء تسمى صمام البواب في دخول الغذاء من المعدة إلى الاثنا عشر، وهو الجزء العلوي من الأمعاء الدقيقة. الجدار الطلائي للمعدة منقر بانغمادات عميقة تحتوي على الغدد المعدية، وتسمى النقر المعدية. تتكون الغدد المعدية من خلايا مخاطية، وخلايا رئيسة تفرز حمض الهيدروكلوريك، وخلايا جدارية تفرز حمض الهيدروكلوريك. تعد النقر المعدية فتحات للغدد المعدية.

#### مُغادرة المعدة

يُغادر الكايموس المعدة من خلال عاصرة البواب (Pyloric sphincter) (الشكل 10-48) ليدخل إلى الأمعاء الدقيقة، حيث يكتمل هضم الكربوهيدرات، والدهون، والبروتينات إلى نواتجها -أحماض أمينية، جلوكوز،... إلخ- وهناك يتم امتصاصها إلى الدم، ويمتص جزء قليل جداً من الماء الموجود في الكايموس، وبعض المواد مثل الأسبرين والكحول، خلال جدار المعدة.

#### المقرحات Ulcers

يمكن للإفراز الزائد من العصارة المعدية الحمضية أن يحدث تآكلاً في جدار المعدة والاثنا عشر، مسبباً القرحة المعدية، وعلى الرغم من أن معظم السبب يعود إلى الغذاء الحار في تكوين القرحة المعدية، إلا أن الاعتقاد السائد هذه الأيام أن السبب الرئيس هو إصابة المعدة بنوع من البكتيريا التي تسمى هيلوباكتر بايلوري (*Helicobacter pylori*).

تموهذه البكتيريا على البطانة الداخلية لمعدة الإنسان، وتكون قادرة على تحمل درجة الحموضة في المعدة عن طريق إفراز مواد تنظم درجة الحموضة في البيئة المحيطة بها مباشرة، وعلى الرغم من أن الإصابة بهذه البكتيريا شائعة في الولايات المتحدة (20% ممن هم أقل من 40 عاماً و50% ممن هم أكبر من 60 عاماً)، فإن معظم الناس لا يُظهرون أعراضاً للإصابة. إن الإصابة بهذه البكتيريا، في بعض الحالات، يمكن أن تسبب اختزال أو ضعف البطانة المخاطية في المعدة أو الاثنا عشر، سامحاً للإفرازات الحمضية بمهاجمة النسيج الطلائي. ويمكن أن يقلل العلاج بالمضادات الحيوية من أعراض قرحة المعدة أو يشفيها.

تسحب الحركة الدودية الغذاء إلى المعدة. تحتوي العصارة 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 الدقيقة.

## الأمعاء الدقيقة: التخطيطيم (الهضم) والامتصاص

4-48

### تركيب الأمعاء الدقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها

يبلغ طول الأمعاء الدقيقة Small intestine 4.5 أمتار تقريباً في الإنسان الحي، ويمكن أن يمتد إلى 6 أمتار عندما تكون عضلاتها جميعها مرتخية. يُدعى الجزء الأول (وطوله 25 سم) من الأمعاء الدقيقة الاثنا عشر Duodenum؛ ويقسم ما تبقى من الأمعاء إلى الصائم Jejunum واللفائفي Ileum.

إن سعة الأمعاء الدقيقة مُحددة، وعملية الهضم فيها لا تحتاج إلى وقت طويل. لذلك، فإن عملية الهضم الفعال تحتاج إلى أن يكون الكايموس القادم من المعدة ذا حجم صغير. إن ذلك يتطلب تسيقاً بين نشاط المعدة والأمعاء، ويتم ذلك من خلال الإشارات العصبية والهرمونية، التي سنناقشها في الجزء 7-48.

## إفرازات البنكرياس

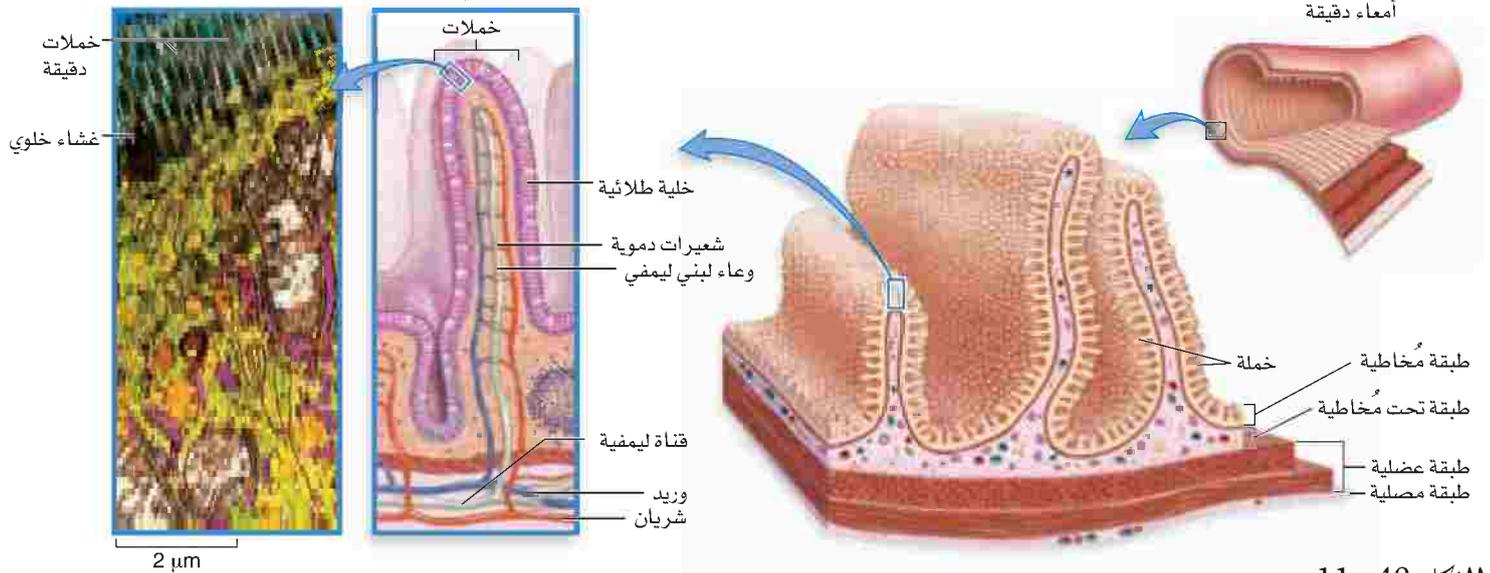
البنكرياس **Pancreas** (الشكل 48-12)، غدة كبيرة تقع بالقرب من التقاء المعدة والأمعاء الدقيقة، حيث تُفرز العصارة البنكرياسية في الاثنا عشر عبر القناة البنكرياسية **Pancreatic duct**؛ ولهذا، يُعد البنكرياس غدة قنوية خارجية الإفراز. تحتوي هذه العصارة الهاضمة على أنزيمات التريبسين **Trypsin** والكيموتريبسين **Chymotrypsin**، التي تقوم بهضم البروتينات؛ وتحتوي على الأميليز البنكرياسي **Pancreatic amylase**، الذي يهضم النشا؛ وتحتوي أيضاً **التليباز** (محلل الدهون) **Lipase**، الذي يهضم الدهون. تُفرز هذه الأنزيمات عادةً في الاثنا عشر على أشكال غير فعالة، تُدعى مولدات الأنزيم، وينشطها أنزيم التريبسين، الذي يُنشط أولاً باستخدام أنزيمات حافة الفرشاة الموجودة في الأمعاء.

تقوم الأنزيمات البنكرياسية بهضم البروتين إلى عديدات بيتيد الصغيرة، وبهضم السكريات متعددة التسكر إلى سلاسل قصيرة من السكر، وبهضم الدهون إلى أحماض دهنية حرة وجزئيات أحادية الجليسول. يكتمل هضم البروتينات والكاربوهيدرات بعد ذلك عن طريق أنزيمات حافة الفرشاة في الأمعاء. تحتوي العصارة البنكرياسية على البيكربونات، التي تقوم بمعادلة العصارة المعديّة الحمضية، وتجعل الكايموس الموجود في الاثنا عشر قاعدياً بدرجة بسيطة. تُفرز الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من تجمعات من الخلايا الإفرازية تدعى **العُنبيات Acini**.

إضافة إلى أن البنكرياس غدة قنوية تؤدي دوراً في الهضم، فإنه يُعد أيضاً غدة صماء، حيث يُفرز مجموعة من الهرمونات في الدم التي تُنظّم مستوى الجلوكوز ومواد غذائية أخرى فيه. تنتج هذه الهرمونات من **جزر لانجرهانز Islets of langerhans**، وهي تجمعات من الخلايا الصماء موزعة على طول البنكرياس. إن أهم هرمونين يُفرزان من البنكرياس هما الأنسولين والجلوكاجون، وقد وصفا في (الفصل الـ 46)؛ وستناقش تأثيراتهما لاحقاً.

## الكبد والمرارة (الحويصلة الصفراء)

**الكبد Liver** من أكبر الأعضاء الداخلية في الجسم (انظر الشكل 48-3). حيث يبلغ وزنه في الإنسان البالغ 1.5 كجم تقريباً، وحجمه حجم كرة القدم. يُفرز الكبد بشكل رئيس عصارة خاصة تُسمى العصارة الصفراوية، وهي مزيج مُكوّن من أصباغ صفراوية وأملاح صفراوية **Bile pigments and bile salts** وتُطرح في الاثنا عشر خلال عملية هضم الغذاء.



للشكل 48-11

**الأمعاء الدقيقة.** تكبيرات متتالية تُبيّن انشاءات الطبقة الطلائية مُرصّعة بالخملات التي تزيد من مساحة السطح. تُظهر الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني خلية طلائية تمتلك كثيراً من الخملات الدقيقة.

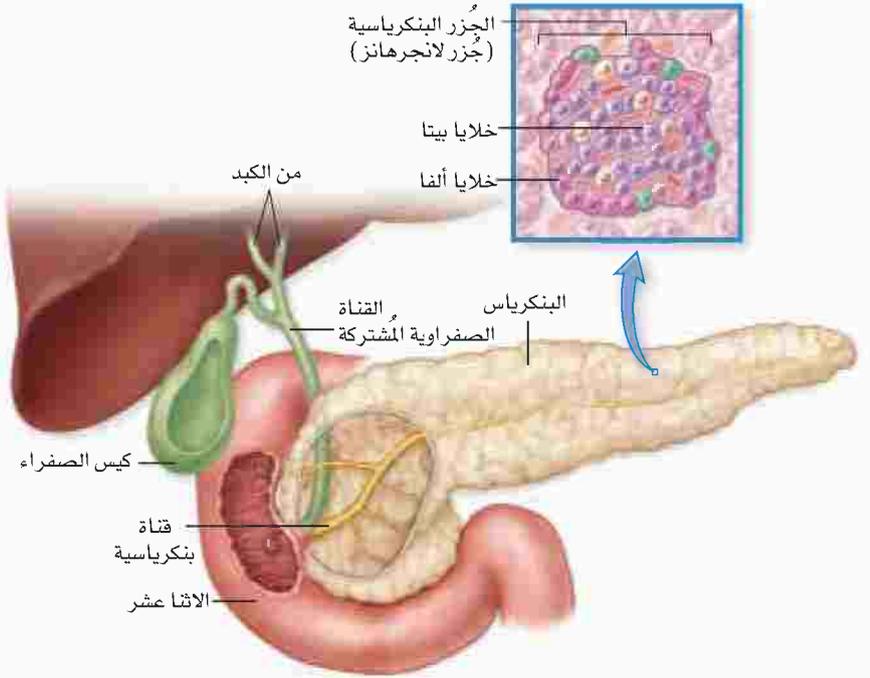
إنَّ الأصباغ الصفراء في العُصارة الصفراوية لا تُشارك في عملية الهضم؛ وتعدّ نواتج فضلات ناتجة عن تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء الهزّمة في الكبد، ويتخلَّص الجسم من هذه الأصباغ عن طريق البُرَّاز (الغائط). وإذا لم يستطع الكبد التخلُّص من هذه الأصباغ بسبب انسدادها، فإنَّ هذه الأصباغ تتجمَّع في الدَّم مُسبِّبةً اصفرار الأنسجة المعروف باليرقان *Jaundice*.

بالمُقارنة، تؤدي الأملاح الصفراوية دورًا مهمًّا 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 الذوبان بشكل جزئي في الدُّهون والماء، بتفكيك هذه الكرات الكبيرة إلى كرات صغيرة. يُنتج هذا العمل الاستحلابي مساحةً أكبر للدُّهون ليعمل عليها أنزيم اللابيبز، فيسمح من ثم بهضم الدُّهون بشكلٍ أسرع.

بعد أن يتم تصنيع العصارة الصفراوية في الكبد، تُخزَّن وتركَّز في كيس الصفراء (المرارة). يُحدث وصول الغذاء الدهني 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 ليشكِّل 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.

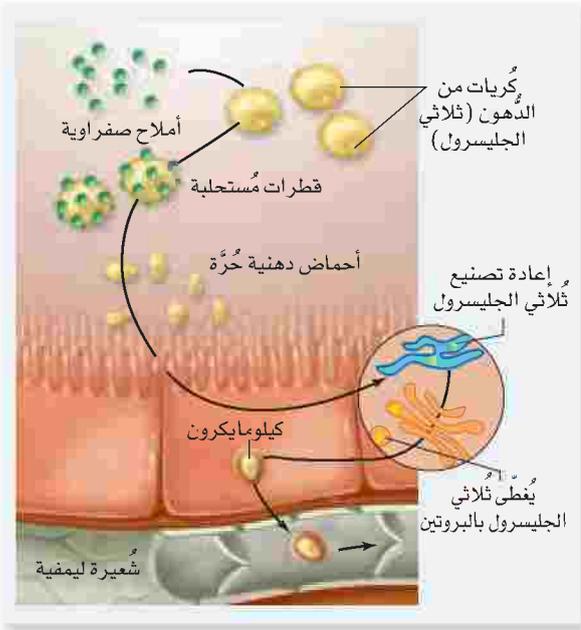
## تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُعيرات الدُموية أو الشُعيرات الليمفية

بعد أن يتمَّ تحطيم البروتينات والكربوهيدرات بفعل الأنزيمات تُمتص على شكل أحماض أمينية أو سكريات أحادية التُّسكر، على التوالي. تُنقل هذه المواد عبر الخلايا الطلائية التي تُبطِّن الأمعاء الدَّقيقة عن طريق النُقل النشط والانتشار.

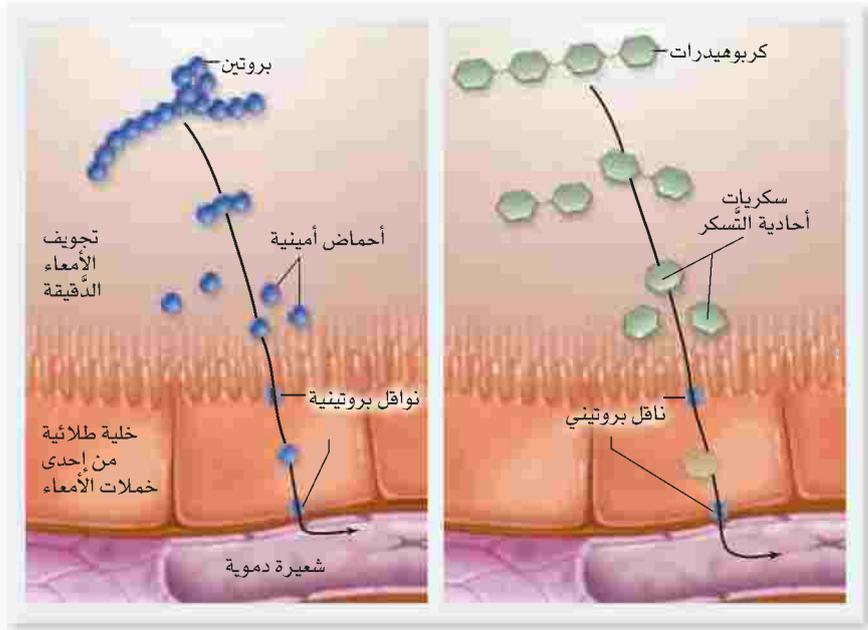


الشكل 12-48

البكرياس. 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 العصارة الصفراوية في داخل كيس الصفراء لحين استخدامها في الاثنا عشر عند قدوم الغذاء.



ب.



أ.

الشكل 13-48

امتصاص نواتج الهضم. أ. تُنقل السُّكريات أحادية التُّسكر والأحماض الأمينية إلى الشُعيرات الدُموية. ب. تُنقل الأحماض الدهنية والجليسرول الأحادي من تجويف الدَّقيقة إلى داخل الخلايا الطلائية، وهناك تتحوَّل إلى ثلاثي الجليسرول. تُغلَّف هذه الجزيئات بالبروتينات لتشكِّل ما يُسمَّى كيلومايكرونات تدخل بعد ذلك إلى الشُعيرات الليمفية.

الكيلومايكرونات **Chylomicrons**، التي تمتلك حجمًا كبيرًا لا يُسمح لها بالمرور إلى الشعيرات الدموية في الأمعاء. وبدلاً من أن تدخل هذه الجزيئات الكبيرة الدورة الكبدية البابية، فإنها تُمتص من قبل الشعيرات الليمفية (الفصل المقبل)، التي تلحظ بدورها محتوياتها إلى الدم عن طريق الأوردة القريبة من العنق. تستطيع الكيلومايكرونات أن تجعل من بلازما الدم ذات طبيعة عكرة إذا تمَّ سحب الدم مباشرة بعد وجبة غنية بالمواد الدهنية.

تقدَّر كمية السوائل التي تمرُّ من خلال الأمعاء الدقيقة في اليوم الواحد 9 لترات تقريباً. وعلى الرغم من ذلك، فإن معظم هذه السوائل يتمُّ امتصاصها، ولا تخرج مع البراز؛ إذ يتمُّ امتصاص 8.5 لترات تقريباً في الأمعاء الدقيقة، وما يقارب 350 مللترًا إضافية في الأمعاء الغليظة. يُغادر الجسم فقط 50 جرامًا من المواد الصلبة تقريباً و100 مللتر من السوائل على شكل براز. وتصل نسبة كفاءة امتصاص السوائل في القناة الهضمية للإنسان إلى 99% تقريباً، وهي تعدُّ كبيرة جداً.

يحدث الهضم بشكل أولي في الاثنا عشر بمُساعدة إفرازات البنكرياس والكبد. تُوفَّر الأمعاء الدقيقة مساحةً سطحية كبيرة لعملية الامتصاص. يتمُّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية عن طريق النقل النشط والميسر. بعد أن يتمُّ امتصاص هذه الجزيئات تدخل إلى مجرى الدم عن طريق الوريد الكبدى البابى، وتذهب مباشرة إلى الكبد. يتمُّ امتصاص الدهون مباشرة من خلال خلايا مُبطَّنة للأمعاء عن طريق الانتشار البسيط، ثمَّ تدخل هذه الدهون إلى الجهاز الليمفي على شكل كيلومايكرونات.

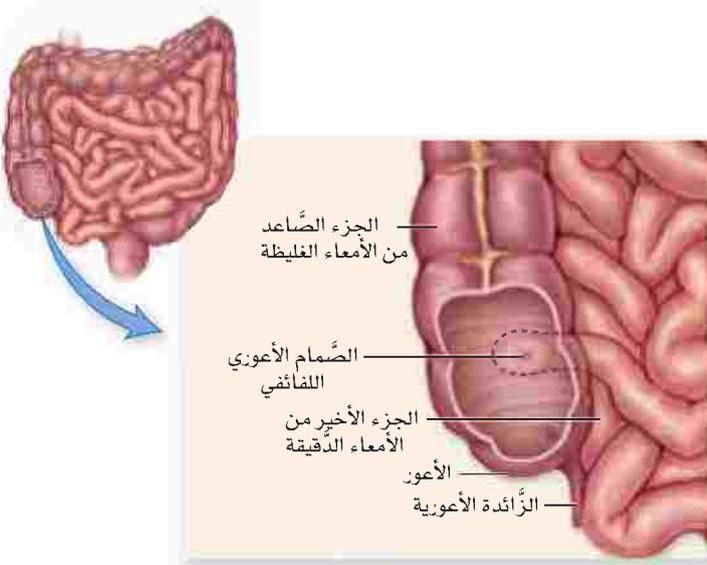
الميسر (الشكل 48-113). ينتقل الجلوكوز عن طريق النقل المُشترك مع أيون الصوديوم (النقل النشط الثانوي). وينتقل الفركتوز، الموجود في معظم الفاكهة، عن طريق الانتشار الميسر. وتنتقل الأحماض الأمينية عن طريق النقل النشط باستخدام نواقل مُتنوعة. بعض هذه النواقل تستخدم النقل المُشترك مع الصوديوم؛ وبعضها الآخر ينقل الأحماض الأمينية فقط. بعد أن تعبر السكريات والأحماض الأمينية الممتصة الخلايا الطلائية عبر الغشاء، تنتقل من خلال السيتوبلازم، وتعبّر الغشاء الجانبي القاعدي، ومن ثمَّ إلى الشعيرات في الخملات.

ينقل الدم نواتج عملية الهضم من الأمعاء إلى الكبد عن طريق الوريد الكبدى البابى **Hepatic portal vein**. يصل الوريد البابى بين مجموعتين من الشعيرات الدموية بدلاً من أن يعود إلى القلب. في هذه الحالة، تتصل الأمعاء مع الكبد عن طريق الوريد البابى. ولهذا، فإنَّ الكبد يستقبل الدم المُحمَّل بالمواد الغذائية القادمة من الأمعاء. وبسبب وجود الوريد الكبدى البابى، يعدُّ الكبد أول عضو يستقبل نواتج الهضم باستثناء الدهون.

يتمُّ امتصاص نواتج هضم الدهون بطريقةً مُختلفة (الشكل 48-13 ب). تتحلَّل الدهون (ثلاثيات الجليسرول) إلى أحماض دهنية وجزيئات أحادية الجليسرول عن طريق الهضم. هذه الأحماض الدهنية 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 لتكوِّن ثلاثي الجليسرول. يتحد ثلاثي الجليسرول مع بروتينات أخرى ليُشكِّل ما يُدعى

## الأمعاء الغليظة: التخلُّص من الفضلات

5-48



(الشكل 48-14)

التقاء الأمعاء الدقيقة والغليظة في الإنسان. تبدأ الأمعاء الغليظة بالأعور، وهو صغير الحجم في الإنسان مقارنةً مع الثدييات الأخرى. يمتد من الأعور تركيب يُدعى الرَّائدة الأعورية.

الأمعاء الغليظة **Large intestine**، أو القولون **Colon**، أقصر بكثير من الأمعاء الدقيقة، وتُشكِّل الجزء الأخير من القناة الهضمية (آخر متر من القناة الهضمية)؛ وتُدعى "بالغليظة" نسبةً إلى قطرها. تلحظ الأمعاء الدقيقة محتوياتها مباشرة في الأمعاء الغليظة عند نقطة التقائهما، حيث توجد هناك تراكيب ليس لها أي وظيفة، وهي الأعور **Cecum** والرَّائدة الدودية **Appendix**، (الشكل 48-14). لا يحدث الهضم في الأمعاء الغليظة، ويتمُّ امتصاص 4% فقط من السوائل هنا.

لا تلتف الأمعاء الغليظة مثل الأمعاء الدقيقة، ولا تمتلك سطوحها الدَّاخلية خملات. لذلك، فإنَّ الأمعاء الغليظة تمتلك مساحةً سطحية أقل من ثلث التي تمتلكها الأمعاء الدقيقة. إنَّ أهمَّ وظائف الأمعاء الغليظة امتصاص الماء، وما تبقى من الأملاح، ونواتج الأيض في البكتيريا (فيتامين ك). تُحضَّر الأمعاء الغليظة الفضلات ليتم إخراجها من الجسم.

كثير من البكتيريا تعيش، وتتكاثر في الأمعاء الغليظة، والرَّائد منها يدخل في تركيب المواد المطروحة التي تُدعى البراز **Feces**. يُنتج التخمر البكتيري للفضلات غازات داخل القولون بمعدَّل 500 مل لكل يوم. ويزداد هذا المعدَّل 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 التخمر.

يُعتقد أن الأمعاء الغليظة (القولون) في الإنسان قد تطورت لمعالجة الغذاء الذي يحتوي على نسبة عالية من الألياف. تعدُّ الأطعمة قليلة الألياف، والمُنشرة بشكل كبير في الولايات المتحدة والدول المُتقدمة، سبباً في تقليل مرور الغذاء خلال

في مُعظم الفقرات، يشترك الجهازان التَّناسلي والبولي مع القناة الهضمية في تجويف يُدعى المذرق. في بعض الزَّواحف والطيور، يتمُّ امتصاص الماء من البراز أو البول في هذا المذرق قبل أن يتم إخراجهما إلى خارج الجسم. الاستثناء لذلك، هو مُعظم الثدييات التي لا تمتلك مذرقاً، 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.

الأمعاء الغليظة. ويُعتقد أن الأطعمة قليلة الألياف تُساعد على زيادة مُستوى سرطانات الأمعاء الغليظة (سرطان القولون) في الولايات المُتحدة، الذي يعدُّ من أكثر السرطانات انتشاراً في العالم.

يمرُّ البراز، مدفوعاً بانقباضات الحركة الدودية من الأمعاء الغليظة، إلى أنبوب قصير يُسمى المُستقيم. يخرج البراز من المُستقيم إلى خارج الجسم عن طريق فتحة الشرج. يتحكَّم صمَّامان في مرور البراز خلال فتحة الشرج: الأول يتكوَّن من عضلات لمساء، ويفتح بطريقة غير إرادية استجابة للضغط في المُستقيم والثاني مُكوَّن من عضلات مُخطَّطة، ويُمكن التَّحكُّم فيه عن طريق الدِّماغ بشكل إرادي، ومن ثمَّ يسمح بتأخير عملية التبرُّز في الإنسان الواعي.

## الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقرات

6-48

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 دوراً صغيراً نسبياً 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 الدقيقة والحيوانات العائلة لها هي علاقة تبادل للمنفعة، وتُشكل مثلاً مناسباً على التَّعايش (انظر الفصل الـ 56).

### المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر

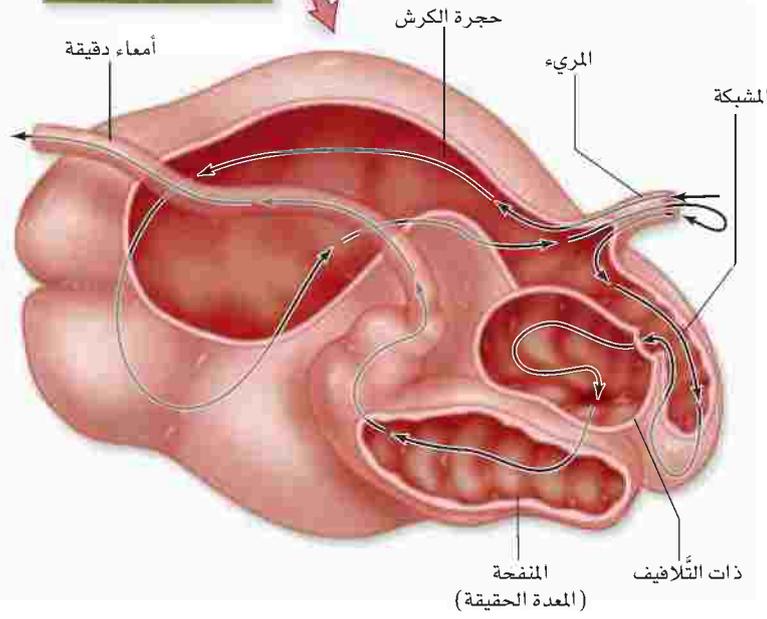
تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات (الشكل 48-15). أول ثلاثة أجزاء تضمُّ المُشبَّكة، والكرش، وذات التَّلَافيف. وبلي هذه الحجرات المعدة الحقيقية، أو المنفحة.

الكرش، الذي يتَّسع إلى خمسين جالوناً تقريباً، يعمل بوصفه وعاء تخمير، حيثُ تقوم البكتيريا والأوليات بتحويل السليلوز وجزيئات أخرى إلى أنواع مُتعدِّدة من المُركبات البسيطة. إنَّ موقع الكرش في بداية المعدة الرَّباعية ذو أهمية كبيرة، حيثُ يسمح للحيوانات بإعادة مضغ مُحتويات الكرش، ويُسمى هذا الشَّاطُ الاجترار *Rumination*، أو "مضغ قطع الغذاء الرَّاجعة من المعدة". يُحطَّم الاجترار الألياف الصلبة في الغذاء إلى جزيئات صغيرة، ومن ثمَّ يزيد من مساحة السطح الذي تعمل عليه المخلوقات الدقيقة.

بعد مضغ المُضغفة الغذائيَّة للمرة الثانية، يتمُّ ابتلاعها لتعمل عليها البكتيريا مرة أخرى في الكرش. بعد ذلك، تذهب المُضغفة إلى ذات التَّلَافيف، 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، والأرانب (الأرانب والأرانب البرية)، يتمُّ هضم السليلوز عن طريق مخلوقات دقيقة تُوجد في الأعور؛ إذ تمتلك هذه المخلوقات أعور كبيراً (الشكل 48-16). وحيثُ إنَّ الأعور يقع خلف المعدة، فإنَّ إعادة محتوياته إلى الفم وإعادة مضغها أمر مُستحيل.



الشكل 48-15

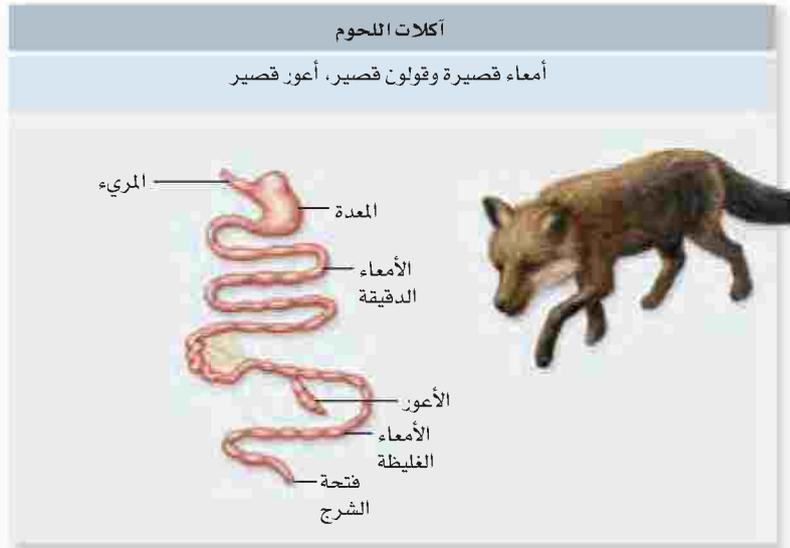
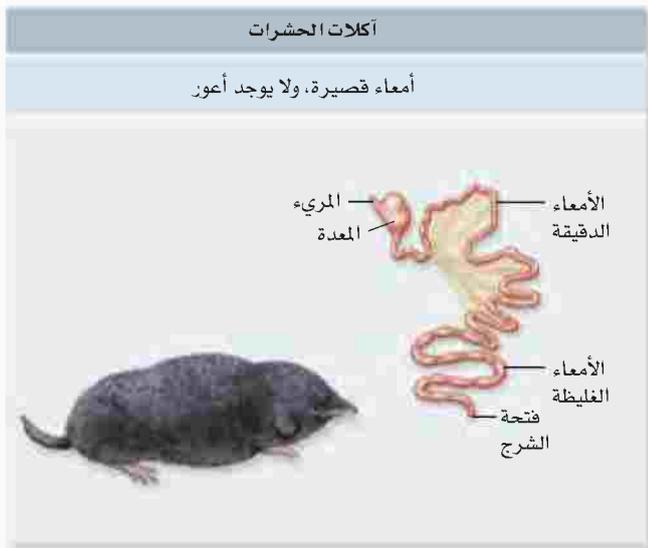
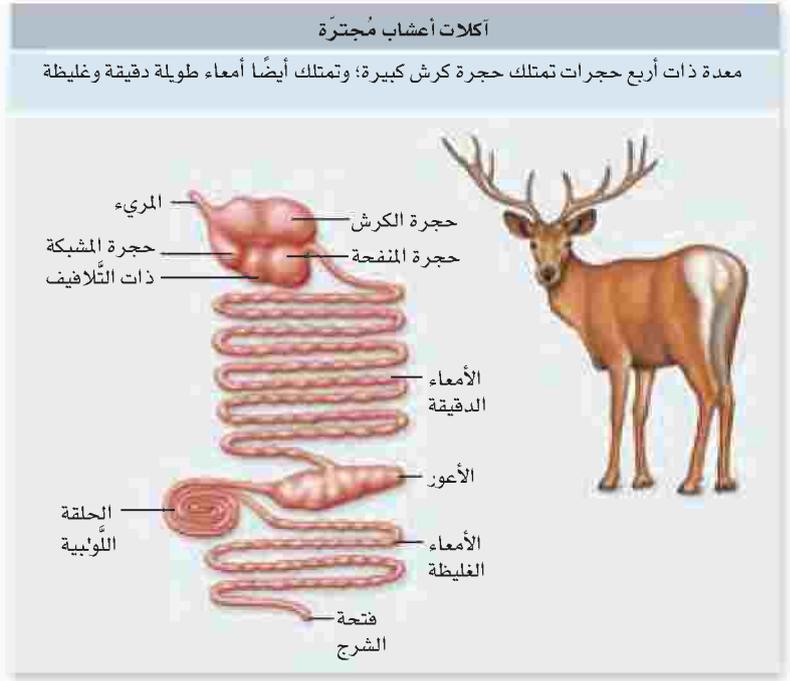
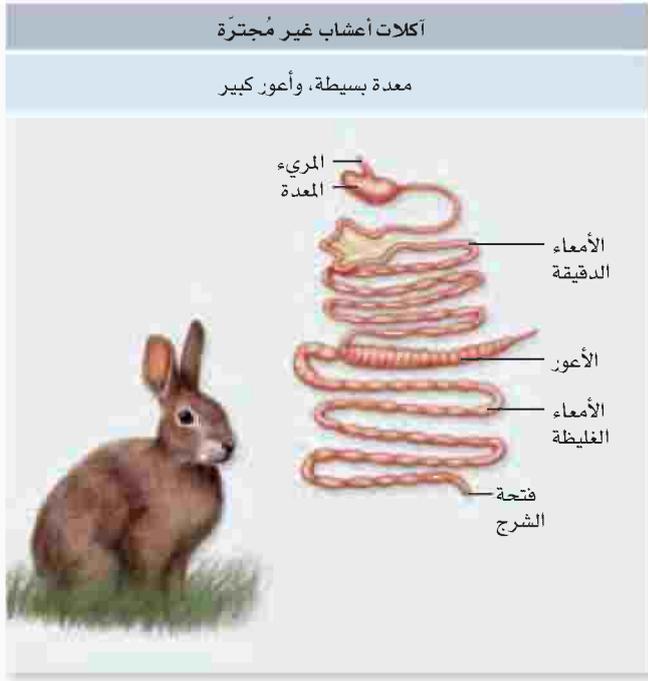
المعدة ذات الأربع حجرات في المُجترات. تدخل الحشائش والنباتات الأخرى التي تتناولها الحيوانات المُجترَّة إلى حجر الكرش، حيث يحدث لها هضم جُزئي. يمتلك هذا الجزء البكتيريا القادرة على تحطيم السليلوز الموجود في الجدار الخلوي للخلايا النباتية. قبل أن ينتقل الغذاء إلى الحجر المقبل، المشبَّكة، يعود إلى الفم ليُضغ من جديد. بعد ذلك، ينتقل الغذاء إلى الحجرتين الخلفيتين: ذات التَّلَافيف والمنفحة. تقوم المنفحة بإفراز العُصارة المعدية فقط كما هو الحال في معدة الإنسان.

الحيوانات الأخرى التي لا تتغذى على أطعمة تحتوي على السليلوز، مثل آكلات الحشرات واللحوم، لا تمتلك الأعور، وإذا امتلكتها، فإنه يكون مختزلاً بشكل كبير.

### هضم الشمع

السليلوز ليس الناتج النباتي الوحيد الذي تستخدمه الفقريات بوصفه غذاء، بفضل المخلوقات الحية الدقيقة، إذ يمكن هضم الشمع، وهو مادة غير قابلة للهضم لدى معظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة، بفعل بعض أنواع البكتيريا التعايشية التي تعيش في أمعاء بعض الطيور، مثل دليل العسل الإفريقي، *Prodotiscus insignis*، الذي يتغذى على الشمع الموجود في خلايا النحل.

لقد طوّرت 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 (برازها)، وتدعى هذه المخلوقات **آكلة الروث Coprophagy** ولهذا، فهي تمرّ الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية. إن مرور الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية يسمح للحيوانات بامتصاص المواد الغذائية التي نتجت بفعل عمل المخلوقات الدقيقة في الأعور. هذه الحيوانات لا تبقى بصحة جيدة إذا مُنعت من تناول برازها (روثها).



### للشكل 48-16

الأجهزة الهضمية للتدييات المختلفة تعكس طبيعة غذائها. آكلات الأعشاب، مثل الأرانب والغزلان، تحتاج إلى قناة هضمية طويلة مع أجزاء مُتخصّصة لتحطيم النباتات. الأطعمة البروتينية سهلة الهضم مقارنة مع النباتات؛ ولهذا، فإن آكلات الحشرات واللحوم من التدييات، مثل الخلد والثعالب على التوالي، تمتلك قناة هضمية قصيرة مع جيوب مُتخصّصة قليلة.

في السلسلة الغذائية البحرية، يُعدّ الشمع من أهم مكونات مجدافية الأرجل (وهي قشريات توجد في العوالق)، وتُبدي بعض الأسماك البحرية والطيور قدرة على هضم الشمع الموجود في هذه القشريات بمساعدة البكتيريا التعايشية.

### 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 الدم. وتعتمد الطيور التي لا تمتلك هذه البكتيريا على الغذاء بوصفه مصدرًا لهذا الفيتامين.

في الإنسان، تُقلل كثرة استخدام المُضادات الحيوية من عدد هذه البكتيريا في الأمعاء، وفي هذه الظروف، يجب تناول هذا الفيتامين بوصفه مضافًا غذائيًا. إن إعادة هذه البكتيريا إلى الجهاز الهضمي قد يُساعد على التوقف عن تناول هذا الفيتامين.

مُعظم القيمة الغذائية في النباتات مُرتبطة بالسليولوز، ولهذا فإنّ الجهاز الهضمي لعدد من الحيوانات يستضيف مُستعمرات من المخلوقات الدقيقة الهاضمة للسليولوز. تقوم المخلوقات الدقيقة الموجودة في الأمعاء بإنتاج جزيئات مثل فيتامين (ك) الذي يُعدّ ضروريًا للعائل الفقري الذي يستضيف هذه المخلوقات الدقيقة.

## التنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

7-48

تضم هذه الهرمونات كوليسيستوكاينين (CCK) وCholecystokinin (CCK) وسكرتين Secretin، والبيبتيد المُثبِّط المعدي Gastric inhibitory peptide (GIP). يُعدّ الكايموس المُحتوي على نسبة دهون عالية مُحفِّزًا قويًا لإفراز كوليسيستوكاينين والبيبتيد المُثبِّط المعدي، في حين تؤثر زيادة أحماض الكايموس في إفراز سكرتين. تعمل هذه الهرمونات الثلاثة على تقليل حركة المعدة وإفراز العصارة المعدية؛ ولهذا فإنّ الوجبات الدهنية عادةً ما تبقى في المعدة فترات أطول مُقارنة مع الوجبات التي لا تحتوي على دهون.

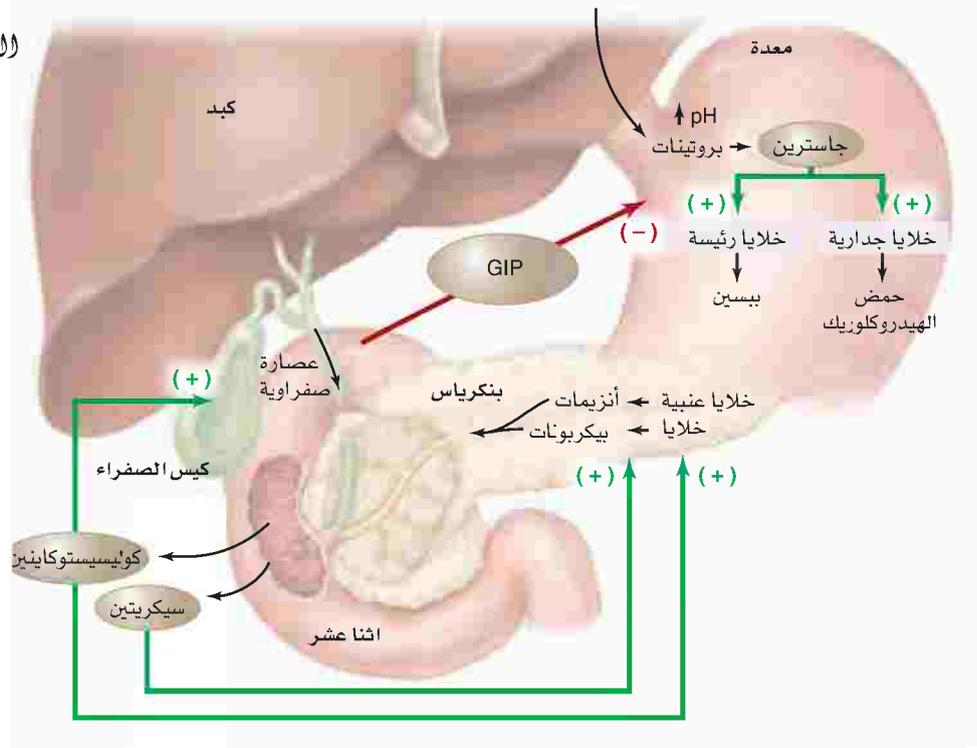
إضافة إلى تثبيط المعدة، يمتلك هرمونا كوليسيستوكاينين وسكرتين وظائف تنظيمية مهمة في عملية الهضم، حيث يُحفِّز هرمون كوليسيستوكاينين الإفرازات البنكرياسية المُحتوية على الأنزيمات الهاضمة، ويُحفِّز أيضًا كيس الصفراء. يحقن انقباض كيس الصفراء المزيد من الصفراء في الاثنا عشر، فتعمل بدورها على زيادة استحلاب الدهون، ومن ثم تزيد من فعالية هضم الدهون. يقوم هرمون

تنظّم أنشطة القناة المعدية المعوية عن طريق الجهاز العصبي وجهاز الغدد الصماء. فمثلاً، 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 يُنبه بدوره إفراز مولد الببسين وحمض الهيدروكلوريك من الغُدّة المعدية (الشكل 17-48). يقوم حمض الهيدروكلوريك بزيادة درجة أحماض العصارة الهاضمة التي تعمل على تثبيط إفراز المزيد من جاسترين بألية حلقة التغذية الرَّاجعة السالبة. بهذه الطريقة، يبقى إفراز الحمض المعوي تحت سيطرة مُحكمة.

يؤدي دخول الكايموس من المعدة إلى الاثنا عشر إلى تثبيط انقباضات المعدة، ومن ثم لا يمر كايموس إضافي إلى الاثنا عشر إلى أن تتم معالجة الكايموس الذي دخل. يتم هذا التثبيط عن طريق رد فعل عصبي، وعن طريق الهرمونات التي يُفرزها الاثنا عشر إلى الدم. تدعى هذه الهرمونات مُجمّعة إنتروجاسترون Enterogastrons (المعدي المعوي).

الشكل 17-48

الهرمونات المُتحمّكة في القناة المعدية المعوية. يُحفِّز الجاسترين، المُفرز من الطبقة المُخاطية في المعدة إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين (الذي يتحوّل إلى ببسين). يُفرز الاثنا عشر ثلاثة هرمونات: كوليسيستوكاينين؛ الذي يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات البنكرياسية، وسيكريتين؛ الذي يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس، والبيبتيد المُثبِّط المعدي؛ الذي يُثبِّط طرح مُحتويات المعدة إلى الاثنا عشر.



سكرتين بتشبيه البنكرياس لإفراز البيكربونات، التي تعمل على مقاومة أحماض الكايموس. ويتميز هذا الهرمون بكونه أول هرمون تم اكتشافه. ويُخص (الجدول 1-48) عمل الأنزيمات والهرمونات الهاضمة.

إن ردود الأفعال العصبية والهرمونية تُنظّم نشاط الجهاز الهضمي. تُنظّم إفرازات المعدة عن طريق الغذاء وهرمون جاسترين. يعمل إنتيروجاسترون المُفرز من الاثنا عشر على تثبيط الهضم المعدي وتحفيز الهضم في الاثنا عشر.

## الجدول 1-48 هرمونات وأنزيمات الهضم

### الهرمونات

الهرمون	المنشأ	المُحفز	الوظيفة	ملاحظات
الجاسترين	عديد الببتيد	دخول الغذاء للمعدة	يُحفز إفراز حمض الهيدروكلوريك وموئد الببسين من المعدة.	يعمل على العضو المُفرز له.
الكوليسيستوكاينين (CCK)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	يُحفز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات الهاضمة من البنكرياس.	يُشبه من الناحية التركيبية الجاسترين.
الببتيد المُثبط المعدي (GIP)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	يمنع طرح مُحثويات المعدة في الاثنا عشر.	يُحفز إفراز الأنسولين أيضًا.
السيكرتين	عديد الببتيد	الاثنا عشر	يُحفز إفراز البيكربونات من البنكرياس.	أول هرمون تم اكتشافه (1902)

### الأنزيمات

الموقع	الأنزيم	المادة التي يعمل عليها	نواتج الهضم
الغدة اللعابية	الأميليز	النشا، الجلايكوجين	سكريات ثنائية السُّكر.
المعدة	الببسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
البنكرياس	اللايبيز (مُحلل الدهون)	الدهون ثلاثية الجليسرول	أحماض دهنية، جليسرول أحادي
	تريبسين، كيموتربسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
	DNase (مُحلل DNA)	DNA (الحمض النووي الرابوزي منقوص الأكسجين)	نيوكليوتيدات
	RNase (مُحلل RNA)	RNA (الحمض النووي الرابوزي)	نيوكليوتيدات
الأمعاء الدقيقة (الحافة الفرشاة)	ببتيداز (مُحللات الببتيد)	ببتيدات قصيرة	أحماض أمينية
	نيوكلياز (محللات الأحماض النووية)	DNA و RNA	سكر، القواعد النترجينية للأحماض النووية.
	لاكتيز، مالتيز، سكريز	السكريات ثنائية السُّكر	سكريات أحادية السُّكر

## وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

8-48

بشكل مُشابه، يعمل الكبد على تنظيم عدد من المواد التي يُنتجها الجسم. فمثلًا، يتم تحويل الهرمونات الستيرويدية، إلى مواد أقل فاعلية وأكثر ذائبية في الماء عن طريق الكبد. يتم دمج هذه المواد بعد ذلك مع عُصارة الصفراء، ويتم التخلُّص منها عن طريق البراز، أو تُنقل عن طريق الدَّم إلى الكليتين، ويتم التخلُّص منها عن طريق البول.

يُنتج الكبد أيضًا مُعظم بروتينات بلازما الدَّم. ويُعدّ مجموع تركيز بروتينات بلازما الدَّم مهمًا، حيث إنه يُحافظ على التوازن الأسموزي ضمن مدى مُعيّن بين الدَّم والسائل بين الخلوي. فإذا انخفض تركيز بروتينات بلازما الدَّم بشكل كبير، كما يحدث عند الإصابة بمرض تشمّع الكبد، فإن السوائل تتجمّع في الأنسجة، مُسببة ما يُدعى الاستسقاء *Edema*.

### المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم

#### بفضل الأنسولين والجلوكاجون

تحصل العصبونات في الدَّماع 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 التمارين الرياضيّة مدة

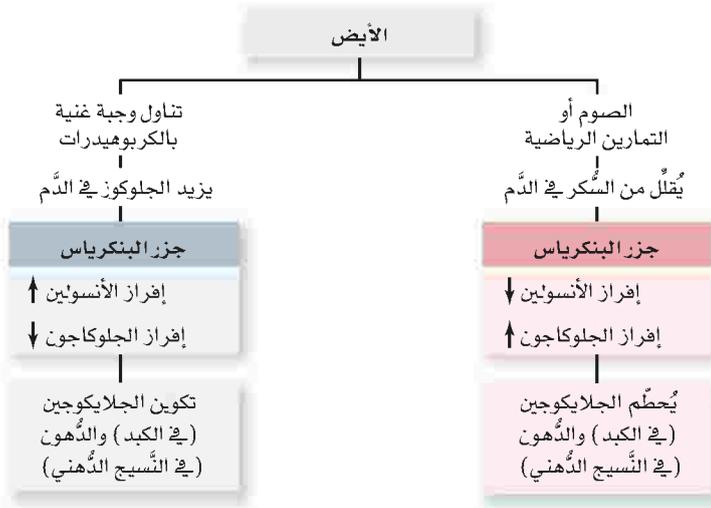
يؤدي كل من الكبد والبنكرياس أدوارًا مهمة أخرى غير إنتاج الأنزيمات الهاضمة. ويُعدّ الكبد من أهم الأعضاء التي تؤدي دورًا في تحطيم المواد السامة. كذلك يقوم البنكرياس بإفراز هرمونات تُنظّم مستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق تأثيره جزيئيًا في خلايا الكبد.

### يُعدّل الكبد بعض المواد الكيميائية

#### للحفاظ على الاتزان الداخلي

حيث إن المواد الغذائية تنتقل من المعدة والأمعاء مباشرة 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 تُسبب 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 السامة التي تُنتجها البكتيريا الموجودة في الأمعاء إلى بولينا، حيث يستطيع الجسم احتواء البولينا بشكل آمن وحملها في الدَّم بتراكيز مُرتفعة.



للشكل 48-18

عمل الأنسولين والجلوكاجون. بعد تناول الوجبة، تُحفَّز زيادة إفراز الأنسولين من خلايا بيتا في جزر البنكرياس تكوين الجلايكوجين والدهون. في أثناء الصوم أو أداء التمارين الرياضية، تُحفَّز زيادة إفراز الجلوكاجون من خلايا ألفا في جزر البنكرياس، وانخفاض إفراز الأنسولين تحطُّم الجلايكوجين والدهون (من خلال تفاعلات التحلل المائي).

يُعدُّ الكبد مسؤولاً عن تعديل الجزيئات الكيميائية، مثل السموم والهرمونات الستيرويدية. يتمُّ تنظيم تركيز الجلوكوز في الدم عن طريق هرمونات البنكرياس، والكبد. يُحفَّز الأنسولين تكوين الجلايكوجين والدهون في الكبد. ويُحفَّز الجلوكاجون تحطُّم الجلايكوجين في الكبد، الذي يُطلق بدوره الجلوكوز إلى الدم.

طويلة. وإن من المهم أيضاً عدم ارتفاع تركيز الجلوكوز في الدم إلى مستويات عالية، كما يحدث عند الأشخاص المُصابين بمرض السكري عند عدم تناولهم العلاج، حيث يُسبب ارتفاع السكر في الدم إلى مستويات عالية تلفاً للأنسجة.

بعد تناول وجبة غنية بالكربوهيدرات، يقوم الكبد والعضلات الهيكلية بإزالة معظم الجلوكوز الزائد من الدم وخرنه على شكل جلايكوجين Glycogen. تُحفَّز هذه العملية عن طريق هرمون الأنسولين، الذي يُفرز من خلايا بيتا في جزر لانجرهانز البنكرياسية (الشكل 48-18).

عندما يقلُّ تركيز الجلوكوز في الدم، كما هو الحال بين الوجبات، أو خلال الصوم، أو في أثناء التمارين الرياضية، يقوم الكبد بإطلاق الجلوكوز إلى الدم. يتم الحصول على هذا الجلوكوز من تحطيم الجلايكوجين المُخزون في الكبد إلى جلوكوز -6- فوسفات، وتُسمَّى هذه العملية تحلل الجلايكوجين Glycogenolysis. يقوم الكبد بعد ذلك بإزالة مجموعة الفوسفات مُطلقاً جزيء الجلوكوز الحر في الدم. تستقر العضلات الهيكلية إلى الأنزيم الذي نحتاج إليه لإزالة مجموعة الفوسفات هذه، ومع أنَّ العضلات تُعدُّ مخازن للجلايكوجين، إلا أنَّها غير قادرة على إطلاق الجلوكوز إلى الدم. على الرَّغم من ذلك، تستطيع الخلايا العضلية استخدام هذا الجلوكوز مباشرة في عملية إنتاج الطاقة، حيث إنَّ الجلوكوز -6- فوسفات هو ناتج أول تفاعل في عملية تحلل الجلوكوز. إنَّ تحطُّم الجلايكوجين الموجود في الكبد يتمُّ تحفيزه عن طريق هرمون آخر، هو الجلوكاجون، الذي يُفرز من خلايا ألفا التابعة لجزر لانجرهانز في البنكرياس (انظر الشكل 48-18).

إذا استمرت عملية الصوم أو إجراء التمارين الرياضية، 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 مدداً طويلة.

## طاقة الغذاء، وإنفاق الطاقة، والمواد الغذائية الضرورية

9-48

”حرق الغذاء“، إما في جهاز يُدعى المُسعر الحراري، أو في الجسم، حيث يتمُّ أخذ الغذاء وأكسدهته خلال عملية التَّنفس الخلوي. تتغير كمية السُّعرات المأخوذة بتغيُّر الغذاء، وإنَّ كمية الطَّاقة التي ننفقها تتغيُّر بحسب نمط حياة الفرد.

إنَّ كمية الإنفاق اليومية من الطاقة تتراوح بين 1300 إلى 5000 كيلوسُعر في اليوم اعتماداً على مُعدَّل الأيض القاعدي ومُستوى النُّشاط البدني. وعندما يكون مجموع الكيلوسُعرات المأخوذة أكبر من مُعدَّل الأيض مدةً طويلة، فإنَّ الشَّخص يُراكم كمية من الدهون تكون ضارة لصحته، وتُعرف هذه الحالة بالسُّمنة Obesity. تُوصف السُّمنة في هذه الأيام باستخدام ما يُسمَّى مؤشر كتلة الجسم المتري Metric body mass index (BMI). المؤشر هو نسبة الطُّول إلى الوزن، التي تُعطي تقديراً لكمية الدهون دون قياسها بشكل مباشر. يُحسب مؤشر كتلة الجسم بقسمة الوزن بالكيلوجرام على مُربَّع الطُّول بالمتر. فإذا كان الرُّقم الناتج أكثر من 30 يعدُّ الشَّخص سميناً. في الولايات المُتحدة، يعاني نحو 34% من الأشخاص البالغين الذين أعمارهم بين 40 و 59 سنة من السُّمنة. ومن بين الرُّجال الذين تبلغ أعمارهم ما بين 40 إلى 59 سنة، فإنَّ 31% تقريباً يصنفون بأنهم سمان. ومن بين النساء اللواتي تبلغ أعمارهنَّ بين 40 إلى 59 سنة فإنَّ 37% تقريباً يُوصفن بالسُّمنة. إذا تمَّ إضافة من هم في أعمار من 20 إلى 40 سنة، فإنَّ نسبة السُّمنة تنخفض قليلاً، لكنها تبقى قريبة من 30%.

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 أقلَّ مُعدَّل للطَّاقة يتمُّ استهلاكه في هذه الطُّروف يُسمَّى مُعدَّل الأيض القاعدي Basal metabolic rate (BMR). هذا المعدل ثابت للفرد تقريباً، 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 أيضاً بمستوى النُّشاط 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 الزَّيادة في الطَّاقة المأخوذة ستُسبِّب تراكم الدهون.

إنَّ كمية الطَّاقة الموجودة في الغذاء والمأخوذة تُقاس بالكيلو سعر Kilocalories (واحد كيلوسُعر = 1000 سُعر؛ إنَّ اختصاصيي التَّغذية يستخدمون كلمة سُعر بدلاً من كيلوسُعر). إنَّ كمية الكيلوسُعرات في الغذاء تُحدَّد بكمية الحرارة النَّاتجة عند

## تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغدد الصماء

منذ سنوات عدة، كان الأساس الهرموني والعصبي للشهية لغزاً. بينت التجارب التي مُنعت فيها الفئران من تناول الغذاء (الصوم) أوزيدت تغذيتها أن كمية الغذاء المأخوذة تزيد بعد انتهاء عملية الصوم. وهذا يزيد من سرعة استرجاع الوزن المفقود للحيوانات لتعود إلى القيمة التي كانت تمتلكها قبل الصوم. بعد ذلك يبدأ تناول الغذاء في الانخفاض. يدل هذا على وجود آلية تحكم تربط بين تناول الغذاء والتوازن في الطاقة. تم افتراض وجود عامل الشبع *Satiety factor* الهرموني الذي يُنتج من النسيج الدهني، لتفسير هذه الملاحظات. وتم أيضاً إثبات أن مناطق في تحت المهاد تتدخل في السلوك الغذائي. وقد عرفت دراسات أجريت على القوارض عدداً من الجينات التي تُسبب السمنة. لقد سمح علم الوراثة الجزيئية باستساخ عدد من هذه الجينات، فأدى هذا إلى رسم نموذج يربط بين تناول الغذاء والتوازن في الطاقة. يتضمن هذا النموذج إشارات قادمة مرتبطة بالنسيج الدهني والسلوك الغذائي، وإشارات مُغادرة مرتبطة بإنفاق الطاقة، وتخزينها، والتكاثر والسلوك الغذائي. وسوف نناقش في البداية الهرمونات التي لها علاقة بذلك، ومن ثم نبيّن كيف تعمل هذه الهرمونات في دائرة التحكم سابقة الذكر.

### هرمون ليبتين

إن أحد نماذج السمنة عند القوارض، هو الفأر السمين، الذي تسببه طفرة في جين يُسمى *Ob*. فالفئران التي تمتلك أليلات هذا الجين بصفة نقية ومُنتجبة تُصبح سميكة مقارنةً مع الفئران البرية (الشكل 48-19). بعد عزل الجين المسؤول عن هذا الطراز الشكلي أثبتت التجارب أن هذا الجين يشفر معلومات لهرمون يُدعى ليبتين *Leptin*. عندما يُحقن هرمون ليبتين في حيوانات تمتلك *ob/ob*، فإنها تتوقف عن النهم في تناول الغذاء، ولا تُصبح سميكة (انظر الشكل 48-19). لقد بينت هذه التجارب أيضاً أن ليبتين هو عامل الشبع، وهو عامل مهم في عملية التحكم في الشهية. وتم عزل جين مُستقبلات ليبتين (*db*) وتبين أن عملية تصنيع هذه المُستقبلات تحدث في خلايا الدماغ في تحت المهاد التي لها علاقة بعملية تناول الطاقة.



الشكل 48-19

تأثيرات هرمون ليبتين. كلا الفأرين هنا نقيا الصفة للطفرة المُنتجبة *ob*، التي تُسبب السمنة. يحتوي الجين *ob* على المعلومات اللازمة لإنتاج الهرمون الببتيدي ليبتين. فأر على اليمين تم حقنه بليبتين، وخلال أسبوعين، تم فقدان 30% تقريباً من وزنه، من دون ظهور أعراض جانبية.

يعتقد الباحثون أن ليبتين هو أهم إشارة ترميز في الجزء الوارد من دائرة التحكم لرصد الطاقة، وتناول الغذاء، وإنفاق الطاقة. يُعزز ليبتين من النسيج الدهني استجابة للتغذية، ويتناسب تركيزه طردياً مع السلوك الغذائي وكمية الدهون في الجسم. إن قلة تناول الغذاء تقلل من مستوى ليبتين، هذا بدوره يعطي إشارة للدماغ إلى أن تناول الغذاء أصبح ضرورياً. إن تناول الغذاء بعد الصوم يُسبب زيادة سريعة في مستوى ليبتين. إما الجزء المُغادر من هذه الدائرة فهو مُعقّد، ويضم التحكم في الطاقة المُنفقة، وتخزين الطاقة، والسلوك الغذائي. ويمكن للتكاثر أن يتأثر كذلك، حيث إن التكاثر يُبطل في ظروف المجاعة.

لقد تم عزل جين ليبتين من الإنسان، ويبدو أنه يعمل مثل عمله في الفئران. تبين الدراسات الحديثة على الإنسان أن نشاط الجين *ob* وتركيز ليبتين في الدم عالٍ في الأشخاص السمان مقارنةً مع الأشخاص النحاف، وأن ليبتين الذي يُفرز من الأشخاص السمان هو طبيعي في معظم حالات السمنة. وقد اقترح أن السمنة في الإنسان تنتج من انخفاض الحساسية لهرمون ليبتين في الدماغ، لا من انخفاض إنتاجه عن طريق الخلايا الدهنية. إن الأبحاث على ليبتين في الإنسان مُستمرة، حيث يهتم به العلماء الأكاديميون، كما تهتم به الصناعات الدوائية.

### الأنسولين

على الرغم من أن السمنة المُفرطة المرتبطة بطفرة تؤدي إلى فقدان وظيفة جين *ob* تدل على أن إشارات هرمونية أخرى لا تستطيع التعويض عن ليبتين، إلا أن هرمونات أخرى لها دور في السمنة. يدخل الأنسولين في إشارة الشبع، إضافة إلى الليبتين، وينخفض مستوى هذا الهرمون مع الصوم، ويرتفع مع السمنة. وحيث إن الأنسولين يؤدي دوراً مهماً في الحفاظ على تركيز الجلوكوز في الدم ثابتاً، كما ذكر سابقاً، فإن دوره في الدائرة المُتحكّمة بتنظيم الطاقة مُعقّد.

### هرمونات القناة الهضمية

تُفرز المعدة مجموعة من الهرمونات التي تتحكم في فسيولوجية الهضم، كما تحدثنا سابقاً. بعض هذه الهرمونات تدخل في عملية تنظيم تناول الغذاء، حيث إنها تُفرز بشكل مباشر استجابة لتناول الغذاء، وهو أمر ضروري لدورها في الهضم. يمتلك هرمون الببتيد المُثبّط المعدي وكوليسيستوكاينين مُستقبلات في تحت المهاد، ويقومان بإرسال إشارات مُثبّطة للدماغ، مثل ليبتين وأنسولين. تتغير مستويات هذين الهرمونين بحسب السلوك الغذائي بطريقة تُشبه ما يحدث لكل من ليبتين وأنسولين.

يملك هرمون المعدة جريلين *Ghrelin* تأثيراً مُضاداً للهرمونات السابقة المُثبّطة للشهية. يمتلك هذا الهرمون مُستقبلات في تحت المهاد، لكنه يُحفز تناول الغذاء. هذا الدور تم إثباته بدراسات على الجرذان، حيث تبين أن إعطاء هذه الحيوانات هرمون جريلين مدة زمنية طويلة يؤدي إلى السمنة. يرتفع مستوى هرمون جريلين قبل تناول الغذاء، ويُعتقد أنه يؤدي دوراً عند بداية تناول الغذاء. إن أحد علاجات السمنة المُفرطة، هو تخطي المعدة جراحياً، هذا يؤدي إلى نقص مستوى هذا الهرمون. ويُعتقد أن هذا النقص أحد الأسباب وراء تثبيط الشهية التي نراها مباشرة بعد هذه العملية.

### الببتيدات العصبية

إن السيطرة المُغادرة على تناول الغذاء والتوازن في الطاقة هي أقل وضوحاً من السيطرة القادمة التي نُوقشت سابقاً. إن المُنظّم المركزي هو تحت المهاد، واثنان من الببتيدات العصبية الدماغية: الببتيد العصبي *Y* (*Neuropeptide Y*) والهرمون المُحفز للخلايا الصبغية. هذه الهرمونات هي مُضادة في عملها، حيث يعمل الهرمون الأول على تحفيز تناول الغذاء، أما الثاني فيقلل منه.

## اضطرابات ناجمة عن تناول الغذاء

أصبحت الاضطرابات الناتجة عن تناول الغذاء في الولايات المتحدة، أكثر شيوعاً في السبعينيات من القرن السابق. إن أكثر هذه الاضطرابات شيوعاً هو فقدان الشهية العصبي Anorexia nervosa، وهي حالة يقوم الأشخاص المتأثرون بها بتجوع أنفسهم بشدة، والشهية الكلبية Bulimia، التي فيها يقوم الأشخاص بعمل استقراغ بعد الأكل، ولهذا يبقى وزنهم ثابتاً. إن 90% إلى 95% ممن يعانون هذه الاضطرابات هم من النساء؛ حيث قدر الباحثون أن 2% إلى 5% من الإناث البالغات، والنساء صغيرات السن في الولايات المتحدة لديهن اضطرابات ناتجة عن تناول الغذاء.

## المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية

### التي لا يستطيع الجسم تصنيعها

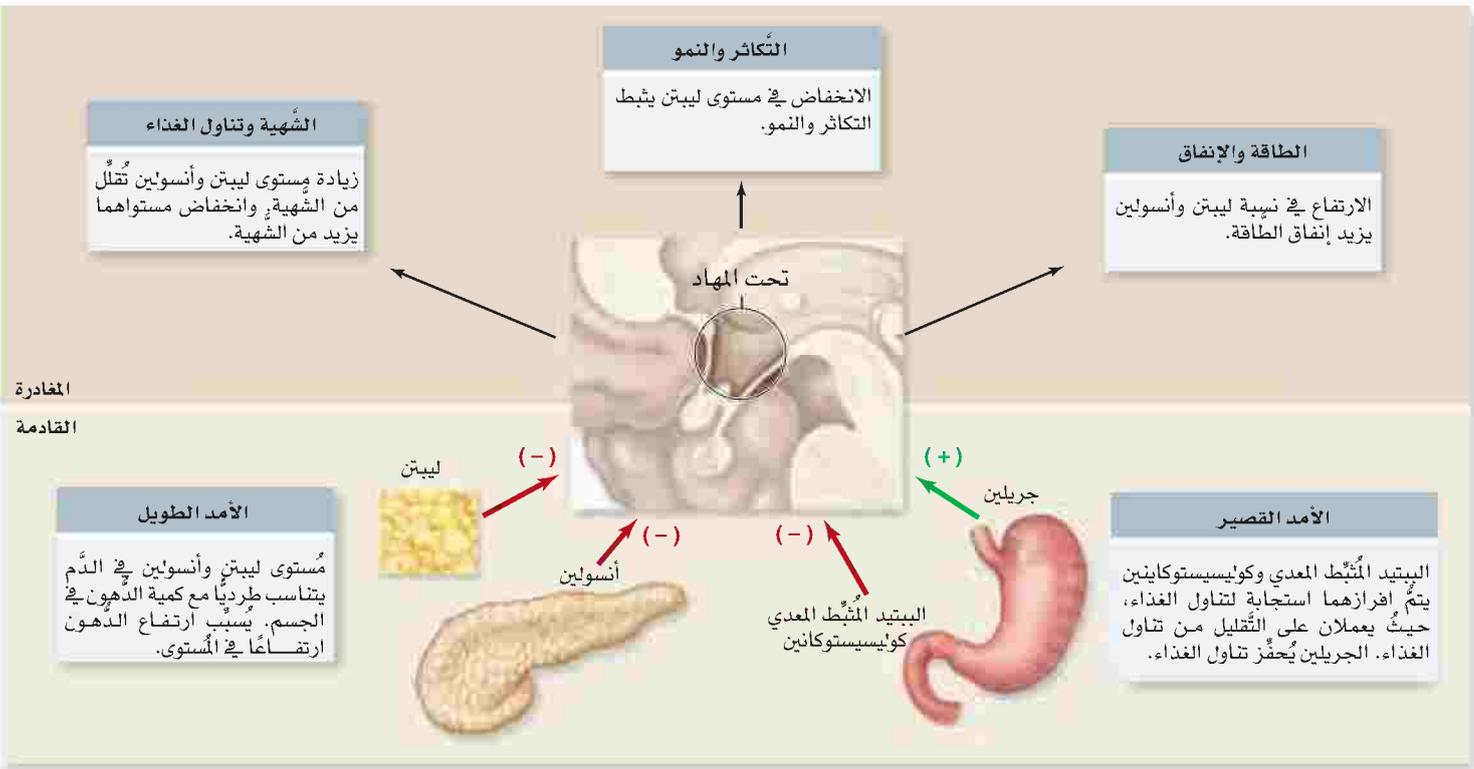
عبر مراحل التطور، فقدت كثير من الحيوانات القدرة على تصنيع بعض المواد التي تؤدي دوراً مهماً في عمليات الأيض لديها. هذه المواد التي لا يستطيع الحيوان تصنيعها، ولكنها ضرورية له، ويجب أن يحصل عليها من غذائه تسمى **المواد الغذائية الأساسية Essential nutrients**.

من هذه المواد الغذائية الأساسية الفيتامينات Vitamins، وهي مواد عضوية نحتاج إليها بكميات قليلة جداً. فمثلاً، فقدت المخلوقات الآتية: الإنسان، والقروذ، والخنزير الغيني القدرة على تصنيع حمض الأسكوربيك (فيتامين ج). فإذا لم يتم تناول هذا الفيتامين بكميات كافية، تُصاب هذه المخلوقات الشديدة بمرض الأسقربوط، وهو مرض خطير يُسبب تآكل الأنسجة الضامة. ويحتاج الإنسان إلى 13 فيتاميناً مختلفاً على الأقل (الجدول 48-2).

إن الأدلة على ذلك تم الحصول عليها من تجارب أوضحت أن إنتاج الهرمون المحفز للخلايا الصبغية وإفرازه يحفزها ليبتن، وأن حقن الهرمون المحفز للخلايا الصبغية يُثبط تناول الغذاء. وإن فقدان وظيفة مستقبلات الهرمون المحفز للخلايا الصبغية يُسبب السمنة. في المقابل، فإن التعبير عن الببتيد العصبي Y يُنظم سلبياً عن طريق ليبتن، وحقنه يُحفز سلوك تناول الغذاء.

## نموذج لتوازن الطاقة

إن النموذج الحالي لتوازن الطاقة والسلوك الغذائي مُلخص في (الشكل 48-20). يوجه ليبتن وأنسولين تنظيمًا طويل الأمد للجزء القدام من هذه الشبكة من الإشارات. يُفرز ليبتن وأنسولين من النسيج الدهني والبنكرياس على التوالي استجابةً لتأثيرات السلوك الغذائي، وليس استجابةً مباشرة لعملية التغذية نفسها. يؤدي هذا إلى ارتفاع مستوى ليبتن في الدم بنسبة تتناسب طردياً مع كمية النسيج الدهني. المثال الواضح لذلك هو الارتفاع الكبير في مستوى ليبتن في حالة السمنة. يعمل ليبتن وأنسولين على تحت المهاد لتزويد من مستوى الهرمون المحفز للخلايا الصبغية، وتقلل من مستوى الببتيد العصبي Y. يؤدي هذا إلى تقليل الشهية، وزيادة إنفاق الطاقة، ويسمح كذلك بالتكاثر والنمو. يعمل المستوى المنخفض لليبتن وأنسولين على تحت المهاد ليقول من الهرمون المحفز للخلايا الصبغية، ويزيد من مستوى الببتيد العصبي Y. يؤدي هذا إلى زيادة في الشهية وتقليل إنفاق الطاقة. وإذا استمر توفر تركيز قليل من ليبتن، فإن ذلك يؤدي إلى تثبيط التكاثر والنمو. تُفرز هرمونات كوليبيستوكاينين والببتيد المثبط المعدي استجابةً لتناول الغذاء، وتعدّ منظمات قصيرة الأجل للجزء القدام من دائرة التحكم في توازن الطاقة. إن تأثيرها هو مثل ليبتن وأنسولين. يُعدّ هرمون المعدة جريلين أيضاً منظمًا لأمد قصير، حيث يُحفز تناول الغذاء.



الشكل 48-20

التحكم الهرموني في السلوك الغذائي. يقع التحكم الهرموني في السلوك الغذائي تحت سيطرة التحكم طويل الأمد المرتبط بكمية النسيج الدهني، وتحت سيطرة التحكم قصير الأمد المرتبط بفعل التغذية. يتم هذا التحكم عن طريق الجهاز العصبي المركزي. إن أهم منطقة في الدماغ تجز هذا العمل هي تحت المهاد.

يُزوّدنا الغذاء أيضًا بالمعادن الأساسية **Essential minerals** مثل الكالسيوم، والمغنسيوم، والفوسفور، ومواد غير عضوية أخرى، مثل العناصر النادرة *Trace elements* كالخارصين والموليبديوم، التي نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. تحصل الحيوانات على هذه العناصر الضئيلة مباشرة من النباتات أو من الحيوانات التي تتغذى على النباتات.

تعتمد كمية السُعرات المُستهلكة من قبل الجسم على مُعدّل الأيض القاعدي والسُعرات الإضافية المُستهلكة في أثناء التمارين الرياضية. تحدث السمنة 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 ليببتن. يرتبط مُستوى ليببتن 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 يُزوّد الجسم بالأحماض الأمينية والأحماض الدهنية الأساسية التي لا يستطيع تصنيعها.

بعض المواد الغذائية الأساسية نحتاج إليها بكميات أكبر مما نحتاج إليه في حالة الفيتامينات. فمثلًا، الكثير من الفقرات، لا تستطيع تصنيع واحد أو أكثر من العشرين حمضًا أمينيًا. يجب أن يتمَّ الحصول على هذه الأحماض الأمينية الأساسية *Essential amino acids* عن طريق الفم. ويحتاج الجسم إلى 9 أحماض أمينية. فبالنسبة إلى الأشخاص الذين يأكلون الخضراوات فقط يجب أن يختاروا طعامهم بعناية ليحصلوا على الأحماض الأمينية الأساسية. هؤلاء الأشخاص يحتاجون إلى مُضافات غذائية تزوّدهم ببعض الفيتامينات غير الموجودة بكميات كبيرة في النباتات، مثل فيتامين ب.

إضافة إلى ذلك، فقدت الفقرات كلها قدرتها على تصنيع بعض الأحماض الدهنية غير المُشبعة طويلة السلسلة، ولهذا يجب أن يتم الحصول عليها من الغذاء. بالمقارنة، فإنَّ بعض المواد الغذائية الأساسية التي تستطيع الفقرات تصنيعها لا يُمكن أن تصنعها حيوانات أخرى. فمثلًا، تستطيع الفقرات تصنيع الكوليسترول، وهو جزء مهم في تركيب الهرمونات الستيرويدية، ولا تستطيع تصنيعه الحشرات آكلة اللحوم.

الفيتامينات الرئيسية التي يحتاج إليها الإنسان			الجدول 2-48
أعراض العوز	المصدر	الوظيفة	الفيتامين
الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)، وجفاف الجلد.	الخضراوات، مُشتقات الحليب، الكبد.	يدخل في تركيب صبغات العين، ويحافظ على النسيج الطَّلائي.	فيتامين أ (ريتينول)
			مجموعة ب
البري بري، ضعف القلب، الاستسقاء.	الحبوب، اللحوم، البقوليات.	مُرافق أنزيم في إزالة ثاني أكسيد الكربون خلال عملية التَّنفس الخلوي.	ب1
التهاب الجلد وتحطُّمه (قروح)، وتهيج العين.	أنواع عدة من الغذاء.	يُشكل جزءًا من مُرافقات الأنزيمات وحاملات الطَّاقة التي تعمل في التَّنفس الخلوي FAD و FMN، والتي تؤدي دورًا في العمليات الأيضية.	ب2 (رايبوفلافين)
البلاجرا (الجلد الخشن)، التهاب الأعصاب، أمراض عصبية.	الكبد، اللحوم، الحبوب.	يُشكل جزءًا من تركيب NAD <sup>+</sup> و NADP <sup>+</sup>	ب3 (نياسين)
نادرة: التَّعب، فقدان التَّناسق الحركي العصبي.	أنواع عدة من الغذاء.	يُشكل جزءًا من تركيب مُرافق الأنزيم-أ، الرابط الأساسي بين تفاعلات أيض الدُّهون والكربوهيدرات.	ب5 (حمض البانتوثينيك)
فقر الدَّم، تشنُّج العضلات، تهيج.	الحبوب، الخضراوات، اللحوم.	مُرافق أنزيمي في كثير من مراحل الأيض للأحماض الأمينية.	ب6 (البريدوكسين)
فقر الدَّم الوبيل (فقر الدم الخبيث).	اللحوم الحمراء، الألبان.	مُرافق أنزيم في إنتاج الأحماض الأمينية.	ب12 (سيانوكوبالامين)
نادرة: الاكتئاب، الغثيان.	اللحوم، الخضراوات.	مرافق أنزيم في صناعة الدُّهون وأيض الأحماض الأمينية	البيوتين
فقر الدَّم، الإسهال.	الخضراوات الخضراء.	مرافق أنزيم في أيض الأحماض الأمينية والأحماض النووية	حمض الفوليك
الإسقربوط، تشنُّج الجلد، الأوعية الدموية.	الفواكه، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء.	أساسي لتكوين الكولاجين، المادة الأسمنتية في العظام، الأسنان، النسيج الضام في الأوعية الدموية؛ يزيد المُقاومة ضد العدوى	فيتامين ج
الكساح، تشوه العظام وتغيُّر شكلها.	مشتقات الألبان، زيت كبد الكود	يزيد من امتصاص الكالسيوم، ويحفِّز تكوُّن العظام	فيتامين د (كالسيفيرول)
نادرة	المارجرين، الحبوب، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	حماية الأحماض الدهنية والغشاء الخلوي من الأكسدة	فيتامين هـ (توكوفيرول)
إمالة زمن تخثُّر الدَّم وحصول نزيف شديد في حالات العوز الشديد	الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	ضروري لتخثُّر الدَّم	فيتامين ك

## 1-48 أنواع أجهزة الهضم

- تُقسّم الحيوانات بحسب مصادر غذائها إلى حيوانات: عاشبة، ولاحمة، وخليطة التغذية.
- في اللواسع والديدان المُفلطحة يمتلك التّجويّف الهضمي أو المعدي الوعائي فتحة واحدة (الشكل 1-48).
- سمح الجهاز الهضمي ذو الاتجاه الواحد بوجود مناطق مُتخصّصة ل: البلع، والتجزئة، والهضم الكيميائي، والامتصاص.
- الهضم الكيميائي هو تحطيم جزيئات الغذاء إلى وحدات بنائية صغيرة.
- تتكون القناة المعدية المعوية من: الفم، والبلعوم، والمرىء، والمعدة، والأمعاء الدقيقة والغليظة، والمذرق أو المُستقيم (الشكل 3-48).
- تمتلك القناة المعدية المعوية أربع طبقات (الشكل 4-48).

## 2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

- يعكس التّخصّص في الأجهزة الهضمية طبيعة معيشة المخلوق الحي.
- تمتلك الكثير من الفقريات أسناناً لتحطيم الغذاء. وتمتلك الطيور قانصةً تحتوي حصى تساعد على طحن الغذاء إلى جزيئات صغيرة.
- أسنان الثدييات تعكس عاداتها الغذائية (الشكل 5-48).
- عندما يدخل الغذاء إلى الفم، تبدأ الغدد اللعابية بإفراز اللعاب الذي يعمل على ترطيب الغذاء، ويسهّل من انزلاقه، ويحتوي اللعاب على أنزيم الأميليز.
- تبدأ عملية البلع إرادياً، وتستمر بشكل غير إرادي (الشكل 8-48).

## 3-48 المرىء والمعدة: بداية الهضم

- يُغادر الغذاء المُبتلع البلعوم، ويدخل إلى المرىء ومن ثم يكمل طريقه إلى المعدة، حيث يُخزّن، وتبدأ عملية الهضم هناك.
- تدفع الحركة الناتجة عن الانقباضات العضلية المُتأغمة، أو الحركة الدودية، لقمة الغذاء إلى المعدة.
- في المعدة، يُمزج الغذاء مع حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين غير النشط، الذي يُنشط عند انخفاض درجة الأحماض (الشكل 10-48).
- يتحوّل مُولد الببسين إلى الببسين، وهو أنزيم فعّال يُحطّم البروتينات.
- تُقرز الخلايا الجدارية العامل الداخلي الذي يُحفّز امتصاص فيتامين B<sub>12</sub>.
- تعمل درجة الأحماض المُنخفضة للمعدة على تغيير شكل البروتينات وطبيعتها في الغذاء.
- إنّ الغذاء المهضوم جزئياً والممزوج مع العصارة المعدية، المسمى الكايموس، ينتقل عبر صمام البواب إلى الأمعاء الدقيقة.
- إنّ الإصابة ببكتيريا هيليكوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori* تُضعف بطانة المعدة، وتسمح للمعدة بتكوين القرحة.

## 4-48 الأمعاء الدقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

- يحدث الهضم النهائي للكربوهيدرات، والدهون، والبروتينات ومُعظم الامتصاص في الأمعاء الدقيقة.
- 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 الدقيقة (الشكل 11-48).
- تتضمن الأعضاء المُساعدة للهضم البنكرياس، والكبد، وكيس الصفراء (الشكل 12-48).
- يُمرز البنكرياس الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات.
- تشتت أملاح الصفراء الدهون إلى كرات صغيرة.
- يُمرز الكبد العصارة الصفراوية، ويخزنها في كيس الصفراء.
- تنتقل الأحماض الأمينية والسكريات أحادية التسكر إلى الخلايا الطلائية عن طريق النقل النشط، والنقل المُيسّر (الشكل 13-48).

- تتحطّم الدهون إلى أحماض دهنية وجليسرول أحادي، وتنتشر إلى داخل الخلايا الطلائية، ثم تتجمّع على شكل كيلومايكرونات.
- تدخل الكيلومايكرونات إلى الجهاز الليمفي، ومن ثمّ تنتقل إلى الجهاز الدّوري (الشكل 13-48).
- تنتقل المواد الغذائية المُمتصة إلى الكبد من خلال الوريد البابي الكبدي.

## 5-48 الأمعاء الغليظة: التخلّص من الفضلات

- تلتقي الأمعاء الدقيقة مع الغليظة عند نقطة التقاء تركيبين مختزلين: الأعور والزائدة الأعورية (الشكل 14-48).
- يتّم امتصاص القليل من الماء، وفيتامين ك، والأيونات في الأمعاء الغليظة.
- الوظيفة الرّئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات.
- يُخزن البراز في المُستقيم حتى يُطرح إلى خارج الجسم.
- تمتلك مُعظم الثدييات المُستقيم، في حين تمتلك مُعظم الفقريات تجويّفاً يُدعى المذرق، تلتقي فيه قنوات الجهاز: البولي، والتناسلي، والهضمي.

## 6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

- لا تستطيع مُعظم الحيوانات هضم السليلوز، لكن بعض أنواع البكتيريا والأوليات التي تعيش في القناة الهضمية تُساعد على هضم السليلوز (الشكل 16-48)
- تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات مُقسمة بشكل متسلسل إلى: الكرش، والشبكة، وذات التلافيف، والمنفحة.
- يُعالج الغذاء في النهاية في الكرش، وهو غرفة التخمّر التي تحتوي على البكتيريا والأوليات (الشكل 15-48).
- في بعض الحيوانات آكلة النباتات، يتّم هضم السليلوز باستخدام المخلوقات الدقيقة في الأعور الذي يقع بعد المعدة.
- للاستفادة القصوى من المواد الغذائية التي تنتج عن نشاط المخلوقات الدقيقة في الأعور، تقوم القوارض والأرنبات بإعادة ابتلاع برازها.
- تقوم بعض الحيوانات بهضم الشمع بمُساعدة المخلوقات الدقيقة.

## 7-48 التّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

- تُنسق أنشطة القناة الهضمية عن طريق الجهاز العصبي، وجهاز الغُد الصماء (الشكل 17-48 والجدول 1-48).
- في المعدة، يُحفّز البروتين إفراز هرمون جاسترين، الذي يقوم بدوره بتحفيز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين.
- تقوم هرمونات الاثنا عشر بتثبيط انقباضات المعدة، وتمنع الكايموس من الدُخول إلى الاثنا عشر.
- يُحفّز الكايموس ذو المحتوى الدهني العالي إفراز كوليستيرستوكاينين والببتيد المُثبّط المعدي، ويحفّز الكايموس الحمضي إفراز سكرتين.
- يُحفّز الكوليستيرستوكاينين إفراز أنزيمات البنكرياس وانقباض كيس الصفراء. في حين يُحفّز سكرتين إفراز البيكربونات.

## 8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

- يؤدّي البنكرياس والكبد دوراً أكبر من إفراز الأنزيمات الهاضمة.
- يعمل الكبد على إزالة السُمية، وتنظيم مستوى الهرمونات الستيرويدية، وإنتاج بروتينات بلازما الدم.
- تُظّم الهرمونات البنكرياسية، أنسولين وجلوكاجون، مستوى الجلوكوز في الدم، وتصنع الجلايكوجين، الذي يُخزّن في الكبد.

## 9-48 طاقة الغذاء، إنفاق الطّاقة والمواد الغذائية الضرورية

- يُزوّد تناول الغذاء الجسم بمصدر الطّاقة والمواد الأولية.
- مُعَدّل الأيض القاعدي هو أقل كمية طاقة تُستهلك في ظروف الرّاحة.
- يُنظّم تناول الغذاء عن طريق هرمونات، ليبتن وأنسولين، وهرمونات المعدة، والببتيدات العصبية (الشكل 20-48).
- المواد الغذائية الأساسية لا يُمكن تصنيعها في جسم الإنسان (الجدول 2-48).

## أسئلة مراجعة

9. الوظيفة الرئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات على شكل مواد صلبة

(البراز) لإخراجها من الجسم. يتم ذلك:

- بإضافة خلايا أخرى من الطبقة المخاطية.
- بامتصاص الماء.
- بإفراز الأملاح.
- كل هذه طرق تستخدمها الأمعاء الغليظة لتقوم بهذا العمل.

10. الطريقة التي لا تستخدمها الفقريات لزيادة القيمة الغذائية للغذاء الذي تتناوله

هي:

- اجتراره وإعادة هضمه.
- تناول البراز مرة أخرى.
- إضافة المعادن من الدم إلى الغذاء.
- زيادة طول سطح القناة الهضمية ومساحتها.

11. تساعد المخلوقات الدقيقة على الهضم والامتصاص عن طريق:

- هضم السليلوز.
- إنتاج الجلوكوز.
- تصنيع فيتامين ك.
- د. (أ) و (ج).

12. افترض أنك التحقت بمديرية الشرطة بعد تخرُّجك في كلية الطب. وكان عملك

هو دراسة التأثير المحتمل لتعرُّض الجهاز الهضمي للسموم. العضو الذي يعدّ مكاناً لتعديل السموم ومعالجتها هو:

- الاثنا عشر.
- الكبد.
- البنكرياس.
- كيس الصفراء.

13. يؤدي \_\_\_\_\_ و \_\_\_\_\_ أدواراً

مهمة في عملية الهضم عن طريق إنتاج مواد كيميائية نحتاج إليها لهضم البروتينات، والدهون، والكربوهيدرات.

- الكبد؛ البنكرياس.
- الكبد؛ كيس الصفراء.
- الكليتان؛ الرائدة الأعورية.
- د. البنكرياس؛ كيس الصفراء.

14. عمل الأنسولين هو زيادة مستوى الجلوكوز في الدم عن طريق:

- تحلل الجلايكوجين.
- تحفيز إنتاج الجلايكوجين.
- تكوين الجلايكوجين.
- تحفيز أخذ الخلايا للجلوكوز.

15. في إحدى حلقات الثَّلَافِزِ الطبية، سمعت عن شخص يتناول الغذاء دون توقف.

أشار البرنامج إلى وجود سرطان في الدماغ وراء هذا السلوك. الجزء من الدماغ المسؤول عن التحكم في السلوك الغذائي، ويمكن أن يكون مكان السرطان لدى هذا الشخص هو:

- قشرة المخ.
- المخيخ.
- الفص الخلفي من الدماغ.
- د. تحت المهادر.

### أسئلة تحدّ

1. تمتلك كثير من الطيور حوصلة، وعلى الرغم من ذلك عدد قليل من الثدييات

يمتلك ذلك. اقترح سبباً لهذا الاختلاف بين الطيور والثدييات.

2. افترض أنك تريد أن تطور دواء لعلاج السمنة اعتماداً على هرمون ليبتين. أي

جزء من جسم الإنسان يُمرز ليبتين؟ ماذا يعمل هذا الهرمون؟ هل الدواء الذي تُريد تطويره يجب أن يزيد أو يُقلل مستوى ليبتين في الدم؟ هل يمكن أن يكون لهذا الدواء أثر في أجهزة الجسم الأخرى؟

3. كيف تربط بين الإدمان على الكحول والمُخدِّرات، وانخفاض تركيز البروتينات

في البلازما، وانخفاض إنتاج العصارة الصفراوية؟

### اختيار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تُعدّ الأمعاء في العواشب \_\_\_\_\_ مُقارنَةً بأمعاء باللواحم.

- أ. أطول.
- ب. أقصر.

ج. مُمتلئة من ناحية الطول.

د. أقلّ النفاثاً.

2. واحدة من الوظائف الآتية لا تُعدّ من وظائف الجهاز الهضمي:

أ. البلع.

ب. الهضم (ميكانيكي وكيميائي).

ج. الامتصاص.

د. كل ما ذكر من وظائف الجهاز الهضمي.

3. في الطيور، الجزء الذي يقوم مقام الأسنان في طحن الغذاء هو:

أ. النتوءات الصلبة في المنقار.

ب. العصى في القانصة.

ج. المريء كثير العضلات.

د. طعام الطيور لا يحتاج إلى طحن لهضمه.

4. يختلف هضم الدهون عن هضم الكربوهيدرات والبروتينات في:

أ. يحدث هضم الدهون في الأمعاء الدقيقة، في حين يحدث هضم البروتينات

والكربوهيدرات في المعدة.

ب. يتم امتصاص الدهون إلى الخلايا على شكل أحماض دهنية وجليسرول

أحادي، ومن ثمّ يُعدّل ليتمّ امتصاصه؛ أما الأحماض الأمينية والجلوكوز فلا

يُحدث لها تعديل إضافي بعد هضم الكربوهيدرات والبروتينات.

ج. تدخل الدهون إلى الدوّرة الكبدية البابية، في حين تدخل البروتينات

والكربوهيدرات المهضومة إلى الجهاز الليمفي.

د. يتم امتصاص الدهون المهضومة في الأمعاء الغليظة، في حين يتمّ امتصاص

البروتينات والكربوهيدرات المهضومة في الأمعاء الدقيقة.

5. على الرغم من الاعتقاد السائد أن المعدة هي اللاعب الرئيس في عملية الهضم،

فإن معظم الهضم الكيميائي يتمّ في:

أ. الفم.

ب. الرائدة الأعورية.

ج. الاثنا عشر.

د. الأمعاء الغليظة.

6. بعد أن يتمّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية من خلال الطبقة المخاطية

في الأمعاء، الجلوكوز والأحماض الأمينية:

أ. تُمتصّ مباشرة إلى الدوّرة الجهازية.

ب. يُبنى الجلايكوجين والبيبتيدات قبل أن تتطلق إلى خلايا الجسم.

ج. تُنقل مباشرة إلى الكبد عبر الوريد الكبدية البابية.

د. تُحطّم مرة أخرى عن طريق العصارة الصفراوية قبل إطلاقها إلى الدم.

7. تتخصّص الأمعاء الدقيقة في الامتصاص؛ لأنها:

أ. آخر جزء من القناة الهضمية، وتحفظ بالغذاء مدة طويلة.

ب. تمتلك امتدادات تُشبه الأكياس على طولها، وتقوم هذه الامتدادات بجمع

الغذاء.

ج. لا تمتلك مخرجاً لتصريف محتوياتها، ولهذا يبقى الغذاء مدة طويلة في داخلها.

د. تمتلك مساحة سطحية كبيرة جداً تزيد من تعرُّضها للغذاء.

8. أحد الأزواج الآتية غير صحيح:

أ. نقل الدهون / الجهاز الليمفي.

ب. نقل الجلوكوز / الجهاز الليمفي.

ج. نقل الأحماض الأمينية / الجهاز الدّوري.

د. جميع ما ذكر صحيح.



## الجهازان: الدوري والتنفسي

### The Circulatory and Respiratory Systems

#### مقدمة

كل خلية في جسم الحيوان يجب أن تتبادل المواد الغذائية مع البيئة المحيطة. في المخلوقات أحادية الخلية، يحدث هذا التبادل مباشرة عبر الغشاء الخلوي مع البيئة الخارجية. أما في المخلوقات الحية متعددة الخلايا، فتكون معظم الخلايا غير متصلة مع البيئة الخارجية. ولهذا، يجب أن تعتمد على أجهزة متخصصة للنقل والتبادل. وعلى الرغم من أن هذه الأجهزة تساعد على نقل كميات كبيرة، فإن خصائص النقل عبر الغشاء تبقى كما هي. كثير من التكيفات البنائية والتشريحية زادت مساحة السطح المستخدم في عملية النقل في المملكة الحيوانية. ولهذا، يتم إشباع حاجات الخلايا جميعها. إن السطح البيئي الواقع بين الهواء من البيئة الخارجية والدم في رئة الثدييات يعطي مثلاً جيداً على زيادة الفعالية مع زيادة مساحة السطح. عند حدوث التنفس، تنتقل بلايين جزيئات الأكسجين عبر 80 متراً مربعاً من أغشية الحويصلات إلى الشعيرات الدموية. في هذا الفصل، سنناقش الجهازين الدوري والتنفسي، وهما الجهازان اللذان يعملان على الدعم المباشر لأجهزة الجسم الأخرى وأنسجته.

- الرئتان في الثدييات زادت مساحة السطح بشكل كبير.
- جهاز التنفس في الطيور جهاز تدفق عالي الكفاءة.

#### 10-49 تراكيب التهوية وآلياتها

- تركيب الرئة ووظيفتها تدعم الدورة التنفسية.
- تعتمد فعالية التهوية على السعة الرئوية ومعدل التنفس.
- التهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي.
- الأمراض التنفسية التي تعيق تبادل الغازات.

#### 11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

- الصبغات التنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله.
- يُشكّل الهيموجلوبين احتياطياً جيداً من الأكسجين.
- يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة.
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات.

#### سوجز المفاهيم

#### 1-49 الأجهزة الدورية في اللاقريات

- الأجهزة الدورية المفتوحة تُحرّك السوائل في اتجاه واحد.
- الأجهزة الدورية المغلقة تدفع السوائل أو تحركها في دورة مغلقة.

#### 2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- طُوّرت الأسماك جهازاً دورياً فعّالاً بالتزامن مع وجود الخياشيم.
- في البرمائيات ومعظم الزواحف، احتاجت الرئة إلى دورة دموية منفصلة.
- تمتلك الثدييات، والطيور، والثماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تماماً.

#### 3-49 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدموية

- تقود الدورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي.
- تتشعب الشرايين والأوردة من مناطق الجسم المختلفة وإليها.
- يمكن قياس ضغط الدم الشرياني.
- انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذات إثارة ذاتية الإيقاع.

#### 4-49 خصائص الأوعية الدموية

- الأوعية الدموية الكبيرة مكونة من أربع طبقات.
- الشرايين والشريينات تطورت لتحمل الضغط.
- تُشكّل الشعيرات الدموية شبكة ضخمة لتبادل المواد.
- تمتلك الأوردة والوريدات عضلات أقل في جدرانها.
- الجهاز الليمفاوي مفتوح في اتجاه واحد.
- الأمراض القلبية الوعائية تؤثر في جهاز النقل.

#### 5-49 تنظيم تدفق الدم وضغطه

- الجهاز العصبي يسرّع أو يبطئ معدل ضربات القلب.
- يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد.
- منعكس مستقبلات الضغط يحافظ على الاتزان الداخلي لضغط الدم.
- تنظيم حجم الدم عن طريق الهرمونات.

#### 6-49 أجزاء الدم (مكونات الدم)

- بلازما الدم هي السائل بين الخلوي.
- تتضمن العناصر المُشكّلة للخلايا والصفائح الدموية.
- العناصر المُشكّلة تُنتج من خلايا جذعية.
- تخثر الدم مثال على سلسلة من التفاعلات الأنزيمية (الشلال الأنزيمي).

#### 7-49 تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

- يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأغشية.
- عظمت إستراتيجيات تطويرية انتشار الغازات.

#### 8-49 الخياشيم، والتنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

- الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير الناضجة.
- الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللاقريات.
- خياشيم الأسماك العظمية مغطاة بالغطاء الخيشومي.
- يحتاج التنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر.
- نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل.

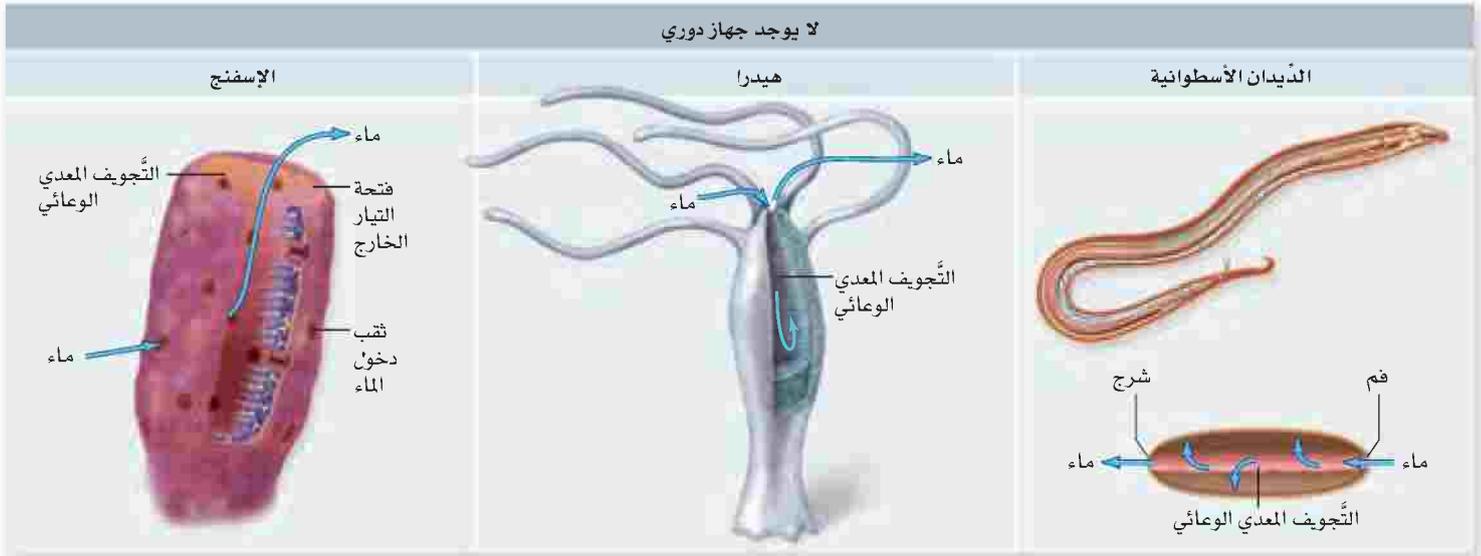
#### 9-49 الرئتان

- التنفس بالهواء يستفيد من الضغط الجزئي للغازات.
- رئت البرمائيات والزواحف امتدادات متخصصة من القناة الهضمية.

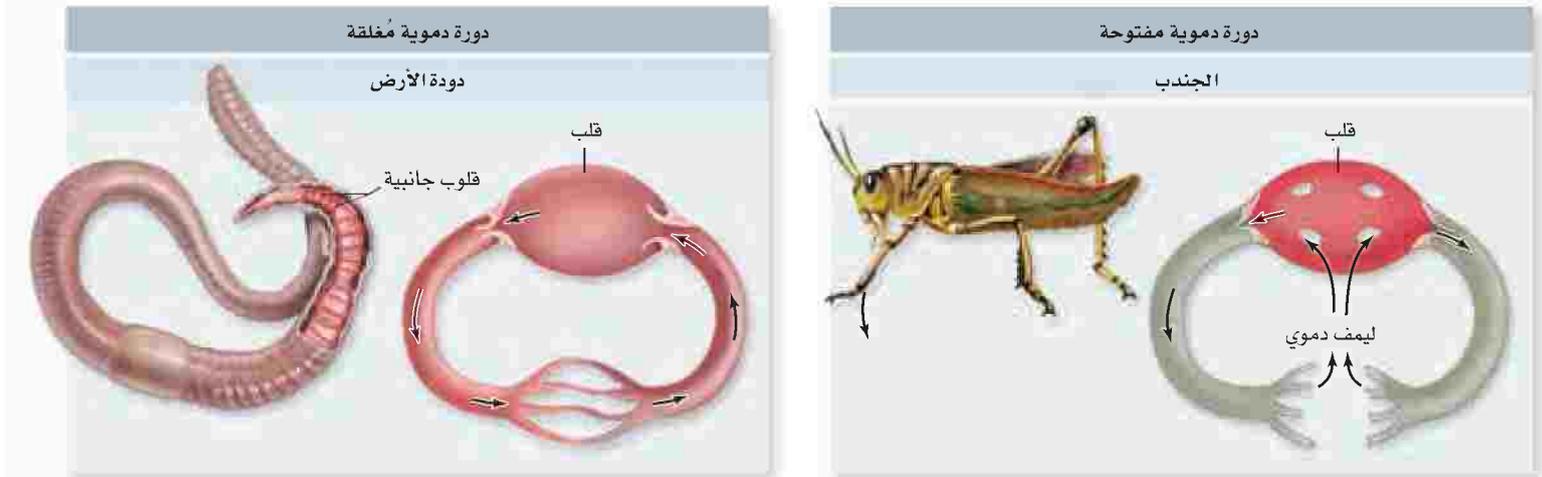
# الأجهزة الدورية في اللافقرات

السوائل الموجودة في تجويف الجسم للنقل. إن معظم هذه اللافقرات صغيرة، أو طويلة ونحيفة. ولهذا، تحدث عندها عملية دوران جيدة عن طريق حركة أجسامها ضد هذه السوائل، التي تكون على اتصال مباشر مع الأنسجة والأعضاء الداخلية. أما الحيوانات الكبيرة التي تمتلك أنسجة يبلغ سمكها عدداً من الطبقات، فإن كثيراً من هذه الخلايا تكون بعيدة عن السطح أو التجويف الهضمي، لتستطيع عمل تبادل للمواد بشكل مباشر. بدلاً من ذلك، فقد طوّرت هذه الحيوانات جهازاً دورياً يحتوي على سائل داخلي ينقل الأكسجين والمواد الغذائية من البيئة الخارجية والتجويف الهضمي إلى خلايا الجسم المختلفة.

تعتمد طبيعة الجهاز الدوري في اللافقرات على حجم المخلوق وتعقيده وطبيعته. في الإسفنجيات ومعظم اللاسعات، يُستخدم الماء من البيئة الخارجية بوصفه سائلاً دورياً، حيث تمرر الإسفنجيات الماء عبر مجموعة من القنوات في أجسامها، وتقوم الهيدرا واللاسعات الأخرى بتدوير الماء من خلال التجويف المعوي الوعائي Gastrovascular cavity (الشكل 49-11). وحيث إن الجدار المُكوّن لجسم الهيدرا يتكون من طبقتين من الخلايا، فإن كل طبقة تكون على اتصال إما مع البيئة الخارجية، أو مع التجويف المعوي الوعائي. تستخدم الحيوانات اللافقرية كاذبة السيلوم (الديدان الأسطوانية، والعجليات)



أ.



ب.

الشكل 49-1

الأجهزة الدورية في المملكة الحيوانية. أ. الإسفنجيات (الجزء الأيسر) لا تمتلك جهازاً دورياً منفصلاً. تستخدم المياه الدائرة عدداً من الثقوب لدخول الماء وتقباً واحداً لخروج الماء. التجويف المعوي الوعائي للهيدرا (الجزء الأوسط) يُستخدم بوصفه جهازاً هضمياً ودورياً، يوصل هذا التجويف المواد الغذائية مباشرة إلى الخلايا النسيجية عن طريق الانتشار من التجويف الهضمي. الديدان الأسطوانية (الجزء الأيمن) رفيعة بما يكفي لتجعل القناة الهضمية تُستخدم أيضاً بوصفها جهازاً دورياً. تحتاج الحيوانات الكبيرة إلى جهاز منفصل لنقل المواد الغذائية إلى الأنسجة والفضلات بعيداً عنها. ب. في الدورة الدموية المفتوحة للحشرات، يُضخ الليمف الدموي من القلب الأنبوبي إلى تجاويف في جسم الحشرة؛ ثم يعود الليمف الدموي إلى الأوعية الدموية ليُعاد ضخه. ج. في الدورة الدموية المغلقة لدودة الأرض، يبقى الدم الذي يضخه القلب داخل مجموعة من الأوعية التي تُعيد إلى القلب. تمتلك اللافقرات كلها جهازاً دورياً مغلقاً.

بعض اللافقریات، مثل رأسیات القدم الرُخوية والدَّیدان (انظر الفصل الـ34)، ومُعظم الفقریات تمتلك جهازًا دوريًا مغلَقًا.

في الدَّیدان الحلقيّة مثل دودة الأرض، ینقبض الوعاء الطَّهري بشكل مُتتابع ومُستمر، لیعمل عمل مضخة، فیدفع الدَّم من خلال خمسة شُرئیات صغيرة، التي تعمل أيضًا بوصفها مضخات، إلى الوعاء البطني الذي ینقل بدوره الدَّم إلى النّاحية الخلفیة حتى یعود في النّهاية إلى الوعاء الطَّهري. یتفرع من كلّ شريان أوعية صغيرة تُزوّد أنسجة دودة الأرض بالأكسجين والمواد الغذائية، وتخلصها من نواتج الفضلات.

لقد أدت حاجات المخلوقات الكبيرة والمُعقّدة إلى نقل المواد الغذائية والفضلات من الخلايا جميعها وإليها، إلى تطور أجهزة دوریة. في اللافقریات، تُضخ الأجهزة الدورية المفتوحة الليمف الدموي إلى الأنسجة، حيث یصّب بعد ذلك في تجویف مركزي. تقوم أجهزة الدوران المغلقة بتحرك السائل الدوري في حلقة مغلقة من المنطقة الضّاحة وإليها، مثل القلب.

## الأجهزة الدورية المفتوحة تحرك السوائل في اتجاه واحد

يُقسم الجهاز الدوري إلى جهازين دوريين: مفتوح، ومغلق. في الجهاز الدوري المفتوح **Open circulatory system** مثل الأجهزة الموجودة في الرخويات، ومفصليات الأرجل (49-1ب)، لا فرق بين السائل الدوري والسائل خارج الخلوي في الأنسجة. هذا السائل يُطلق عليه الليمف الدموي (هيموليمف) **Hemolymph**.

في الحشرات، يُضخ أنبوب عضلي، أو القلب **Heart**، الليمف الدموي خلال شبكة من القنوات والتجاويف في الجسم. يُصب هذا السائل بعد ذلك في التجويف المركزي.

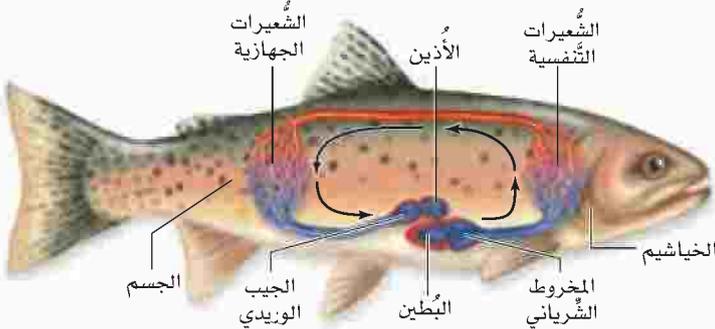
## الأجهزة الدورية المغلقة تدفع السوائل

### أو تحركها في دورة مغلقة

في الجهاز الدوري المغلق **Closed circulatory system**، يوجد الدَّم، أو السائل الدوري، دائمًا في أوعية دموية تنقله من القلب وإليه (الشكل 49-1ج).

## الأجهزة الدورية في الفقريات

2-49



الشكل 49-2

القلب والدورة الدموية للأسماك. رسم تخطيطي لقلب السمكة، يبين التراكيب على التوالي: (جيب وريدي؛ أذين؛ بطين؛ مخروط شرياني) التي تُشكّل حجرتي ضخ. يُضخ الدَّم عن طريق البطين إلى الخياشيم، ومن ثم إلى الجسم. الدَّم الفني بالأكسجين يظهر باللون الأحمر؛ والدَّم قليل الأكسجين يظهر باللون الأزرق.

يؤدي هذا إلى بقاء اندفاع الدَّم من الخياشيم إلى بقية أجزاء الجسم، ومن ثم يُقلّل من توصيل الأكسجين إلى الأنسجة.

## في البرمائيات ومعظم الزواحف، احتاجت الرئة

### إلى دورة دموية منفصلة

إن وجود الرئة في البرمائيات تطلّب وجود تغير في طبيعة الدورة الدموية فيها، حيث طوّرت هذه المخلوقات دورة أخرى. بعد أن يتم ضخ الدَّم من القلب خلال الشرايين الرئوية إلى الرئة، فإنها لا تذهب مباشرة إلى أنسجة الجسم المختلفة، ولكنها تعود عن طريق الأوردة الرئوية إلى القلب. يُغادر الدَّم القلب مرة أخرى ليذهب إلى الأنسجة المختلفة. يُدعى هذا النظام الدورة المزدوجة **Double circulation**: حيث تضم الدورة الرئوية **Pulmonary circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب والرئة، والدورة الجهازية **Systemic circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب وبقية أجهزة الجسم.

أدت زيادة حجم الجسم وتعقيد الفسيولوجي في الحيوانات، إلى الحاجة لزيادة مساحة السطح لاستقبال المواد الغذائية والأكسجين، وإزالة الفضلات وثاني أكسيد الكربون من الأنسجة ذات الكتلة المتزايدة. لقد طوّرت الفقريات تكيفات كبيرة، حيث ربطت ما بين الجهازين الدوري والتنفسي، وبذلك سمحت بتطور أجسام كبيرة قادرة على العيش على اليابسة.

## طورت الأسماك جهازًا دوريًا فعالًا بالتزامن

### مع وجود الخياشيم

يُعتقد أن أصول الفقريات من الحليات كانت تمتلك قلبًا أنبوبيًا كبيرًا، مُشابهًا لذلك الموجود الآن في السُّهيم (انظر الفصل الـ35). لقد كان القلب عبارة عن منطقة مُتخصّصة من الشريان البطني تحتوي على عضلات أكثر من بقية الشرايين؛ وتنقبض هذه المنطقة بشكل أمواج انقباضية دودية بسيطة.

إنّ تطور الخياشيم لدى الأسماك يحتاج إلى مضخة أكثر فعالية. ولهذا، فإنّ الأسماك طوّرت قلبًا ذا عُرف حقيقيّة قابلة للانقباض. يتكون قلب السمكة بشكل رئيس من أنبوب يحتوي على أربعة تراكيب مُرتبة واحدة تلو الأخرى، تُشكّل هذه التراكيب غرفتين أو حجرتين (الشكل 49-2). إنّ التراكيبين الأوليين - الجيب الوريدي **Sinus venosus** والأذين **Atrium** - شكّلا الحجرة الأولى؛ في حين شكّلا الاثنان المتبقيان، البطين **Ventricle** والمخروط الشرياني **Conus arteriosus**، الحجرة الثانية. يبدأ الانقباض بداية بالجيب الوريدي، ثم الأذين، ثم البطين، ثم المخروط الشرياني.

على الرغم من تغير مواقع هذه التراكيب في الفقريات، فإن تسلسل الانقباضات يبقى ثابتًا. في الأسماك، تبدأ السيالات الكهربائية الانقباض في الجيب الوريدي؛ في الفقريات الأخرى. وتبدأ السيالات الكهربائية في تركيب مُشابه له يُدعى العقدة الجيبية الأذينية **(SA) Sinoatrial node**.

بعد انتقال الدَّم من المخروط الشرياني 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 مُحدّدًا واحدًا هو هبوط ضغط الدَّم بشكل كبير عند مروره في الشُعيرات الدموية في الخياشيم.

## الدورة الدموية في البرمائيات

إن أفضل تصميم، هو انتقال الدم المحمل بالأكسجين من الرئة مباشرة إلى الأنسجة، بدلاً من أن يتم خلطه في القلب مع الدم غير المحمل بالأكسجين العائد من الجسم. للتقليل من هذا الخلط؛ طُوِّرت البرمائيات تركيباً للحد من ذلك (الشكل 49-3). أولاً، لقد تم فصل الأذنين إلى حجرتين: الأذين الأيمن يستقبل الدم غير المحمل بالأكسجين من الدورة الدموية الجهازية، والأذين الأيسر يستقبل الدم المحمل بالأكسجين من الرئة. ومن ثم، فإن هذين النوعين من الدم لا يتم اختلاطهما.

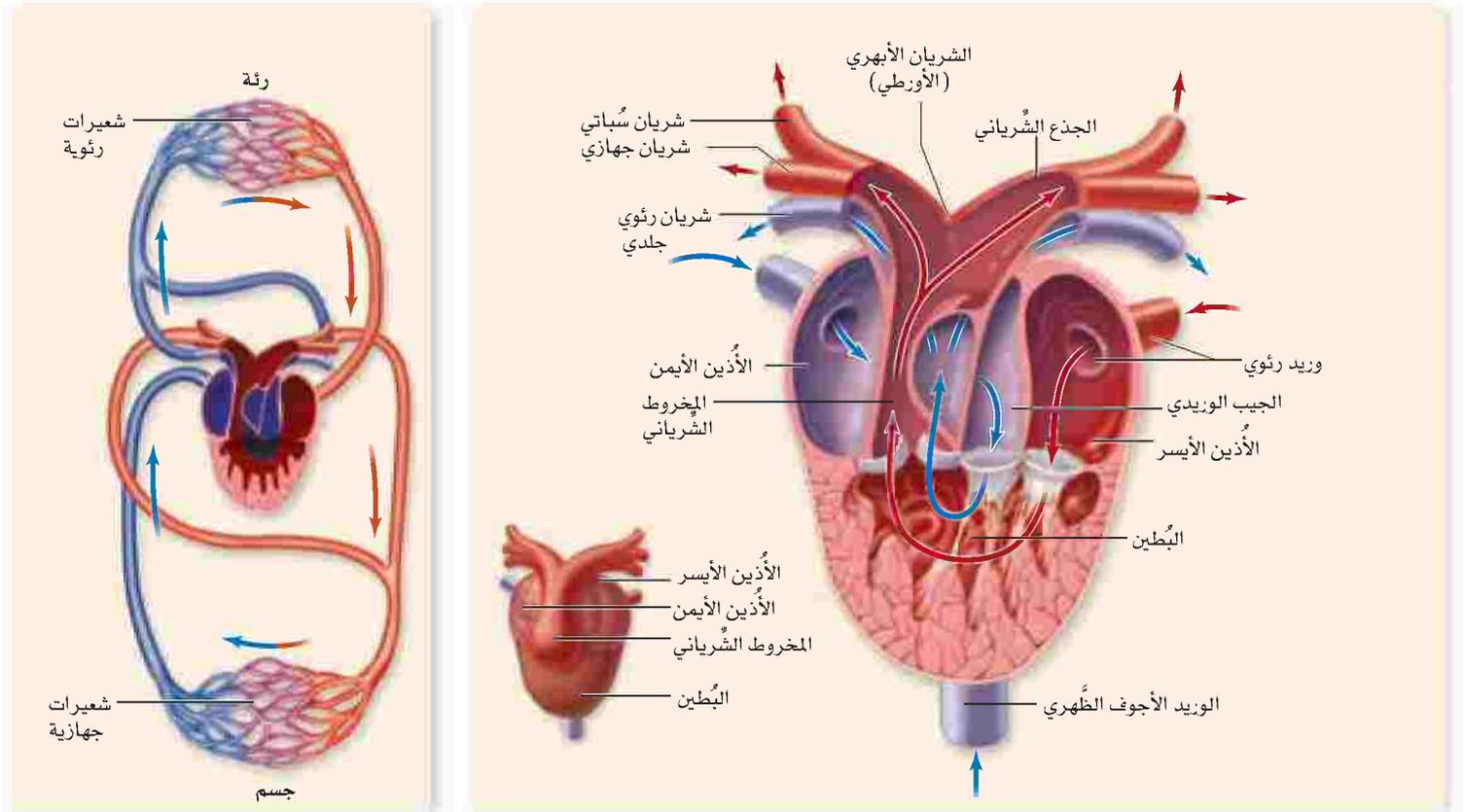
ولأن قلب البرمائيات يحتوي على بُطين واحد، فإن فصل الدورة الرئوية عن الدورة الجهازية يكون غير كامل. يقلل من هذا الاختلاط في البطين قنوات داخلية تصنعها نتوءات في جدار البطين. لقد تم فصل المخروط الشرياني جزئياً عن طريق حاجز يوجّه الدم غير المحمل بالأكسجين إلى الشريان الرئوي، والدم المحمل بالأكسجين إلى الشريان الأبهر، أي الشريان الرئيس في الدورة الجهازية. تستطيع البرمائيات التي تعيش في الماء الحصول على أكسجين إضافي عن طريق الجلد. ومن ثم، تمتلك هذه البرمائيات دورة رئوية-جلدية *Pulmocutaneous* تُرسل الدم إلى الرئة والجلد. يوجد التنفس الجلدي أيضاً في الكثير من الزواحف المائية، مثل السُلحفاق المائية.

## الدورة الدموية في الزواحف

لقد أُضيفت تعديلات أخرى إلى القلب للتقليل من خلط الدم المحمل بالأكسجين، وغير المحمل بالأكسجين في الزواحف. إضافة إلى احتواء الزواحف على أذنين مُنفصلين، فإنها تمتلك حاجزاً يقسم البطين جزئياً إلى قسمين. يكون هذا الفصل كاملاً في واحدة من رتب الزواحف، التماسيح، التي تمتلك بطنينين مُنفصلين تماماً (انظر الجزء اللاحق). ومن التغيرات الأخرى على الدورة الدموية في الزواحف، اندماج المخروط الشرياني في جذوع الشرايين الكبيرة المغادرة من القلب.

## تمتلك الثدييات والطيور والتماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تماماً

تمتلك الثدييات، والطيور، والتماسيح قلباً بأربع حجرات، يكون فيها كل من الأذنين والبطينين مُنفصلين تماماً (الشكل 49-4). يستقبل الأذين الأيمن الدم غير المحمل بالأكسجين من أنحاء الجسم المختلفة، ويصبه في البطين الأيمن، حيث يضخه البطين الأيمن إلى الرئة. يستقبل الأذين الأيسر الدم المحمل بالأكسجين من الرئة، ويصبه في البطين الأيسر، الذي يضخه بدوره إلى بقية الجسم.

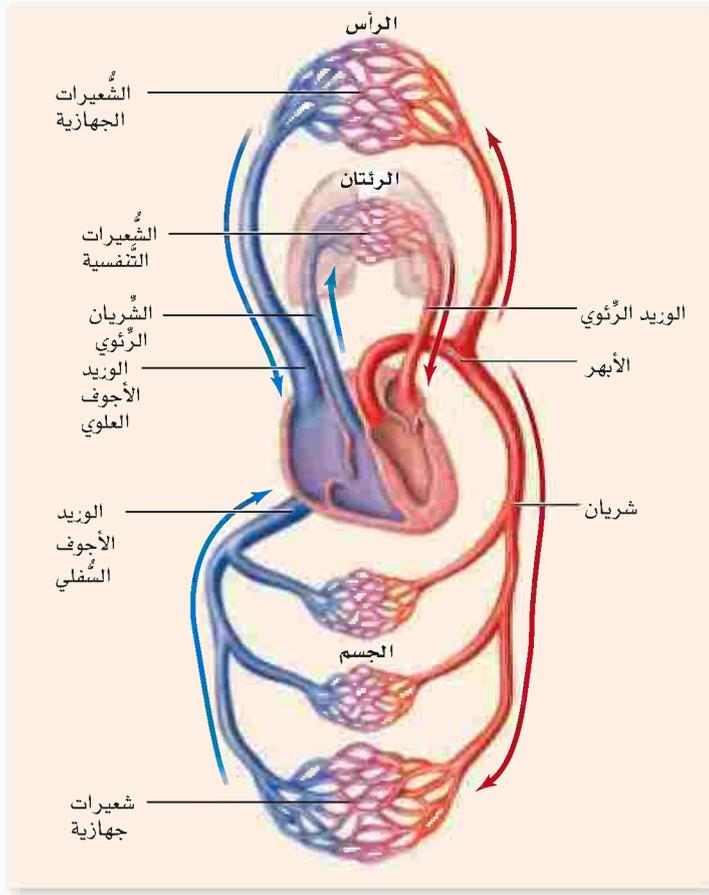


ب.

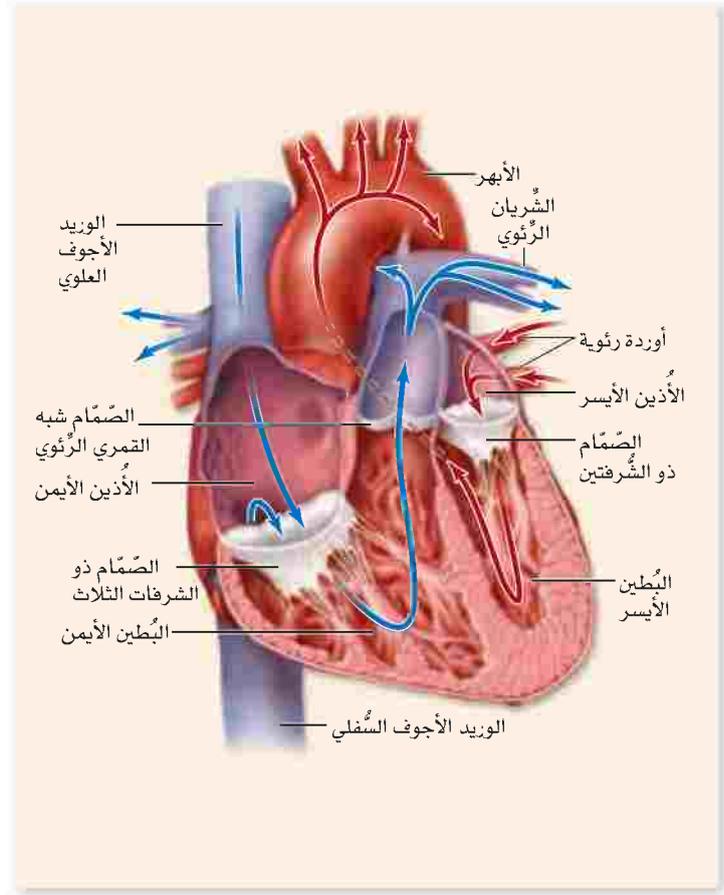
أ.

## الشكل 49-3

القلب والدورة الدموية للبرمائيات. أ. يمتلك الضفدع قلباً ذا ثلاث حجرات: أذنين وبطين واحد، وهو يضخ الدم إلى الرئتين والجسم. ب. على الرغم من احتمالية الخلط، فالدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين (الخطوط الحمراء والزرقاء، على التوالي) يختلط بشكل قليل عند ضخه إلى الرئتين والجسم. يحدث تزويد الدم بالأكسجين أيضاً عن طريق تبادل الغازات عبر الجلد.



ب.



أ.

#### الشكل 49-4

القلب والدورة الدموية في الثدييات والطيور. أ. طريق مرور الدم خلال القلب ذي الأربع حجرات. ب. يستقبل الجزء الأيمن من القلب الدم منزوع الأكسجين، ويضخه إلى الرئتين؛ في حين يستقبل الجزء الأيسر من القلب الدم المحمل بالأكسجين، ويضخه إلى الجسم. بهذه الطريقة، تبقى الدورة الدموية الرئوية منفصلة بشكل كامل عن الدورة الجهازية.

منفصلة في الطيور والثدييات، على الرغم من بقاء أجزاء من أنسجته في جدار الأذين الأيمن. هذه الأنسجة، أي العقدة الجيبية الأذينية، لا تزال المكان الذي تنشأ منه نبضات القلب، كما سيوضح هذا لاحقاً.

تمتلك معظم الفقريات جهازاً دورياً مغلقاً. يُعد قلب السمكة أنبوباً مُعدلاً، يتكون من حجرتين، حيث يُضخ الدم من القلب إلى الخياشيم، ثم يُوزع إلى بقية الجسم. تمتلك البرمائيات والزواحف دورتين - دورة رئوية وأخرى جهازية - تُرسل الأولى الدم إلى الرئة، في حين تُرسل الأخرى الدم إلى بقية أنحاء الجسم. وحيث إن هذه الفقريات تمتلك بطيناً واحداً، فإن بعض الخلط يحدث بين الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين. في الطيور والثدييات والثماسيح، يتم فصل البطينين بشكل كامل، ولا يحدث خلط بين الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.

القلب في هذه الفقريات ذات الدورتين. يمتلئ الأذنان بالدم، وينقبضان معاً في وقت واحد، طارحين ما يملكانه من الدم إلى البطينين. ينقبض أيضاً البطينان في الوقت نفسه دافعين الدم إلى الدورة الرئوية والدورة الجهازية.

يُعتقد أن وجود جهاز دوري يمتلك دورتين دمويتين في الثدييات والطيور مهم لتطور الحيوانات ذات الدم الحار، حيث تحتاج إلى دورات ذات كفاءة عالية لدعم مُعدلات الأيض المرتفعة التي تحتاج إليها هذه الحيوانات للحفاظ على درجة حرارة أجسامها الداخلية ثابتة حول نقطة معينة.

بقي الجيب الوريدي، خلال عملية تطور قلب الفقريات، يعمل بوصفه صانع خطوط، وهو مكان تكوّن السبيلات العصبية التي تُسبب نبضات القلب. وعلى الرغم من أن الجيب الوريدي شكّل حجرة رئيسة بقلب الأسماك، فقد اختزل من ناحية الحجم في البرمائيات، واختزل أكثر في الزواحف. لا يوجد الجيب الوريدي على شكل حجرة

## القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدُموية

بما يقارب 80%. إنَّ انقباض الأذنين بعد ذلك يُكَمِّل الـ 20% المُتبقية من الثمانين مللتراً، في المُعدَّل، التي يستطيع كلُّ من البطينين استقبالها في حالة الرَّاحة للشَّخص. تتم هذه الأحداث عندما يكون البطينان في حالة الانبساط، وتُسمَّى هذه الفترة من الرَّاحة الانبساط البطيني Diastole.

بعد فترة تلكؤ قليلة، ينقبض البطينان، وتُسمَّى هذه الفترة من الانقباض الانقباض البطيني Systole. إنَّ الانقباض في كلِّ بطين يزيد من الضَّغط الدَّاخلي في كلِّ حجرة، مُسبِّباً إغلاقاً قوياً للصَّمامات الأذينية البطينية (صوت «لَب»)، مانعاً الدَّم من الرَّجوع إلى الأذنين. بعد إغلاق الصَّمامات الأذينية البطينية مباشرةً، يرتفع الضَّغط في البطينين مُسبِّباً فتح الصَّمامات نصف القمرية ليخرج الدَّم إلى الأنظمة الشريانية. بعد ارتخاء البطينين، يمنع إغلاق الصَّمامات نصف القمرية رجوع الدَّم إلى البطينين (صوت «دَب»).

### تتشعب الشرايين والأوردة

#### من مناطق الجسم المُختلفة وإليها

تتقلُّ الشرايين الرئوية Pulmonary arteries اليمنى واليسرى الدَّم غير المحمل بالأكسجين من البطين الأيمن إلى الرئتين اليسرى واليمنى. وكما ذكرنا سابقاً، فإنَّ الأوردة الرئوية Pulmonary veins تعيد الدَّم المحمل بالأكسجين من الرئتين إلى الأذين اليسر من القلب.

الأبهر Aorta وتشعباته جميعها شرايين جهازية، تحمل الدَّم المحمل بالأكسجين من البطين اليسر إلى أجزاء الجسم كله. الشرايين التاجية Coronary arteries هي أول التفرعات من الأبهر؛ حيث تزود هذه الشرايين عضلات القلب بالدَّم المحمل بالأكسجين (الشكل 49-5 ب). تتفرع الشرايين الجهازية الأخرى من القوس الأبهرى فوق القلب والجزء الهابط والعابر لتجويف الصُدري والبطني.

يعود الدَّم قليل الأكسجين، من أعضاء الجسم المُختلفة إلى القلب عن طريق الأوردة الجهازية. تُصب هذه الأوردة في النهاية في وريدين رئيسيين: وريد أجوف علوي Superior vena cava، ووريد أجوف سفلي يجمع الدَّم من الأجزاء العلوية، ووريد أجوف سفلي

كما ذكرنا سابقاً، يمر القلب في التَّدبيات، والطُّيور، والثَّماسيح بدورتين انقباضيتين: انقباض أحد الأذنين لإرسال الدَّم إلى البطين، وانقباض أحد البطينين لإرسال الدَّم إلى الدَّورة الرئوية أو الجهازية. هذان الانقباضان، إضافة إلى فترة الرَّاحة بينهما، يُشكِّلان الدَّورة القلبية Cardiac cycle التي تُشكِّل النَّبضة القلبية.

### تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي

يمتلك القلب زوجين من الصمامات (الشكل 49-5). أحد هذه الأزواج، الصمامات الأذينية البطينية Atrioventricular (AV) valves، تُحافظ على اتجاه تدفق الدَّم من الأذنين إلى البطينين. يُدعى الصَّمام الأذيني البطيني الموجود على الجهة اليمنى من القلب الصَّمام ثلاثي الشرفات Tricuspid valve، والصَّمام الموجود على الجهة اليسرى الصَّمام ثنائي الشرفات Bicuspid or Mitral valve. الرُّوج الآخر من الصمامات، يُسمَّى الصمامات نصف القمرية (أو نصف هلالية) Semilunar valves، تسمح بمرور الدَّم من البطينين إلى الأنظمة الشريانية. الصَّمام الرئوي Pulmonary valve يقع عند مخرج البطين الأيمن، أما الصَّمام الأبهرى Aortic valve فيقع عند مخرج البطين الأيسر. تُفتح هذه الصَّمامات، وتُغلق عند مرور القلب بالدَّورة القلبية. يُسبب إغلاق هذه الصَّمامات صوت القلب "لَب دَب" الذي يُسمع باستخدام سماعة الطبيب.

يعود الدَّم إلى القلب المُستريح من خلال أوردة تُصب في الأذنين الأيمن والأيسر. عندما يمتلئ الأذنين، يرتفع الضَّغط الدَّاخلي، ويُسبب ذلك فتح الصَّمامات الأذينية البطينية، ويتدفق الدَّم إلى البطينين. يؤدي هذا إلى امتلاء البطينين

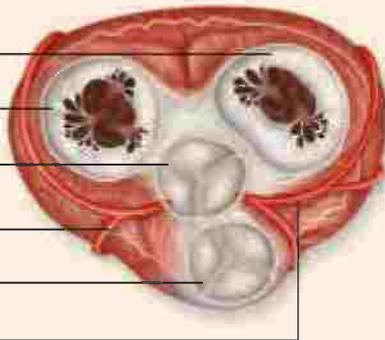
### الشكل 49-5

صمامات القلب والدَّورة التَّاجية. أ. الصَّمامات الأربعة للقلب مُوضَّحة في هذا الشَّكل، وتبدو الصمامات الأذينية -البطينية مفتوحة (اليسر)، وكذلك الصَّمام الأبهرى والرئوي مفتوحان (الأيمن). تمنع هذه الصَّمامات عودة الدَّم إلى الخلف (رجوع الدَّم) في أثناء عمل القلب. ب. أول التفرعات من الشريان الأبهر هو الشرايين التَّاجية التي تمد القلب بالدَّم. يعود الدَّم مباشرة إلى القلب عبر الأوردة التَّاجية.



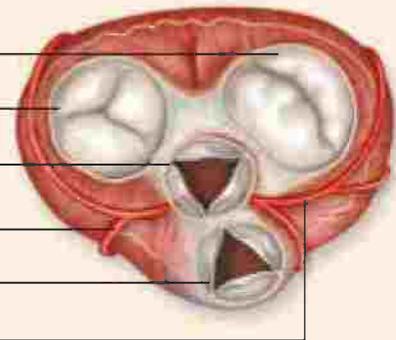
الخلفي

الصَّمام الأذيني البطيني  
اليسر (مفتوح)  
الصَّمام الأذيني البطيني  
الأيمن (مفتوح)  
الصَّمام الأبهرى  
(مُغلق)  
الشريان التَّاجي  
الأيمن  
الصَّمام الرئوي  
(مُغلق)  
الشريان التَّاجي  
اليسر



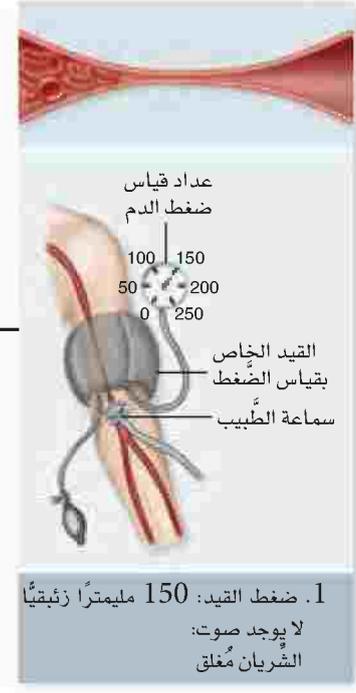
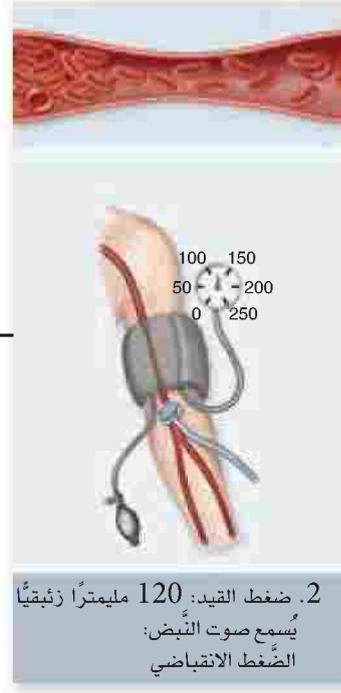
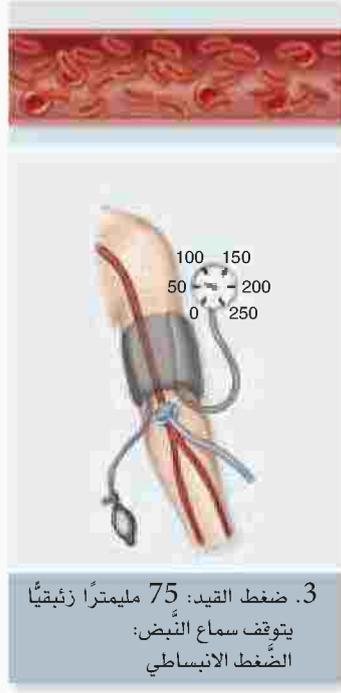
الأمامي

الصَّمام الأذيني البطيني  
اليسر (مُغلق)  
الصَّمام الأذيني البطيني  
الأيمن (مُغلق)  
الصَّمام الأبهرى  
(مفتوح)  
الشريان التَّاجي  
الأيمن  
الصَّمام الرئوي  
(مفتوح)  
الشريان التَّاجي  
اليسر



## الشكل 49-6

قياس ضغط الدم. يتم ربط القيد الخاص بقياس ضغط الدم بشكل مُحكم؛ لكي يُمنع تدفق الدم عبر الشريان العضدي. بعد تقليل الضغط في هذا القيد، يُصبح ضغط الدم الانقباضي أكبر من ضغط القيد، ولهذا يُسمع النبض باستخدام سماعة الطبيب. يُسجل الضغط عند هذه النقطة بوصفه ضغطاً انقباضياً، تخفيض الضغط في القيد تدريجياً، يقل تشوّه الأوعية الدموية، فيختفي الصوت، ويعود تدفق الدم الصامت. الضغط الانبساطي هو الضغط الذي يتوقف عنده سماع الصوت.



يُقاس ضغط الدم بجهاز، يُسمى المضاغط (جهاز قياس ضغط الدم) *Sphygmomanometer*، عن طريق الشريان العضدي الموجود في الجزء الداخلي للذراع، فوق الكوع (الشكل 49-6). تُلف قطعة قماش تشبه القيد على الجزء العلوي للذراع بشكل جيد، وتنفخ لمنع تدفق الدم إلى الجزء السفلي للذراع. عند تخفيف الضغط تدريجياً في قطعة القماش (القيد)، نبدأ سماع نبضات بسماعة الطبيب، وهذا بسبب مرور الدم في الشرايين. في اللحظة التي يبدأ فيها سماع الصوت، تُؤخذ القراءة، ويدل ذلك على قمة الضغط في الشريان، أو **ضغط الانقباض Systolic pressure**، وهو ناتج عن انقباض البطينين. عند زيادة ارتخاء القيد، لا يكون هناك عائق لتدفق الدم، لهذا يتوقف سماع النبضات. وتُشير هذه النقطة إلى أقل ضغط أو **ضغط الانبساط Diastolic pressure**. عندها، يكون البطينان في حالة ارتخاء.

يُكتب ضغط الدم بوصفه نسبة الضغط الانقباضي إلى الضغط الانبساطي، وللشخص الطبيعي في العشرينيات من عمره، يكون ضغط الدم تقريباً 120 / 75 (تُقاس بالمليمتري الزئبقي، mmHg). إذا زاد هذا الرقم على 150 ملليمتراً زئبقياً بالنسبة إلى الضغط الانقباضي، أو زاد على 90 ملليمتراً للضغط الانبساطي، فإن هذا يشير إلى ارتفاع ضغط الدم **Hypertension**.

### انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذاتية الإيقاع

تحفز إزالة الاستقطاب الغشائي انقباض الخلايا القلبية، كما يحدث في الخلايا العضلية الأخرى (انظر الفصل الـ 44 و 47). تقوم الخلايا العصبية القادمة من العصبونات الحركية بإزالة الاستقطاب، في العضلات الهيكلية. يمتلك القلب، بالمقارنة مع الخلايا العضلية الهيكلية، خلايا عضلية متخصصة لديها قابلية "الإثارة الذاتية" تدعى أليافاً ذاتية الإيقاع **Autorhythmic fiber**، وتستطيع تكوين خلايا عصبية على فترات منتظمة دون الحاجة إلى تنشيط عصبي.

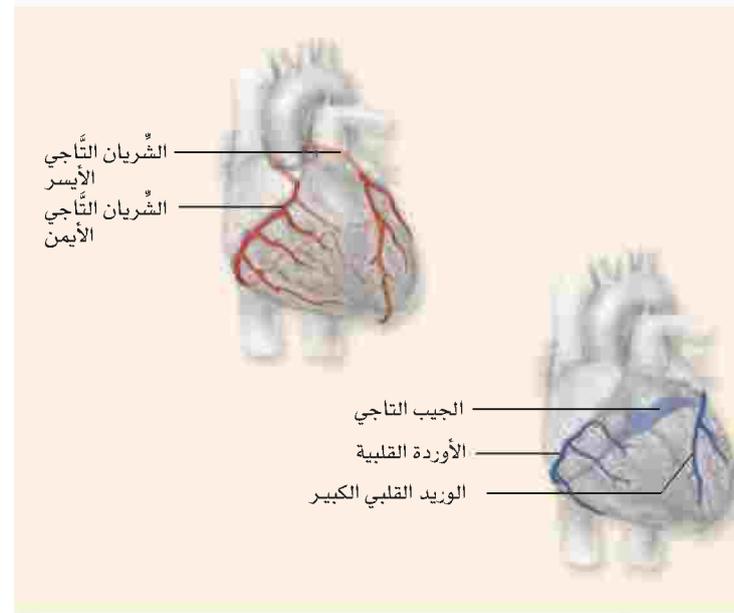
المُعدة الجيبية الأذينية أهم مجموعة من الخلايا ذاتية الإيقاع، وقد تم وصفها في السابق (الشكل 49-7). تقع هذه المُعدة في جدار الأذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تُكوّن خلايا عصبية تلقائية بمعدل عالٍ مقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأخرى. سبب الخلايا العصبية التلقائية هو التدفق

**Inferior vena cava**، يجمع الدم من الأجزاء السفلية. تصب هذه الأوردة في الأذين الأيمن، فتكتمل بذلك الدورة الدموية الجهازية.

يتسبب الضغط المتولد عن الانقباض البطني في تدفق الدم في الشرايين، والشعيرات الدموية، والأوردة. ويجب على البطينين الانقباض بقوة كافية لتحريك الدم عبر الجهاز الدوري كاملاً.

### يمكن قياس ضغط الدم الشرياني

ينتقل الضغط المتولد بعد انقباض البطينين إلى الشرايين بعد أن يفتح الصمام الأبهر. إن النبض المحسوس عند معصم اليد أو الرقبة سببه تغيرات في الضغط، حيث تتمدد الشرايين المرنة أو تتقلص مع تدفق الدم فيها. يستخدم الأطباء عادةً ضغط الدم مؤشراً عاماً يدل على سلامة الجهاز القلبي الوعائي، حيث إن ظروفاً متنوعة تُسبب زيادة أو نقصاً في ضغط الدم.



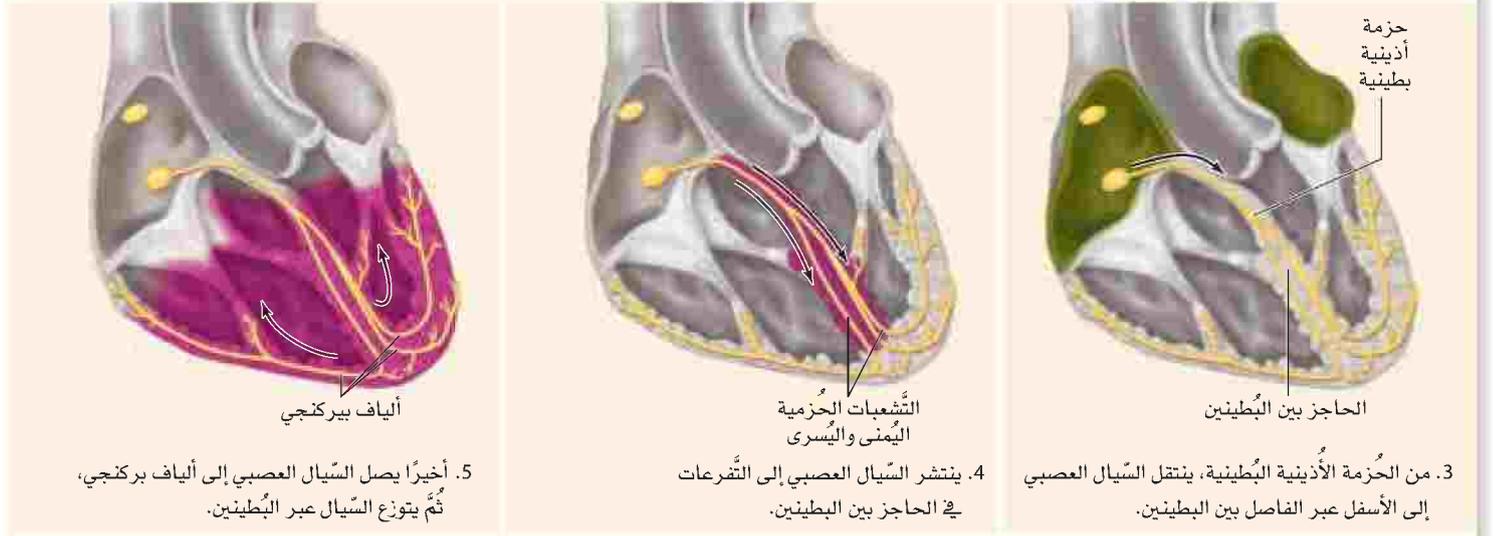
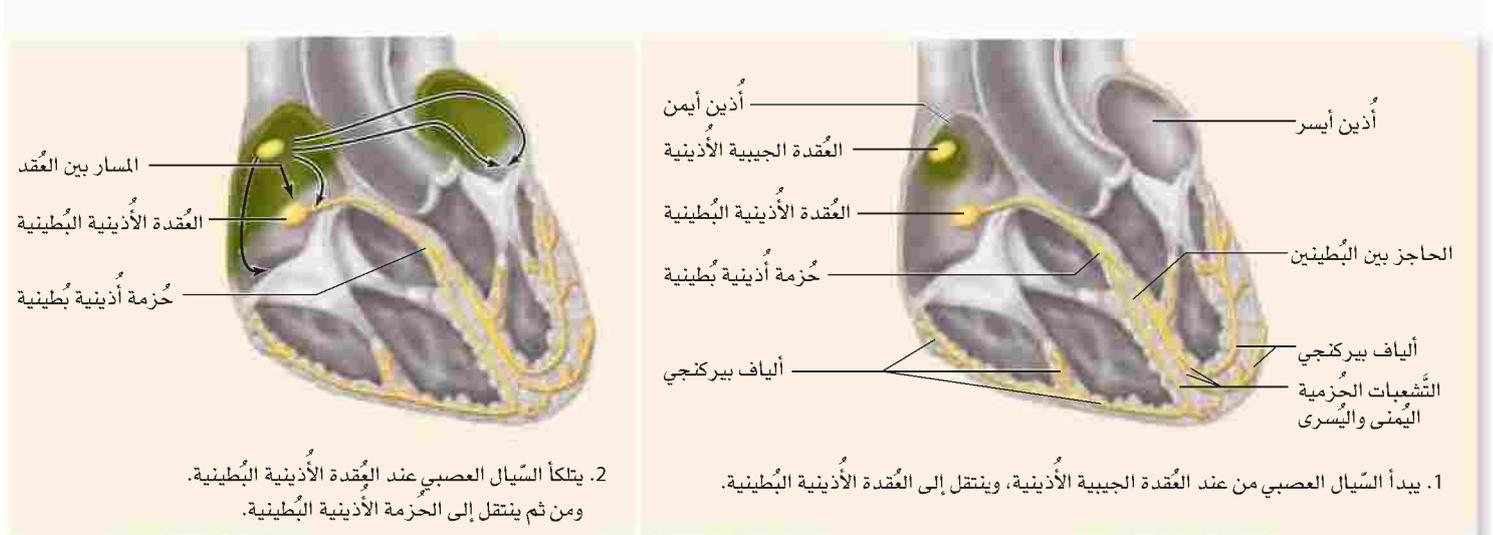
ب. الدورة التاجية في القلب.

تنتشر بسرعة من خلية عضلية إلى أخرى على شكل موجة تُغلف كلاً من الأذنين؛ الأيمن والأيسر في الوقت نفسه تقريباً. إن هذا الانتقال السريع لإزالة الاستقطاب ممكن الحدوث بسبب وجود ألياف توصيل مُتخصّصة، وبسبب اتصال الخلايا العضلية مع بعضها من خلال الأقراص البينية *Intercalated disks* (انظر الفصل الـ 43).

تفصل صفيحة من النسيج الضام الأذنين عن البطينين، وتمنع انتشار السيالات العصبية عبر الألياف العضلية من الأذنين إلى البطين. تعمل العقدة الأذينية البطينية بوصفها طريقاً وحيداً لمرور إزالة الاستقطاب وتوصيله من الأذنين إلى البطينين. تقلل الألياف المكوّنة للعقدة الأذينية البطينية سرعة توصيل إزالة الاستقطاب،

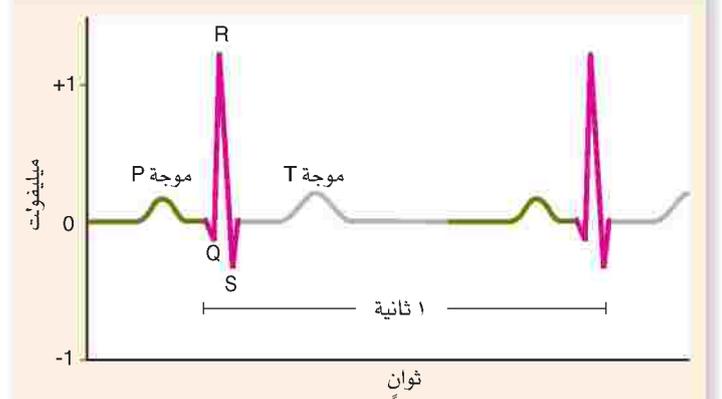
المُستمر لأيونات الصوديوم إلى داخل الخلية الذي يعمل على إزالة الاستقطاب. عند وصول جهد العتبة، يحدث السيال العصبي. عند انتهاء السيال العصبي، يكون الكميون الغشائي (جهد الغشاء) أقل من شدة العتبة، وتعود العملية لتبدأ من جديد. تُكوّن العقدة الجيبية الأذينية سيالاً عصبياً كل 0.6 ثانية، وهذا يعادل ما يقارب 100 نبضة في الدقيقة. وكما سنرى لاحقاً في هذا الفصل، فإن الجهاز العصبي الذاتي يستطيع تغيير هذا المعدل.

تنتقل إزالة الاستقطاب من هذه العقدة عبر طريقين: الأول إلى الألياف العضلية القلبية للأذنين الأيسر. والثاني إلى الأذنين الأيمن، ومن ثم إلى العقدة الأذينية البطينية (AV) *Atrioventricular (AV) node*. عندما تنشأ إزالة الاستقطاب،



### الشكل 49-7

مسار التهيّج الكهربائي في القلب. الأحداث التي تتم في أثناء انقباض القلب تتماشى مع قياسات النشاط الكهربائي في التخطيط الكهربائي للقلب (ECG). إزالة الاستقطاب/ انقباض الأذنين يظهران باللون الأخضر في الأعلى، ويقابلان الموجة P من مخطط القلب الكهربائي (وهي أيضاً باللون الأخضر). إزالة الاستقطاب/ انقباض البطينين يظهران باللون الأحمر، ويقابلان الموجة QRS من المخطط الكهربائي للقلب (باللون الأحمر أيضاً). الموجة T في المخطط الكهربائي للقلب تقابل إعادة استقطاب البطينين. تُعطى إعادة استقطاب الأذنين بالموجة QRS ومن ثم، فهي لا تظهر.



مُقلَّلةً بذلك انقباض البطين بمقدار 0.1 ثانية. ويسمح هذا التأثير للأذين بإتمام عملية الانقباض وطرح ما يحويه من دم قبل أن يبدأ البطين بالانقباض.

بعد ذلك، تنتقل إزالة الاستقطاب بشكل سريع إلى البطين عبر شبكة من الألياف تُسمى الحزمة الأذينية البطينية **Atrioventricular bundle**، أو حزمة هس **Bundle of His**. تنتقل إزالة الاستقطاب بعد ذلك من هذه الألياف إلى **ألياف بيركنجي Purkinje fibers**، التي تحفز انقباض الخلايا العضلية القلبية في كل من البطينين الأيمن والأيسر بشكل مباشر، مسببة انقباضها في الوقت نفسه.

إن تحفيز الخلايا العضلية القلبية يُسبب تكوين جهد الفعل بها، الذي يؤدي بدوره إلى انقباض هذه الخلايا. يتم التحكم في عملية الانقباض هذه عن طريق الكالسيوم ونظام تروبونين/ تروبوميوسين بشكل مشابه لما يحدث في العضلة الهيكلية (انظر الفصل الـ 47)، لكن شكل جهد الفعل في الخلايا العضلية القلبية مختلف عنه في خلايا العضلة الهيكلية. يتبع فترة الصعود التي يُسببها تدفق أيونات الصوديوم عبر قنوات، تفتح وتُغلق مُعتمدة على التغير في فرق الجهد حول الغشاء، فترة ثبات في إزالة الاستقطاب التي تسمح بحدوث انقباض دائم. إن سبب هذه الفترة يعود إلى فتح قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها وإغلاقها على التغير في فرق الجهد حول الغشاء. يُسبب استمرار تدفق الكالسيوم من الخارج استمراراً 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 تدفق الكالسيوم نحو السيتوبلازم، وهذا يُسبب انقباضاً مُستديماً. يُزال الكالسيوم من السيتوبلازم عن طريق مضخة في الشبكة الأندوبلازمية تُشبه تلك الموجودة في العضلات الهيكلية، وعن طريق نواقل إضافية

على غشاء الخلية، تقوم بضخ الكالسيوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلوي. يُمكن تسجيل النشاط الكهربائي للقلب من السطح الخارجي للجسم عن طريق أقطاب توضع على الأطراف والصدر. يُسمى هذا التسجيل **التخطيط الكهربائي للقلب Electrocardiogram (ECG)**، الذي يُبين إزالة الاستقطاب أو إعادته لخلايا القلب خلال الدورة القلبية (انظر الشكل 49-7). تُسبب إزالة الاستقطاب انقباض القلب، وتُسبب إعادة الاستقطاب ارتخاءه.

تنتج القمة الأولى في التخطيط، P، من إزالة الاستقطاب الحاصلة في الأذينين، وترتبط هذه القمة بانقباضهما. وتُعبّر القمة الثانية، QRS عن إزالة الاستقطاب في البطينين؛ في خلال هذه الفترة، ينقبض البطينان (الانقباض البطيني). القمة الأخيرة، T، تُعبّر عن إعادة استقطاب البطينين؛ وفي هذه الفترة يحدث ارتخاء البطينين.

تتكوّن الدورة القلبية من مرحلتين: مرحلة انقباضية وأخرى انبساطية؛ ينقبض البطين عند المرحلة الانقباضية، ويرتخي عند المرحلة الانبساطية. تنشأ أمواج إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية في الأذين الأيمن، وتُحفز هذه الأمواج انقباض الأذينين في البداية، ومن ثم البطينين. يستمر الانقباض مدة أطول في العضلات القلبية منها في العضلات الهيكلية بسبب وجود قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها على التغير في فرق الجهد حول الغشاء، التي تضيف المزيد من الكالسيوم إلى السيتوبلازم، ومن ثم تجعل الانقباض يستمر مدة طويلة. التخطيط الكهربائي للقلب يتبع إزالة الاستقطاب الذي يحدث خلال الدورة القلبية.

## خصائص الأوعية الدموية

4-49

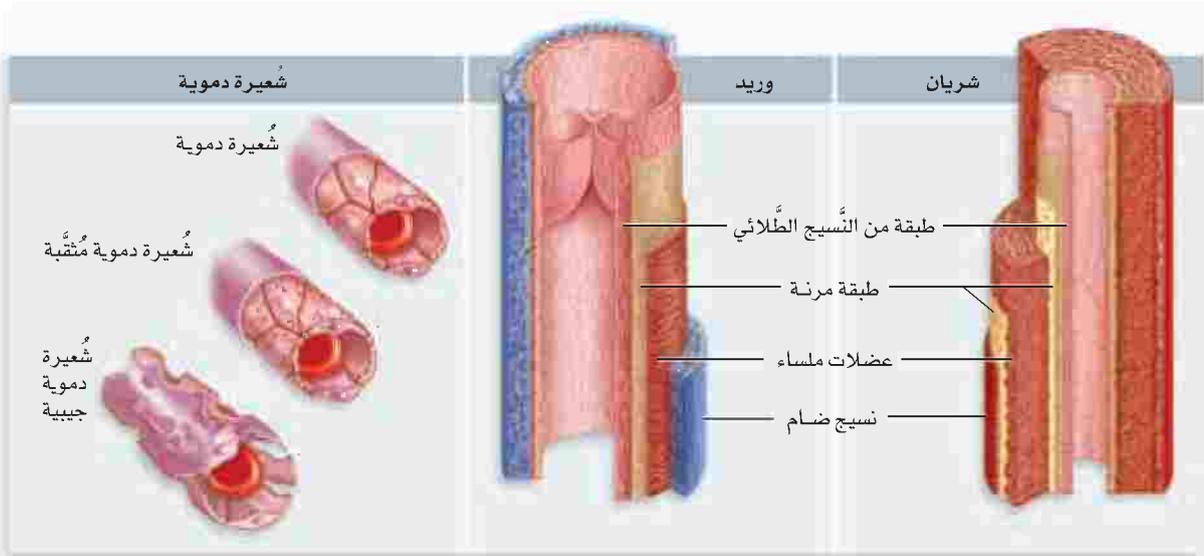
### الأوعية الدموية الكبيرة مُكوّنة من أربع طبقات

تمتلك الشرايين، والشريّات، والأوردة، والوريدات تركيباً مُتشابهاً (الشكل 49-8). الطبقة الدّاخلية للأوعية الدموية هي طبقة طلائية حرشفية داخلية تُسمى إندوثيليوم **Endothelium**. تُغطّي هذه الطبقة طبقة رقيقة من الألياف المرنة، وطبقة ثانية من العضلات الملساء، وطبقة ثالثة من النسيج الضام. تتميز جدران هذه الأوعية الدموية، بأنها سميكة، بحيث لا تسمح بعملية تبادل المواد بين الدّم والأنسجة المُحيطة بالأوعية الدموية.

عرفت أن الدّم يُعادر القلب من خلال أوعية دموية تُدعى الشرايين **Arteries**. تتفرع هذه الأوعية، لتُشكّل "شجرة" مُتفرعة تصل إلى أعضاء الجسم كلّها. إن أدق هذه التّشعبات هي الشريّات **Arterioles**. ينتقل الدّم من الشريّات إلى الشعيرات الدموية **Capillaries**، وهي شبكة من الأنابيب الضيقة، ذات جدار رقيق. بعد أن يعبر الدّم الشعيرات الدموية، يتجمّع في الوريدات **Venules**، التي تنقل الدّم إلى أوعية دموية أكبر تُسمى الأوردة **Vein**، تُرجع الدّم إلى القلب.

### الشكل 49-8

تركيب الأوعية الدموية. الشرايين (أ) والأوردة (ب) تمتلك طبقات نسيجية مُتشابهة، لكن طبقة العضلات الملساء في الشرايين أكثر سُمكاً. وهناك طبقتان مرنتان. (ج) الشعيرات الدموية تتكون من طبقة واحدة من النسيج الطلائي. (أبعاد القياس غير حقيقية).

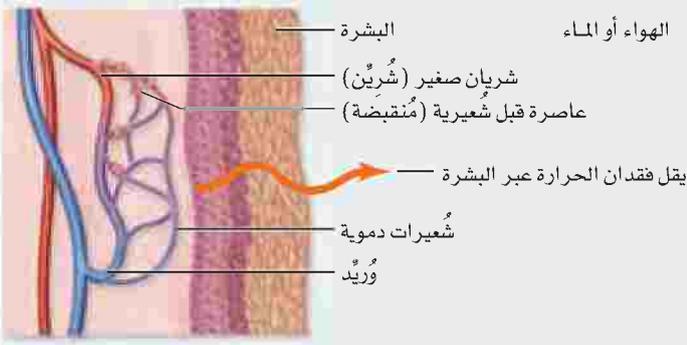


جـ.

ب.

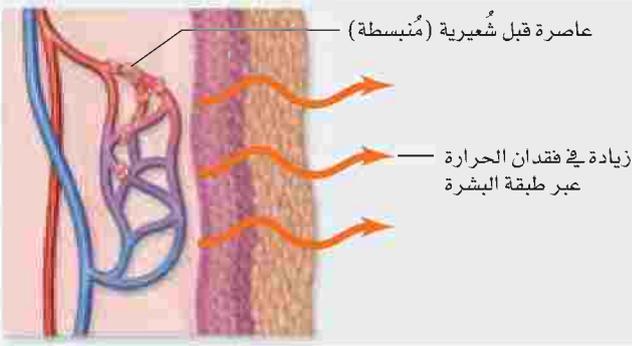
أ.

### انقباض الأوعية الدموية



أ.

### توسع الأوعية الدموية



ب.

### (الشكل 49-9)

تنظيم فقدان الحرارة. يمكن تنظيم كمية الحرارة المفقودة من سطح الجسم عن طريق التحكم في تدفق الدم إليه. أ. انقباض الأوعية الدموية السطحية يُقلل من تدفق الدم وفقدان الحرارة. ب. توسع الأوعية الدموية يزيد من تدفق الدم وفقدان الحرارة.

### تمتلك الأوردة والوريدات كمية أقل من العضلات

#### في جدرانها

تمتلك الأوردة والوريدات الطبقات النسيجية نفسها التي للشرايين، إلا أنها تمتلك طبقة أقل سمكاً من العضلات الملساء. يعزى سبب قلة العضلات في الأوردة والوريدات إلى أن ضغط الدم عادةً يكون عُشر مقدار الضغط في الشرايين. تحتوي الأوردة على معظم الدم الموجود في الجهاز القلبي الوعائي، وهذه الأوردة لديها القدرة على التمدد لاستيعاب كميات إضافية من الدم. تستطيع رؤية هذا التمدد في قدميك عندما تقف مدة طويلة من الزمن.

إنَّ الضغط الوريدي ليس كافيًا لإرجاع الدم إلى القلب من القدمين والرجلين، ولكن هناك عدد من مصادر الضغط التي تساعد على ذلك. أكثر هذه المصادر تأثيرًا هو العضلات الهيكلية المحيطة بالأوردة، حيث لديها القدرة على دفع الدم إلى الأمام عند انقباضها، وتُعرف هذه الآلية **بالمضخة الوريدية Venous pump**. ينتقل الدم في اتجاه واحد في الأوردة راجعًا إلى القلب بمساعدة **الصمامات الوريدية Venous valves** (الشكل 49-10). عندما تتمدد هذه الأوردة كثيرًا نتيجة تراكم الدم فيها، تفقد الصمامات الوريدية عملها، وهذا يؤدي إلى تجمع الدم بكثرة في الأوردة. تُعرف هذه الحالة بدوالي الأوردة.

في المقابل، تتميز جدران الشُعيرات الدموية، بأنها تتكوّن من طبقة واحدة من الطلائية الداخلية، ولهذا تستطيع الجزيئات والأيونات مُعادرة بلازما الدم عن طريق الانتشار، والمرور من خلال الثقوب الموجودة بين الخلايا المُكوّنة لجدر الشُعيرات الدموية، ومن خلال النقل عبر الخلايا الطلائية نفسها. لهذا، يمكننا القول: إن تبادل الغازات والمواد الأيضية بين الدم والسائل بين الخلوي وخلايا الجسم تحدث من خلال الشُعيرات الدموية.

### الشرايين والشريينات تطورت لتحمل الضغط

تمتلك الشرايين الكبيرة أليافًا مرنة في جدارها أكثر من الأوعية الدموية الأخرى، تسمح لها هذه الخاصية بأن ترتد بعد أن تتمدد في كل مرة تستقبل فيها كمية من الدم تُضخ إليها من القلب. الشرايين الصغيرة والشريينات أقل مرونة، لكنها تمتلك طبقة سميكة تقريبًا من العضلات الملساء، وهذا يُساعد على عدم الانفجار عند استقبالها للدم.

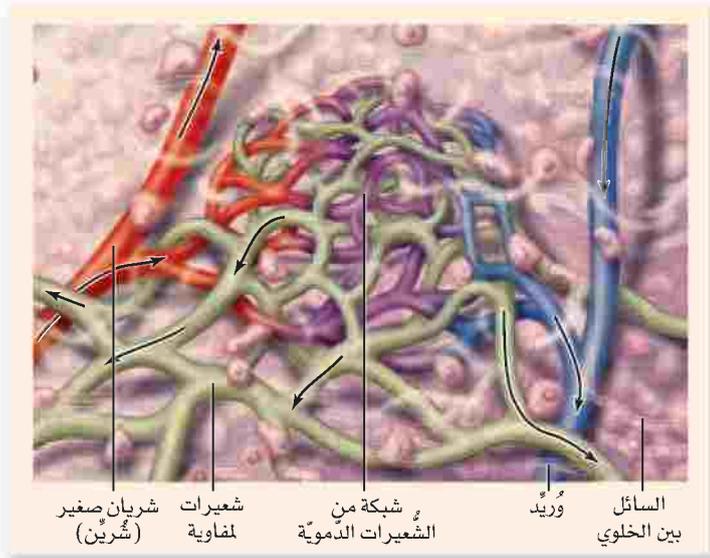
وكما ضاقت الأوعية، زادت المقاومة لتدفق الدم من خلالها. فمثلًا، إذا قلَّ قطر وعاء دموي ما إلى النصف، فإنَّ المقاومة تزداد بمقدار 16 مرة عما كانت عليه سابقًا. تتناسب مقاومة التدفق عكسيًا مع قطر الوعاء الدموي مرفوعًا للقوة الرابعة. ولهذا، فإنَّ الشرايين الصغيرة والشريينات تُشكّل مقاومة كبيرة لتدفق الدم في الشجرة الشريانية.

إنَّ انقباض طبقة العضلات الملساء في الشريينات يُسبب تضيق الأوعية الدموية **Vasoconstriction** الذي يزيد بدوره المقاومة، ويُقلل من التدفق. أما ارتخاء العضلات فيُسبب **توسع الأوعية Vasodilation**، وهذا يُقلل من المقاومة، ويزيد من تدفق الدم إلى الأعضاء (الشكل 49-9). إنَّ تضيق الشريينات يُسبب ارتفاعًا في ضغط الدم.

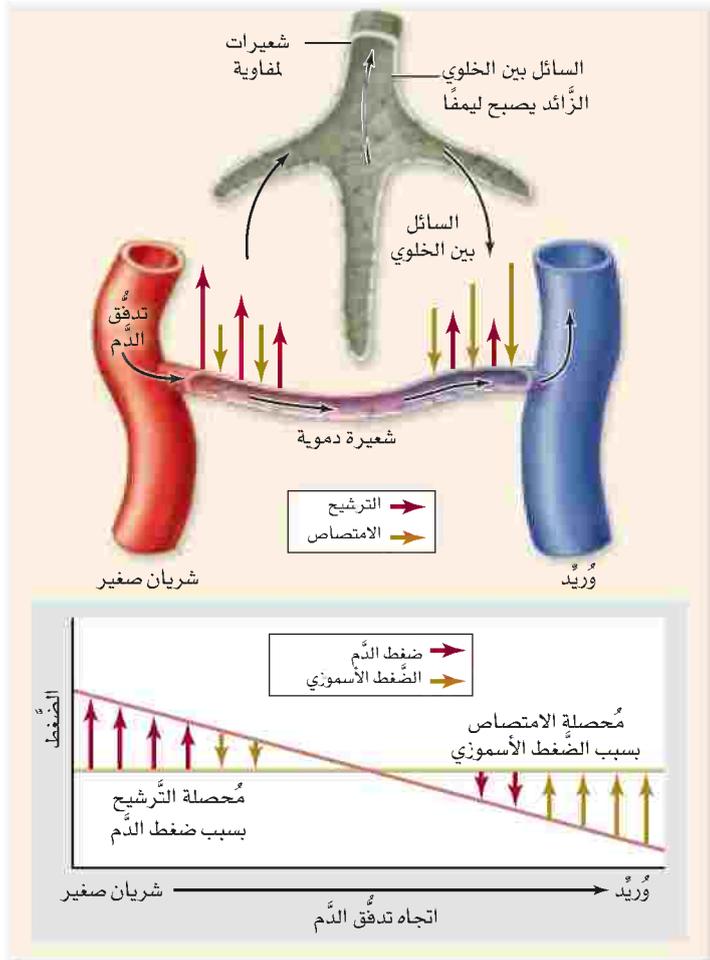
### تُشكّل الشُعيرات الدموية شبكة واسعة لتبادل المواد

إنَّ العدد الكبير من تفرعات الشُعيرات الدموية يؤكد أن كل خلية في الجسم تكون على بعد 10 ميكرومترات من الشُعيرات الدموية. وفي المعدل العام، فإنَّ طول الأوعية الدموية ميليمتر واحد وقطرها 80 ميكرومترًا تقريبًا، وهذا القطر أكبر بقليل من قطر خلايا الدم الحمراء (5-7 ميكرومترات). على الرغم من قرب قطر خلايا الدم الحمراء من قطر الشُعيرات الدموية، فإنها قادرة على المرور دون مشكلات، بسبب مرونة خلايا الدم الحمراء.

إنَّ معدل تدفق الدم خلال الأوعية الدموية يتحكم فيها قوانين علم الموائع. فكلما قلت مساحة المقطع العرضي للوعاء الدموي، زادت سرعة التدفق به. بناءً على ذلك، يُتوقّع أن التدفق في الشُعيرات الدموية يكون الأسرع مُقارنة مع بقية أجزاء الجهاز القلبي الوعائي. إنَّ السرعة الكبيرة هذه ليست جيدة لإتمام عملية الانتشار، وحقائق هذا لا يحدث في الشُعيرات الدموية. وعلى الرغم من أنَّ الشُعيرات الدموية ضيقة جدًا، فإن مجموع مساحات المقطع العرضي للشُعيرات الدموية هو أكبر من مساحة المقطع العرضي لأي وعاء دموي. ومن ثم، فإنَّ الدم يمر عبر الشُعيرات الدموية ببطء، وهذا يجعله يمتلك الوقت الكافي ليقوم بتبادل المواد مع السائل خارج الخلوي المُحيط بالشُعيرات الدموية. بعد أن يصل الدم إلى نهاية الشُعيرات الدموية، يكون قد تخلص من الأوكسجين والمواد الغذائية الموجودة به، والتقط ثاني أكسيد الكربون والفضلات الأخرى. يقل ضغط الدم وسرعته عندما ينتقل الدم من الشرايين إلى الشريينات، ثم إلى الشُعيرات الدموية. ولكن كلما صُغرت مساحة المقطع العرضي مع السير في الجانب الوريدي، زادت سرعة الدم.



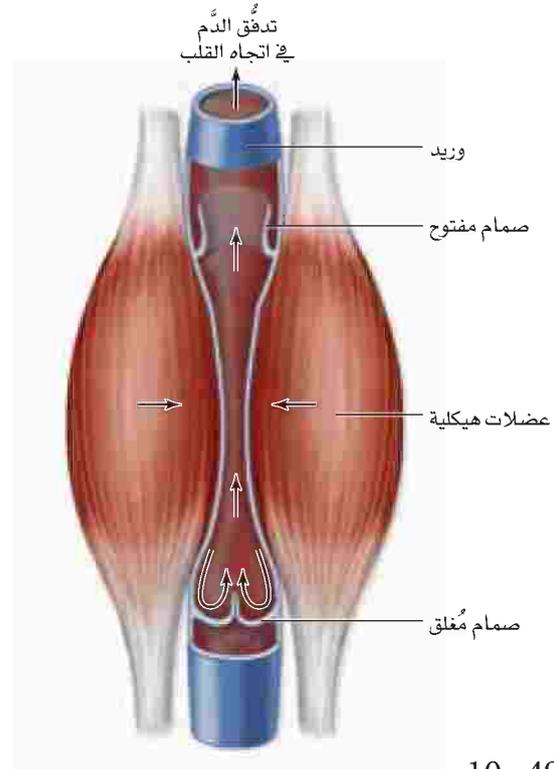
أ.



ب.

الشكل 11-49

العلاقة بين الدم والليمف والسائل بين الخلوي. أ. يُبين الشكل الأوعية في الجهاز الدوري والليمفاوي مع وجود أسهم تشير إلى اتجاه تدفق السائل في الأوعية. ب. السائل البلازما، دون البروتينات، يخرج خارج الشعيرات، مُكوِّناً السائل بين الخلوي الذي يغمر الأنسجة. يعود الكثير من هذا السائل إلى الشعيرات الدموية عن طريق الخاصية الأسموزية بسبب التركيز العالي للبروتينات في البلازما. يُصب الزائد من السائل بين الخلوي في الشعيرات الليمفاوية، ذات الطرف المفتوح، التي في النهاية تصب هذا السائل في الجهاز القلبي الوعائي.



الشكل 10-49

تدفق الدم خلال الأوردة في اتجاه واحد. تضمن صمامات الأوردة حركة الدم في اتجاه واحد، أي إنه عائد إلى القلب.

### الجهاز الليمفاوي مفتوح في اتجاه واحد

الجهاز القلبي الوعائي مغلق، حيث ترتبط الأوعية جميعها ببعضها، ولا يوجد من هذه الأوعية ما يملك طرفاً مغلقاً. ترشح كمية جيدة من الماء والمواد المذابة في بلازما الدم من جدار الشعيرات الدموية لتشكل السائل بين الخلوي (السائل النسيجي). معظم السائل الذي يُغادر الشعيرات الدموية يُغادرها بالقرب من الطرف الشرياني، حيث يكون ضغط الدم هناك مرتفعاً؛ ويعود إلى الشعيرات بالقرب من الطرف الوريدي (الشكل 11-49).

إن رجوع السائل يحدث عن طريق الخاصية الأسموزية (انظر الفصل الـ 5). لا تُغادر معظم بروتينات البلازما الشعيرات الدموية لكبر حجمها، وهذا يؤدي إلى ارتفاع تركيزها في البلازما أكثر من تركيز البروتينات في السائل بين الخلوي. هذا الاختلاف في التركيز، يُسبب فرقاً في الضغط الأسموزي، ويُسبب اندفاع الماء إلى الشعيرات الدموية من الفراغ بين الخلوي.

يُسبب ارتفاع ضغط الدم في الشعيرات الدموية تراكمًا كبيرًا للمحلول بين الخلوي. في النساء الحوامل، مثلاً، نجد أن كبر حجم الرحم، الذي يحمل الجنين، وضغطه على الأوردة في التجويف البطني يزيد من ضغط الدم في الشعيرات الدموية في الأطراف السفلية للمرأة. إن زيادة المحلول بين الخلوي يُسبب انتفاخ أنسجة القدمين، أو ما يُدعى بالاستسقاء Edema الذي قد يسببه نقص تركيز بروتينات البلازما، حيث يبقى السائل بين الخلوي في الخارج، ولا يعود إلى الشعيرات الدموية.

إن نقص تركيز البروتينات في البلازما قد يُسببه مرض الكبد؛ لأن الكبد يُنتج معظم بروتينات البلازما، أو قد يسببه قلة تناول الوجبات البروتينية، كما يحدث في حالات الجوع الشديد.

الوريدية التي تدفع الدَّم في الأوردة. في بعض الحالات، تنقبض الأوعية الليمفاوية بشكل مُنظم. ففي مُعظم الأسماك، وكلّ البرمائيات والزواحف، وأجنة الطيور، وبعض الطيور البالغة، يُدفع الليمف عن طريق القلوب الليمفاوية **Lymph hearts** (الشكل 49-12).

يتم تحويل الليمف في أثناء مروره بالعقد الليمفاوية والأعضاء الليمفاوية عن طريق خلايا بلعمية تُبطن قنوات هذه الأعضاء. تحتوي العقد الليمفاوية والأعضاء الليمفاوية على المراكز الجرثومية *Germinal centers*، حيث يتم بها تنشيط الخلايا الليمفاوية وتكاثرها.

### الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل

الأمراض القلبية الوعائية من أهم الأسباب المؤدية للموت في الولايات المتحدة؛ فأكثر من 42 مليون شخص يعانون أنواعاً من الأمراض القلبية الوعائية. كثيرٌ من هذه الأمراض ناجم عن مشكلات في الشرايين، مثل انسدادها أو تمزقها.

**الجلطات القلبية Heart attacks** هي المُسبب الرئيس للموت الناجم عن الأمراض القلبية الوعائية في الولايات المتحدة، حيث يُشكّل ما يُقارب خمس الوفيات نتيجة هذا المرض. يؤدي نقص التروية إلى جزء أو أكثر من القلب إلى موت الخلايا العضلية القلبية في هذه الأجزاء. تنتج الجلطة القلبية عن انسداد أحد الشرايين التاجية نتيجة لتخثر الدَّم بها، أو نتيجة للتصلب الدهني للشرايين. إنَّ الشفاء من هذا المرض ممكن إذا كان الجزء المُصاب من القلب صغيراً، ولا يُؤثر في انقباض القلب بوصفه وحدة وظيفية واحدة.

تحدث **الدبحة الصدرية Angina pectoris**، التي تعني حرفياً "ألم الصدر"، لأسباب مُشابهة لأسباب الجلطة القلبية، ولكنها ليست بشدتها. يحدث الألم عادةً في القلب، والكتف والذراع اليسرى. تُعدُّ الدبحة الصدرية إشارة تحذير إلى أن تروية عضلة القلب غير كافية، لكنها غير كافية لموت الخلايا العضلية.

تحدث **الجلطة الدماغية Strokes** نتيجة التمدد في تروية الدماغ بالدَّم. يمكن أن تتجم عن تمزق الأوعية بالدماغ (جلطة دماغية نزيفية)، أو عند انسداد شريان الدماغ عن طريق خثرة دموية، أو عن طريق التصلب الدهني للشرايين (الجلطة الناجمة عن نقص الأكسجين). تعتمد تأثيرات الجلطة الدماغية على شدة التلف الناتج، ومكان حدوثه.

**التصلب الدهني Atherosclerosis** هو تجمُّع المواد الدهنية في داخل الشرايين، وكمية غير طبيعية من العضلات الملساء، وترسبات الكوليسترول



100 μm

### الشكل 49-12

قلب ليمفاوي.

في الوضع الطبيعي، تكون كمية السائل الرَّاشح من الشعيرات الليمفاوية أكثر من كمية السائل العائد إليها عن طريق الخاصية الأسموزية. يعود ما تبقى إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الدوري المفتوح المُسمى **الجهاز الليمفاوي Lymphatic system**.

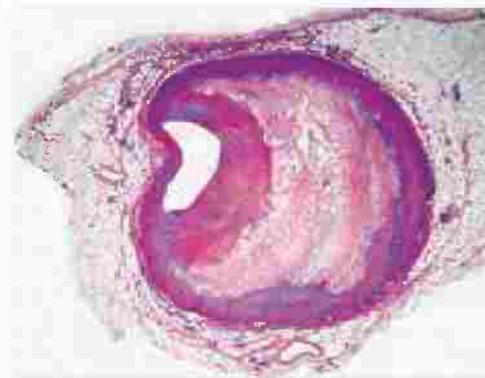
يتكون الجهاز الليمفاوي من الشعيرات الليمفاوية، والأوعية الليمفاوية، والعقد الليمفاوية، والأعضاء الليمفاوية، مثل الطحال والغدة الزعترية. يدخل السائل الزائد في الأنسجة إلى الشعيرات الليمفاوية ذات الطرف المغلق والتفافية العالية. يُدعى هذا السائل بعد دخوله الجهاز الليمفاوي، الليمف **Lymph**، يُمر الليمف بعد ذلك إلى الأوعية الليمفاوية الأكبر التي تمتلك تركيباً شبيهاً بالأوردة، وتمتلك صمامات تُمرر الليمف في اتجاه واحد (مُشابه للشكل 49-10). يدخل الليمف في النهاية إلى وعاءين لمفاويين رئيسيين، يصبان بعد ذلك في الوريد تحت الترقوي الأيمن والأيسر اللذين يقعان تحت عظام الترقوة.

يتحرك الليمف في الثدييات عن طريق دفعه بفعل انقباض العضلات الهيكلية التي تضغط على الأوعية الليمفاوية، لتدفع الليمف إلى الأمام بألية تُشبه عمل المضخة



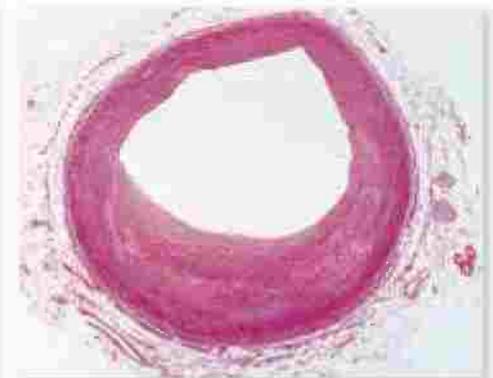
1000 μm

ج.



2500 μm

ب.



2000 μm

أ.

### الشكل 49-13

**التصلب الدهني** أ. شريان تاجي به انسداد صغير. ب. شريان يمتلك تصلباً دهنياً حاداً - مُعظم الممر تمَّ إغلاقه ببناء مواد على الجدار الداخلي للشريان. ج. شريان تاجي مُغلق تماماً.

أو الفايبرين، أو أي نوع من الحُطام الخلوي. هذه التجمُّعات تزيد من المقاومة الوعائية، ومن ثم تُقلل من تدفق الدَّم (49-13). يمكن أن يقل تضيق تجويف الشريان أكثر عن طريق تكوُّن الخثرات التي تنتج من التصلُّب الدهني. في الحالات الشديدة، قد يتم إغلاق الشريان بشكل كامل.

إن تراكم الكوليسترول في الأوعية الدَّمويَّة يتأثر بعوامل عدة، مثل مجموع تركيز الكوليسترول في المصل، ومستوى البروتينات المُختلفة النَّاقلة للكوليسترول. وبسبب عدم ذوبان الكوليسترول في الماء، فإنَّه يُنقل في الدَّم على شكل مُعقدات بروتينية دهنية. وهناك شكلان من هذه البروتينات الدهنية 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 "بالكوليسترول الجيد"، وتُدعى البروتينات الدهنية قليلة الكثافة "بالكوليسترول السيئ". إن سبب هذه التسمية هو قيام البروتينات الدهنية عالية الكثافة بنقل الكوليسترول خارج الدَّورة الدَّمويَّة إلى الكبد للتخلص منه. أما البروتينات الدهنية قليلة الكثافة فهي تنقل الكوليسترول إلى خلايا الجسم جميعها. تنشأ المُشكلة عندما تمتلك الخلايا كفايتها من الكوليسترول. هذا الشيء يُقلل من كمية مُستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة، ما يؤدي إلى ارتفاع مستوى هذه البروتينات الدهنية في الدَّم، التي ينتهي بها المطاف بالتسرُّب على الأوعية الدَّمويَّة.

هناك عوامل عدة تُشجِّع على حدوث التصلُّب الدهني مثل العوامل الوراثية، والتدخين، وارتفاع ضغط الدَّم، وتأثيرات الكوليسترول التي نوقشت سابقاً. إن التوقُّف عن التدخين أحد أفضل الإجراءات التي يأخذها المدخن ليقُلل من خطورة هذا المرض.

يحدث تصلُّب الشرايين Arteriosclerosis، عندما يترسَّب الكالسيوم على جُدر الشرايين، وهو يحدث عادةً بوصفه مرحلة مُتقدِّمة من التصلُّب الدهني. يعمل هذا المرض على إعاقة تدفق الدَّم، ويمنع توسُّع الشرايين. يجبر هذا النقص في مرونة الأوعية الدَّمويَّة القلب على العمل بشكل أكبر؛ حتى يزيد من ضغط الدَّم للمحافظة على تدفق الدَّم بشكل ثابت.

يضخ القلب الدَّم إلى الجهاز الشرياني، الذي يتشعب إلى شُرينات دقيقة. تصب هذه الشُرينات الدَّم في الشُعيرات الدَّمويَّة ذات الجدار الرقيق، وهناك تتم عملية تبادل المواد مع الأنسجة. يعود الدَّم إلى القلب عبر الوريدات والأوردة. يدفع ضغط الدَّم السوائل خارج الشرايين، وتعود معظم هذه السوائل إلى الأوردة بفعل الخاصية الأسموزية. إن ما تبقى من هذه السوائل بين الخلوية، ويُدعى اللِّيمف، يعود إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الليمفاوي. يُسبب نقص التروية مجموعة من الأمراض القلبية الوعائية، وهذه الأمراض تشمل الجلطة القلبية، والجلطة الدماغية، والتصلُّب الدهني، وتصلُّب الشرايين.

## تنظيم تدفق الدَّم وضغطه

5-49

يزيد الناتج القلبي في أثناء الإجهاد، حيث يزيد مُعدَّل ضربات القلب، ويزيد حجم الضربة. عند بداية الإجهاد، مثل ما يحدث عند الرُّكض، 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 البطينين، ومن ثم تُفَرِّغ المُحتويات بشكل كامل مع كلِّ ضربة قلب.

خلال التمرين، 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 تدفق الدَّم؛ بعضها يستقبل أكثر، وبعضها أقل. الشُرينات في بعض الأعضاء، كالجهاز الهضمي، تضيق، في حين تتوسع الشُرينات في العضلات العاملة والقلب.

### منعكس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الداخلي لضغط الدم

يعتمد ضغط الدَّم الشرياني على عاملين: الناتج القلبي والمقاومة لتدفق الدَّم في الجهاز الوعائي. هذه العلاقة يُعبَّر عنها كما يأتي:

ضغط الدَّم الشرياني (BP) = الناتج القلبي (CO) × مقاومة تدفق الدَّم (R) (R) يزداد ضغط الدَّم، في حالة زيادة مُعدَّل ضربات القلب، أو حجم الضربة (حيث يعمل الاثنان على زيادة الناتج القلبي)، أو عن طريق تضيق الأوعية، التي تزيد بدورها من مقاومة تدفق الدَّم. وعلى العكس من ذلك، يقلُّ ضغط الدَّم إذا انخفض معدل ضربات القلب، أو قلَّ حجم الضربة - مثلاً، في حالة الجفاف أو النَّزيف الشَّدِيد (نزف الدَّم).

على الرغم من أنَّ الجهاز العصبي الذاتي 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 يُبطئ مُعدَّل ضربات القلب

يتحكم الجهازُ العصبيُّ الذاتيُّ في مُعدَّل ضربات القلب. يتكون مركز القلب في النخاع المستطيل (جزء من الدماغ الخلفي؛ الفصل الـ 44) من مركزين عصبيين يعملان على تعديل عدد ضربات القلب، إذ يرسل المركز المُسرِّع للقلب Cardioacceleratory center إشارات عصبية عن طريق الأعصاب الودية المُسرَّعة للقلب إلى العقدة الجيبية الأذينية، والعقدة الأذينية البطينية، والعضلات القلبية. تُفرِّز هذه الأعصاب نورإبينفرين، الذي يزيد من مُعدَّل ضربات القلب. إنَّ تنبيه الجهاز العصبي الودي يزيد أيضاً من قوة انقباض القلب، ولهذا فالقلب يقذف كمية أكبر من الدم مع كل انقباض (حجم الضربة).

يقوم المركز المُبطئ Cardioinhibitory center بإرسال إشارات عصبية عن طريق ألياف نظير ودية موجودة في العصب الحائر إلى العقدة الجيبية الأذينية، والعقدة الأذينية البطينية. يُفرِّز العصب الحائر مادة أستيل كولين، التي تمنع تكوُّن السيالات العصبية في القلب وتقلل بذلك ضرباته.

### يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد

يُعرَّف الناتج القلبي Cardiac output بأنه كمية الدَّم التي يضخها القلب من كلِّ بطين في الدقيقة. يُحسب الناتج القلبي بضرب مُعدَّل ضربات القلب بحجم الضربة Stroke volume، الذي يمثل كمية الدَّم التي يقذفها كلُّ بطين في الانقباض الواحد (الضربة الواحدة). فمثلاً، إذا كان عدد ضربات القلب 72 في الدقيقة، وحجم الضربة 70 مللترًا، فإنَّ الناتج القلبي يساوي 5 لترات/دقيقة، التي تُقارب المُعدَّل الطبيعي في الإنسان في أثناء الرَّاحة.

(2) أدوستيرون. (3) الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم. (4) أكسيد النتريك.

الهرمون المانع لإدرار البول **Antidiuretic hormone**، ويُسمى الهرمون الفايض للأوعية الدموية **Vasopressin**، يُمرز من الفص الخلفي للغدة النخامية استجابةً لزيادة أسموزية بلازما الدم (انظر الفصل الـ 46). فمثلاً، في حالة العطش الشديد، يحدث نقص في حجم الدم. تفسرُ المُستقبلات الأسموزية الموجودة في تحت المهاد ذلك على شكل إحساس بالعطش، وتُحفز إفراز الهرمون. يعمل هذا الهرمون، بدوره، على تنشيط الكليتين لزيادة إعادة امتصاص الماء، مُخرجاً بولاً مُركّزاً. لهذا، فالشخص العطش يشرب ماءً أكثر، ويخرج بولاً أقل، وهذا يزيد حجم الدم، ويحافظ على الاتزان الداخلي (البيئة الداخلية ثابتة).

عندما يقل حجم الدم المُتدفق للكليتين، فإن مجموعة من الخلايا تبدأ بإفراز أنزيم يسمى رنين **Renin** في الدم. يعمل رنين على تنشيط بروتين الدم، أنجيوتنسين، الذي يُحفز انقباض الأوعية الدموية في أجزاء مُختلفة من الجسم، ويُحفز أيضاً إفراز هرمون أدوستيرون من القشرة الكظرية. يعمل هذا الهرمون على الكلية، ويُحفزها على إعادة امتصاص الصوديوم والماء إلى الدم (انظر الفصل الـ 46).

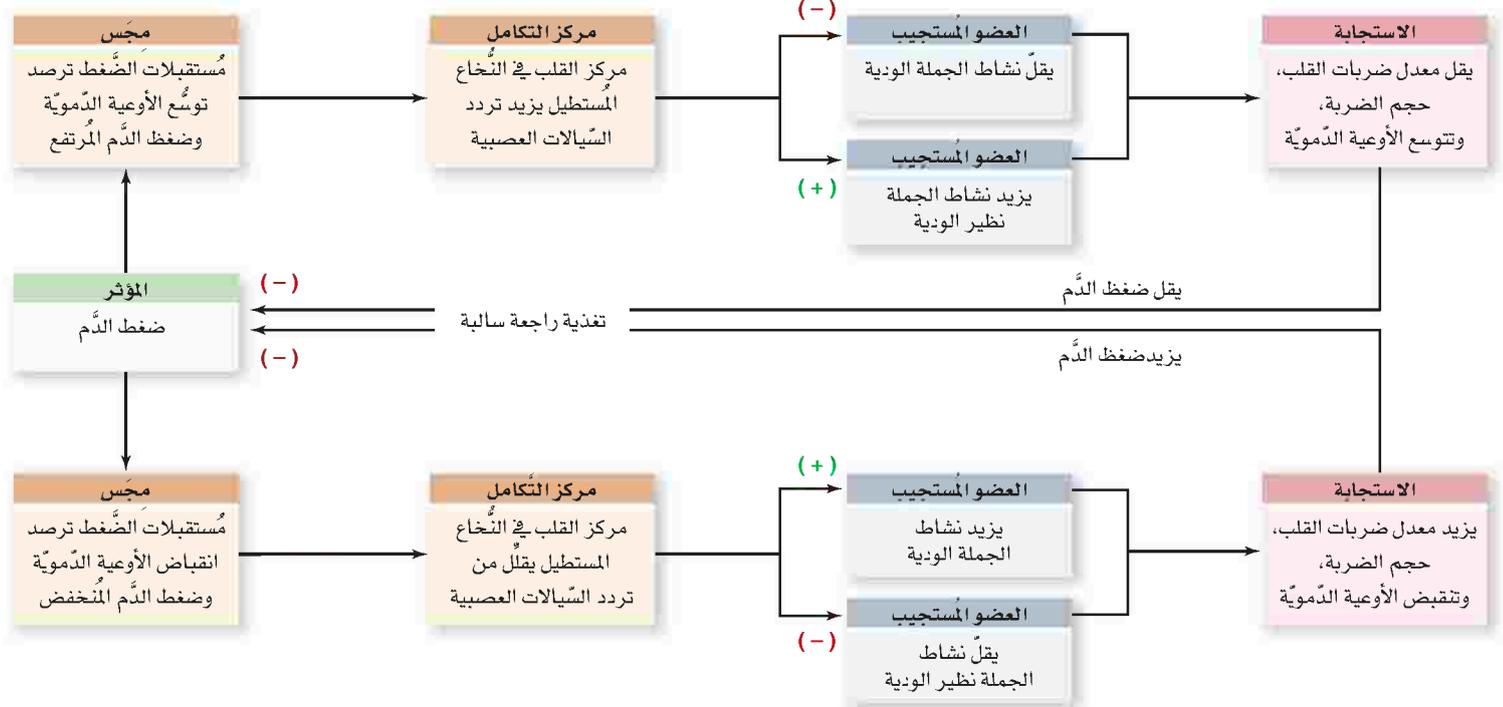
عند زيادة تركيز الصوديوم في الدم، تقل كمية أدوستيرون المُفرزة من القشرة الكظرية، ولهذا يقل رجوع الصوديوم والماء إلى الدم عن طريق الكليتين. حديثاً، استطاع العلماء اكتشاف زيادة إفراز الصوديوم في البول تحت تأثير هرمون آخر، هو الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم **Atrial natriuretic hormone**. يُفرز هذا الهرمون من الأذين بسبب زيادة حجم الدم. إن عمل هذا الهرمون يكمل دائرة التغذية الراجعة السلبية، مُقللاً بذلك حجم الدم وضغطه.

يُجسّ ضغط الدم الشرياني عن طريق مُستقبلات الضُغط **Baroreceptors** الموجودة في القوس الأبهرى والشرايين السباتية (انظر الفصل الـ 45). هذه المُستقبلات مُستقبلات حساسة للشد، والتمدد، وانقباض الشرايين. عندما تشعر هذه المُستقبلات بهبوط ضغط الدم، يقل عدد السيالات العصبية الصادرة منها والمتجهة إلى مركز القلب في الدماغ، هذا يؤدي إلى زيادة تنبيه الأعصاب الودية، ويقلل تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب والأعضاء الأخرى. وهذا يزيد معدل ضربات القلب، وحجم الضربة، وبذلك يزيد الناتج القلبي. ويُسبب هذا انقباض الأوعية الدموية في الجلد والأمعاء، مُسبباً زيادة في مقاومة التدفق. تؤدي هذه مجتمعة لزيادة ضغط الدم، فتغلق دائرة التغذية الراجعة في هذا الاتجاه (الشكل 49-14 الأعلى).

عند إحساس مُستقبلات الضُغط بارتفاع ضغط الدم، يزيد عدد السيالات العصبية المُرسلة منها إلى مركز القلب. هذا يعطي تأثيراً معاكساً، حيث يُقلل من تنبيه الأعصاب الودية، ويزيد تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب. يؤدي هذا إلى نقص مُعدل ضربات القلب وحجم الضربة ليُقلل بذلك من الناتج القلبي. يرسل مركز القلب أيضاً إشارات عصبية مُسبباً توسع (انبساط) الأوعية الدموية في الجلد والأمعاء، مُقللاً بذلك من مقاومة تدفق الدم. تؤدي هذه مجتمعة إلى تقليل ضغط الدم، فتغلق بذلك دائرة التغذية الراجعة في هذا الاتجاه. لهذا، يمكن القول: إن رد فعل مُستقبلات الضُغط يُشكلُ تغذية راجعة سلبية استجابةً للتغير في ضغط الدم (الشكل 49-14، الأسفل).

### تنظيم حجم الدم عن طريق الهرمونات

يعتمد ضغط الدم جزئياً على حجم الدم الكلي؛ لأن ذلك يؤثر في الناتج القلبي. يسبب نقصان حجم الدم انخفاضاً في ضغط الدم، إذا كان هناك ثبات في العوامل الأخرى. يتأثر حجم الدم بالهرمونات الأربعة الآتية: (1) الهرمون المانع لإدرار البول.

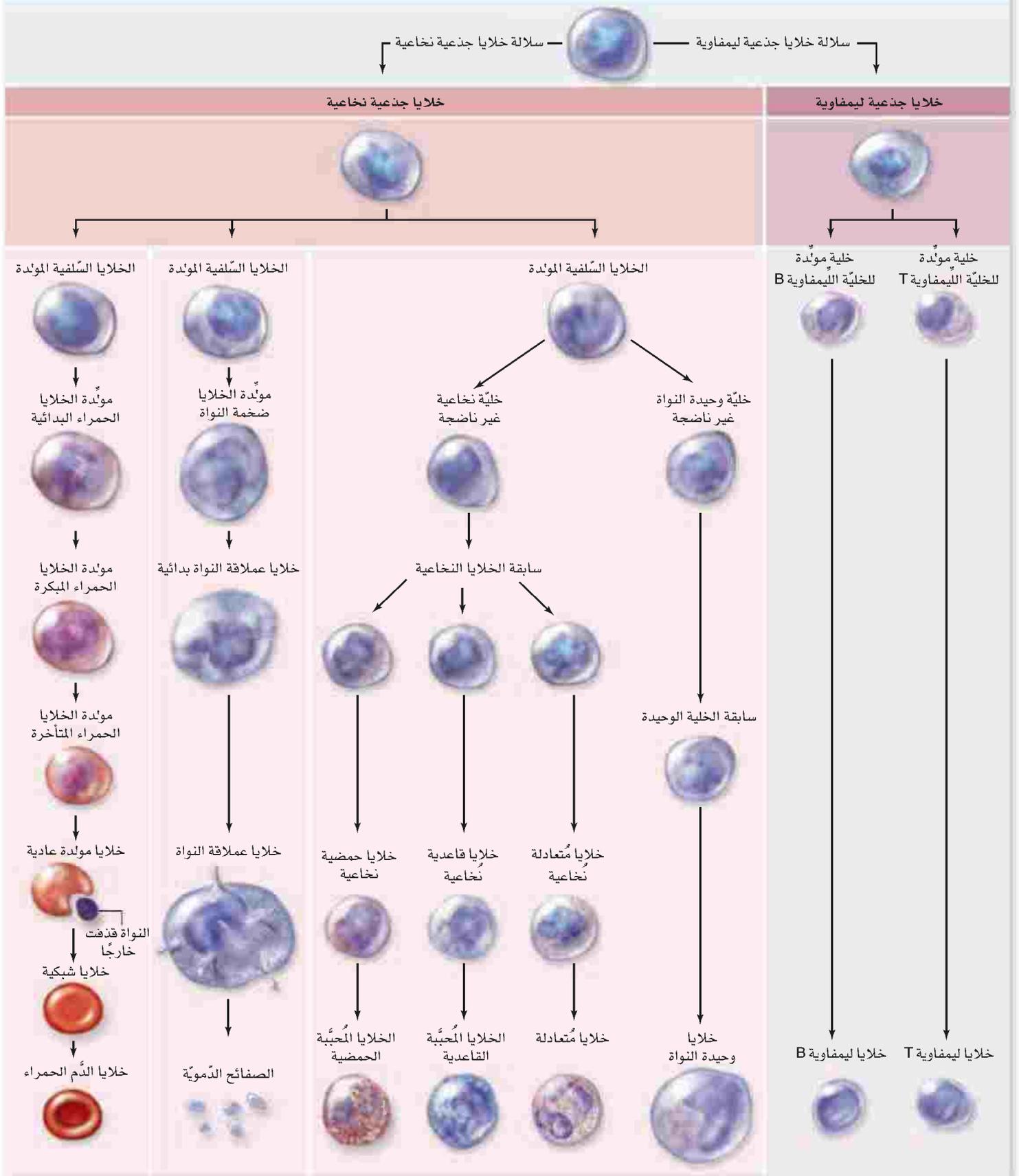


الشكل 49-14

تتحكم دورات التغذية الراجعة السالبة لمُستقبلات الضُغط بضغط الدم. تتحكم مُستقبلات الضُغط العائدة للجزء الوارد من دورة التغذية الراجعة في ضغط الدم. يتناسب تردد السيالات العصبية من مُستقبلات الشد (التمدد) تناسباً طردياً مع ضغط الدم. تُعالج هذه المعلومات في مركز القلب الموجود في النخاع المُستطيل. الجزء الصادر من هذه الدورة يتضمن الأعصاب الودية، ونظير الودية التي تغذي القلب. تستطيع هذه السيطرة زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، أو حجم الضربة، لزيادة أو تقليل ضغط الدم استجابةً إلى إشارات عصبية قادمة من مُستقبلات الضُغط، بلازما الدم.



خلايا جذعية مُتعددة القدرات



الشكل 49-16

الخلايا الجذعية وإنتاج العناصر المشكلة.

## تَتَضَمَّنُ العنصرُ المُشكَّلةُ الخَليَا والصَّفائِحُ الدَّمويَّةُ

تتضمنُ العنصرُ المُشكَّلةُ Formed elements في الدَّم خَليَا الدَّم الحمرَاء، وخَليَا الدَّم البيضاء، والصَّفائِحُ الدَّمويَّة. كل واحد من هذه العناصر يمتلك وظائف مُحدَّدة للحفاظ على صحة الجسم واتزانهِ الداخلي.

### خَليَا الدَّم الحمرَاء Red blood cells

يحتوي كلُّ ملليمتر واحد على ما يُقارب خمسة ملايين خَليَّة دم حمرَاء، Erythrocytes. ويُسمَّى الجزء الذي تحتله خَليَا الدَّم الحمرَاء من المجموع الكلي لحجم الدَّم الهيماتوكريت Hematocrit، أو حجم خَليَا الدَّم المترابطة؛ يُقدَّر هذا الحجم، في الإنسان، بـ 45% من حجم الدَّم الكلي تقريباً.

تشبه خَليَا الدَّم الحمرَاء في الشَّيْبَات قطعة حلوى الدونات، قرصية الشكل ومقعرة من الوجهين. في الثدييات، تفتقر خَليَا الدَّم الحمرَاء الناضجة للنواة. تحتوي هذه الخَليَا في الفقريات على هيموجلوبين، الصبغة التي ترتبط بالأكسجين وتنقله. (سنناقش صبغة الهيموجلوبين لاحقاً في هذا الفصل عندما نتحدث عن النَّفْس). في الفقريات، يوجد الهيموجلوبين في خَليَا الدَّم الحمرَاء، أما في اللافقريات، فتوجد الصبغة المُرتبطة بالأكسجين (ليس دائماً هيموجلوبيناً) في البلازما.

### خَليَا الدَّم البيضاء White blood cells

تُشكِّل خَليَا الدَّم البيضاء Leukocytes أقل من 1% من خَليَا الدَّم في الإنسان؛ حيث تكون نسبة خَليَا الدَّم البيضاء إلى الحمرَاء 1 أو 2 إلى 1000. تمتلك خَليَا الدَّم البيضاء حجماً أكبر وأنوية، مُقارنةً مع خَليَا الدَّم الحمرَاء. تستطيع خَليَا الدَّم البيضاء مُغادرة الشَّعيرات الدَّمويَّة من خلال الفراغات بين الخَليوية إلى السَّائل النَّسيجي المُحيط.

تحتوي خَليَا الدَّم البيضاء على أنواع مُختلفة من الخَليَا، ولكلِّ واحدة من هذه الخَليَا دور خاص في الدَّفَاع عن الجسم ضد المخلوقات الدَّقيقة والمُهاجمة والمواد الغريبة الأخرى، كما سيوصِّف في (الفصل الـ 51). تضم خَليَا الدَّم البيضاء المُحبِّبة Granular leukocytes الخَليَا المُعادلة، والخَليَا الحمضية، والخَليَا القاعدية، وجميعها اكتسبت تسميتها بحسب خصائص اصطباغ الحبيبات الموجودة في السيتوبلازم. تضم خَليَا الدَّم البيضاء غير المُحبِّبة Nongranular leukocytes خَليَا وحيادات النواة، والخَليَا اللَّيمفاوية. في الإنسان، تُشكِّل الخَليَا المُعادلة الجزء الأكبر، ثم تليها بالترتيب الخَليَا اللَّيمفاوية، فالخَليَا وحيدة النواة، فالخَليَا الحمضية، فالخَليَا القاعدية.

### الصَّفائِحُ الدَّمويَّة Platelets

هي أجزاء خَليوية نتجت عن تحطُّم خَليَا كبيرة في نخاع العظم. يبلغ قطر هذه الصَّفائِح 3 ميكرومترات تقريباً. تُفرز الصَّفائِح الدَّمويَّة عوامل مُخثِّرة

(بروتينات) في الدَّم، بعد جرح الوعاء الدَّموي. بوجود هذه العوامل، يتحول مولد الفايبرين إلى خيوط غير دائبة تُسمَّى الفايبرين. تتجمع هذه الخيوط بعد ذلك لتُشكِّل الخثرة الدَّمويَّة (الجلطة الدَّمويَّة).

## العناصر المُشكَّلة تُنتج من خَليَا جذعية

تمتلك العناصر المُشكَّلة عمراً مُحدَّداً، ولهذا يجب أن تُجَدَّد باستمرار. إنَّ كثيراً من أجزاء الخَليَا القديمة يتَّم هضمها عن طريق خَليَا البلعمة الموجودة في الطحال؛ على الرغم من ذلك، فإنَّ بعض نواتج هضم الخَليَا القديمة، مثل الحديد والأحماض الأمينية، تُستخدم في تصنيع مكونات الدَّم الجديدة. يبدأ تكوين العناصر المُشكَّلة للدَّم في نخاع العظم، كما ذكرنا سابقاً في (الفصل الـ 47). تتطور مُعظم مُكوِّنات الدَّم من خَليَا تُسمَّى خَليَا جذعية مُتعدِّدة القدرات Pluripotent stem cells (انظر الفصل الـ 19). يتم إنتاج خَليَا الدَّم في نخاع العظم، وتُسمَّى العملية إنتاج خَليَا الدَّم Hematopoiesis. تولَّد هذه العملية نوعين من الخَليَا الجذعية، هما: الخَليَا الجذعية اللَّيمفاوية التي تُنتج الخَليَا اللَّيمفاوية، والخَليَا الجذعية النَّخاعية التي تُنتج ما تبقى من خَليَا الدَّم (الشكل الـ 49-16).

إذا قلَّت وفرة الأكسجين في الدَّم، فإنَّ الكليتين تحوِّلان بروتين البلازما إلى هرمون إيرثروبويتين Erythropoietin. يُحفِّز هذا الهرمون إنتاج خَليَا الدَّم الحمرَاء من خلال عملية تُسمَّى تكوُّن خَليَا الدَّم الحمرَاء Erythropoiesis. في الثدييات، تفقد خَليَا الدَّم الحمرَاء أنويتها قبل أن تنطلق إلى الدُّورة الدَّمويَّة. على العكس من ذلك، فإنَّ خَليَا الدَّم الحمرَاء الناضجة في الفقريات الأخرى تبقى ذات أنوية. الخَليَا ضخمة النواة مثال على خَليَا ملتزمة Committed cell تتشكِّل في نخاع العظم من الخَليَا الجذعية. تتكسَّر هذه الخَليَا إلى قطع سيتوبلازمية مُكوِّنة الصَّفائِح الدَّمويَّة.

### استقصاء

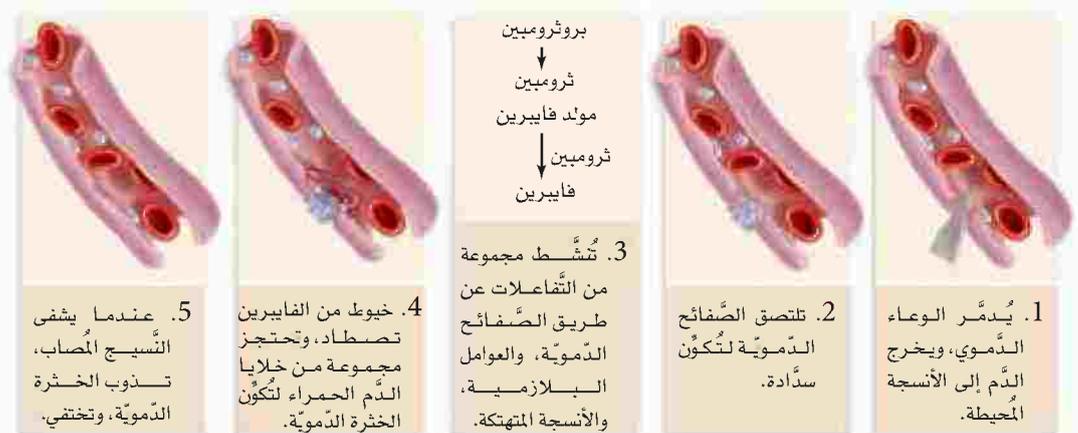
لماذا تعتقد أن استخدام إيرثروبويتين بوصفه دواءً مُنع في الدُّورات الأولمبية وبعض الرياضات الأخرى؟

## تخثُّر الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفَاعلات الأنزيمية (السَّلال الأنزيمي)

عندما ينقطع الوعاء الدَّموي أو يتمزَّق، فإنَّ العضلات الملساء فيه تنقبض، مُسبِّبة تضيقاً له. تتجمَّع الصَّفائِح الدَّمويَّة عند مكان الجرح (القطع) يلتصق بعضها ببعض وبالأُنسجة المُحيطة بها مشكلةً بذلك سدَّادة (الشكل الـ 49-17). تُبْنَى الصَّفائِح الدَّمويَّة، والعوامل البلازمية، والجزيئات التي تُطلق من النَّسيج التالف سلسلة من التَّفَاعلات الأنزيمية.

### الشكل 49-17

تجلُّط الدَّم. يتشكِّل الفايبرين من بروتين ذائب، يُسمَّى مولد الفايبرين. يُحفِّز هذا التَّفَاعل عن طريق أنزيم الثرومبين، الذي يتشكِّل من أنزيم غير نشط يُدعى سابقاً ثرومبين. يعدُّ تنشيط الثرومبين آخر خطوة في مجموعة التَّفَاعلات الأنزيمية التي تنتج الجلطة الدَّمويَّة، عندما يتلف أو يُجرح الوعاء الدَّموي.



## تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

تحتوي البلازما؛ الجزء السائل من الدم، على أنواع مختلفة من المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، وتحتوي على البروتينات والأيونات. تتضمن العناصر المشكلة للدم من الخلايا وأجزاء الخلايا (الصفائح الدموية). تحتوي خلايا الدم الحمراء على هيموجلوبين، وتنقل الأكسجين. تمتلك خلايا الدم البيضاء وظائف متخصصة؛ فهي تحمي الجسم من المخلوقات الدقيقة الخلوية المسببة للمرض، وتشارك الصفائح الدموية في عملية تخثر الدم. يتضمن هذا سلسلة من التفاعلات الأنزيمية لتكون الفايبرين من مولد الفايبرين.

إن أهم نواتج سلسلة التفاعلات هذه هو بروتين مولد الفايبرين، الذائب في البلازما، الذي يتحول إلى فايبرين غير ذائب في بلازما الدم. تقوي هذه الخيوط من الفايبرين السداة التي تشكلت من تجمع الصفائح الدموية، عن طريق انقباض الفايبرين. السداة المكونة من الصفائح الدموية، والفايبرين، وخلايا الدم الحمراء العالقة تكون الخثرة الدموية (الجلطة).

بعد شفاء النسيج التالف (الجرح)، تبدأ عملية إذابة الجلطة الدموية. هذه العملية مهمة؛ لأن تكسر الخثرة وانتقالها عبر الدورة الدموية قد يسبب انسداد الأوعية الدموية في الدماغ، مكوناً ما يدعى الجلطة الدماغية، أو في القلب، مسبباً الجلطة القلبية.

يملك كثير من البرمائيات البالغة، والزواحف، والطيور، والثدييات رتتين لإنجاز التنفس الخارجي. في الحيوانات البحرية والبرية التي تعيش على اليابسة، تشكل هذه الأعضاء التنفسية عالية التروية الدموية مكان انتشار الأكسجين للدم، وخروج ثاني أكسيد الكربون منه. ويكون اتجاه انتشار الغاز في أنسجة الجسم، معاكساً لما يحدث في الأعضاء التنفسية.

في هذا الفصل، سنناقش آلية عمل الأجهزة التنفسية وتركيبها وتطورها، إضافة إلى مبادئ انتشار الغازات بين الدم والأنسجة.

### يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأغشية

حيث إن الأغشية الخلوية يجب أن تحاط بالماء لتكون ثابتة، فإن البيئة الخارجية التي يتم من خلالها تبادل الغازات تكون دائماً مائية. ينطبق هذا حتى على الفقريات التي تعيش على اليابسة؛ ففي هذه الحالة، يذوب الأكسجين في طبقة رقيقة من السائل الذي يغطي السطوح التنفسية.

في الفقريات، تنتشر الغازات إلى داخل الطبقة المائية المغطية للخلايا الطلائية التي تبطن الأعضاء التنفسية. إن عملية الانتشار هذه سالبة، ولا تحتاج إلى طاقة، وتعتمد على اختلاف فرق تركيز الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على جانبي الغشاء، وعلى درجة ذوبانها في الأغشية البلازمية. في حالة الغازات الذائبة، يُعبر عن تركيز الغازات بالضغط؛ سنناقش ذلك بعد قليل.

بشكل عام، يتحكم في معدل الانتشار بين منطقتين علاقة تُعرف بقانون (فك) للانتشار **Fick's law of diffusion**. ينص قانون فك للغازات الذائبة على أن معدل الانتشار ( $R$ ) يتناسب طردياً مع فرق الضغط ( $\Delta p$ ) على جانبي الغشاء ومساحة المنطقة ( $A$ ) التي تم من خلالها الانتشار. إضافة إلى ذلك، يتناسب معدل الانتشار عكسياً مع المسافة ( $d$ ) التي يحدث خلالها الانتشار. ويعتمد ثابت الانتشار الخاص بالجزيء،  $D$ ، على حجم الجزيء، ونفاذية الغشاء، ودرجة الحرارة. ويمكن التعبير عن قانون فك، بالصيغة الآتية:

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

حدثت هناك تغييرات تطورية في آلية التنفس لزيادة فاعلية عملية الانتشار (انظر الشكل 18-49).

يمكن زيادة فعالية معدل الانتشار  $R$  بإحداث التغييرات الآتية: (1) زيادة مساحة السطح الذي يتم من خلاله الانتشار،  $A$ ؛ (2) تقليل المسافة التي يحدث من خلالها الانتشار،  $d$ ؛ أو (3) زيادة فرق التركيز،  $\Delta P$ . لقد تضمنت عملية تطور الأجهزة التنفسية تغييرات في هذه العوامل جميعها.

من أهم وظائف الجهاز الدوري الحصول على الغازات، وتوزيعها، وإزالتها لدعم أنسجة الجسم. إن من أهم التحديات الفسيولوجية التي تواجهها المخلوقات متعددة الخلايا الحصول على كمية الأكسجين الكافي، والتخلص من ثاني أكسيد الكربون (الشكل 18-49). يُستخدم الأكسجين في الميتوكوندريا في عملية التنفس الخلوي، تُنتج هذه العملية ثاني أكسيد الكربون بوصفه فضلات (انظر الفصل الـ 7). يتضمن التنفس على مستوى أجهزة الجسم مجموعة من العمليات ليست موجودة على مستوى الخلية، تتراوح هذه العمليات من ميكانيكية التنفس إلى تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الأعضاء التنفسية.

تُظهر اللافقرات تنوعاً كبيراً في الأعضاء التنفسية، مثل النسيج الطلائي، والقصب، والخياشيم. بعض الفقريات، مثل الأسماك، ويرقات البرمائيات، تستخدم أيضاً الخياشيم. أما البرمائيات البالغة، فتستخدم الجلد أو أنسجة طلائية أخرى بوصفها عضواً مساعداً أو عضواً تنفسياً خارجياً رئيساً.



الشكل 18-49

فقمة البحر بطّل تنفسي. يفوض هذا الحيوان إلى أعماق البحر أكثر من أي حيوان بحري آخر، مثل الحيتان، وسلاحف البحر، وأفيال البحر، حيث يستطيع هذا الحيوان وقف التنفس مدة أكثر من ساعتين، صاعداً وهابطاً في البحر، ويتحمل الغوص المتكرر دون المعاناة من أي مشكلات تنفسية ظاهرة.

## عظمت إستراتيجيات تطورية من انتشار الغازات

لا يمكن الحصول على الكمية المناسبة من الأكسجين التي تحتاج إليها عملية التنفس الخلوي باستخدام الانتشار وحده إذا زادت المسافة عن نصف مليمتر بين مصدر الأكسجين ومكان حدوث التنفس الخلوي. أعاققت 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 كافياً لها، حتى إن كانت على شكل مستعمرات (الشكل 49-19 أ)، لكن معظم الحيوانات مُعدّدة الخلايا تحتاج إلى تراكيب تكيفية لتزيد، وتُحسّن من عملية تبادل الغازات.

## زيادة فرق الضغط (التركيز)

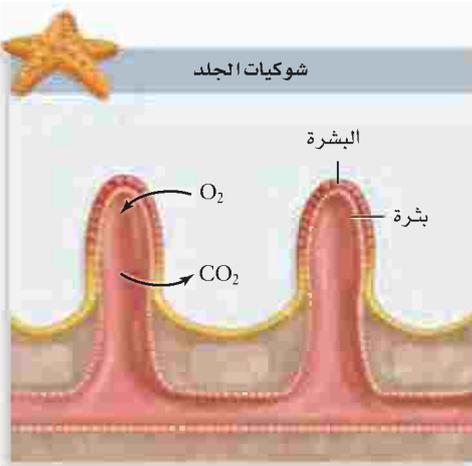
معظم شعب اللاقريات تنقصر إلى الأعضاء التنفسية المُخصّصة، إلا أنها طوّرت وسائل تُحسّن من عملية الانتشار. كثير من المخلوقات الحية صنعت تياراً مائياً يعمل على تغيير الماء بشكل مستمر فوق السطوح التنفسية؛ وتقوم الأهداب،

عادةً، بعمل هذا التيار. وبسبب هذا التدفق المستمر للماء، فإن التركيز الخارجي للأكسجين لا يتغير على طول مسار الانتشار، وعلى الرغم من أن بعض جزئيات الأكسجين التي دخلت إلى المخلوق الحي قد أزيلت من الماء المحيط، فإن الماء الجديد المُستمر يحل محل الماء الخالي من الأكسجين. وهذا يؤدي إلى زيادة فرق التركيز -  $\Delta p$  في معادلة فِك.

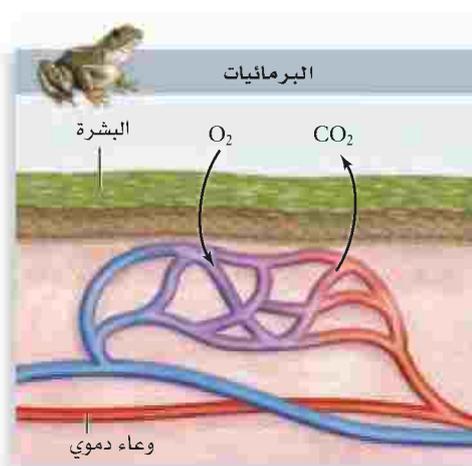
## زيادة مساحة السطح وتقليل المسافة

تمتلك اللاقريات الأكثر تعقيداً (الرّخويات، ومفصليات الأرجل، وشوكيات الجلد) والفقريات، أعضاء تنفسية زادت من مساحة السطح المُتوافر لعملية الانتشار، مثل الخياشيم، والقصبات الهوائية، والرّئات. هذه التّكيفات تُقرب ما بين البيئة الخارجية (الهواء أو الماء) والبيئة الداخليّة، مثل الدّم والليمف الدموي، التي عادةً ما تدور خلال الجسم. لهذا زادت الأعضاء التنفسية مُعدّل الانتشار بزيادة مساحة السطح ( $A$ ) وتقليل المسافة ( $d$ ) التي على الغازات قطعها.

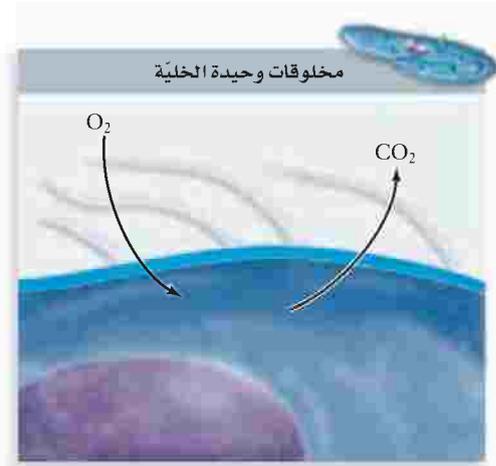
تبادل الأكسجين وثنائي أكسيد الكربون بين المخلوقات الحية وبيئتها يُعظّم (يصل إلى أقصى حدوده) زيادة فرق التركيز، ومساحة السطح، وتقليل المسافة التي يجب أن تقطعها هذه الغازات.



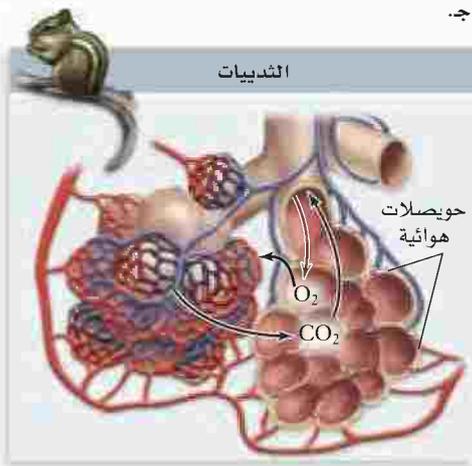
ج.



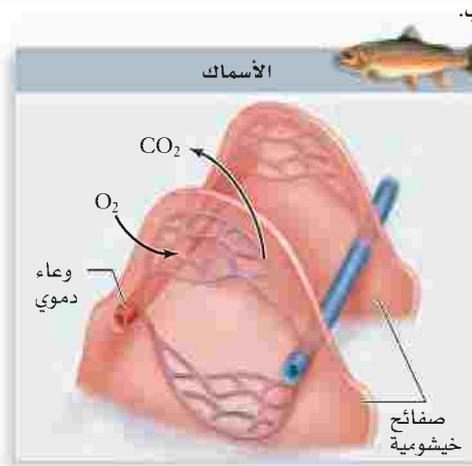
ب.



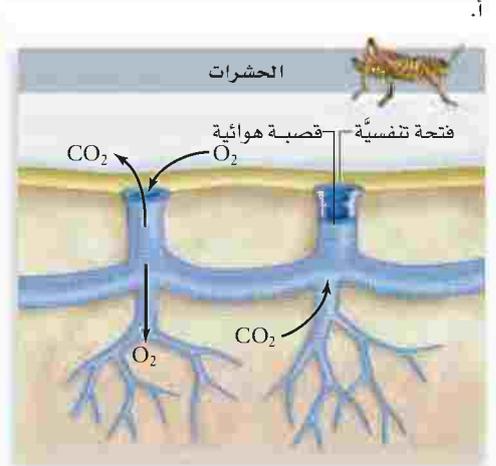
أ.



و.



هـ.



د.

## الشكل 19-49

أجهزة تبادل الغازات المُختلفة في الحيوانات. أ. تنتشر الغازات مباشرة إلى المخلوقات وحيدة الخلية. ب. البرمائيات وحيوانات أخرى تتنفس عبر الجلد. البرمائيات أيضاً تتبادل الغازات من خلال الرئتين. ج. تمتلك شوكيات الجلد زوائد بشرية تزود المخلوق بمساحة سطح تنفسي أكبر. د. تتنفس الحشرات من خلال نظام القصبات واسع الانتشار. هـ. خياشيم الأسماك تزود الأسماك بمساحة سطح تنفسية عالية جداً وتبادل تيار متعاكس. و. الحويصلات الهوائية في رئتي الثدييات تزود الثدييات بمساحة سطح تنفسية عالية، ولكنها لا تسمح بتبادل تيار متعاكس.

## الخياشيم، والتنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

في القشريات، تقع الحجرة الخيشومية بين الجسم والهيكل الخارجي الصلب للحيوان. تحتوي هذه الحجرة على الخياشيم، وتفتح إلى السطح تحت الأطراف. وتُسبب حركة الأطراف سحب الماء عبر هذه الحجرات، ومن ثم تولد تياراً فوق الخياشيم.

### خياشيم الأسماك العظمية مُغطاة بالغطاء الخيشومي

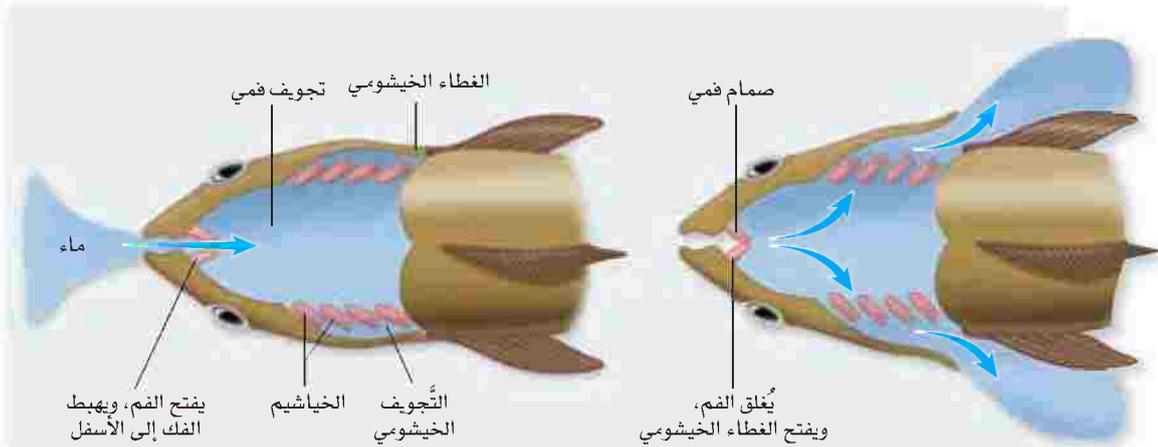
تقع الخياشيم في الأسماك العظمية بين التجويفين الفمي، والخيشومي الذي يحتوي على الخياشيم (الشكل 49-20). يعمل هذان التجويفان مثل مضختين تتمددان بشكل متبادل لتُحرك الماء إلى الفم، وعبر الخياشيم، ثم إلى خارج السمكة من خلال فتحة الغطاء الخيشومي *Operculum*.

تمتلك بعض الأسماك العظمية التي تسبح باستمرار، مثل أسماك التونا، غطاء خيشومياً غير متحرك. تسبح هذه الأسماك وفمها مفتوح جزئياً، دافعة الماء بشكل مستمر فوق الخياشيم، وتُعرف هذه العملية التهوية بالقوة *Ram ventilation* (الشكل 49-20). على الرغم من ذلك، تمتلك معظم الأسماك العظمية غطاء خيشومياً مرناً. مثل، سمك اللشك، وهو سمك يُمسك و"يلق" على ظهر سمك القرش وكتفيه. يستخدم هذا السمك التهوية بالقوة عندما تكون أسماك القرش سباحة، ولكنه يضخ الماء عن طريق الأغشية الخيشومية عندما يتوقف سمك القرش عن السباحة. هناك أربعة أقواس خيشومية *Gill arches* على كل جانب من رأس السمكة. كل قوس يتكون من صفيين من الخيوط الخيشومية، ويحتوي كل خيط من هذه الخيوط على صفائح غشائية رقيقة، تبرز إلى الخارج في مسار تدفق الماء (انظر الشكل 49-21). يمر الماء عبر هذه الصفائح في اتجاه واحد.

في كل صفيحة، يمر الدم مُعكساً لاتجاه حركة الماء. يدعى هذا الترتيب تدفق التيار المتعاكس *Countercurrent flow*. يعمل هذا الترتيب على زيادة (بأقصى حد) نسبة الأكسجين في الدم عن طريق زيادة فرق تركيز الأكسجين على طول مسار الانتشار، فتزيد  $\Delta p$  في قانون (فك) للانتشار. الفائدة العائدة من هذا الترتيب موضحة في (الشكل 49-22 أ). يضمن تدفق التيار المتعاكس أن يبقى فرق تركيز الأكسجين بين الدم والماء المحيط قائماً على طول الصفيحة الخيشومية. يسمح هذا للأكسجين باستمرار الانتشار على طول الصفيحة، ولهذا يكون للدم الذي يغادر الخياشيم تركيز مرتفع للأكسجين، وهو قريب من تركيز الأكسجين الموجود بالماء الداخل إلى الخياشيم.

الشكل 49-20

كيف تتنفس الأسماك العظمية. تقع الخياشيم بين التجويفين: الفمي والخيشومي. يحدث التنفس على مرحلتين. يفتح الصمام الفمي، ويهبط الفك إلى الأسفل، ساحباً الماء إلى التجويف الفمي، في حين يكون التجويف الخيشومي مغلقاً. بعد ذلك، يُغلق الصمام الفمي، ويُفتح الغطاء الخيشومي، دافعاً الماء عبر الخياشيم إلى الخارج.



الخياشيم *Gills* امتدادات نسيجية مُتميزة تدفع نحو الماء. يمكن أن تكون الخياشيم بسيطة، كما في بثرات شوكلات الجلد (انظر الشكل 49-19 ج)، أو معقدة، مثل الخياشيم كثيرة الالتواءات في الأسماك (الشكل 49-19 هـ). إن مساحة سطح الخياشيم الكبيرة التي يتم عبرها الانتشار مكنت المخلوقات الحية البحرية من استخلاص كمية أكسجين من الماء أكبر بكثير من الكمية التي يمكن أخذها عن طريق الجلد وحده. في هذا الجزء، سنركز على الخياشيم الموجودة في الحيوانات الفقرية.

تؤدي السطوح الرطبة دوراً في تبادل الغازات في بعض الفقريات واللافقريات. يشكّل تبادل الغازات عبر الجلد إستراتيجية شائعة في كثير من البرمائيات، ومفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، مثل الحشرات التي طوّرت نظام قصبات هوائية يسمح بتبادل الغازات عبر هيكلها الخارجي الصلب.

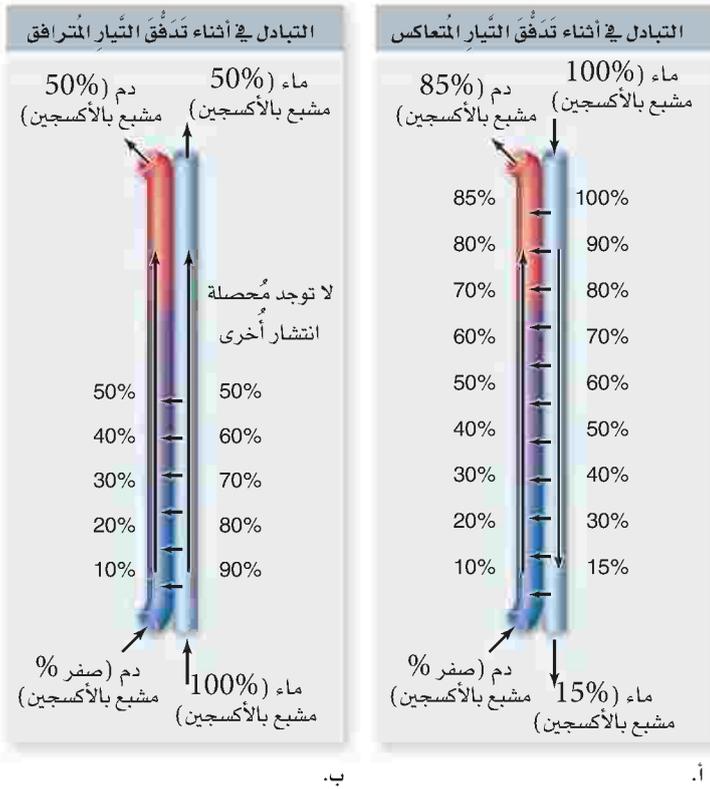
### الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير الناضجة

الخياشيم الخارجية ليست موجودة داخل تراكيب الجسم. من الأمثلة على الفقريات التي تحتوي على الخياشيم الخارجية يرقات 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. إن الخياشيم كثيرة الشعب تقاوم هذه الحركة، جاعلةً هذا النوع من التنفس غير فعّال إلا في الحيوانات الصغيرة. ومن المساوئ أيضاً، سهولة التلف، إذ إن الخياشيم الخارجية تمتلك نسيجاً طلائياً رقيقاً لتبادل الغازات.

### الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات

طوّرت أنواع أخرى من الحيوانات البحرية حجرات خيشومية *Branchial chambers*، تضخ الماء فوق الخياشيم الساكنة. يفتح تجويف العبء الداخلي للرخويات نحو الخارج وهو يحتوي على الخياشيم. ويسبب انقباض الجدار العضلي لتجويف العبء جرّ المياه إلى الداخل، ومن ثم طرحها.

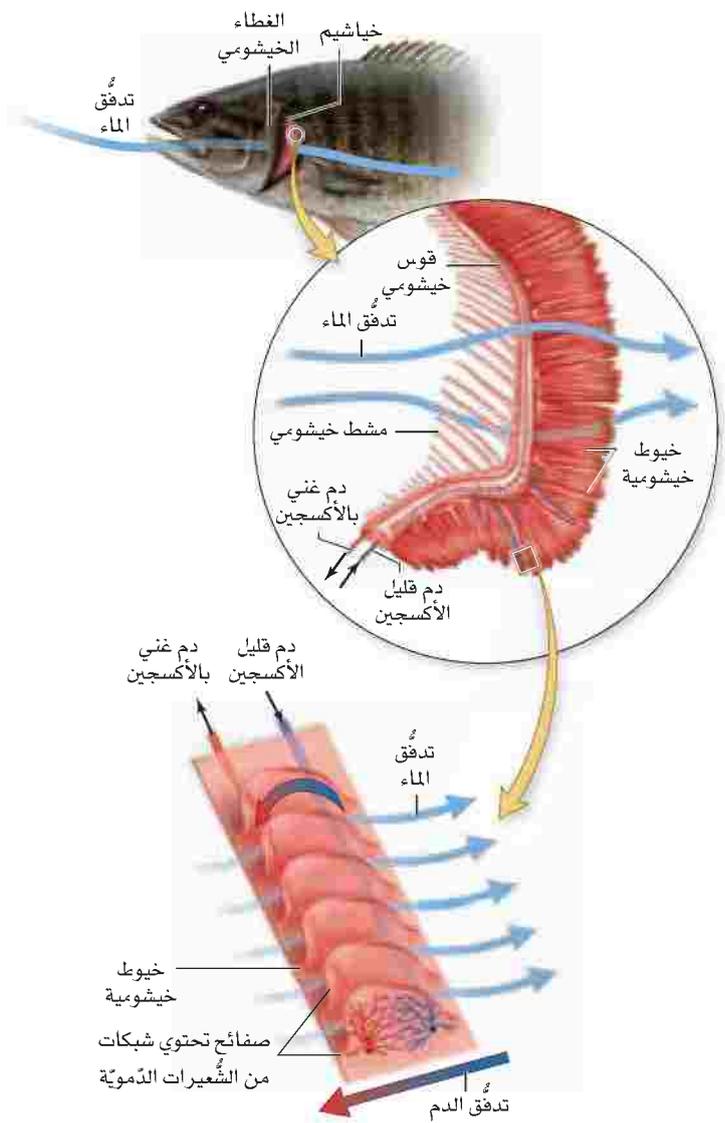


الشكل 49-22

التبادل التبادلي المتعاكس. تسمح هذه العملية بتحميل الدم بالأكسجين بشكل فعال جداً. عندما يتدفق الدم والماء في اتجاهين متعاكسين (أ)، يكون الفرق الأولي في تركيز الأكسجين بين الدم والماء قليلاً، لكنه كافٍ لانتشار الأكسجين من الماء إلى الدم. وكلما زاد انتشار الأكسجين إلى الدم، يرتفع تركيز الأكسجين فيه، يُقابل الدم ماء يمتلك تركيزاً أعلى من الأكسجين. عند كل نقطة، يكون تركيز الأكسجين أعلى في الماء، ولهذا يستمر تدفق الأكسجين من الماء إلى الدم. في هذا المثال، يحتوي الدم تركيزاً من الأكسجين يبلغ 85%. عندما يتدفق الماء والدم في الاتجاه نفسه (ب)، ينتشر الأكسجين من الماء إلى الدم بسرعة في البداية، لكن بعد ذلك يقل معدل الانتشار كلما انتشر الأكسجين من الماء إلى الدم، حتى يتساوى تركيز الأكسجين في الماء والدم في النهاية. في هذا المثال، لا يزيد تركيز الأكسجين في الدم على 50%.

### يحتاج التنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر

للأكسجين وثنائي أكسيد الكربون القدرة على عبور الجلد في بعض الفقريات (انظر الشكل 49-19 ب). في معظم الأحيان، تكون هذه الفقريات بحرية، مثل البرمائيات وبعض السلاخف، وتمتلك نسيجاً طلائياً عالي التروية الدموية. تُسمى عملية تبادل الأكسجين وثنائي أكسيد الكربون عبر الجلد التنفس الجلدي Cutaneous respiration. في البرمائيات، يُعدُّ التنفس الجلدي مساعداً لعمل الرئتين. وعلى الرغم من بعض الحالات غير الشائعة، فإن بعض برمائيات اليابسة، مثل السلمندر، تعتمد على التنفس الجلدي بشكل كامل.



الشكل 49-21

تركيب الخياشيم في الأسماك. يمر الماء عبر القوس الخيشومي فوق الخيوط (من اليسار إلى اليمين في الرسم). يمر الماء دائماً عبر الصفائح في الاتجاه المتعاكس لاتجاه تدفق الدم من خلال الصفائح. إن نجاح عمل الخياشيم يعتمد على التدفق المتعاكس لتيار الدم والماء.

إذا كان اتجاه حركة الماء والدم نفسه، فإن التدفق يكون مترافقاً Concurrent (الشكل 49-22 ب). في هذه الحالة، يقل فرق التركيز على طول الصفيحة الخيشومية بشكل سريع حالما يفقد الماء الأكسجين للدم، ولهذا فإن مُحصلَة انتشار الأكسجين تقل، ثم تتوقف عندما تصل إلى مرحلة الاتزان. تُعدُّ خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التنفسية فعالية، بسبب وجود تبادل الغازات عن طريق التيار المتعاكس.

يدخل الهواء إلى القصبات الهوائية من خلال فتحات مُتخصّصة في الهيكل الخارجي تُسمى **الفتحات التنفسية Spiracles**. تُفتح هذه الفتحات وتُغلق في معظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة عن طريق صمامات. إن القدرة على إغلاق هذه الفتحات التنفسية للتقليل من فقدان الماء كان من أهم التكيفات التي سهّلت عملية غزو هذه المخلوقات لليابسة.

الخياشيم تراكيب كثيرة التقسيمات لتسمح بزيادة مساحة السطح الذي يتم من خلاله التبادل. في خياشيم الأسماك العظمية، يتدفق الدم في اتجاه معاكس لتدفق الماء. تدفق التيار المتعاكس هذا يُعظّم تبادل الغازات، جاعلاً خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التنفسية كفاءة. تعتمد بعض البرمائيات على التنفس الجلدي، وخاصة وهي في طور البرقة. في مفصليات الأرجل، سمح تطور نظام القصبات الهوائية المزود بفتحات تنفسية بإجراء تبادل الغازات على الرغم من وجود الهيكل الخارجي وسمح لها بغزو اليابسة.

من بين الزواحف البحرية، تستطيع السلاحف ذات الغطاء اللين أن تغمر نفسها في رواسب النهر ساعات عدة دون أن تستخدم التهوية الرئوية. في هذا المستوى القليل من النشاط، يقدم التنفس الجلدي الأكسجين الكافي للأنسجة. تستخدم مُترلجات البرك الشائعة كذلك التنفس الجلدي ليساعدها على البقاء مغمورة. في فصل الشتاء، تستطيع هذه السلاحف البقاء مغمورة في الماء أياماً عدة دون حاجة إلى تنفس الهواء.

## نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل

ليس لمفصليات الأرجل عضو تنفسي واحد. فالجهاز التنفسي لمعظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة يتكون من قنوات صغيرة، مُتشعبة مُبطنة بمادة الكيوتيكل تُسمى **القصبات الهوائية Tracheae** (انظر الشكل 49-19 د). هذه القصبات، تتشعب في النهاية إلى **قُصبيات هوائية دقيقة Tracheoles** جداً، وهي سلسلة أنابيب تنقل الغازات إلى جميع أجزاء جسم مفصليات الأرجل. تكون هذه القُصبيات الهوائية على اتصال مباشر مع الخلايا، وينتشر الأكسجين مباشرة عبر الغشاء الخلوي للخلايا.

## الرئتان

9-49

وبسبب وجود قوة الجاذبية، فإن الهواء يُشكل ضغطاً للأسفل. يُستخدم جهاز مقياس الضّغط لقياس ضغط الهواء، حيث القيمة 760 ملم زئبقي هي مقدار ضّغط الهواء عند سطح البحر. كذلك يُعرف هذا الضّغط بأنه يساوي **ضّغطاً جويّاً واحداً 1 atmosphere (1 atm)**.

يُسهّم كل نوع من الغازات في المجموع الكلي للضّغط الجوي بحسب نسبة مجموع الجزيئات الموجودة. ويُسمى الضّغط الذي يُسهّم به غاز ما **الضّغط الجزئي Partial pressure**. ويُشار إليه بـ  $P_{N_2}$ ،  $P_{O_2}$ ،  $P_{CO_2}$ ، وهكذا. يكون الضّغط الجزئي لـ  $CO_2$ ،  $O_2$ ،  $N_2$  عند مستوى سطح البحر، كما يأتي:

$$P_{N_2} = 79.02\% \times 760 = 600.6 \text{ ملم زئبقي}$$

$$P_{O_2} = 20.95\% \times 760 = 159.2 \text{ ملم زئبقي}$$

$$P_{CO_2} = 0.03\% \times 760 = 0.2 \text{ ملم زئبقي}$$

لا يعيش الإنسان مدة طويلة على ارتفاعات أعلى من 6000 م. وعلى الرغم من أنّ الهواء هناك يحتوي على 20.95% أكسجين، فإنّ الضّغط الجوي هو 380 ملم زئبقي تقريباً، ولهذا يكون  $P_{O_2}$  80 ملم زئبقي ( $20.95\% \times 380$ )، وهذه نصف كمية الأكسجين المتوافرة عند سطح البحر.

في الأجزاء القادمة، سوف نصف التنفس في الفقريات التي تمتلك رئة، مبدئين بالزواحف والبرمائيات. وسنُلخص بعد ذلك الرئتين في الثدييات، والرئتين في الطيور التي تكيفت وتخصّصت بشكل كبير.

## رئات البرمائيات والزواحف امتدادات مُتخصّصة من القناة الهضمية

رئات البرمائيات تُشكل ما يُشبه كيساً يبرز من القناة الهضمية (الشكل 49-24). على الرغم من احتواء السطح الداخلي لهذه الأكياس على انتشاءات، فإن مساحة السطح المتوافرة لعملية التبادل في البرمائيات أقل من مساحة السطح في رئات الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تتصل كل رئة في البرمائيات بالجزء الخلفي من تجويف الفم، أو البلعوم، ويتحكم صمام، يُدعى المزمار، في فتح الممر من هذه الأجزاء إلى الرئة وإغلاقه.

على الرغم من الكفاءة العالية للخياشيم بوصفها أعضاء تنفسية في البيئة البحرية، فإنها استُبدلت في الحيوانات التي تعيش على اليابسة لسببين رئيسيين، هما:

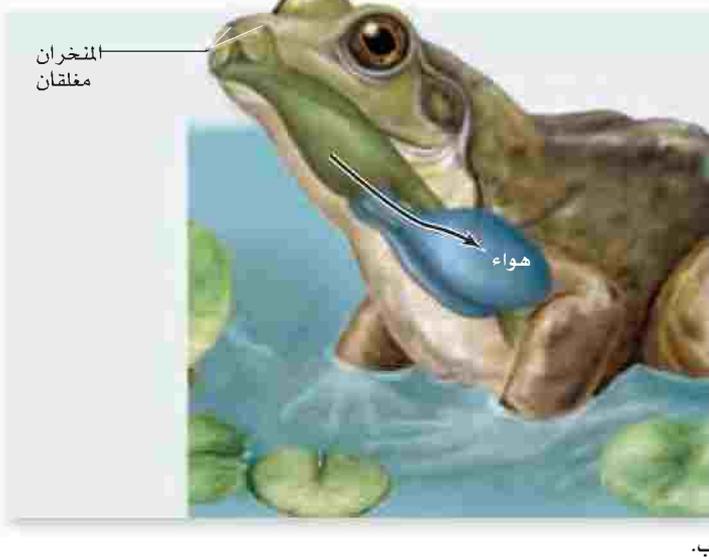
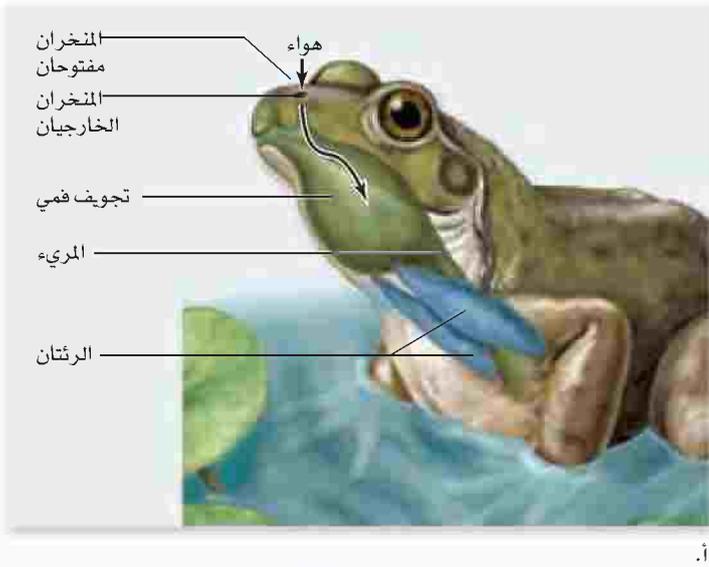
- 1. الهواء أقل دعامة من الماء.** لا تمتلك الصفائح الخيشومية دعامة بنيائية قوية؛ لذا تعتمد على الماء من أجل ذلك. فإذا أُخرجت الأسماك من الماء، على الرغم من وجود الأكسجين، فإنها تختنق بسرعة، لأنّ الخياشيم تُصبح كتلة من الأنسجة. على العكس من ذلك، تستطيع الممرات الداخلية مثل القصبات الهوائية والرئتين البقاء مفتوحة، حيث تمتلك هذه الأجسام التراكيب الدعامية التركيبية اللازمة.
- 2. تبخر الماء.** عادةً ما يكون الهواء غير مشبع ببخار الماء، إلا بعد هطل المطر مباشرة. ولهذا، فإنّ المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة تفقد الماء باستمرار إلى الجو. تمتلك الخياشيم مساحة سطح كبيرة تجعلها تفقد كمية كبيرة من الماء.

تقلّل الرئة **Lung** هذا التبخر، حيث تُمرّر الهواء إلى ممرات أنبوبية مُتشعبة. إنّ نظام القصبات الهوائية في مفصليات الأرجل يستخدم أيضاً الأنابيب الداخلية للتقليل من التبخر.

يتشبع الهواء المار في الممرات التنفسية ببخار الماء قبل أن يصل إلى المناطق الداخلية للرئة. في هذه المناطق، يوجد غشاء رطب رقيق يسمح بعملية تبادل الغازات. باستثناء الطيور، تستخدم الفقريات التي تعيش على اليابسة جميعها مجموعة مُتجانسة من الغازات التي تلامس سطوح التبادل الغازي. على العكس من مرور الماء في اتجاه واحد الذي يُعدّ فعلاً جداً في الخياشيم، فإنّ الغازات تمر إلى الرئتين، ومنهما عبر الممرات الهوائية نفسها، أي نظام التدفق ثنائي الاتجاه. تمتلك الطيور جهازاً تنفسياً استثنائياً، وسنرى ذلك لاحقاً.

## التنفس بالهواء يستفيد من الضّغط الجزئي للغازات

يحتوي الغاز الجاف على 78.09% نيتروجين، و20.95% أكسجين، و0.93% أرجون وغازات خاملة أخرى، و0.03% ثاني أكسيد الكربون. تجعل تيارات الحمل الحراري الجو مُحافظاً على ثبات هذه التركيبة لارتفاع يصل إلى 100 كم على الأقل، على الرغم من أنّ كمية هذه الغازات (عدد الجزيئات) في الهواء تقل كلما ارتفعنا إلى الأعلى (الشكل 49-23).



أ.

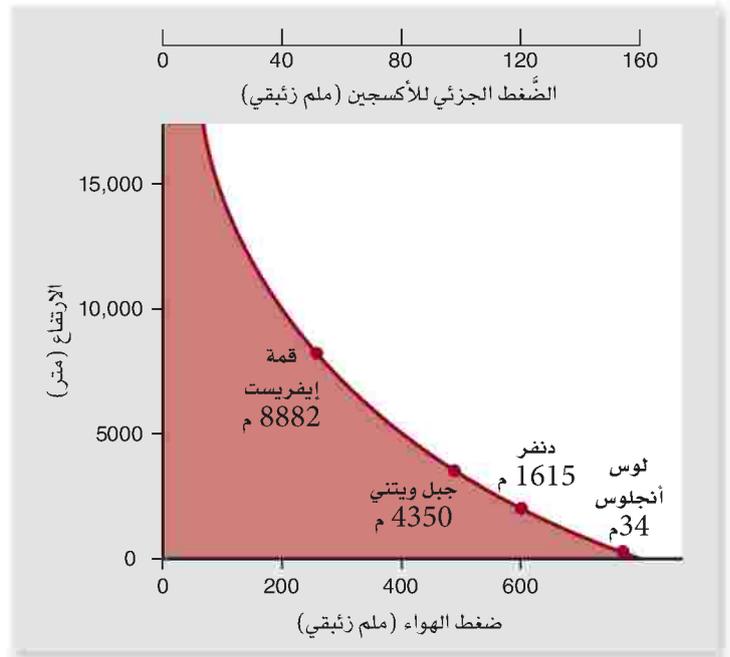
ب.

### الشكل 24-49

رئتا البرمائيات. كل رئة لهذا الضفدع هي امتداد للقناة الهضمية، وتعبأ بالهواء عن طريق تكوين ضغط موجب في التجويف الفمي. أ. يتمدد التجويف الفمي ويتدفق الهواء من خلال فتحات الأنف. ب. تُلغق فتحتا الأنف، وينضغط (ينكمش) تجويف الفم، وهذا يحدث ضغطاً موجباً يُستخدم لملء الرئتين. تنمقر الرئة في البرمائيات إلى التراكيب الموجودة في رئات الحيوانات الفقرية الأخرى التي تعيش على اليابسة والتي تعطىها مساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات، ولهذا فهي ليست فعالة مثل رئات الفقريات الأخرى.

### الرئتان في الثدييات زادت مساحة السطح بشكل كبير

الحيوانات داخلية الحرارة، مثل الطيور والثدييات، تمتلك مُعدلاً عالياً ومستمرًا من عمليات الأيض. تمتلك هذه المجموعات من الفقريات أجهزة تنفسية مُعقّدة وذات كفاءة عالية مقارنة مع الحيوانات ذات الدّم البارد. إنّ تطور هذه الأجهزة جاء ليُلبي الطلب الزائد على التنفس الخلوي في هذه الحيوانات ذات الدّم الحار.



### الشكل 23-49

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 أوكسجين الجو بين قمة إيفريست وجبل ويتني؟

تنفس البرمائيات بطريقة تختلف عن الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تجبر البرمائيات الهواء على الدُخول إلى رئاتها؛ حيث تعمل على ملء تجويف الفم بالهواء (الشكل 24-49 أ)، وتُغلق فمها وفتحتي الأنف لديها، ومن ثم تقوم برفع سقف تجويف الفم. هذا يجعل الهواء يندفع إلى الرئتين بطريقة مُشابهة لاستخدام أسطوانة الغاز المضغوط في ملء بالون (الشكل 24-49 ب). ويُسمى هذا التنفس طريقة **الضّغط الموجب Positive pressure breathing**؛ في الإنسان، يشبه ذلك عملية إدخال الهواء بقوة إلى رئتي شخص ما عن طريق عمل التنفس الاصطناعي عن طريق الفم.

الرّواحف التي تعيش على اليابسة تمتلك جلدًا جافًا، قاسيًا، وحرشفيًا لا يمنع فقط الجفاف، لكنه يمنع التنفس الجلدي، الذي تستخدمه كثير من البرمائيات كذلك. توسّع الرّواحف أقباصها الصدرية عن طريق انقباضات عضلية. يُنشئ هذا الأمر نقصًا في الضغط داخل رئاتها مقارنة مع الجو المحيط بها، إنّ الضّغط الجوي العالي من الخارج يدفع الهواء إلى داخل رئات هذه الحيوانات. هذا النوع من التّهوئة يُسمى التنفس بطريقة **الضّغط السلبي Negative pressure breathing** حيث «يسحب» الهواء إلى داخل الحيوان بدلًا من أن «يدفع».

تمتلك رئات الرّواحف مساحة سطح أكبر من رئات البرمائيات، ولهذا تُعدّ فعاليتها أكبر في تبادل الغازات. إنّ التنفس الجلدي، قد يحدث، مع ذلك، في بعض الرّواحف، مثل أفاعي البحر.

أكثر من 80 م<sup>2</sup>، أو ما يُعادل 42 مرة مساحة سطح الجسم. وستناقش تفاصيل عملية التبادل بين الشعيرات الدموية والحوصلات الهوائية في الأجزاء المقبلة.

### جهاز التنفس في الطيور جهاز تدفق عالي الكفاءة

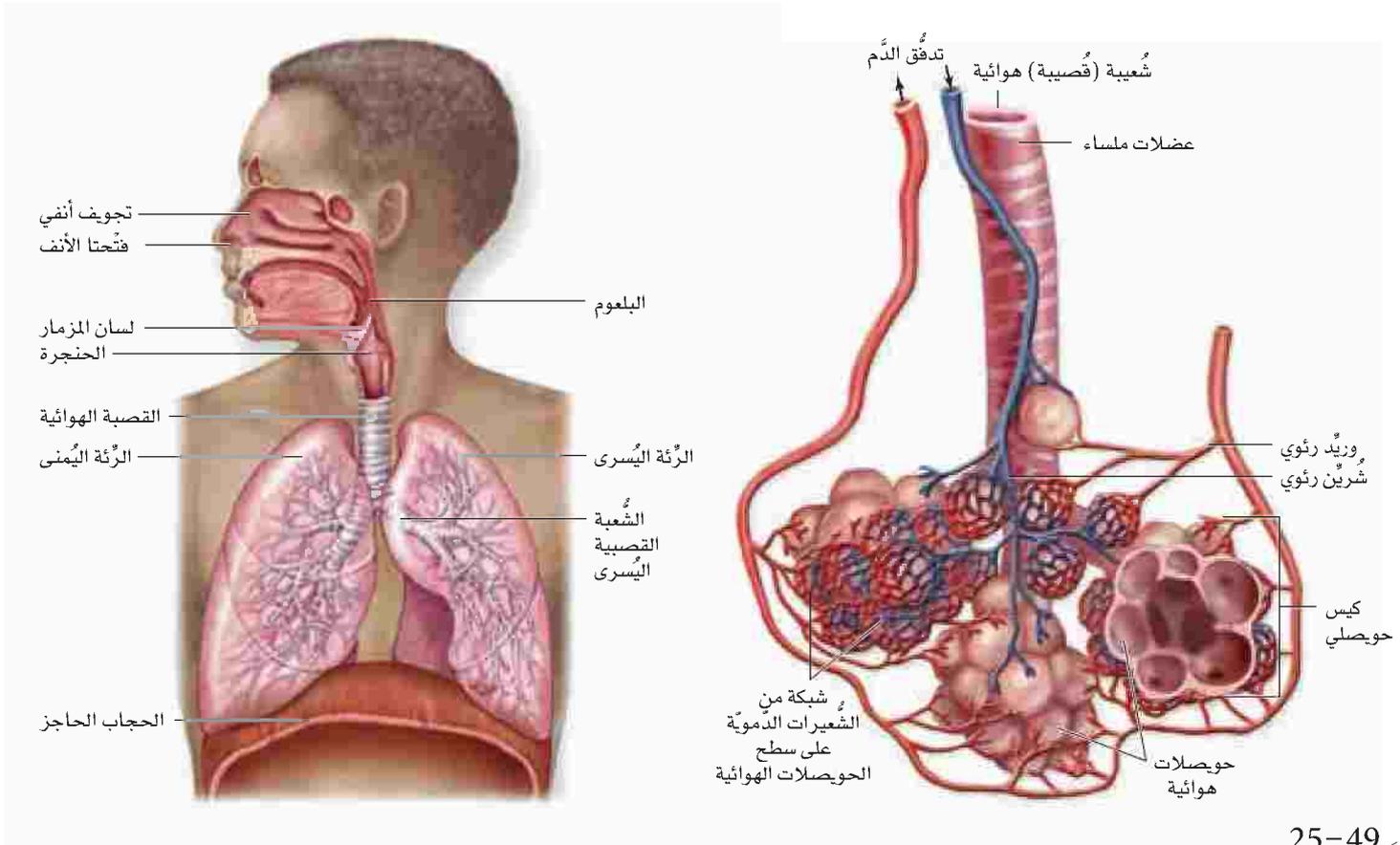
الجهاز التنفسي في الطيور ذو تركيب فريد، إذ يزود الطيور بتنفس أكثر فاعلية مقارنة مع الفقريات الأخرى على اليابسة، وبصورة تختلف عما هو عليه الحال في رئة الثدييات التي تنتهي بحوصلات هوائية مغلقة النهايات. تدفع الرئة في الطيور الهواء إلى أوعية هوائية متعددة صغيرة تُسمى القصبات الجانبية Parabronchi، التي يحدث فيها تبادل 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 الأخرى التي تعيش على اليابسة، يختلط الهواء النقي الداخل مع الهواء «القديم»، الأفقر بالأكسجين المتبقي من عملية التنفس السابقة. لا تُفرغ الرئتان في البرمائيات، والزواحف، والثدييات محتوياتها من الغازات بشكل كامل. أما في الطيور، فالهواء النقي فقط هو الذي يدخل إلى القصبات الجانبية، ويخرج الهواء «القديم» من طريق آخر. إن هذا الاتجاه الأحادي في تدفق الهواء يحدث بسبب وجود الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية التي تميز الطيور (الشكل 49-26 أ). عندما يتم أخذ الهواء في أثناء الشهيق، فإن هذه الجيوب تتمدد وتمتلئ بالهواء، وعندما يحدث الزفير، فإنها تتضغظ (تنقبض) دافعة الهواء إلى الرئتين.

تحتوي رتتا الثدييات على ملايين الحوصلات الهوائية Alveoli، وهي أكياس صغيرة تتجمع مثل قلوب العنب (الشكل 49-25). يزود هذا كل رئة بمساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات. تتكون كل حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خلية واحدة، ويحاط بالشعيرات الدموية التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا. ولهذا، فإن المسافة  $d$  التي تقطعها الغازات قليلة جدًا: فقط 0.5 – 1.5 ميكرومترًا.

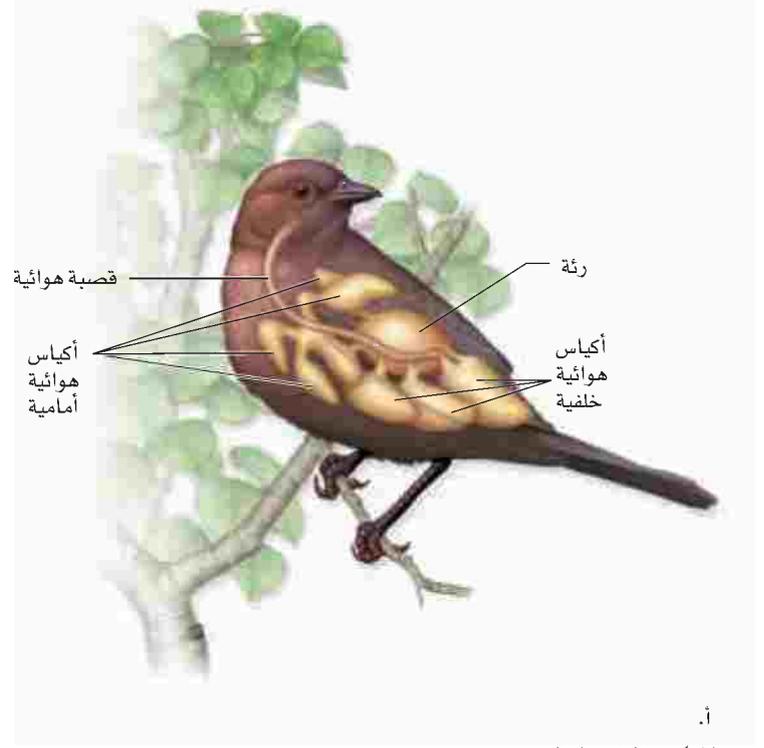
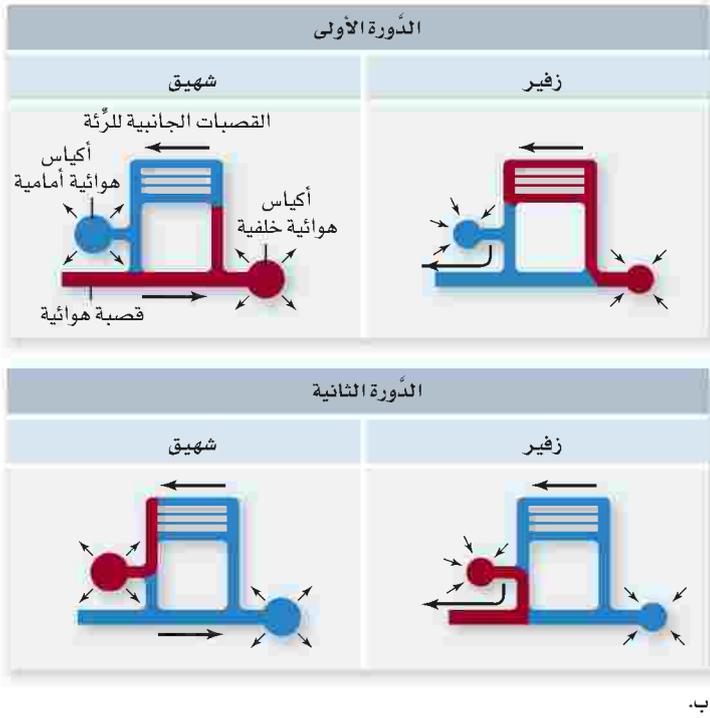
يؤخذ الهواء عن طريق الفم والأنف، ثم يمر إلى البلعوم، ومن ثم إلى الحنجرة Larynx (صندوق الصوت)، بعد ذلك يمر الهواء من خلال فتحة في الحبال الصوتية، تُسمى المزمار Glottis، إلى أنبوب مدعم بحلقات غضروفية لها شكل حرف C، تُسمى القصبة الهوائية Trachea. تُستخدم القصبة الهوائية في الفقريات وفي مفصليات الأرجل لتشكل الأنابيب التنفسية. تتشعب القصبة الهوائية في الثدييات إلى شعبتين هوائيتين Bronchi: يميني ويسري، تدخل كل منهما إلى رئة، ومن ثم تتفرع إلى شعبيات هوائية Bronchioles توصل الهواء إلى الحوصلات الهوائية.

تحاط الحوصلات الهوائية بشبكة كبيرة من الشعيرات الدموية. يحدث معظم التبادل بين الهواء والدّم عبر جدران الحوصلات الهوائية. إن تشعب القصبات الهوائية، ووجود عدد كبير من الحوصلات الهوائية زاد من مساحة السطح كثيرًا بالمقارنة مع البرمائيات والزواحف. في الإنسان، هناك ما يقارب 300 مليون حويصلة هوائية في كل رئة، ومجموع مساحة السطح الموجودة لعملية الانتشار



الشكل 49-25

الجهاز التنفسي للإنسان وتركيب الرئة في الثدييات. تمتلك رتتا الثدييات مساحة سطح كبيرة بسبب امتلاكها ملايين الحوصلات الهوائية التي تتجمع عند نهايات القصبات الهوائية. يعمل هذا على تبادل الغازات بشكل فعال مع الدّم.



الشكل 26-49

**كيف تتنفس الطيور.** أ. تمتلك الطيور جهازاً من الأكياس الهوائية، مُقسّماً إلى مجموعتين: أمامية وخلفية، وهي تمتد بين الأعضاء الداخلية وفي العظام. ب. يحدث التنفس عبر دورتين: في الأولى، يُسحب هواء الشهيق (مُبيّن باللون الأحمر) من القصبة الهوائية إلى الأكياس الهوائية الخلفية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الرئتين. وفي الدورة الثانية يُسحب الهواء من الرئتين إلى الأكياس الهوائية الأمامية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. يكون مرور الهواء عبر الرئتين دائماً في الاتجاه نفسه، من الخلف إلى الأمام (من اليمين إلى اليسار في هذا الرسم).

من أن هذا النظام يمتلك القدرة الكبيرة على استخلاص الأكسجين من الهواء مقارنة مع رئة الثدييات.

بسبب هذه التكيّفات التنفسية، فإنّ العصفور الدوريّ يمكن أن يعيش على ارتفاع يقارب 6000 م، أمّا الفأر، الذي يملك كتلة الجسم نفسها ومعدّل الأيض نفسه كذلك، فإنه سيموت بسبب قلة الأكسجين في وقت قصير.

الفقرات التي تعيش على اليابسة تأخذ الهواء إلى رئتين تشبه الأكياس تزود هذه الفقرات بمساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات. يُساعد التنفس الجلدي على تبادل الغازات في بعض البرمائيات والزواحف المائية. يُعدّ الجهاز التنفسيّ في الطيور من أكثر الأجهزة كفاءة مقارنة مع الفقرات الأخرى التي تعيش على اليابسة، حيث يملك تدفقاً هوائياً في اتجاه واحد يتقاطع مع تيار الدم المُتدفّق بزاوية 90° في الرئتين.

يحدث التنفس في الطيور على دورتين (الشكل 26-49 ب). تتضمن كلّ دورة شهيقاً وزفيراً، لكن الهواء الذي يُؤخذ في الشهيق في الدورة الأولى لا يتم إخرجه حتى الدورة الثانية.

في حالة الشهيق، تتمدّد الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية، إلا أن الهواء يدخل في حالة الشهيق هذه إلى الأكياس الخلفية فقط، وتمتلئ الأكياس الأمامية بالهواء المسحوب من الرئتين. في حالة الزفير، يخرج الهواء من الأكياس الهوائية الأمامية إلى خارج الجسم، أمّا الهواء فيخرج من الأكياس الهوائية الخلفية إلى الرئتين. تُعاد هذه العملية في الدورة الثانية.

إنّ تدفقّ الهواء في اتجاه واحد يسمح بكفاءة تنفسية كبيرة: يتدفق الدم من خلال رئة الطيور بزاوية 90° بالنسبة إلى تدفقّ الهواء. هكذا تدفقّ عرضي التيار، ليس بفاعلية تدفق التيار المتعاكس الذي يستخدم زاوية 180° في خياشيم الأسماك، على الرغم

## تراكيب التهوية وآلياتها

10-49

الحوصلات الهوائية يملك ضغطاً جزئياً مقداره 105 ملميمترات زئبقية تقريباً. يؤدي هذا الاختلاف في ضغط الغازات،  $\Delta p$  في معادلة (فك)، المُقدّر بـ 65 ملميمتراً زئبقياً، إلى حركة الأكسجين نحو الدم. يُعادر الدم الرئتين، نتيجة هذا التبادل، بضغط جزئيّ للأكسجين مقداره نحو 100 ملميمتر زئبقي. كما ترى، تقوم الرئتان بعمل فعال، لكنه ليس كاملاً، من ناحية تزويد الدم بالأكسجين. هذه التغيرات في  $P_{O_2}$  للدم، وكذلك التغيرات في ثاني أكسيد الكربون في البلازما (يُشار إليها بـ  $P_{CO_2}$ )، موضّحة في (الشكل 27-49).

يوجد ما يقارب 30 بليون شعيرة دموية في كلّ رئة، أي نحو 100 شعيرة دموية لكلّ حويصلة هوائية. لهذا، يمكن تخيل الحويصلة الهوائية على أنها فقاعة هوائية صغيرة جداً يغطّي سطحها كلّ بالدم. يحدث تبادل الغازات بسرعة كبيرة عند السطح البييني؛ بين الدم والحوصلات الهوائية.

يعود الدم من الدورة الجهازية، منزوعاً منه الأكسجين، ويمتلك ضغطاً جزئياً للأكسجين ( $P_{O_2}$ ) يقارب 40 ملميمتراً زئبقياً. بالمقارنة، فإنّ مزيج الغاز في

## تركيب الرئة ووظيفتها تدعم الدورة التنفسية

يُعطى السطح الخارجي للرئة في الإنسان وتدييات أخرى بغشاء رقيق يُسمى غشاء الجنب الحشوي **Visceral pleural membrane**، في حين يُبطن غشاء الجنب الجداري **Parietal pleural membrane** الجدار الداخلي للتجويف الصدري. يُسمى الفراغ بين هذين الغشاءين تجويف الجنب **Pleural cavity**. وهو صغير جداً وممتلئ بسائل. يعمل هذا السائل على التصاق الغشاءين مع

بعضهما، ومن ثم ربط الرئتين مع التجويف الصدري بفعالية. تغلف أغشية الجنب كل رئة وحدها، حيث إن انهيار إحدى الرئتين أو انفشاشها بسبب ثقب في الغشاء، لا يؤثر في الرئة الأخرى؛ لذا فإنها ستظل عاملة.

خلال عملية الشهيق، يزيد حجم التجويف 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، وتمدد القفص الصدري. أما انقباض الحجاب الحاجز، وهو صفيحة محدبة من العضلات المخططة تفصل التجويف الصدري عن التجويف البطني، فيُسبب انخفاض الحجاب الحاجز وجعله مستوي الشكل. يؤدي هذا إلى تمدد حجم التجويف الصدري والرئتين، وزيادة الضغط على الأعضاء في البطن، مُسبباً ما يُسمى التهوية بتأثير الضغط السالب (الشكل 49-28 أ).

يملك البلعوم والرئتان درجة من المرونة؛ إن تمدد هذه التراكيب خلال عملية الشهيق يضعها تحت شد مرن. ارتخاء عضلات بين الأضلاع الخارجية والحجاب الحاجز يُنتج زفيراً سببه إزالة الشد المرن، سامحاً للبلعوم والرئتين بالارتداد إلى وضعهما قبل الشهيق. يمكنك إخراج كمية أكبر من الهواء عن طريق انقباض عضلات البطن، مثل ما يحدث خلال عملية نفخ بالون (الشكل 49-28 ب).

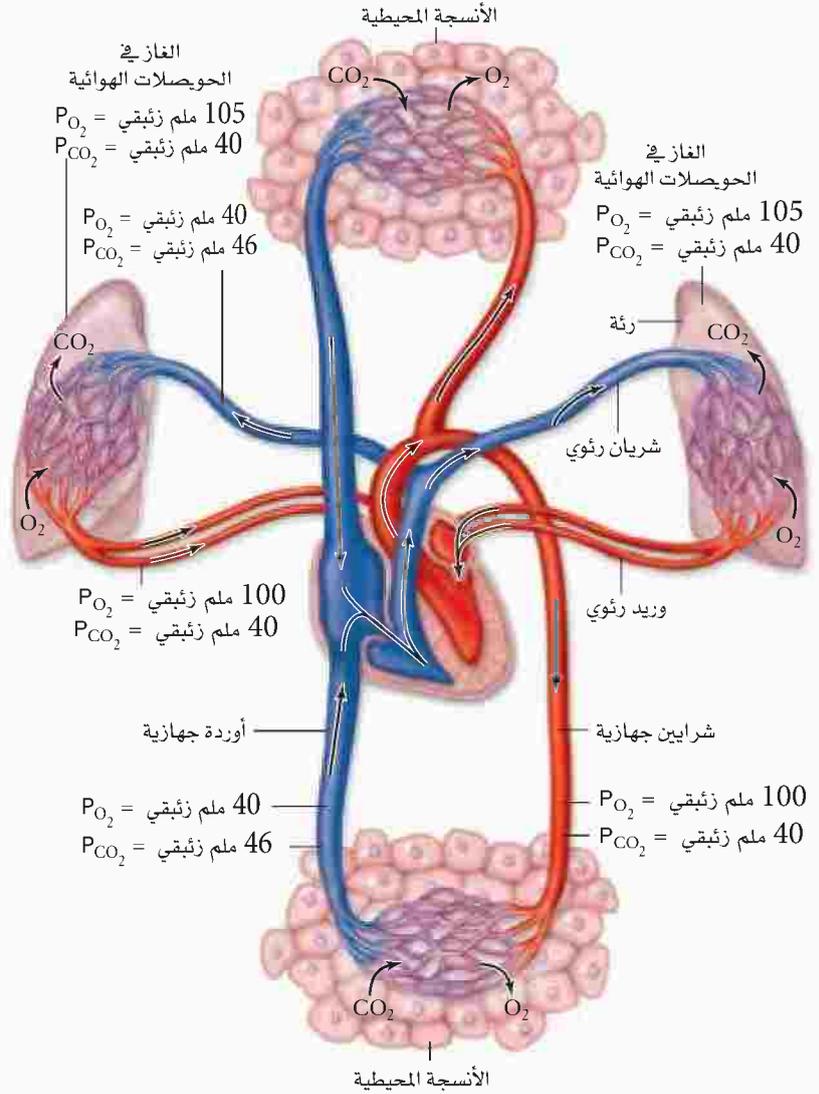
### تعتمد فعالية التهوية على السعة الرئوية ومعدل التنفس

تُستخدم مجموعة متنوعة من المصطلحات لوصف التغيرات في حجم الرئة خلال عملية التنفس. في حالة الراحة، يحرك الشخص في كل حركة تنفس ما يقارب 500 مل من الهواء إلى داخل الرئة وإلى خارجها، ويُسمى هذا الحجم من الهواء حجم المد والجزر **Tidal volume**. يبقى 150 مل من هذا الحجم في الممرات الأنبوبية (القصبية، والشعب القصبية، والتصبينات)، حيث لا يحدث تبادل للغازات، تُسمى هذه الممرات العيز الميت التشريحي **Anatomical dead space**. يمتزج الغاز في هذه الممرات مع الغاز النقي خلال عملية الشهيق. هذا الاختلاط هو أحد الأسباب التي تجعل عملية التنفس في الثدييات ليست بكفاءة عملية التنفس في الطيور، حيث يمر الهواء في الرئتين في اتجاه واحد فقط.

تُسمى الكمية العظمى من الهواء التي يمكن إخراجها قسرياً، بعد أقصى كمية من الهواء يمكن إدخالها قسرياً **السعة الحيوية Vital capacity**. يبلغ مُعدل هذه السعة، في الرجال الشباب 4.6 لترات تقريباً، وفي النساء الشباب نحو 3.1 لترات، هذه السعة مهمة من الناحية الطبية؛ حيث يمكن أن يدل انخفاضها على وجود تلف في الحويصلات الهوائية في كثير من الأمراض الرئوية.

يُحافظ مُعدل التنفس وعمقه في العادة على  $P_{O_2}$  و  $P_{CO_2}$  ضمن معدلها الطبيعي. إذا أصبح التنفس غير كافٍ للمحافظة على المُعدل الطبيعي لكمية الغازات في الدم (مثل زيادة  $P_{CO_2}$ )، يوصف الشخص بأنه في حالة **نقص التهوية Hypoventilation**. وإذا زاد التنفس، ينخفض  $P_{CO_2}$  في الدم، ويوصف الشخص بأنه في حالة **زيادة التهوية Hyperventilation**.

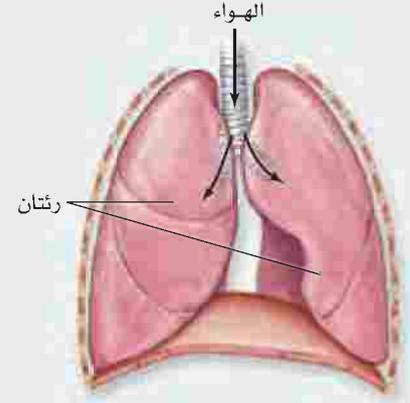
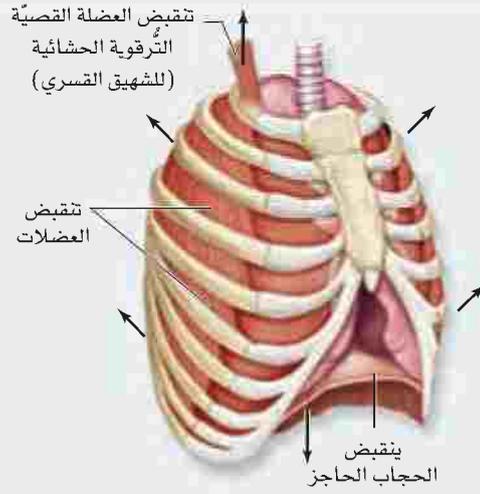
لا تُعدُّ زيادة التنفس التي تحدث خلال الإجهاد المتوسط حالة زيادة تهوية؛ لأنَّ زيادة مُعدل التنفس وقوته يصاحبها زيادة في مُعدل الأيض، ولهذا تبقى قياسات الغازات في الدم ضمن مُعدلها الطبيعي. في الأجزاء المقبلة، سنصف كيف يتخلم التنفس ليبقى متوازياً (متماشياً) مع عمليات الأيض.



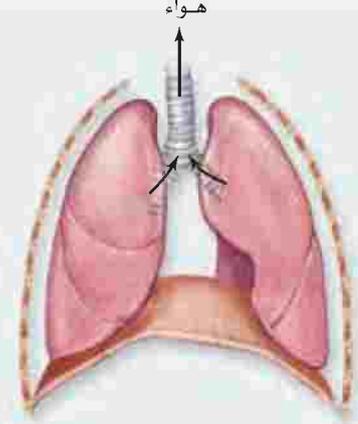
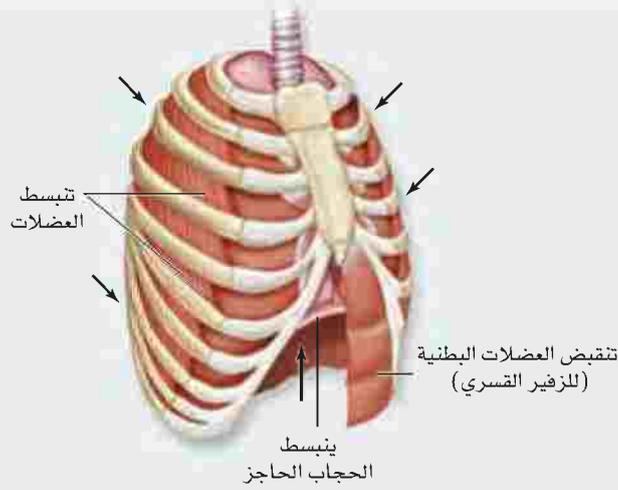
الشكل 49-27

تبادل الغازات في الشعيرات الدموية في الرئة والدورة الجهازية. نتيجة لتبادل الغازات في الرئتين، تحمل الشرايين الجهازية الدم المحمل بالأكسجين والمحتوي على تركيز قليل من ثاني أكسيد الكربون. بعد تفريغ الأكسجين في الأنسجة، يصبح محتوى الدم من الأكسجين في الأوردة الجهازية منخفضاً، في حين يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون عالياً.

كيف يتنفس الإنسان. أ. الشَّهيق. ينقبض الحجاب الحاجز، ويتمدد التجويف الصدري، يؤدي هذا إلى زيادة حجم الرئتين. نتيجة لزيادة حجم الرئتين، يدخل الهواء إلى الرئتين. ب. الزفير. يعود الحجاب الحاجز وجدار الصدر إلى مواقعهما السابقة بسبب المرونة، ويؤدي هذا إلى نقص حجم التجويف الصدري، وإخراج الهواء من الرئة إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. لاحظ أنه يمكن تقوية الشهيق بانقباض عضلات تنفسية مُساعدة أخرى (مثل العضلة القصبية الترقوية الحشائية)، ومن الممكن تقوية الزفير بانقباض العضلات البطنية.



أ.



ب.

في مستوى الأكسجين. بعد وقت قصير، تصبح الحاجة إلى التنفس ضرورية بسبب هذه التغيرات في غازات الدم. إن ارتفاع تركيز ثاني أكسيد الكربون في الدم، كما يدل عليه ارتفاع  $P_{CO_2}$ ، هو السبب الرئيس المولد للتنفس، وليس انخفاض مستوى تركيز الأكسجين.

إن ارتفاع  $P_{CO_2}$  يُسبب زيادة في إنتاج حمض الكربونيك ( $H_2CO_3$ )، الذي يدل على انخفاض درجة حموضة الدم وقاعديته. هذا الانخفاض يُسبب تنبيه الخلايا الحساسة للتغيرات الكيميائية في **الأجسام الأبهريّة Aortic bodies** و**الأجسام السباتية Carotid bodies**، الموجودة في الأبهر والشريان السباتي (الشكل 49-29 أ). تُرسل هذه المستقبلات الطرفية سيالات عصبية إلى مركز التحكم التنفسي، الذي يزيد بدوره معدل التنفس. يحتوي الدماغ أيضاً

### التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي

يبدأ كلُّ شهيق عن طريق خلايا عصبية في مركز السيطرة التنفسية *Respiratory control center* الموجود في النُّخاع المُستطيل. تُنبِّه هذه الخلايا العصبية عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية للانقباض، ولهذا فهي تُسبب الشَّهيق. عندما تتوقف هذه الخلايا العصبية عن إرسال السيالات، فإن العضلات تسترخي، ويحدث الزفير. وعلى الرغم من أن عضلات التنفس هيكلية، فإنها تكون في العادة تحت سيطرة أوتوماتيكية. على الرغم من أن هذه السيطرة يمكن التغلب عليها إرادياً، في حالة نقص التهوية (التوقف عن التنفس) أو زيادتها.

يجب على الخلايا العصبية في النُّخاع المُستطيل أن تستجيب للتغيرات في  $P_{CO_2}$  و  $P_{O_2}$  لتحافظ على الاتزان الداخلي. يمكن أن توضح هذه الآلية بإيقاف التنفس لديك. هذه العملية تؤدي إلى ارتفاع مباشر في تركيز ثاني أكسيد الكربون، ونقصان

## الأمراض التنفسية التي تعيق تبادل الغازات

### مرض الانسداد الرئوي المزمن Chronic obstructive pulmonary disease

يشير هذا المصطلح إلى أي مرض يعمل على إغلاق مجرى الهواء مدة طويلة. من الأمراض الرئيسية التي تقع تحت هذه التسمية: الربو، والالتهاب الشعبوي المزمن، والإمفيزيما. في الربو Asthma، تعمل المادة المسببة للحساسية على إفراز مادة الهستامين ومواد كيميائية أخرى مسببة للالتهاب. تسبب هذه المواد تضيقاً شديداً للقصبات الهوائية، وتصل في بعض الأحيان إلى الاختناق. من الأنواع الأخرى لأمراض الانسداد الرئوي المزمن ما يكون سببه بشكل كبير التدخين، وتلوث الهواء، أو التعرض لهواء محمل بمواد مهيجة للجهاز التنفسي.

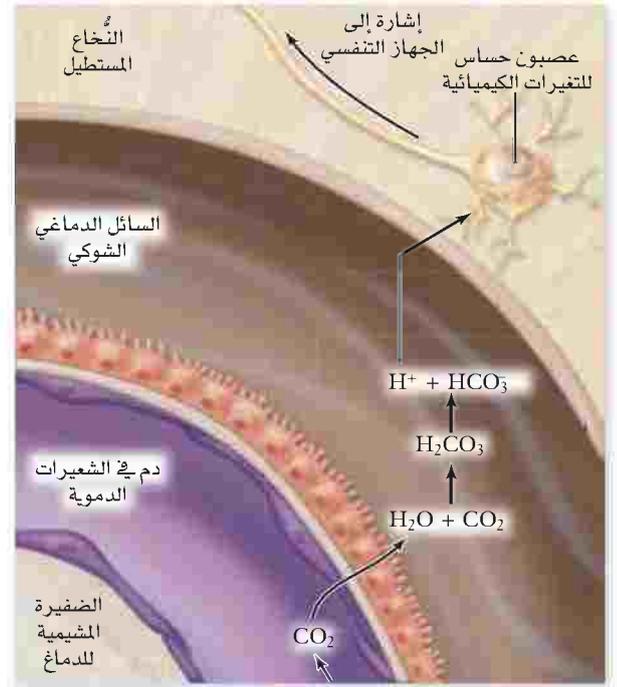
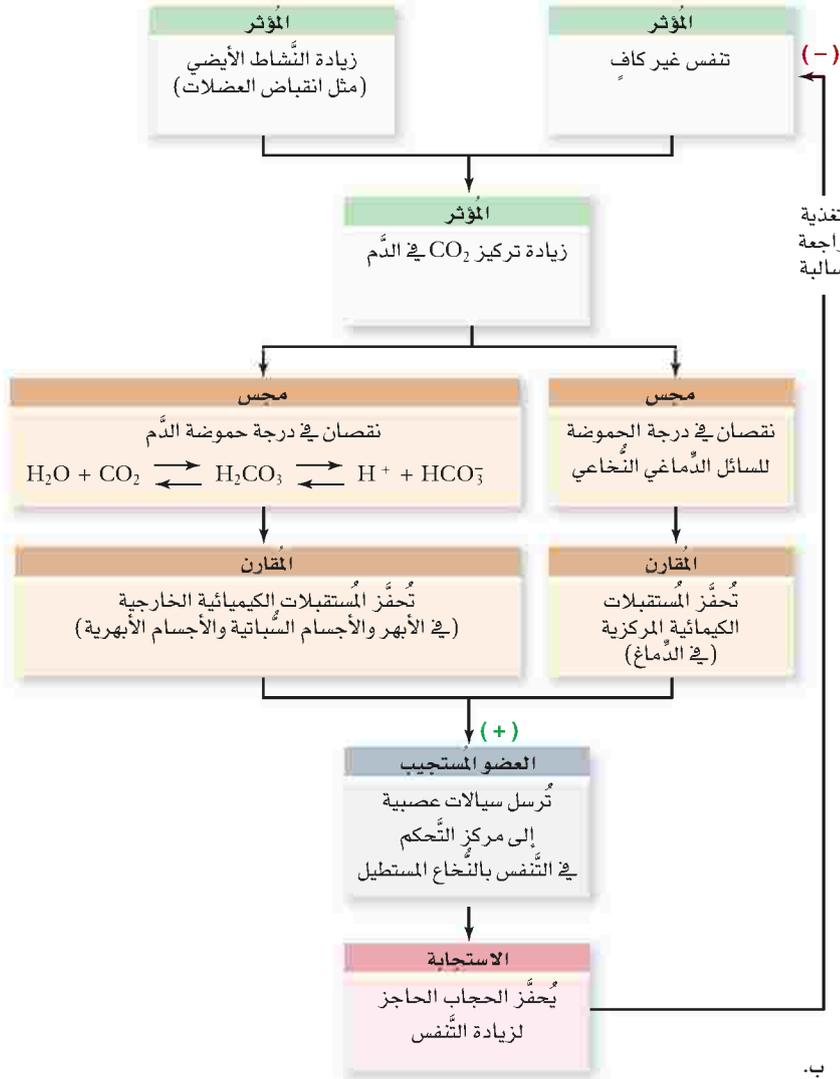
### الإمفيزيما Emphysema (انتفاخ الرئة)

في هذا المرض، تتحطم جدران الحويصلات الهوائية، وتصبح الرئة ذات حويصلات هوائية كبيرة لكن عددها قليل. وتصبح الرئة متليفة وقليلة المرونة. تُفتح الممرات التنفسية بشكل مناسب خلال عملية الشهيق، إلا أنها تنهار، وتمنع خروج الهواء إلى الخارج. يكون الأشخاص المصابون بهذا المرض مُنهكين، حيث

على مستقبلات كيميائية مركزية تُنشط بانخفاض درجة الحموضة في السائل الدماغي الشوكي (CSF) (الشكل 49-29 ب).

لا يستطيع الشخص إنجاز نقص التهوية بشكل إرادي مدة طويلة. حيث يُسبب هذا نقصاً في  $PCO_2$  في البلازما، وزيادة درجة الحموضة فيها وفي السائل الدماغي الشوكي بسبب نقص التهوية الذي يثبط عمل رد الفعل المُسبب للتنفس. إن زيادة التهوية تسمح للأشخاص بحبس أنفاسهم مدة طويلة، ليس بسبب زيادة الأكسجين في الدم، بل بسبب انخفاض مستوى ثاني أكسيد الكربون واحتياجه إلى وقت أطول ليتراكم، مُوجلاً الحاجة إلى التنفس.

في الأشخاص الذين يملكون ريتين طبيعيتين، يُصبح  $PO_2$  مؤثراً فعلاً للتنفس فقط على المرتفعات، حيث يكون  $PO_2$  منخفضاً في الجو. تُعرف الأمراض التي تنجم عن نقص الأكسجين على المرتفعات بمرض الجبال، يتضمن هذا المرض شعوراً بالضعف، والصداع، والغثيان، والتقيؤ، وضعف في الوظائف العقلية. سبب هذه الأعراض كلها انخفاض الضغط الجزئي للأكسجين، وتزول هذه الأعراض بإعطاء المريض الأكسجين اللازم.

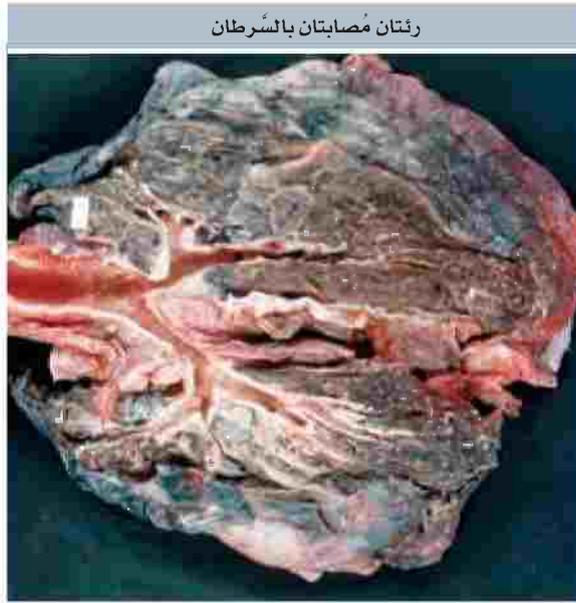


الشكل 29-49 أ.

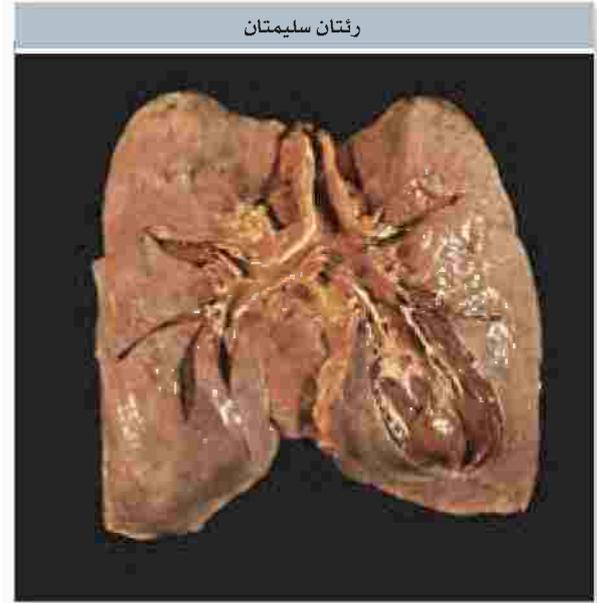
تنظيم التنفس عن طريق المستقبلات الكيميائية الحساسة للتغير في درجة الحموضة. أ. تُجس التغيرات في درجة حموضة السائل الدماغي الشوكي عن طريق المستقبلات الكيميائية الحساسة لأيون الهيدروجين في الدماغ، التي تُساعد على تنظيم التنفس. ب. ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطة والمركزية الانخفاض في درجة حموضة الدم والسائل الدماغي الشوكي، على التوالي، عندما يزيد تركيز ثاني أكسيد الكربون نتيجة التنفس غير الكافي. استجابة لذلك، تقوم هذه المستقبلات بتبنيه مركز التحكم التنفسي في النخاع المستطيل الذي يُسبب زيادة في معدل التنفس. نتيجة لذلك، يعود تركيز ثاني أكسيد الكربون إلى وضعه الطبيعي، مكملاً حلقة التغذية الراجعة السلبية.

## الشكل 30-49

مُقارنة بين رئة سليمة  
(أ) وأخرى مُصابة  
بالسرطان (ب).



ب.



أ.

الهوائي، وربما يُسبب انهيار (إغلاق) الأجزاء البعيدة من الرئة. إن نمو السرطان عادة ما ينتج عنه السعال، لكن السعال هو عادة ما يحدث كل يوم للمُدخنين، وهو نادرًا ما يُشير إلى وجود سرطان. إن أول الإشارات الجادة التي تدل على وجود مشكلات هو مصاحبة خروج الدم مع السعال.

ينتشر سرطان الرئة بشكل سريع، حيث يكون قد هاجم أعضاء أخرى عندما يُكتشف ويُشخص. إن فرصة الشفاء قليلة، حيث تبلغ نسبة الأشخاص الذين يعيشون خمس سنوات بعد اكتشاف المرض 7%.

الإنسان، مثل الفقريات الأخرى، يستنشق الهواء من خلال انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع، مولدًا بذلك تهوية ذات ضغط سالب. تحدث عملية الرُفير بشكل رئيس عن طريق استرخاء العضلات والارتداد المرن. تُحافظ التَّهوية على غازات الدم ودرجة الحموضة ضمن مُعدلاتها الطبيعي، وهي تحت تحكُّم رد فعل المُستقبلات الكيميائية. الأمراض التَّنفسية، مثل أمراض الانسداد الرئوي المزمن تحدُّ من تبادل الغازات. يرتبط سرطان الرئة مع التَّدخين، ومُعدَّل بقاء المريض على قيد الحياة مُنخفض.

ينفقون طاقة أكثر من ثلاث إلى أربع مرات من كمية الطَّاقة التي يُنفقها الشَّخص العادي للتَّنفس. إن ثمانين إلى تسعين في المئة من الأشخاص الذين يموتون من هذا المرض هم من المُدخنين.

### استقصاء

باستخدام قانون فلك، كيف تؤثر الإمبريما في مُعدل انتشار الغازات إلى الرئة ومنها؟

### سرطان الرئة

يُسبب سرطان الرئة Lung cancer الموت أكثر من أي نوع آخر من السرطانات. التدخين أهمُّ مُسببات سرطان الرئة، ويتبعه من على بُعد كبير عامل تلوث الهواء (الشكل 30-49). يتبع سرطان الرئة مرض الانسداد الرئوي المزمن أو يتزامن معه.

ينشأ أكثر من 90% من سرطان الرئة في الغشاء المُخاطي للشَّعب الكبيرة. عندما يُهاجم السرطان جدار الشَّعب، وينمو حولها، فهو يضغط على المسار

## نقل الغازات في سوائل الجسم

11-49

### الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله

الهيموجلوبين Hemoglobin بروتينٌ مكوَّن من أربع سلاسل من عديد الببتيد، وأربعة مركبات عضوية تُسمى كلُّ منها مجموعة الهيم Heme group. توجد في مركز كلِّ واحدة من هذه المجموعات ذرَّة حديد تستطيع الارتباط بجزء الأكسجين (الشكل 31-49). لهذا، فإن كلَّ جزيء هيموجلوبين يرتبط بأربع ذرات من الأكسجين.

تعتمد كمية الأكسجين التي تذوب في بلازما الدم بشكل مباشر على  $P_{O_2}$  للهواء الموجود في الحويصلات الهوائية، كما أوضحنا سابقًا. عندما تعمل رتتا الثدييات بشكل طبيعي، فإن بلازما الدم المُغادرة للرئتين تمتلك كمية من الأكسجين المُذاب مساوية لما هو محسوب نظريًا، بناءً على  $P_{O_2}$  الموجودة في الهواء. ولأن الأكسجين يمتلك ذائبية قليلة، فإن أقصى ما تستطيع بلازما الدم امتلاكه هو 3 مل من الأكسجين فقط لكل لتر. لكن مُعظم الدم يستطيع حمل 200 مل تقريبًا من الأكسجين لكل لتر. يكون معظم هذا الأكسجين في الدم مُرتبطًا مع جزيئات الهيموجلوبين في داخل خلايا الدم الحمراء.

إذا كان لون الأوعية الدموية قليلة الأكسجين هو الأزرق، فهل هذا يعني أن الأوردة جميعها في الجسم تمتلك اللون الأزرق؟ أو لماذا لا تمتلك هذا اللون؟

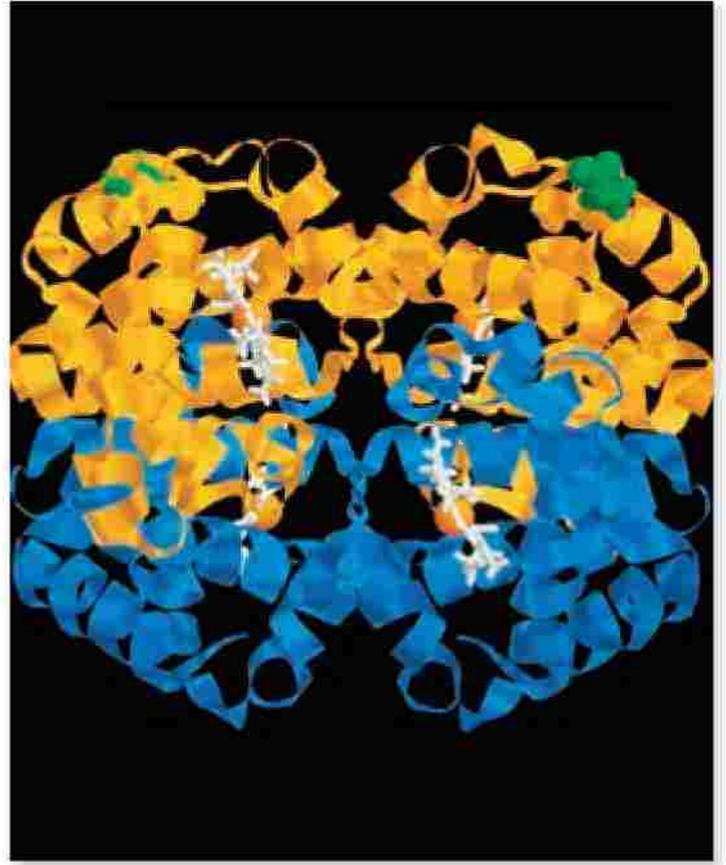
### يُشكّل الهيموجلوبين احتياطياً جيداً من الأكسجين

يكون 97% من الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء على شكل أوكسي هيموجلوبين عندما يكون  $P_{O_2}$  للدم 100 ملليمتر زئبقي، هذا المستوى موجود في الدم المغادر للحوصلات الهوائية، ويشار إليه بنسبة إشباع الأوكسي هيموجلوبين بمقدار 97%.

عندما يكون الشخص مرتاحاً، يمتلك الدم العائد إلى القلب عبر الأوردة الجهازية  $PO_2$  منخفضة حتى 40 ملليمترًا زئبقيًا. عند هذا المستوى المنخفض من  $PO_2$ ، تكون نسبة إشباع الهيموجلوبين 75%. هذا يعني في حالة الراحة أن 22% فقط (97% ناقص 75%) من الأوكسي هيموجلوبين أطلقت محتوياتها من الأكسجين إلى الأنسجة. بعبارة أخرى، أطلق خمس الأكسجين إلى الأنسجة، تاركاً أربعة أخماس الأكسجين في الدم احتياطياً. يُسمّى الرسم الذي يوضّح هذه التغيرات مُنحني انحلال أوكسي هيموجلوبين (الشكل 49-32).

يملك هذا الاحتياطي الكبير من الأكسجين وظيفة مهمة؛ حيث يزوّد الجسم باحتياجاته من الأكسجين خلال عملية الإجهاد والراحة. خلال التمارين الرياضية، مثلاً، تتسارع عمليات الأيض في العضلات، ومن ثم تستخدم أكسجيناً أكثر، ويقلل  $P_{O_2}$  في الدم الوريدي. يمكن أن يصل  $P_{O_2}$  في الدم الوريدي إلى 20 ملليمترًا زئبقيًا. في هذه الحالة، يكون إشباع الهيموجلوبين 35% (انظر الشكل 49-32). وحيث إنّ الدم الشرياني لا يزال يحتوي على 97% من الأوكسي هيموجلوبين، فإنّ كمية الأكسجين التي أفرغت من الهيموجلوبين ستكون الآن 62% (97% ناقص 35%)، بدلاً من 22% عند الراحة.

إضافة إلى هذه الوظيفة، فإنّ احتياطي الأكسجين يضمن أيضاً أنّ الدم يحتوي على الكمية الكافية من الأكسجين للمحافظة على الحياة من 4-5 دقائق إذا توقف



الشكل 49-31

تركيب بروتين الهيموجلوبين. يتكون الهيموجلوبين من أربع سلاسل من عديد الببتيد: سلسلتا ألفا وسلسلتا بيتا. كل سلسلة تشترك مع مجموعة هيم، وتمتلك كل مجموعة هيم ذرة حديد مركزية ترتبط مع جزيء الأكسجين.

استناداً إلى المعلومات السابقة، هل يستفيد الشخص السليم بشكل كبير من تنفس هواء يحتوي على 100% أكسجين بعد أداء تمرين رياضي مجهود، مثل سباق 400 م؟

التنفس، أو توقف القلب عن ضخ الدم.

### يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين

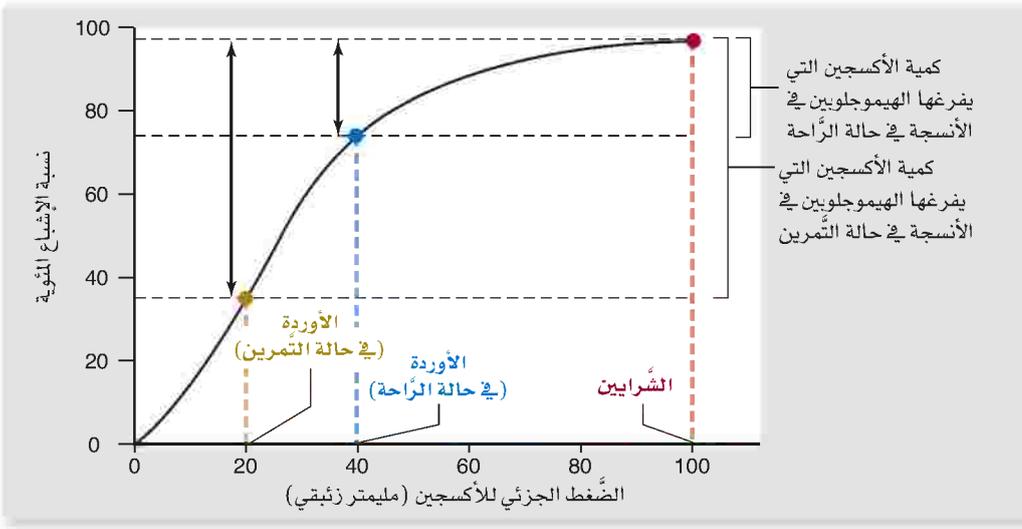
#### بكل من درجة الحموضة والحرارة

يتأثر نقل الأكسجين بالدم بعوامل مثل الحرارة ودرجة الحموضة. يتحد ثاني أكسيد الكربون الناتج عن عمليات الأيض بالأنسجة مع الماء، ليُشكّل حمض الكربونيك ( $H_2CO_3$ ). يتحلّل حمض الكربونيك إلى أيون البيكربونات ( $HCO_3^-$ ) وأيون الهيدروجين، لهذا يُقلّل من درجة حموضة الدم وقاعدته. يحدث هذا التفاعل داخل خلايا الدم الحمراء، حيث يُقلّل انخفاض درجة الحموضة عشق الهيموجلوبين للأكسجين، مُسبباً إطلاق الأكسجين من الهيموجلوبين بشكل سريع.

يُعرف تأثير درجة الحموضة على عشق الهيموجلوبين للأكسجين، بانتقال بور Bohr shift، وسببه ارتباط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين. يوضّح هذا في الرسم بإزاحة منحني انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين (الشكل 49-33).

يُحمل الهيموجلوبين بالأكسجين في الشعيرات الدموية التابعة للحوصلات الهوائية في الدورة الدموية الرئوية، مُشكلاً أوكسي هيموجلوبين Oxyhemoglobin. ويمتلك هذا الجزيء لوناً أحمر فاقعاً. عندما يمر الدم بالشعيرات التابعة للدورة الدموية الجهازية، يفقد بعض هذا الهيموجلوبين الأكسجين، ويصبح هيموجلوبيناً منزوع الأكسجين Deoxyhemoglobin. يملك هذا الجزيء لوناً أحمر قاتمًا؛ ويمنح لوناً أزرق خفيفاً للأنسجة. وتبيّن رسوم الجهاز القلبي الوعائي الأوعية المُحمّلة بالدم المحمّل بالأكسجين باللون الأحمر، والأوعية التي تحمل دمًا منزوع الأكسجين باللون الأزرق.

يُعدّ الهيموجلوبين بروتيناً قديماً؛ حيث إنه لا يُستخدم حاملاً للأكسجين بالفقرات فقط، بل يُستخدم أيضاً بوصفه ناقلاً للأكسجين في كثير من اللافقرات، مثل: الديدان الحلقيّة، والرّخويات، وشوكيات الجلد، والديدان المُفلطحة، وحتى بعض الأوليات. كثير من اللافقرات الأخرى، تستخدم حاملاً مُختلفاً للأكسجين، مثل هيموسيانين Hemocyanin. في الهيموسيانين، الذرة التي ترتبط بالأكسجين هي النّحاس. الهيموسيانين ليس مُرتبطاً بخلايا الدم، بل هو بروتين حر يدور في السائل الدوّريّ (الليمف الدموي) لمفصليات الأرجل وبعض الرّخويات.



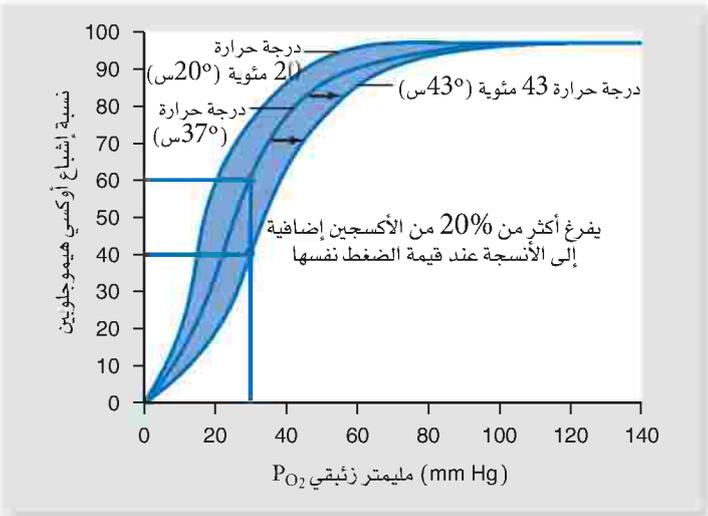
منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. يتحد الهيموجلوبين مع الأوكسجين في الرئتين، وينتقل هذا الدم المحمل بالأوكسجين عن طريق الشرايين إلى خلايا الجسم. بعد إزالة الأوكسجين من الدم للقيام بالتنفس الخلوي، يدخل الدم إلى الأوردة محتويًا على كمية أقل من الأوكسجين.

عن طريق الهيموجلوبين. وحيث إن ثاني أكسيد الكربون يرتبط بجزء البروتين في الهيموجلوبين، وليس بأيون الحديد في مجموعة الهيم، فإنه لا يتنافس مع الأوكسجين؛ إلا أنه يُغيّر في شكل الهيموجلوبين، مسببًا انخفاضًا في عشقه للأوكسجين. ينتشر ما بقي من ثاني أكسيد الكربون، الذي يشكل 72% إلى خلايا الدم، حيث يقوم أنزيم مجفف حمض الكربونيك Carbonic anhydrase بتحفيز ارتباط ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليشكل حمض الكربونيك COH. يتحلل هذا المركب في داخل خلايا الدم إلى أيون البيكربونات وأيونات الهيدروجين. يرتبط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين منزوع الأوكسجين، ويخرج أيون البيكربونات خارج خلايا الدم الحمراء، أي إلى بلازما الدم، عن طريق ناقل ينقل جزئيًا واحدًا

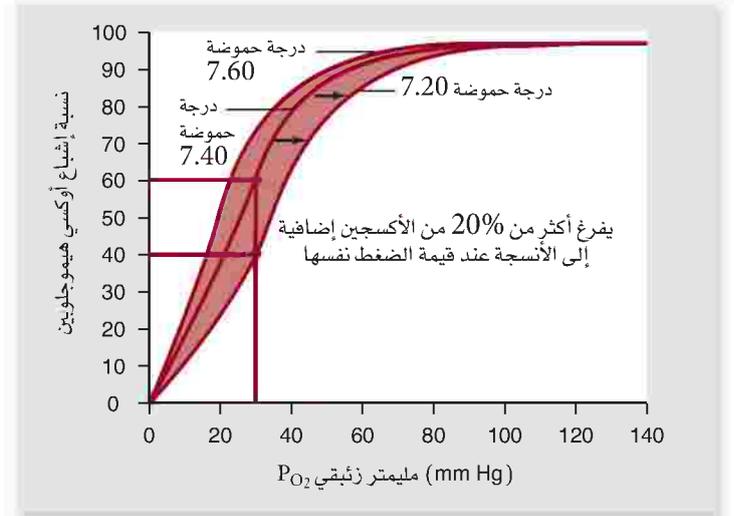
تملك زيادة الحرارة تأثيرًا مشابهًا في عشق الهيموجلوبين للأوكسجين (الشكل 49-33 ب). لأن العضلات الهيكلية تُنتج ثاني أكسيد الكربون بشكل سريع خلال عملية التمرين، وتنتج أيضًا العضلات النشطة الحرارة، فإن الدم يفقد نسبة أكبر من الأوكسجين المحمول خلال التمرين.

### ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات

ينقل نحو 8% من ثاني أكسيد الكربون ذاتيًا في بلازما الدم؛ وينقل 20%



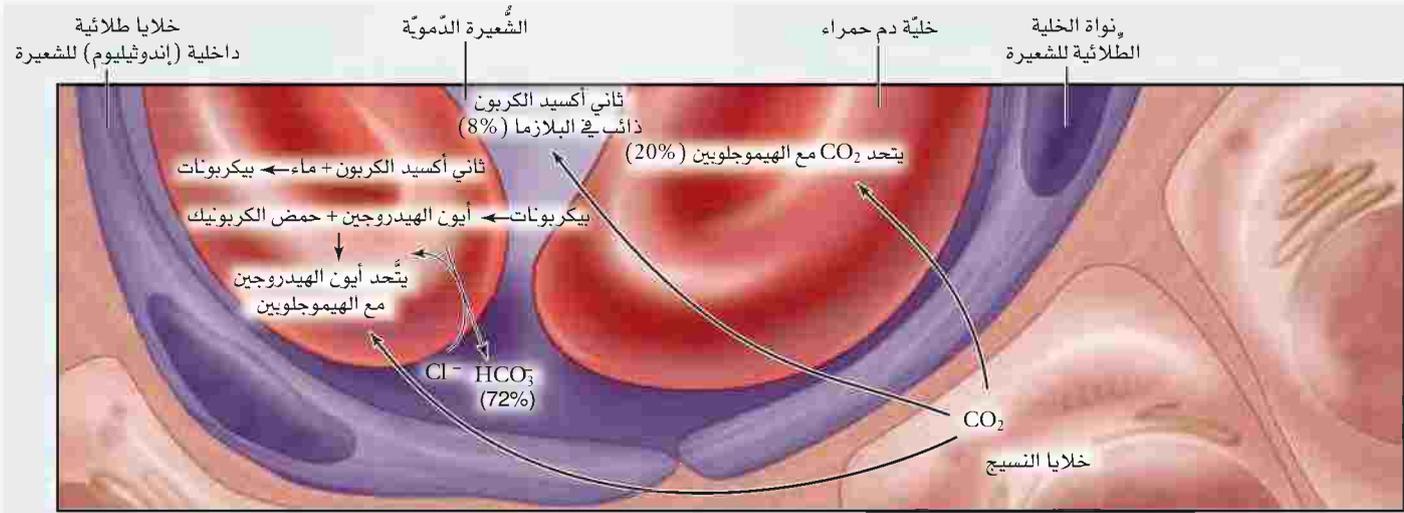
ب. الإزاحة بفعل درجة الحرارة



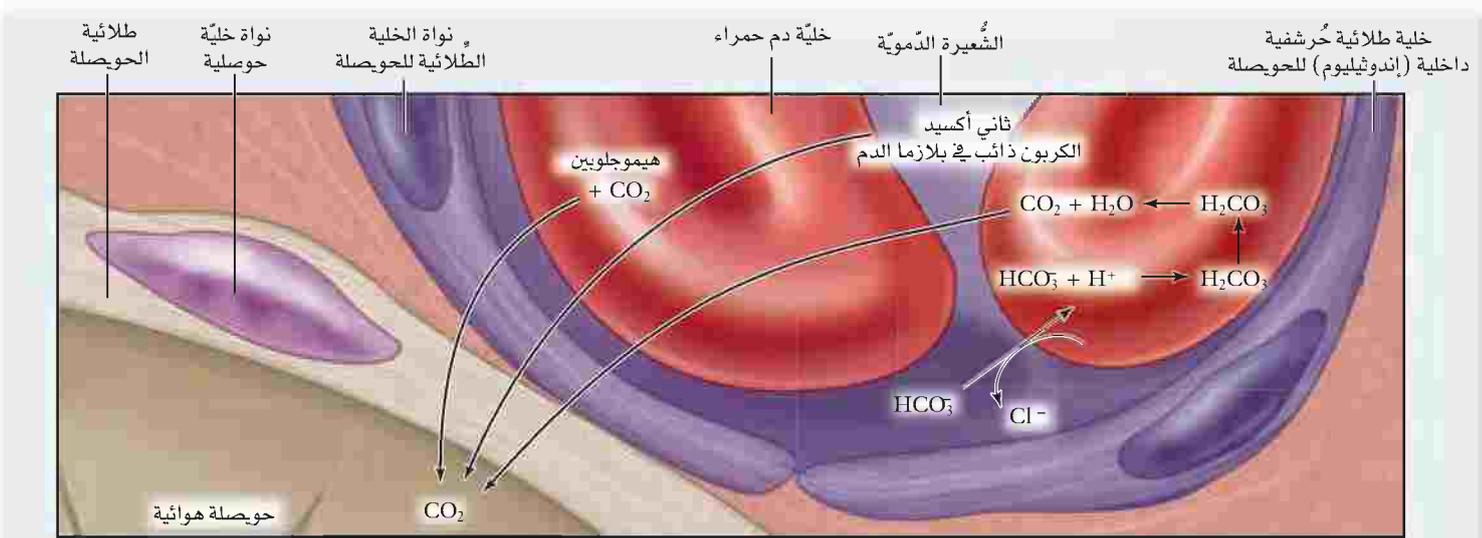
أ. الإزاحة بفعل درجة الحموضة

### 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، مُسهلاً انحلال الأوكسجين. في هذا المثال، هذا الشيء يمكن ملاحظته، عندما تقل نسبة إشباع أوكسي هيموجلوبين من 60% إلى 40%. حيث يشير المثال هذا إلى أن الأوكسجين المنفك إلى الأنسجة يكون أكثر بنسبة 20%.



أ.



ب.

## الشكل 34-49

نقل ثاني أكسيد الكربون في الدم. 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 تتشكل في خلايا الدم الحمراء. إن تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع الماء يُشكّل حمض الكربونيك يُحفّز بأنزيم يُدعى مجفف حمض الكربونيك الموجود في خلايا الدم الحمراء. ب. إزالة ثاني أكسيد الكربون من الدم. عند مرور الدم عبر الشعيرات الرئوية، تنعكس هذه التفاعلات، فينتج غاز ثاني أكسيد الكربون، الذي يخرج بعملية الزفير.

هناك غازات ذائبة أخرى تنقل بالهيموجلوبين، أكثرها ملاحظة هو أكسيد النتريك Nitric oxide، الذي يؤدي دوراً مهماً في توسع الأوعية الدموية. يرتبط أول أكسيد الكربون بقوة أكبر مع الهيموجلوبين مقارنة مع الأكسجين، وهذا يُسبب الوفاة بالتسمم بأول أكسيد الكربون (الاحتناق). يمتلك المصابون بالتسمم 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 يتفكك في الشعيرات الدموية للأنسجة يُطلق الأكسجين. ينتقل ثاني أكسيد الكربون في الدم بثلاث طرق: ذائبًا في بلازما الدم، أو مرتبطًا مع الهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات في بلازما الدم المُتشكّلة عن طريق تفاعل يُحفّز أنزيميًا، ويحدث في خلايا الدم الحمراء.

من الكلور لكل أيون من أيونات البيكربونات (يُسمى هذا «انتقال الكلوريد»). يزيد هذا التفاعل كمية كبيرة من ثاني أكسيد الكربون من بلازما الدم، مُحافظًا على فرق في التركيز الذي يسمح لكميات إضافية من ثاني أكسيد الكربون بالانتشار إلى بلازما الدم من الأنسجة المحيطة (الشكل 34-49 أ). يؤدي تشكل H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> دورًا مهمًا في المحافظة على توازن الأحماض والقواعد في الدم؛ وتؤدي أيونات البيكربونات دورًا محليًا مُنظمًا رئيسًا لدرجة الحموضة في بلازما الدم.

إن انخفاض P<sub>CO2</sub> للغازات داخل الحويصلات الهوائية في الرئتين يعمل على جعل تفاعل أنزيم مجفف حمض الكربونيك يسير في اتجاه معاكس، محوّلًا H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> إلى ماء وثاني أكسيد الكربون (الشكل 34-49 ب). ينتشر ثاني أكسيد الكربون خارج خلايا الدم الحمراء وإلى الحويصلات الهوائية، مُغادراً الجسم في عملية الزفير المقبلة.

#### 1-49 الأجهزة الدورية في اللاققریات

- يتناسب الجهاز الدورى للمخلوقات متعددة الخلايا مع حجم المخلوق الحي، ودرجة تعقيده، وطريقة معيشته (الشكل 1-49).
- تمرر الإسفنجيات الماء من خلال فتوات، وتدور اللاسعات الماء خلال التجويف المعدي الوعائي.
- الحيوانات الصغيرة تستخدم وسائل التجويف الجسمي لعملية التدوير.
- تمتلك الأجهزة المغلقة سائلاً دورياً مميّزاً محصوراً داخل الأوعية الدموية، وينتقل في دوائر مغلقة.

#### 2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- إن زيادة الحجم والتعقيد تحتاج إلى مساحة سطح أكبر لتوصيل المواد الغذائية والأكسجين، والتخلص من الفضلات وثنائي أكسيد الكربون.
- تمتلك الأسماك قلباً خطياً يحتوي حجرتي ضخ لزيادة فعالية مرور الدم من خلال الزغائف (الشكل 2-49).
- الدورة الرئوية تضخ الدم إلى الرئتين، أما الدورة الجهازية فتضخ الدم إلى بقية الجسم.
- يمتلك قلب الضفدع أذنين يفصلان تدفق الدم إلى الرئتين والجسم، وبطيناً واحداً (الشكل 3-49).
- تمتلك الزواحف حاجزاً يفصل البطين جزئياً، مقللة بذلك من اختلاط الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.
- تمتلك الثدييات، والطيور، والثماسيح، بطيئين (الشكل 4-49).

#### 3-49 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدموية

- يستخدم القلب رباعي الحجرات دورة قلبية كاملة تحتوي على فترة راحة، ودورتين انقباضيتين.
- يُحافظ على تدفق الدم عبر القلب في اتجاه واحد عن طريق صمامين يقعان بين الأذنين والبطيئين (الشكل 5-49).
- خلال مرحلة الارتخاء القلبي، يسترخي البطين وينقبض الأذنان؛ خلال مرحلة الانقباض القلبي ينقبض البطينان.
- تنقل الشرايين والشريينات الدم المحمل بالأكسجين إلى الجسم، وترجع الأوردة والوريدات الدم غير المحمل بالأكسجين إلى القلب (الشكل 4-49).
- يبدأ الانقباض من العقدة الجيبية الأذينية (الشكل 7-49).

#### 4-49 خصائص الأوعية الدموية

- تمتلك الأوعية الدموية - ما عدا الشعيرات الدموية - التركيب الأساسي نفسه.
- تتكون الشرايين والأوردة من طبقة من النسيج الطلائي، وألياف مرنة، وعضلات ملساء، وأنسجة ضامة (الشكل 8-49).
- تمتلك الشعيرات الدموية طبقة واحدة فقط من النسيج الطلائي.
- تتحمل الشرايين والشريينات التغيرات في ضغط الدم، وتتحكم في تدفق الدم بسبب وجود الألياف المرنة في جدرانها.
- تبادل المواد في الشعيرات الدموية سريع (الشكل 9-49).
- تسهل عودة الدم إلى القلب عن طريق الأوردة عن طريق انقباض العضلات الهيكلية ووجود صمامات تفتح في اتجاه واحد (الشكل 10-49).
- يخرج السائل من بلازما الدم خارج الشعيرات الدموية، ثم يعود عن طريق الخاصية الأسموزية والجهاز اللمفاوي المنفصل (الشكل 11-49).
- يتحرك اللمف من خلال الأوعية اللمفاوية إلى العقد والأعضاء اللمفاوية، ويعود إلى القلب عن طريق الأوردة تحت الترقوية.

#### 5-49 تنظيم تدفق الدم وضغطه

- يتم تنظيم تدفق الدم وضغطه عن طريق الجهاز العصبي الذاتي (الشكل 14-49).
- يزيد نوايابينفرين، المُفرز من الأعصاب الودية، مُعدّل ضربات القلب؛ أما الأستيل كولين، المُفرز من الأعصاب شبه الودية، فيقلل من مُعدّل ضربات القلب.
- الناتج القلبي، حاصل ضرب معدل ضربات القلب في وحدة من الزمن في حجم الضربة يزيد مع الإجهاد.

- تتم السيطرة على ضغط الدم الشرياني عن طريق مُستقبلات الضغط الموجودة في القوس الأبهري، والشرايين السباتية.
- يُنظّم حجم الدم عن طريق هرمونات.

#### 6-49 أجزاء الدم (مكونات الدم)

- الدم نسيج ضامّ مُكوّن من سائل خلوي، وبلازما، وعناصر أخرى مُكوّنة تضم الخلايا وأجزاء من الخلايا (الشكل 16-49).
- تحتوي البلازما على 92% ماء، إضافة إلى المواد الغذائية، وفضلات، وهرمونات، وأيونات، وبروتينات (الشكل 15-49).
- تشمل خلايا الدم: خلايا الدم الحمراء، وخلايا الدم البيضاء، والصفائح الدموية.
- خلايا الدم تنشأ من خلايا جذعية مُتعددة القدرات في نخاع العظم عن طريق عملية تُسمّى تكوّن الدم (الشكل 16-49).
- تحتوي خلايا الدم الحمراء على الهيموجلوبين لنقل الأكسجين.
- تُشكّل خلايا الدم البيضاء جزءاً من جهاز المناعة.
- تُنتج الصفائح الدموية الخثرات الدموية (الجلطة الدموية) (الشكل 16-49).

#### 7-49 تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

- إحدى الوظائف الرئيسية للجهاز الدورى الحصول على الغازات وتوزيعها وإزالتها لتدعم النشاط الأيضي.
- يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأنسجة الرطبة.
- الانتشار عملية لا تحتاج إلى طاقة، ومعدل الانتشار يقاس بقانون (فك) للانتشار (صفحة 1000).

#### 8-49 الخياشيم، والتنفس الجلدي، وأجهزة القصبات الهوائية

- زاد التطور من انتشار الغازات لأقصى حدوده في الخياشيم والرئتين (الشكل 19-49).
- زادت الخياشيم مساحة سطح التنفس لتبادل الغازات.
- في الأسماك العظمية، زاد الانتشار إلى حده الأقصى عن طريق تبادل التيار المُتعاكس (الشكل 20-49 و 21-49).
- الكثير من البرمائيات تستخدم التنفس الجلدي لتبادل الغازات.
- تمتلك الحشرات قصبات تنقل الأكسجين مباشرة إلى الخلايا.

#### 9-49 الرئتان

- حلّت الرئتان بدلاً من الخياشيم في المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة بسبب الحاجة إلى تراكيب مدعومة، وبسبب تبخر الماء بسرعة.
- تُمرر الرئتان الهواء عبر ممرات متشعبة أنبوبية لتقلل من تبخر الماء (الشكل 49-25).
- تحدث تهوية الرئتين بطريقة الضغط الموجب والضغط السالب (الشكل 49-28).
- مساحة سطح الرئتين كبيرة بسبب وجود أعداد كبيرة من الحويصلات الهوائية، مُحاطة بشبكة كثيفة من الشعيرات الدموية (الشكل 49-25).
- يُعدّ الجهاز التنفسي في الطيور فعالاً جداً (الشكل 49-26).

#### 10-49 تراكيب التهوية وآلياتها

- يعتمد تبادل الغازات على فرق الضغط وتهوية الرئتين.
- يدفع فرق الضغط الجزئي للغازات عملية التبادل للغازات (الشكل 49-27).
- انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية، الذي يحدث ضغطاً سائلياً هو السبب في تهوية الرئتين (الشكل 49-28).
- تهوية الرئة تحت تحكم الجهاز العصبي (الشكل 49-29).

#### 11-49 نقل الغازات في سائل الجسم

- تعتمد كمية الأكسجين في الدم على الضغط الجزئي للأكسجين. إن قلة ذائبية الأكسجين في الدم تحتاج إلى وجود نواقل للأكسجين.
- يزيد الهيموجلوبين قدرة الدم على نقل الأكسجين، ويزود 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).

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 النخاع الشوكي.

ج. 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؛ فكلهما 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 نفس عميق، وذلك لزيادة حجم التجويف الصدري، وليس البطني.

ج. انقباض عضلات البطن يدفع المعدة إلى الأمام، مولدًا ضغطًا سالبًا في الرئتين.

د. عندما تنقبض عضلات الحجاب الحاجز، فإنها تتحرك إلى الأسفل دافعةً التجويف البطني إلى الأمام.

11. إذا امتنعت عن التنفس مدة طويلة من الزمن، فإن مستوى ثاني أكسيد الكربون في الجسم \_\_\_\_\_، ودرجة حموضة سوائل

الجسم \_\_\_\_\_.

أ. تزيد، تزيد. ب. تقل، تزيد.

ج. تزيد، تقل. د. تقل، تقل.

12. الازدواج بين التركيب والوظيفة غير الصحيح هو:

أ. خلايا الدم الحمراء: نقل الأكسجين.

ب. الصفائح الدموية: تخثر الدم.

ج. بلازما الدم: نقل الفضلات.

د. كل ما سبق صحيح.

13. إن الزيادة في فعالية تبادل الغازات في الفئريات سببها وجود الآليات الآتية ما عدا:

أ. التنفس الجلدي.

ب. تدفق الهواء في اتجاه واحد.

ج. تدفق التيار العرضي.

د. وجود الحلقات الفضروفية في القصبة الهوائية.

14. الطريقة الرئيسية التي يُنقل بها ثاني أكسيد الكربون إلى الرئتين هي:

أ. الذوبان في بلازما الدم.

ب. الارتباط بالهيموجلوبين.

ج. الانتقال على شكل أول أكسيد الكربون.

د. الانتقال على شكل بيكربونات.

### أسئلة تحدّد

1. لدى الإنسان عدد من الآليات التي تساعده في المحافظة على ضغط الدم، وخاصة عندما ينخفض بشكل كبير. وضح كيف تعمل الكلية وجهاز الغدد الصماء في المحافظة على ضغط الدم.

2. وضح لماذا يستطيع الطائر الدوّري الطيران فوق قمم الجبال على ارتفاع أكثر من 6.000 م، لكن فأراً بالحجم نفسه يموت من نقص الأكسجين على هذا الارتفاع.

3. عادت زميلتك تُوأ من سباق 5 كم، وهي تتنفس بسرعة، وتتصبّب عرقاً. 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 الزيادة في ثاني أكسيد الكربون خلال التمرين؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أنت تمتلك مجموعة من الصبغات التي يمكن أن تُضاف إلى الدم، وتمتلك أيضًا جهازًا لقياس هذه الصبغات في الجسم. إذا تم حقن صبغة حمراء إلى الدورة الجهازية وصبغة صفراء إلى الدورة الرئوية، في أي من المخloقات الآتية يمكن أن تختلط هذه الصبغات لتشكّل لونًا برتقاليًا؟

أ. الطيور. ب. الثدييات.

ج. البرمائيات. د. التماسيح.

2. من ميزات الجهاز الدوّري المغلّق كلّ مما يأتي ما عدا:

أ. فصل السائل الدوّري (الدم) عن السائل خارج الخلوي.

ب. نقل الأكسجين.

ج. توصيل فقّال إلى مناطق خاصة من الجسم.

د. زيادة حجم الجسم وتعقيده.

3. يقيس ECG (تخطيط القلب الكهربائي):

أ. التغيّرات في فرق الجهد الكهربائي خلال الدورة القلبية.

ب. تركيز الكالسيوم في البطينين في حالة الاسترخاء.

ج. قوة انقباض الأذنين خلال مرحلة الانقباض.

د. كمية الدم التي تُضخ خلال دورة الانقباض.

4. الانقباض مهم وحيوي لعمل القلب، ويبدأ في القلب نتيجة:

أ. تنشيط العقدة الأذينية - البطينية.

ب. تنشيط العقدة الجيبية الأذينية (SA).

ج. فتح قنوات البوتاسيوم الحساسة للتغيّر في فرق الجهد.

د. فتح الصمامات نصف القمرية.

5. التسلسل الصحيح للأحداث في الدورة الدموية هو:

أ. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الوريدات الليمف، القلب.

ب. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الأوردة الوريدات، القلب.

ج. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الوريدات الأوردة، القلب.

د. القلب، الشريينات، الشرايين، الشعيرات الدموية، الوريدات الأوردة، القلب.

6. إحدى هذه العجل غير صحيحة:

أ. تحمل الشرايين الدم المؤكسد فقط.

ب. تمتلك الشرايين والأوردة طبقة من العضلات الملساء.

ج. الشرايين والأوردة تتفرع إلى شبكة شعيرات دموية.

د. العاصرات قبل الشعيرات الدموية تُضخ تدفق الدم خلال الشعيرات الدموية.

7. يشبه الجهاز الليمفاوي الجهاز الدوّري من حيث إنّ الاثنين:

أ. لهما عقد تعمل على ترشيح مسببات المرض.

ب. لهما شبكة من الشرايين.

ج. لهما شعيرات دموية.

د. نظامان مغلّقان.

8. واحد من التراكيب الآتية لا يمر فيه جزء من ثاني أكسيد الكربون المتولد في العضلة القلبية للبطين الأيسر قبل خروجه من الجسم:

أ. الأذين الأيمن.

ب. البطين الأيمن.

ج. الأذين الأيسر.

د. البطين الأيسر.

9. في قلب الفقريات، ينقبض الأذنان من الأعلى، وينقبض البطينان من الأسفل (القاع). كيف يتم ذلك؟

أ. تنتشر إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عبر الأذنين من الأعلى،

أما في العقدة الأذينية-البطينية، فإن إزالة الاستقطاب تنتشر منها إلى قاع

البطينين قبل أن تنتشر عبر النسيج البطيني.

# 50 الفصل

## درجة الحرارة والتنظيم الأسموزي والجهاز البولي Temperature, Osmotic Regulation, and the Urinary System

### مقدمة

في يوم شتاء بارد، تكون درجة الحرارة في كثير من المناطق مقارنة لدرجة التجمد. وعند مغادرتك المنزل، فإن درجة حرارة جسمك لا تنخفض بشكل مباشر. يعود السبب في ذلك إلى قدرتك على إنتاج حرارة من الداخل، وإلى امتلاكك أيضاً منظم حرارة في الدماغ يعمل وفق درجة حرارة محددة مسبقاً. إضافة إلى ذلك، فإن معظم وزن الجسم ماءً، وأنت توجد في بيئة جافة بالمقارنة مع تركيب جسمك. تستطيع المحافظة على ذلك بسبب امتلاكك آليات محكمة ودقيقة تساعدك في الحفاظ على الماء، وتنظيم القوة الاسموزية لدمك، والسوائل بين الخلايا. إن تنظيم الحرارة الداخلية، وتنظيم السائل الداخلي ومكوناته، تعد أمثلة على الاتزان الداخلي، وهي قدرة المخلوقات الحية في المحافظة على الظروف الداخلية ضمن المدى الأمثل. في هذا الفصل، سوف نناقش هذين النوعين من التنظيم. تمتلك الحيوانات عدداً من التكيفات لتساعد على تنظيم درجة الحرارة، من ضمنها السلوك الحيواني مثل ما يفعله الفيل في الصورة. سنصف أيضاً أجهزة التنظيم الاسموزي لعدد من الحيوانات، ومن ضمنها الجهاز البولي في الثدييات. هذه الأجهزة تحافظ على الماء والتوازن الأيوني للسوائل في الجسم.

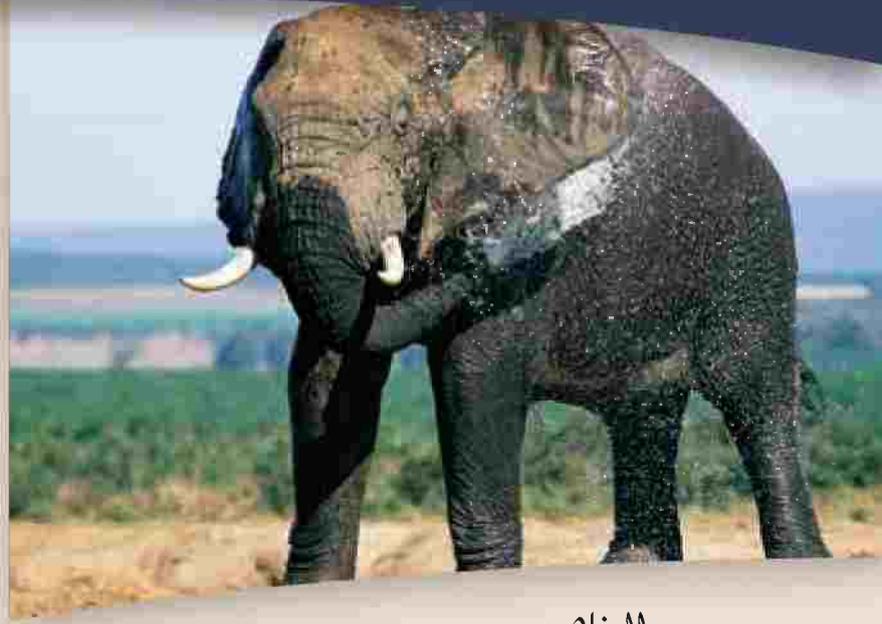
■ البولينا وحمض البوليك أقل سمية، لكن لهما ذاتية مختلفة.

### 6-50 الكلية في الثدييات

- النيفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الكلية.
- الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتم إفرازها.
- التخلص من المواد السامة والأيونات الزائدة يحافظ على الاتزان الداخلي.
- كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الثدييات ينجز وظيفة نقل خاصة.

### 7-50 السيطرة الهرمونية للتنظيم الاسموزي

- الهرمون المانع لإدرار البول يحافظ على الماء.
- تتحكم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأذيني المُر للصدويوم في تركيز أيونات الصوديوم.



### موجز المفاهيم

- 1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم
  - $Q_{10}$  هو مقياس الحساسية للحرارة.
  - تُحدد درجة الحرارة بعوامل داخلية وخارجية.
  - تُقسّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة.
  - تُنظم المخلوقات خارجية الحرارة درجة حرارة جسمها بالسلوك.
  - المخلوقات داخلية الحرارة تنتج حرارة أفضية داخلية للمحافظة على درجة حرارة الجسم، أو للتخلص منها.
  - في الثدييات، يتحكم تحت المهاد في التنظيم الحراري.
- 2-50 المولارية الاسموزية والتوازن الاسموزي
  - الضغط الاسموزي مقياس فرق التركيز.
  - المخلوقات المتطابقة مع بيئتها أسموزياً تعيش في بيئات بحرية.
  - المخلوقات المنظمة للأسموزية تتحكم في المولارية الاسموزية داخلياً.
- 3-50 الأعضاء المنظمة للأسموزية
  - تستخدم اللاقريات خلايا وأنبيبات خاصة.
  - تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزياً فريداً.
  - تقوم كلية الفقريات بعمليات الترشيح، ومن ثم إعادة الامتصاص.
- 4-50 تطور كلية الفقريات
  - الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تحافظ على تركيز الأيونات المذابة، وتتخلص من الماء الزائد للخارج.
  - على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة.
  - تضخ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا، وتحتفظ بها.
  - تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها.
  - تستطيع الثدييات والطيور طرح بول مركز، وتحافظ على الماء.
- 5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)
  - الأمونيا مركب سام يجب التخلص منه بسرعة.

في الوقت نفسه، تؤدي درجات الحرارة الخارجية دورًا. فمثلاً، تخيل بيئة باردة جداً تتسبب في فقدان حرارة كبيرة من الجسم. في حالة انخفاض درجة حرارة الجسم، من الصعب توليد حرارة أيضاً لرفع درجة حرارته.

لهذا، يجب على المخلوقات الحية التَّعامل مع العوامل الخارجية والداخليَّة التي لها علاقة بدرجة حرارة الجسم، وبعمليات الأيض، والبيئة. إنَّ أبسط وأدقِّ نموذج لدرجة حرارة الجسم، هو:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + (الحرارة المكتسبة - 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 للتسخين أو للتبريد.

هناك أربع آليات لنقل الحرارة ذات علاقة بالأنظمة البيولوجية، هي: الإشعاع، والتوصيل والحمل، والتبخير (الشكل 1-50).

• **الإشعاع Radiation.** انتقال الحرارة عن طريق الإشعاع الكهرومغناطيسي، مثل انتقال الحرارة من الشمس، دون الحاجة إلى الاتصال المباشر. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة عن طريق الإشعاع.

• **التوصيل Conduction.** يُسمَّى انتقال الحرارة المباشر بين جسمين التوصيل. وهو يعني حرفياً انتقالاً مباشراً للطاقة الحركية بين جزيئات جسمين على اتصال مع 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 خارجياً (الرياح) أو بسبب اختلاف الكثافة التي لها علاقة بالسخونة والبرودة - مثلاً، الهواء الدافئ له كثافة أقل، ويرتفع إلى أعلى؛ وينطبق الشيء نفسه على الماء.

• **التبخير Evaporation.** معظم المواد تمتلك درجة حرارة تبخر عندها، أي كمية الطاقة التي تحتاج إليها لتتحول من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية. مثلما درسنا في (الفصل الـ 2)، فإنَّ الماء، يمتلك حرارة تبخر عالية. تستخدمها حيوانات كثيرة مصدرًا لتبريد أجسامها بسبب هذه الخاصية.

### عوامل أخرى

يعتمد انتقال الحرارة بالطرق السابقة على عدد من العوامل التي تؤثر في هذه العمليات الفيزيائية. تتضمن هذه العوامل مساحة السطح، والاختلاف في درجة حرارة الجسم، والحرارة النوعية للتوصيل. وبأخذ هذه العوامل بالترتيب، فإنه كلما زادت مساحة السطح بالنسبة إلى الحجم الكلي للمخلوق، زاد التوصيل الحراري. ولهذا، تمتلك المخلوقات الحية الصغيرة مساحة سطح كبيرة نسبياً مقارنة مع كتلتها، ومن ثم تفقد وتكتسب الحرارة بشكل أكبر من البيئة المحيطة بها وإليها. هذا يمكن أن يتأثر، ولو بدرجة قليلة بتغير وضع الجسم، وسحب الأطراف أو مدها.

إن اختلاف درجة الحرارة مهم أيضاً؛ 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.

تعدُّ درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي تواجهها المخلوقات الحية. وكما سنرى، فإنَّ بعض المخلوقات الحية تمتلك درجة حرارة جسم تتطابق مع درجة حرارة البيئة وبعض آخر من هذه المخلوقات تُنظِّم درجة حرارة أجسامها. في البداية، دعنا نتكلم عن أهمية درجة الحرارة.

### Q<sub>10</sub> هو مقياس الحساسية للحرارة

إنَّ مُعدَّل أي تفاعل كيميائي يتأثر بدرجة الحرارة؛ حيث يزيد هذا المُعدَّل بزيادة درجة الحرارة، ويقبل بنقصانها. بالنسبة إلى التفاعلات التي تُحفَّز بالإنزيمات فإنها تُبدي الشيء نفسه، إضافة إلى أنَّ الأنزيمات نفسها أيضاً تتأثر بالحرارة.

يُمكن التعبير عن هذا الاعتماد الحراري كميًا عن طريق دراسة مُعدَّل التفاعل على درجتَي حرارة مُختلفتين. إنَّ النسبة بين هذين المُعدَّلين على هاتين الدرجتين من الحرارة اللتين تختلفان بمقدار 10°س تُسمَّى Q<sub>10</sub> لهذا الأنزيم:

$$Q_{10} = R_{T+10}/R_T$$

تتراوح قيمة Q<sub>10</sub> لمُعظم الأنزيمات حول 2، وذلك يعني أنه كلما زادت درجة الحرارة بمقدار 10 درجات، فإنَّ مُعدَّل التفاعل يتضاعف. من الواضح أنَّ هذا لا يستمر إلى ما لانهاية، حيث تؤثر درجات الحرارة العالية في تركيب الأنزيم، وتجعله غير فعَّال.

يُمكن تطبيق مفهوم Q<sub>10</sub> على مُعظم عمليات الأيض في الجسم. تبقى المعادلة في هذه الحالة مُشابهة لما سبق، ولكن بدلاً من حساب مُعدَّل التفاعل لتفاعل واحد، يحسب مُعدَّل التفاعل لكلِّ عمليات الأيض. عندما يتم حساب ذلك، وجد أنَّ مُعظم المخلوقات الحية تمتلك Q<sub>10</sub> 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 - مثلاً، بعض اللاقنريات التي تعيش في المناطق القريبة من الشاطئ يكون Q<sub>10</sub> قريباً من 1. وهذا يعني أنَّ مُعدَّلات الأيض لا تتغير بتغير درجة الحرارة. في حالة هذه اللاقنريات، فهي تتعرض إلى تذبذب كبير في درجات الحرارة خلال عملية طوفانها المُتعاقب، حيث تُغمر بالماء البارد، ومن ثم تتعرض إلى أشعة الشمس المباشرة، والهواء ذي درجة الحرارة العالية. تكيفت هذه المخلوقات الحية لتتعامل مع هذا التذبذب 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 أخرى قلَّ نشاطها عند درجة حرارة مُعيَّنة.

### تُحدِّد درجة الحرارة بعوامل داخلية وخارجية

تتأثر درجة حرارة الجسم بعدد كبير من المُتغيرات. هذه المُتغيرات تضم عوامل داخلية وخارجية، وسلوكية أيضاً. كما تتذكر من (الفصل الـ 7)، فإنَّ القانون الثاني للديناميكا الحرارية يُشير إلى أنه لا يوجد تحول للطاقة فعَّال 100%. ولهذا، فإنَّ التفاعلات التي تُشكِّل الأيض تُنتج حرارة بشكل مستمر بسبب عدم الكفاءة هذه. هذه الحرارة يجب أن تنتشر وتُشتت، أو أن تُستخدم لرفع درجة حرارة الجسم.

بشكل عام، فإنَّ مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم على درجة كبيرة من التداخل. فمثلاً، لا يسمح انخفاض درجة حرارة الجسم بمُعدَّل أيض عالٍ بسبب اعتماد الأنزيمات في عملها على درجة الحرارة، كما ذكر سابقاً. بالعكس من ذلك، فإنَّ ارتفاع مُعدَّلات الأيض يُسبب ارتفاعاً غير مقبول في درجة حرارة الجسم، وهذا يحتاج إلى تبريد.

قادت هذه المُحدِّدات لهذا التَّصنيف الثَّنائي، اعتماداً على تنظيم درجة الحرارة، إلى رؤية جديدة اعتماداً على كيفية توليد حرارة الجسم. فالحيوانات التي تستخدم عمليات الأيض لتولِّد حرارة الجسم، وتحافظ عليها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة بها سُمِّيت حيوانات داخلية الحرارة **Endotherm**. أما الحيوانات التي تمتلك مُعدَّل أبيض قليلاً نسبياً، ولا تستخدم عمليات الأيض لإنتاج الحرارة، وتمتلك درجة حرارة جسم مُتطابقة مع البيئة المُحيطة، فَسُمِّيت حيوانات خارجية الحرارة **Ectotherm**. تمتلك الحيوانات داخلية الحرارة توصيلاً حراريّاً مُنخفضاً بسبب آليات العزل التي تمتلكها، أما الحيوانات خارجية الحرارة فتمتلك توصيلاً حراريّاً عالياً، وتفتقر إلى العزل.

يُمثل هذان المُصطلحان النهائيين المتقابلتين لطيف التَّنظيم الحراري الفسيولوجي وللتكيفات. إنَّ كثيراً من الحيوانات تقع بين هاتين النّهائيتين، ويمكن اعتبارها حيوانات متباينة الحرارة. **Heterotherms**. إنها مسألة حكم كيف يُصنَّف حيوان مُعيَّن إذا امتلك خصائص من كلتا المجموعتين.

## تُنظَّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة

### درجة حرارة جسمها بالسلوك

على الرغم من أنَّ المخلوقات الحية خارجية الحرارة تمتلك مُعدلات أبيض مُنخفضة، فإنها قادرة على تنظيم درجة حرارة جسمها من خلال السلوك. تستخدم مُعظم اللا فقريات السلوك لتُعدِّل درجة

أخيراً، فإنَّ الحيوانات التي تمتلك توصيلاً حراريّاً عالياً، تكون درجة حرارة جسمها قريبة من درجة البيئة المُحيطة بها. أما الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارتها، فإنَّ تغليف الجسم بمادة لها توصيل حراري منخفض يُعدُّ ذا فائدة: حيثُ تعمل بوصفها عازلاً. المواد العازلة التي لها هذه الخصائص هي: الريش، والفرو، ودهن الحوت. أما الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارتها عن طريق السلوك، فإنَّ التوصيل الحراري العالي لديها يستطيع زيادة نقل الحرارة إلى الحد الأقصى.

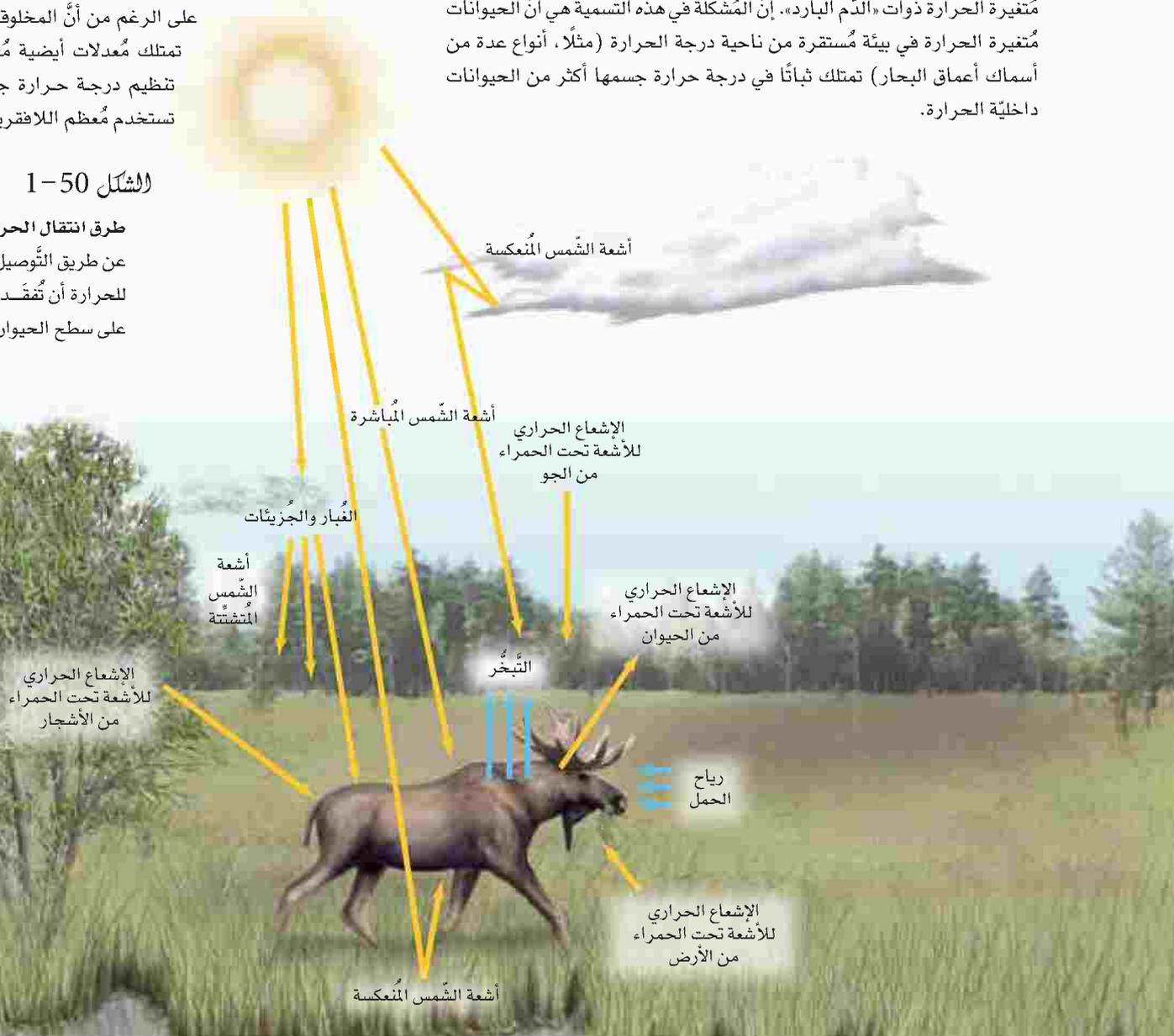
## تُقسَّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة

منذ سنوات عدة، قَسَم علماء وظائف الأعضاء الحيوانات إلى حيوانات قادرة على المحافظة على درجة حرارة أجسامها ثابتة، وأخرى قادرة على تغيير درجة حرارة جسمها بحسب البيئة المُحيطة بها. الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارة جسمها حول نقطة مُعيَّنة سُمِّيت حيوانات داخلية الحرارة **Homeotherms**، في حين تُسمى الحيوانات التي تسمح بتغيُّر درجة حرارة جسمها لتتطابق مع البيئة المُحيطة حيوانات مُتغيرة الحرارة **Poikilotherms**.

ولأنَّ المخلوقات داخلية الحرارة تُحاول المحافظة على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة، فإنها تُسمى ذوات «الدَّم الحار»، وتُسمى الحيوانات مُتغيرة الحرارة ذوات «الدَّم البارد». إنَّ المُشكلة في هذه التسمية هي أنَّ الحيوانات مُتغيرة الحرارة في بيئة مُستقرة من ناحية درجة الحرارة (مثلاً، أنواع عدة من أسماك أعماق البحار) تمتلك ثباتاً في درجة حرارة جسمها أكثر من الحيوانات داخلية الحرارة.

### الشكل 1-50

طرق انتقال الحرارة. تُكتسب الحرارة، وتُفقد عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع، ويمكن للحرارة أن تُفقد عن طريق تبخُّر الماء من على سطح الحيوان.



الفقرات من غير الثدييات والطيور هي أيضاً خارجية الحرارة، ومن ثم تعتمد درجة حرارة أجسامها بشكل كبير أو قليل على درجة حرارة البيئة المحيطة بها. هذا لا يعني أن هذه الحيوانات لا تستطيع المحافظة على درجة حرارة عالية وثابتة لأجسامها، ولكن يجب عليها أن تستخدم سلوكاً معيناً لعمل ذلك. كثير من الفقرات خارجية الحرارة لديها القدرة على المحافظة على ثبات درجة حرارتها، ومن ثم تُعدُّ حيوانات ذاتية الحرارة ذات دم بارد Homeothermic ectotherms.

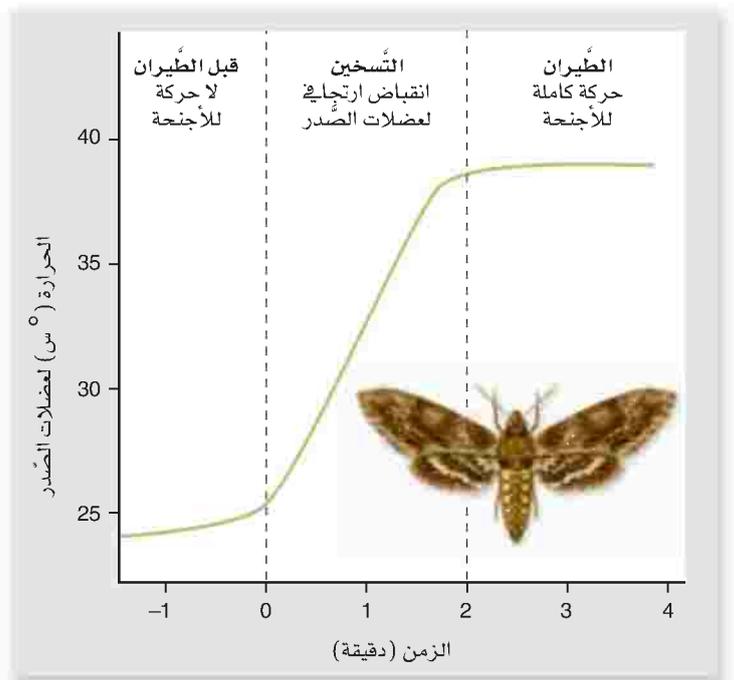
فمثلاً، بعض الأسماك الكبيرة، مثل التونا، وسمك السيف، وبعض أنواع سمك القرش، تستطيع المحافظة على أجزاء من جسمها على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة الماء. تقوم بذلك عن طريق التبادل الحراري باستخدام التيار المتعاكس Countercurrent heat exchange. هذا الدوران التكيفي، يسمح للدم البارد في الأوردة أن يسخن من خلال الإشعاع الحراري الصادر من الدم الدافئ الموجود في الشرايين المجاورة لهذه الأوردة. تحمل الشرايين دمًا أكثر سخونة قادمًا من مركز الجسم (الشكل 50-3).

تُحاول الزواحف المحافظة على درجة حرارة الجسم ثابتة من خلال مجموعة من الوسائل السلوكية - بوضع أنفسها في أماكن تسقط عليها أشعة الشمس، أو في أماكن فيها ظل. تستطيع بعض الزواحف زيادة تأثير التنظيم السلوكي عن طريق التحكم في تدفق الدم. تستطيع الحيوانات البحرية زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، وتوسيع أو تضيق الأوعية الدموية لتنظيم كمية الدم المتوافرة لنقل الحرارة عن طريق التوصيل. إن زيادة معدل ضربات القلب، وتوسيع الأوعية الدموية، يسمح لهذه الحيوانات بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون على اليابسة، في حين يقلل نقصان معدل ضربات القلب وانقباض الأوعية الدموية، من فقدان الحرارة عند قيام الحيوان بالفوص من أجل الغذاء.

بشكل عام، تمتلك المخلوقات خارجية الحرارة معدل أيض مُنخفضًا، الذي يُعدُّ ذا فائدة لها، حيث يتطلب كمية أقل من الطاقة المتأولة (الغذاء). لقد قُدِّر أن السحالي (خارجية الحرارة) تحتاج فقط إلى 10% من الغذاء مقارنةً مع الفئران (داخلية الحرارة) المشابهة لها في الحجم. لكن ثمن ذلك هو عدم قدرتها على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة.

### المخلوقات داخلية الحرارة تنتج حرارة أيضاً داخلية للمحافظة على درجة حرارة الجسم أو للتخلص منها

تستخدم المخلوقات داخلية الحرارة الحرارة الأيضية الداخليّة لرفع درجة حرارة المخلوق إذا كان الجسم بارداً، وتمثل مصدر حرارة يجب تبديده عند درجة الحرارة العالية.



الشكل 50-2

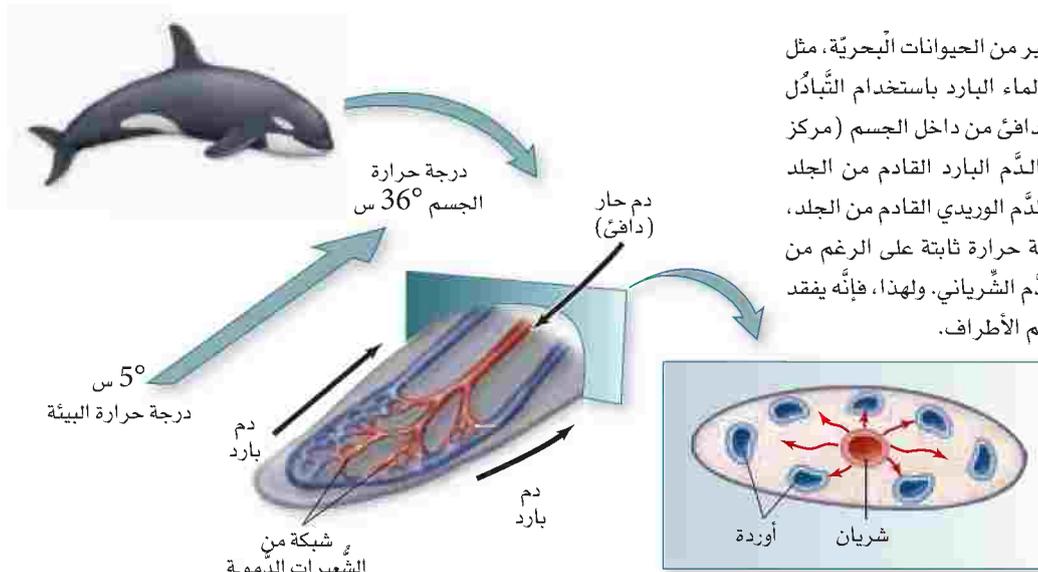
التنظيم الحراري في الحشرات. بعض الحشرات، مثل العث المجنح، تعمل على انقباض عضلات الصدر لتسخن جسمها (الإحماء) من أجل الطيران.

### استقصاء

لماذا تتوقف الزيادة في حرارة العضلات بعد دقيقتين؟

حرارة جسمها. فالكثير من الفراشات، مثلاً، يجب أن تصل درجة حرارة جسمها إلى درجة حرارة معينة قبل أن تكون قادرة على الطيران. في الصباح عندما تكون درجة الحرارة منخفضة، توجه الفراشات أجسامها لمحاولة امتصاص أكبر ما يمكن من أشعة الشمس. تستخدم الفراشات والكثير من الحشرات رد الفعل الارتجافي لتسخن عضلات الصدر المستخدمة في الطيران؛ لتمكينها من عملية الطيران (الشكل 50-2).

الشكل 50-3



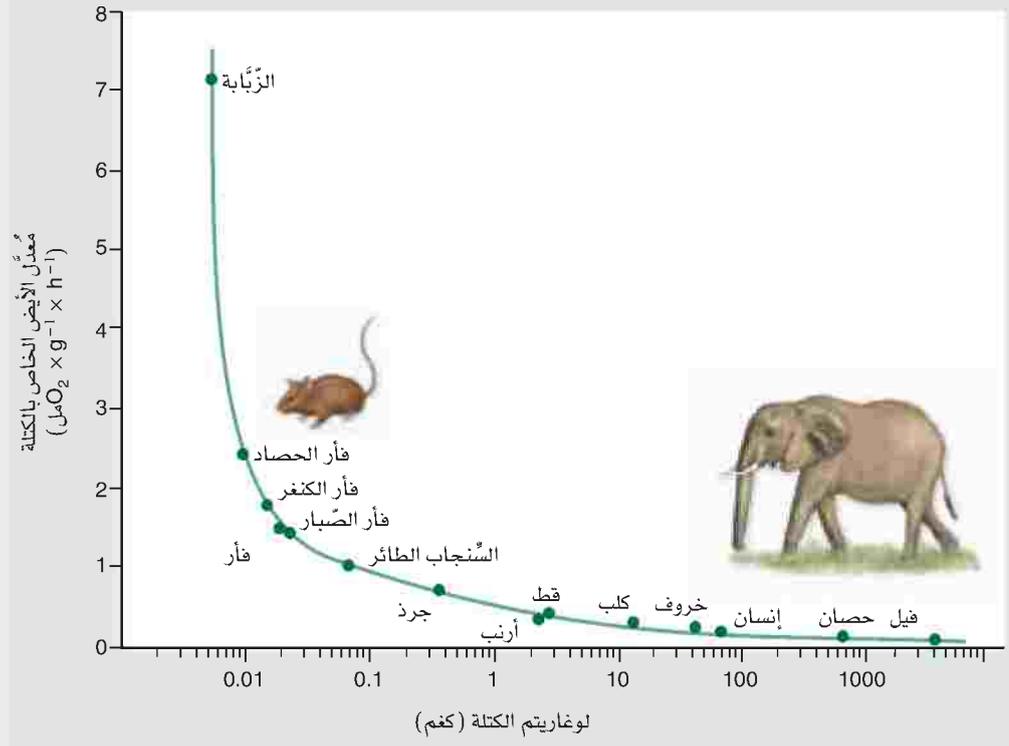
التبادل الحراري باستخدام التيار المتعاكس. الكثير من الحيوانات البحرية، مثل هذا الحوت القاتل، يحد من فقدان الحرارة إلى الماء البارد باستخدام التبادل الحراري عن طريق التيار المتعاكس. يُضخ الدم الدافئ من داخل الجسم (مركز الجسم) إلى الشرايين التي تفقد الحرارة إلى الدم البارد القادم من الجلد (أطراف الجسم) عن طريق الأوردة. يُسخن هذا الدم الوريدي القادم من الجلد، ولهذا، فإن مركز الجسم يبقى محافظاً على درجة حرارة ثابتة على الرغم من الماء البارد المحيط بالجسم، ويعمل على تبريد الدم الشرياني. ولهذا، فإنه يفقد حرارة أقل عندما يصل هذا الدم الشرياني إلى قمم الأطراف.

## الشكل 4-50

العلاقة بين كتلة الجسم ومعدل الأيض للتدييات. الحيوانات الصغيرة تمتلك معدل أيض عاليًا لكل وحدة من كتلة الجسم مقارنة بالحيوانات الكبيرة. في الشكل، معدل الأيض الخاص بالكتلة (يُعبّر عنه بكمية استهلاك الأكسجين لكل وحدة كتلة) رُسمت مُقابل كتلة الجسم. لاحظ أن محور كتلة الجسم هو بمقياس اللوغاريتم.

استقصاء

ماذا تستنتج من هذا الرسم بالنسبة للتحديات المختلفة التي تواجهها التدييات الصغيرة مُقابل التدييات الكبيرة في البيئات الحارة (الدافئة) والباردة؟



حرارة جسمها. إن كمية العزل يُمكن أن تتغير فصلياً أو جغرافياً؛ 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 المشكلة. على الرغم من أن معدل الأيض مُنخفض، فإنها تُنتج كمية كبيرة من الحرارة مع امتلاكها مساحة سطح صغيرة تستخدمها لتبديد الحرارة عن طريق التوصيل. لهذا، فإن الحيوانات الكبيرة (داخليّة الحرارة) في البيئات الحارة تمتلك القليل من العزل، وتستخدم السلوك من أجل فقدان الحرارة، تماماً مثل ما يقوم به الفيل من عملية تحريك للأذنين لزيادة فقدان الحرارة بالحمل.

### التوليد الحراري

عندما تصل درجة الحرارة إلى أقل من شدة العتبة الحرجة، فإن الاستجابات التي تقوم بها الحيوانات داخليّة الحرارة تكون غير كافية لرفع درجة حرارة جسم الحيوان. في مثل هذه الحالة، تلجأ الحيوانات إلى ما يُسمى التوليد الحراري Thermogenesis، أو استخدام عمليات الأيض الطاقية العادية لإنتاج الحرارة. يأخذ التوليد الحراري شكلين: التوليد الحراري الارتجافي والتوليد الحراري غير الارتجافي.

في التوليد الحراري غير الارتجافي، تتحول عمليات أيض الدهون لإنتاج الحرارة بدلاً من إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). يحدث هذا النوع من التوليد الحراري في أنحاء الجسم المختلفة، لكن في بعض التدييات، هناك بعض المستودعات الدهنية الخاصة التي تُسمى الدهون البنينة، حيث تُستخدم لهذا الهدف. تُخزن هذه الدهون البنينة في أماكن صغيرة في الرقبة وبين الكتفين، وتكون عالية التروية الدموية، وتسمح بنقل فعال للحرارة من أماكن إنتاجها.

في حين يستخدم التوليد الحراري الارتجافي العضلات لتوليد الحرارة دون إنتاج شغل مُفيد. يحدث هذا النوع في بعض الحشرات، كما ذكر سابقاً في المثال الخاص بتسخين عضلات الطيران في الفراشة. وفي الفقريات من نوع الحيوانات داخليّة الحرارة، يتضمن الارتجاف استخدام عضلات مُنضّدة لإنتاج مُحصلة حركة قليلة، لكن هذا يحدث تحللاً لجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات، وبذلك تُنتج الحرارة اللازمة للتسخين.

إن أبسط استجابة تؤثر في نقل الحرارة هي تنظيم كمية الدم المُتدفق إلى سطح الحيوان. توسع الأوعية الدموية يزيد من كمية الدم المُتدفق إلى السطح، الذي يزيد بدوره التبادل الحراري، ويُبدّد الحرارة. على العكس من ذلك، يقلل انقباض الأوعية الدموية من كمية الدم المُتدفق إلى السطح، ويُقلّل من التبادل الحراري، مُقللاً بذلك كمية الحرارة المفقودة بسبب التوصيل.

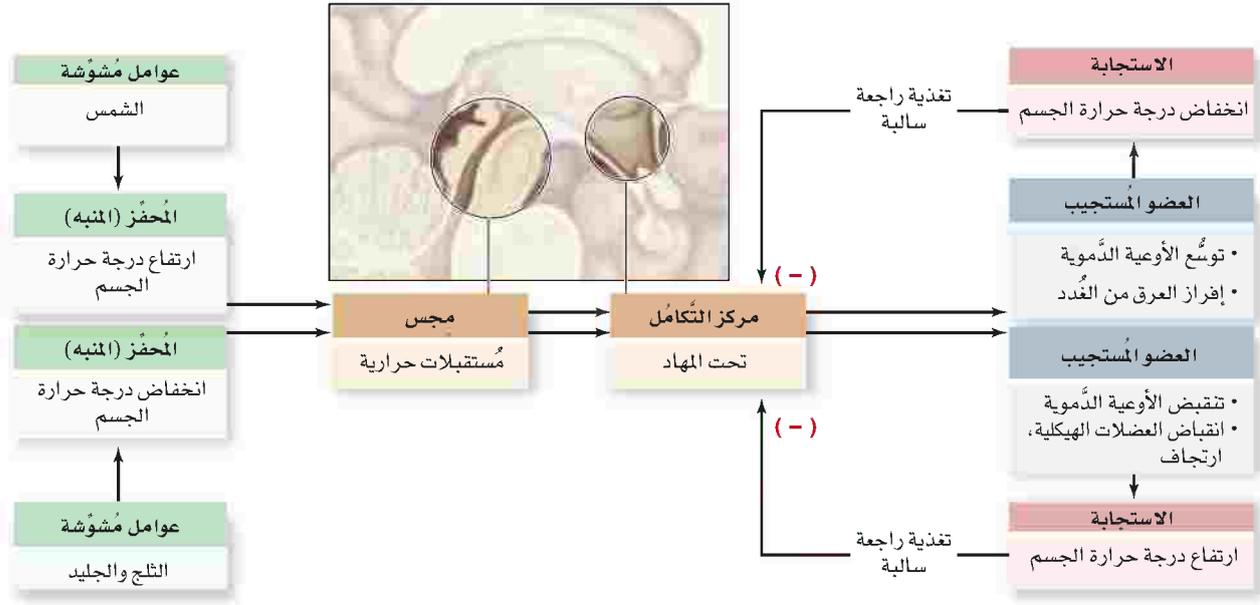
عندما ترتفع درجة حرارة البيئة المُحيطة، يستفيد الكثير من الحيوانات داخليّة الحرارة من عملية التبريد التبخيري على شكل تعرق، أو نفث البخار في أثناء اللهث. يوجد التعرق في بعض التدييات، ومن ضمنها الإنسان، ويشتمل على الإخراج النشط للماء من الغدد العرقية إلى سطح الجسم. عندما يتبخّر الماء، يبرد الجلد، وهذا الانخفاض ينتقل بدوره إلى داخل الجسم عبر الشعيرات الدموية الموجودة عند سطح الجلد. إن نفث البخار في أثناء اللهث آلية تكيف مُشابهة تُستخدم من قبل بعض التدييات والطيور التي تعتمد على السطوح التنفسية لعملية التبريد التبخيري. يجب على الحيوان أن يتحمل فقدان الماء ليكون التبريد التبخيري فعالاً.

إن من فوائد حالة داخليّة الحرارة منح القدرة على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة. أما الثمن الذي تدفعه هذه المخلوقات الحية، فهو أن معدل الأيض العالي يحتاج إلى أخذ كمية كبيرة من الطاقة (الغذاء) وبشكل مستمر.

### حجم الجسم والعزل

الحجم من أهم العوامل التي تؤثر في وظائف الحيوان. إن التغير في حجم الجسم يمتلك تأثيراً كبيراً في معدل الأيض. فالحيوانات الصغيرة تستهلك كمية أكبر من الطاقة لكل وحدة حجم مقارنة بالحيوانات الكبيرة. هذه العلاقة ملخصة في منحنى «الفأر إلى الفيل» الذي يبيّن العلاقة بين معدل الأيض وحجم التدييات (الشكل 4-50).

تكون مساحة سطح المخلوقات الصغيرة، التي تمتلك معدل أيض عاليًا، كبيرة مقارنةً بحجمها. يُشكل هذا الأمر، في البيئة الباردة، مُشكلة كبيرة لهذه الحيوانات، حيث لا تتمكن من إنتاج كمية كافية من الحرارة الداخليّة لتعادل كمية الحرارة المفقودة بالتوصيل عبر مساحة جسمها الكبيرة. لهذا، فإن الحيوانات داخليّة الحرارة الصغيرة في البيئة الباردة تحتاج إلى عزل كبير؛ للمحافظة على درجة



الشكل 50-5

التَّحْكَمُ في درجة حرارة الجسم عن طريق تحت المهاد. المُستقبلات الحرارية المركزية في الدِّماغ وفي البطن الأمامي تجسِّس التَّغْيِير في درجة حرارة الجسم. هذه المُستقبلات الحرارية تصنع شقًّا تشابكيًّا (اتصالًا) مَعَ الأعصاب في تحت المهاد، الذي يعمل بوصفه مركز تكامل للمعلومات وتجميع لها. يتحكَّم تحت المهاد بعد ذلك في الأعضاء المُستجيبة مثل الأوعية الدَّموية والغُدَّة العرقية عن طريق الأعصاب الوُدِّيَّة. أيضًا، يُسبِّب تحت المهاد إطلاق هرمونات تحفِّز الغُدَّة الدَّرقيَّة لإنتاج الثيروكسين الذي يُنظِّم عمليات الأيض في الجسم.

### في الثدييات، يتحكم تحت المهاد في التنظيم الحراري

تحتاج الثدييات التي تحافظ على ثبات نسبي لدرجة حرارتها إلى جهاز تحكُّم (مُخصَّص في الشكل 50-5). يعمل هذا النظام مثل نظام التدفئة / التبريد في منزل، الذي يمتلك جهاز تحكُّم في الحرارة (ثيرموست) مُتصل مَعَ الفرن المُنتج للحرارة، وجهاز التكييف 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  $37^{\circ}\text{C}$ ، ترصد الخلايا العصبية الموجودة في تحت المهاد هذا التغيُّر في درجة الحرارة (انظر الفصلين الـ 44 و 46). يؤدي هذا إلى تبييه مركز فقدان الحرارة *Heat-losing center* في تحت المهاد. تقوم الأعصاب الوُدِّيَّة الصادرة من هذه المنطقة بتوسيع الأوعية الدَّموية الطرفية، جالبةً دَمًا أكثر إلى السطح للمُساعدة على تبديد الحرارة وفقدانها. تحفِّز أعصاب ودية أخرى إنتاج العرق، حيث يعمل هذا العرق على القيام بالتبريد التبخيري. يحدث هنا أيضًا تثبيطًا للهرمونات المحفِّزة للتفاعلات الأيضية.

عندما تنخفض درجة حرارتك إلى أقل من  $37^{\circ}\text{C}$ ، يقوم تحت المهاد بعمل مجموعة من العمليات المُضادة. تكون هذه العمليات تحت سيطرة مركز تحفيز الحرارة *Heat-promoting center*، الذي يملك أعصابًا ودية تقوم بعمل انقباض للأوعية الدَّموية لتقلُّل بذلك من فقدان الحرارة، وتُثبِّط عملية التبريد التبخيري الناتج عن التمرُّق. ويقوم أيضًا بتحفيز نخاع الغدة الكظرية لإفراز إبينيفرين، والجزء الأمامي للغدة النخامية لإفراز الهرمون المحفِّز لإفراز هرمون الغُدَّة الدَّرقيَّة (TSH)، حيث يحفِّز هذان الهرمونان عمليات الأيض. في حالة TSH، يتم هذا بشكل غير مُباشر، حيث يحثُّ هذا الهرمون الغُدَّة الدَّرقيَّة على إفراز الثيروكسين، الذي يقوم بدوره بتحفيز عمليات الأيض (انظر الفصل الـ 46). يحفِّز إبينيفرين والأعصاب الوُدِّيَّة النَّسيج الدهني لإنجاز التوليد الحراري لإنتاج حرارة داخلية أكثر. ومرةً أخرى، عندما تعود درجة الحرارة لترتفع، تحدث هناك تغذية سلبية راجعة إلى تحت المهاد لتقلُّل من الاستجابات التي تُنتج الحرارة.

### الحُمى

تُسمَّى المواد التي ترفع درجة الحرارة مولدات الحمى *Pyrogens*، وهي تُسبِّب حالة تُسمَّى الحُمى *Fever*. تُنتج الحُمى نتيجة تغيُّر في النقطة المُحدَّدة مُسبقًا للحرارة (النقطة المرجعية) *Set point* الطبيعية في الجسم إلى درجة أعلى. إنَّ كثيرًا من البكتيريا سالبة جرام تمتلك أجزاء في جدارها الخلوي تُسمَّى السَّم 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 التَّيَمِّيَّة للحُمى أنها ترفع من درجة الحرارة لتقلُّل من نمو البكتيريا. إنَّ الأدلة على ذلك جاءت من ملاحظة أنَّ بعض الحيوانات مُتغيرة الحرارة تستجيب أيضًا لمولدات الحمى. عندما تحفِّز الإيوانة الصحراوية بالبكتيريا المُنتجة لمولدات الحمى، فإنها تقضي وقتًا أطول في الشمس، رافعةً بذلك درجة حرارة جسمها؛ ولهذا يُقال: إنها أنجزت حُمى سلوكية.

هذه الملاحظات قادتنا إلى إعادة التَّفكير في النظر إلى الحُمى على أنها حالة يجب مُعالجتها طبيًّا. فالحُمى تُعدُّ استجابة طبيعية للعدوى، والعلاج لتخفيف الحُمى ربما يعمل عكس هذا النظام الدِّفاعي الطبيعي. إنَّ الحُمى العالية جدًّا، على الرغم من ذلك، يمكن أن تكون خطيرة جدًّا، وتُسبِّب أعراضًا تمتد من تشنجات إلى هلوسة.

### السُّبات

تستطيع الحيوانات داخلية الحرارة تقليل مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم عن طريق دخولها في حالة من السُّكون تُسمَّى السُّبات *Torpor*. تسمح هذه الحالة للحيوان بتقليل الحاجة إلى الغذاء، وذلك بتقليل العمليات الأيضية. بعض الطيور، مثل الطائر الطنان تسمح لدرجة الحرارة في جسمها بالهبوط إلى  $20^{\circ}\text{C}$  في الليل. هذه الإستراتيجية موجودة في الحيوانات الصغيرة داخلية الحرارة؛ الحيوانات الكبيرة تمتلك كتلة كبيرة من الصَّعب أن يتم لها تبريد سريع كهذا.

## المولارية الأسموزية والتوازن الأسموزي

البيات الشتوي **Hibernation** هو حالة قصوى من السبات الذي يصل إلى عدد من الأسابيع، أو حتى عدد من الأشهر. في هذه الحالة، تنخفض درجة حرارة الحيوان  $20^{\circ}$  س أقل من الدرجة المرجعية الطبيعية مدة طويلة من الوقت. الحيوانات التي تُمارس البيات الشتوي تمتلك حجماً متوسطاً، أما الحيوانات الصغيرة داخلية الحرارة فتستهلك الطاقة بسرعة أكبر مما تستطيع تخزينها، حتى لو قلّت من معدلات الأيض لها.

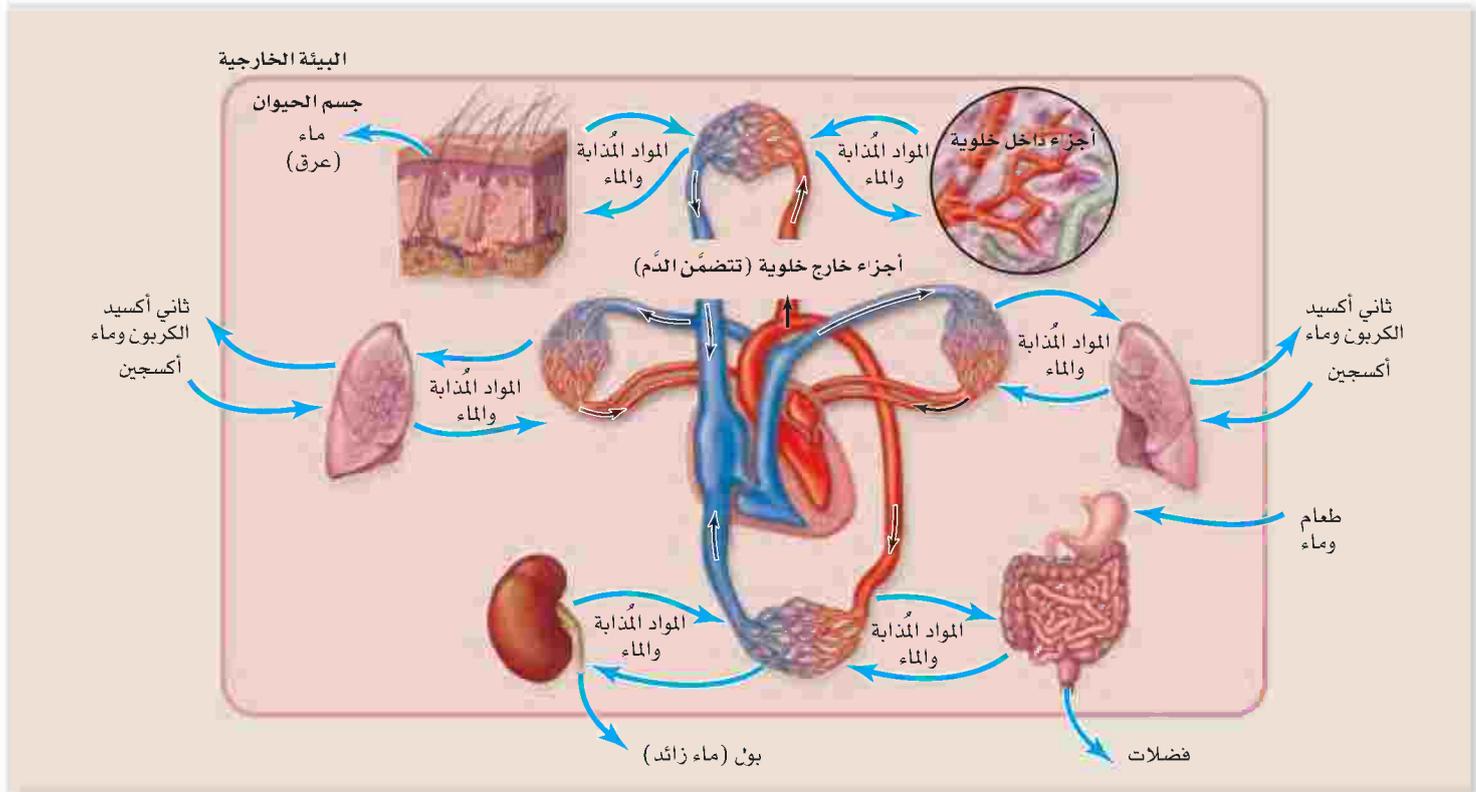
التدييات الكبيرة جداً لا تقوم ببيات شتوي. وقد اعتقد الناس زمناً طويلاً أن الدببة تنجز البيات الشتوي، ولكن درجة حرارتها تنخفض في الحقيقة بضع درجات. ولذلك، فهي تقوم بنوم شتوي طويل. وبسبب كتلتها الحرارية الكبيرة، وقلة معدل فقدان الطاقة لديها، فإنها لا تحتاج إلى توفير الطاقة الإضافية التي تستخدمها الحيوانات في البيات الشتوي.

حرارة الجسم تُساوي الحرارة الناتجة إضافة إلى الحرارة المنقولة. تنتقل الحرارة عن طريق التوصيل، والحمل، والإشعاع، والتبخر. المخلوقات الحية التي تولّد طاقة، وتستطيع الحفاظ على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المحيطة تُسمى حيوانات داخلية الحرارة. أما المخلوقات الحية التي تُطابق درجة حرارتها درجة حرارة البيئة المحيطة فتُسمى حيوانات خارجية الحرارة. هذان النوعان يستطيعان تنظيم درجة حرارة أجسامهما، لكن الحيوانات خارجية الحرارة تستخدم سلوكها بشكل رئيس لتقوم بذلك. تُحافظ التدييات على درجة حرارة جسمها ثابتة من خلال عمليات تنظيم يتحكم فيها تحت المهاد. تُستخدم دورتان من التغذية الراجعة السالبة لرفع درجة حرارة الجسم أو خفضها بحسب الحاجة.

والبيئة الخارجية عبر خلايا طلائية مُتخصّصة، وفي معظم الفقريات، من خلال عملية الترشّح في الكليتين.

تحافظ معظم الفقريات على الاتزان الداخلي بالنسبة إلى مجموع تركيز المواد المُذابة في السائل خارج الخلوي، وتركيز بعض الأيونات الخاصة. الصوديوم ( $\text{Na}^+$ ) هو الأيون الموجب الرئيس في السوائل خارج الخلوئية، والكلور ( $\text{Cl}^-$ ) هو الأيون السالب الرئيس في السوائل خارج الخلوئية. الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة،

يتوزع الماء في المخلوقات متعددة الخلايا بين الأجزاء داخل الخلوئية وخارج الخلوئية (الشكل 50-6). للمحافظة على التوازن الأسموزي، يجب أن يكون الجزء الخارجي من جسم الحيوان (بما في ذلك بلازما الدم) قادراً على أخذ الماء من البيئة المحيطة، أو إفراز الماء الزائد إلى البيئة المحيطة. يجب أن يتم تبادل الأيونات غير العضوية أيضاً بين سوائل الجسم خارج الخلوئية والبيئة الخارجية للمحافظة على الاتزان الداخلي. يحدث تبادل المواد الإلكتروليتية بين الجسم



الشكل 50-6

التفاعلات بين الأجزاء بين الخلوئية وخارج الخلوئية للجسم والبيئة الخارجية. يُكتسب الماء إلى داخل الجسم من البيئة أو يُفقد إلى البيئة. يتم تبادل الماء والمواد المُذابة بين السوائل خارج الخلوئية من الجسم والبيئة، ويحدث هذا عبر الخلايا الطلائية، ويمكن أن تُرشّح 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 تُحافظ على الاتزان الداخلي.

مثل الكالسيوم ( $Ca^{2+}$ ) والمغنسيوم ( $Mg^{2+}$ ) وأيون البوتاسيوم ( $K^+$ ) أحادي الشحنة الموجب، وأيونات أخرى، أيضاً تمتلك وظائف مهمة، ويجب المحافظة عليها ضمن مستوى ثابت.

## الضغط الأسموزي مقياس فرق التركيز

لقد درست في (الفصل الـ 5) أن الخاصية الأسموزية **Osmosis** هي انتشار الماء عبر غشاء شبه مُنفذ. تحدث الخاصية الأسموزية من المحلول المُخفف (يحتوي على تركيز قليل من المُذاب) إلى محلول أقل تخفيفاً (يحتوي على تركيز عالٍ من المُذاب). والضغط الأسموزي للمحلول **Osmotic pressure** هو مقياس ميل المحلول لأخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزية، وهو مقدار الضغط المُتولد من حركة الماء.

المحلول الذي يمتلك تركيزاً عالياً من المُذاب يمتلك ضغطاً أسموزياً مرتفعاً. يُقاس هذا بالمولارية الأسموزية للمحلول **Osmolarity**، وهي عدد المولات النشيطة أسموزياً للمُذاب لكل لتر من المحلول. لاحظ أن المولارية الأسموزية يمكن أن تختلف عن التركيز المولي (الجزئي) **Molar concentration** إذا كان المُذاب قادراً على التفكك في المحلول إلى أكثر من جزيء نشط أسموزياً. فمثلاً، محلول من السكر تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 1 أوسمول **Osmolar**. لكن محلول **NaCl** الذي تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 2 أوسمول، حيث يتحلل إلى أيونين نشطين أسموزياً.

التوتيرية **Tonicity** للمحلول هي مقياس قدرة هذا المحلول على تغيير حجم الخلية عن طريق الخاصية الأسموزية. إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول ذي تركيز عالٍ من المُذاب **Hypertonic** فإنها تفقد الماء للمحلول المجاور، وتنكمش. بالمقارنة، إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول ذي تركيز قليل من المُذاب **Hypotonic** فإنها تكتسب الماء، وتتمدد. ولكن إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول مُتبادل **Isotonic** فلا تكون هناك مُحصلة لحركة الماء. في العلاجات الطبية، تُستخدم المحاليل المُتعادلة مثل المحلول الملحي و 5% ديكتروز لغمر الأنسجة المكشوفة، وتُعطى أيضاً بوصفها محاليل في الأوردة مباشرة.

## المخلوقات المُتطابقة مع بيئتها أسموزياً

### تعيش في بيئات بحرية

في معظم اللاققرات البحرية، تكون المولارية الأسموزية للسوائل في أجسامها مُشابهة لمياه البحر (على الرغم من أن تركيز بعض الأيونات، مثل المغنسيوم، غير متساو). وحيث إن السوائل خارج الخلية مُتعادلة مع ماء البحر، فلا يوجد فرق أسموزي، ولهذا لا يوجد ميل للماء لمُغادرة أو دخول أجسام هذه المخلوقات. تُدعى هذه المخلوقات الحية المخلوقات المُتطابقة الأسموزية **Osmoconformers**، وهي مُتعادلة أسموزياً مع البيئة المُحيطة بها.

من بين الفقريات، تُعد أسماك الجُرث البدائية وحدها من المخلوقات مُتطابقة الأسموزية مع بيئتها. أسماك القرش وأقاربها في طائفة الغضروفيات (الأسماك الغضروفية) تمتلك محاليل مُتعادلة مع ماء البحر، حتى لو أن مستوى كلوريد الصوديوم في دمها أقل من ماء البحر؛ هذا الاختلاف في المولارية الأسموزية الكلية يُعوض بتجميع البولينا، كما سنباشق لاحقاً.

## المخلوقات المنظمة للأسموزية

### تتحكم في المولارية الأسموزية داخلياً

الفقريات الأخرى كلها مخلوقات منظمة للأسموزية **Osmoregulators** أي إنها قادرة على الحفاظ على المولارية الأسموزية ثابتة تقريباً للدم على الرغم من الاختلاف في التركيز مع البيئة المُحيطة. هذه القدرة مكنت الفقريات من اكتشاف مناطق بيئية مُختلفة والدخول إليها. لكن تحقيق هذا الثبات يحتاج إلى تنظيم مُستمر.

فقريات المياه العذبة تمتلك تركيزاً عالياً من المُذاب في سوائل جسمها مقارنة مع الماء المُحيط. بمعنى آخر، تُعد ذات تركيز عالٍ بالنسبة إلى مُحيطها. وحيث إن خلاياها تمتلك ضغطاً أسموزياً مرتفعاً، فإن الماء يميل للدخول إلى داخل أجسامها. تبعاً لذلك، تكيفت هذه المخلوقات الحية لمنع الماء من الدخول إلى أجسامها قدر المُستطاع، ولتخلص من الماء الداخل. إضافة إلى ذلك، تفقد الفقريات التي تعيش في المياه العذبة أيونات غير عضوية إلى بيئتها المُحيطة، ولهذا يجب أن تُعيدّها إلى أجسامها عن طريق النقل النشط.

في المقابل، تكون معظم الفقريات البحرية ذات تركيز قليل من المُذاب مقارنة مع البيئة المُحيطة؛ تمتلك سوائل أجسام هذه المخلوقات ثلث المولارية الأسموزية الموجودة في مياه البحر المُحيطة تقريباً. لهذا، فإن هذه المخلوقات تعيش تحت خطر فقدان الماء بالخاصية الأسموزية، لذلك كُيفت هذه المخلوقات نفسها للحفاظ على الماء لمنع جفاف أجسامها. للحفاظ على الماء. تشرب هذه المخلوقات ماء البحر، وتتخلص من الأيونات الزائدة من خلال الكليتين والخياشيم.

تحتوي سوائل الجسم في الفقريات التي تعيش على اليابسة كمية أكبر من الماء مقارنة مع الهواء المُحيط بها. لهذا، فهي تفقد الماء إلى الهواء المُحيط عن طريق الجلد والرئتين عن طريق التبخر. تواجه الزواحف والطيور والثدييات جميعها، وكذلك البرمائيات خلال وجودها على اليابسة هذه المشكلة. لقد طورت هذه المخلوقات الأجهزة البولية / المنظمة للأسموزية لمُساعدتها في الحفاظ على الماء.

اللاققرات البحرية مخلوقات حية مُتطابقة مع بيئتها من الناحية الأسموزية، وتكون سوائل جسمها مُتعادلة مع بيئتها. معظم الفقريات مخلوقات منظمة للأسموزية؛ إذ تكون السوائل في جسمها ذات تراكيز عالية أو مُنخفضة من المُذاب بالنسبة إلى البيئة المُحيطة. تُساعد الآليات الفسيولوجية معظم الفقريات للمحافظة على ثبات أسموزية الدم وتركيز الأيونات فيه.

## الأعضاء المنظمة للأسموزية

3-50

### تستخدم اللاققرات خلايا وأنيبيبات خاصة

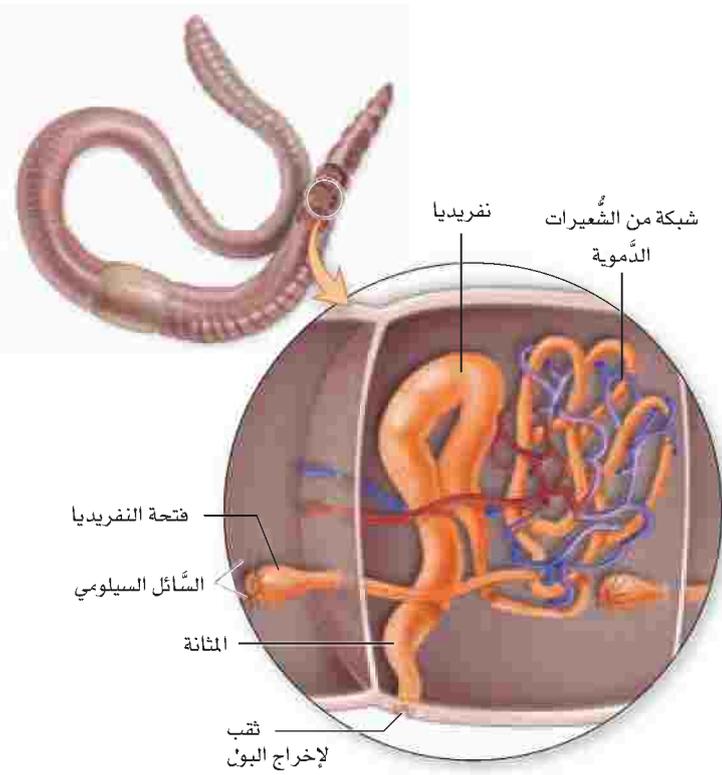
في الديدان المفلطحة، تتفرع أنبيبيبات تُسمى النضريديا الأولية **Protonephridia** في أنحاء الجسم كله لتكون خلايا لهيئة **Flame cells** تشبه الجزء الزجاجي من المصباح الكهربائي (الشكل 50-7). على الرغم من أن هذه التراكيب الإخراجية البسيطة تفتح إلى خارج الجسم، فإنها لا تفتح إلى الداخل، بل تعمل حركة الأهداب 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.

نشأت آليات مُختلفة في الحيوانات لمُجابهة التوازن المائي. في كثير من الحيوانات، تكون إزالة الماء أو الأملاح من أجسامها مُترافقة مع إزالة الفضلات الأيضية من خلال جهاز الإخراج، تمتلك الطلائعيات أحادية الخلية الفجوات المُنتفضة لهذا الغرض، مثلها مثل الإسفنجيات. الحيوانات الأخرى مُتعددة الخلايا تستخدم جهازاً للإخراج مُكوّناً من أنبيبيبات إخراجية تطرح السائل والفضلات من الجسم. إضافة إلى ذلك، هناك أجهزة دقيقة مُحكمة أخرى موجودة في اللاققرات؛ الجهاز البولي في الفقريات مُعقد للغاية.

تمتلك لافقرات أخرى جهازاً من الأنبيبات تفتح على خارج الجسم وفي داخله. في دودة الأرض، تُعرف هذه الأنبيبات بالنفريديا **Nephridia** (التَّركيب البرتقالي اللُّون في الشُّكل 50-8). تحصل النفريديا على السائل من التَّجويف الجسمي من خلال عملية ترشيح المواد إلى التَّركيب الشَّبِيه بالقَمْع والمُسَمَّى فَم النفريديا **Nephrostome**. اسْتُخِدم مُصْطَلح التَّرشِيح هنا؛ لأنَّ السائل يتكون تحت ضغط، ويمر من خلال فتحات صغيرة. ولهذا، لا تمرُّ جزيئات أكبر من حجم مُعَيَّن. يُعَدُّ الرّاشح مُتَعادلاً مَعَ السائل الموجود في تجويف الجسم السيلومي، وعندما يمرُّ هذا السائل بعد ذلك في الأنبيبات، تُزال جزيئات كلوريد الصوديوم بفعل عمليات النُّقل النُّشْط. إنَّ المُصْطَلح العام لعملية نقل المواد من الأنبيبات إلى السائل الجسمي المُحِيط يُسَمَّى **إعادة الامتصاص Reabsorption**. وبسبب إعادة امتصاص الأملاح من الرّاشح، يكون البول الخارج مخففاً 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**) البول بعملية التَّرشِيح، وتعود وتأخذ بعض الأيونات من الرّاشح بعملية تُسَمَّى إعادة الامتصاص.

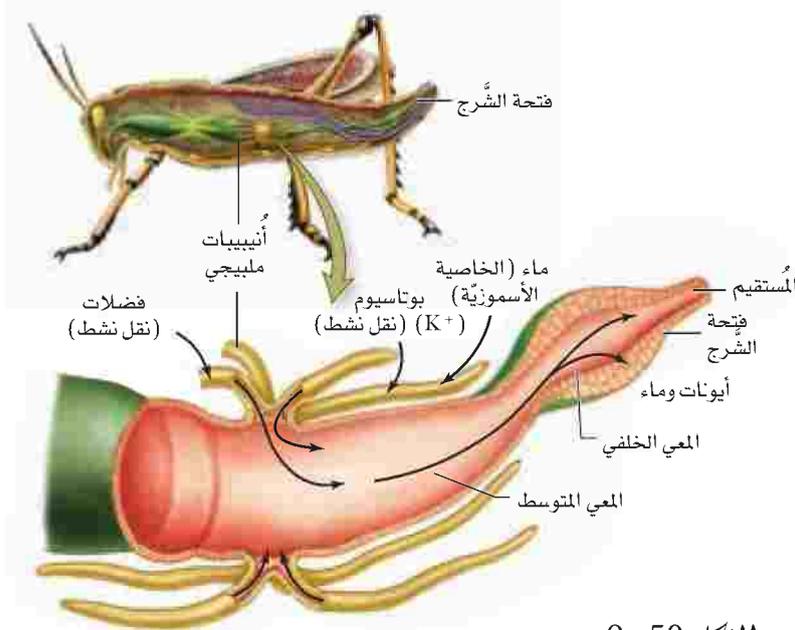
### تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزياً فريداً

الأعضاء الإخراجية في الحشرات تُسَمَّى أنابيب **Malpighian tubules** (الشكل 50-9)، وهي امتدادات للقناة الهضمية تنفرع من أمام المعدة الخلفية. لا يتكون البول هنا بعملية التَّرشِيح في هذه الأنبيبات، حيث لا يوجد فرق في الضَّغط بين الدَّم في تجويف الجسم والأنبيبات. بدلاً من ذلك، تُفَرِّز جزيئات الفضلات وأيونات البوتاسيوم إلى الأنبيبات من التَّجويف عن طريق النُّقل النُّشْط. **الإفرازُ Secretion** عمليةٌ مُعاكسةٌ لعملية إعادة الامتصاص - حيث تنتقل الأيونات والجزيئات من السائل الجسمي إلى الأنبيبات. إنَّ إفراز  $K^+$  يُنتج فرقاً



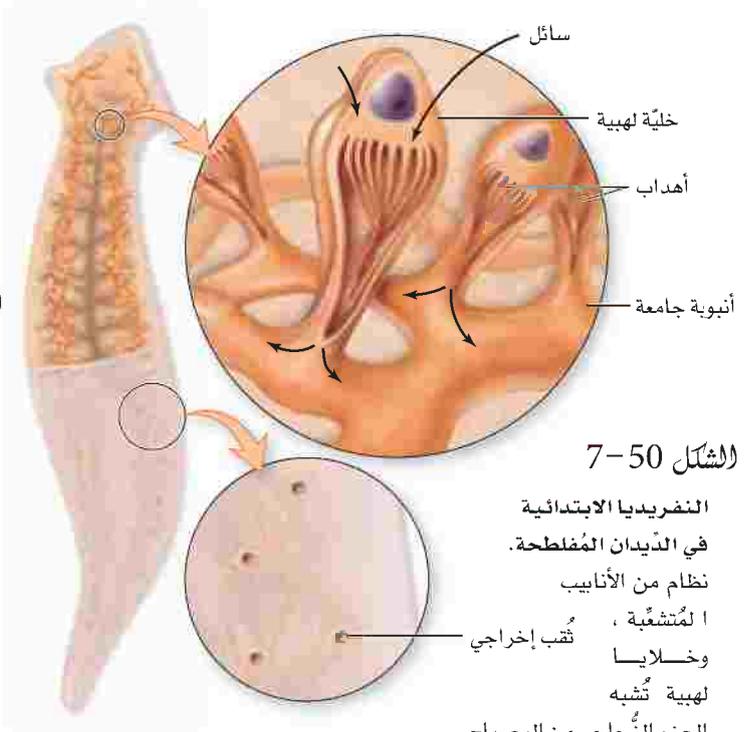
الشكل 50-8

النفريديا في الديدان. مُعظم اللافقرات، مثل دودة الأرض المُبَيَّنة هنا، تمتلك النفريديا (البرتقالي). تتكوَّن هذه النفريديا من أنبيبات تستقبل الرّاشح من السائل السيلومي الذي يدخل عن طريق فتحة النفريديا التي تُشبه القمع. تتم إعادة امتصاص الأملاح من هذه الأنبيبات، والسائل الذي يتبقى؛ البول، يتمُّ طرحه من خلال فتحات إلى البيئة الخارجية.



الشكل 50-9

أنبيبات ملبيجي في الحشرات. أنبيبات ملبيجي هي امتدادات للقناة الهضمية التي تجمَع الماء والفضلات من الجهاز الدَّوري في جسم الحشرة. يُفَرِّز أيون البوتاسيوم إلى داخل هذه الأنبيبات، ويسحب معه الماء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزية. مُعظم هذا الماء (الأسهم) تتمُّ إعادة امتصاصه عبر جدار المعى الخلفي.



الشكل 50-7

النفريديا الابتدائية في الديدان المُفْلطحة. نظام من الأنابيب المُتَشَبِّهة، وخلايا لتهبية تُشبه

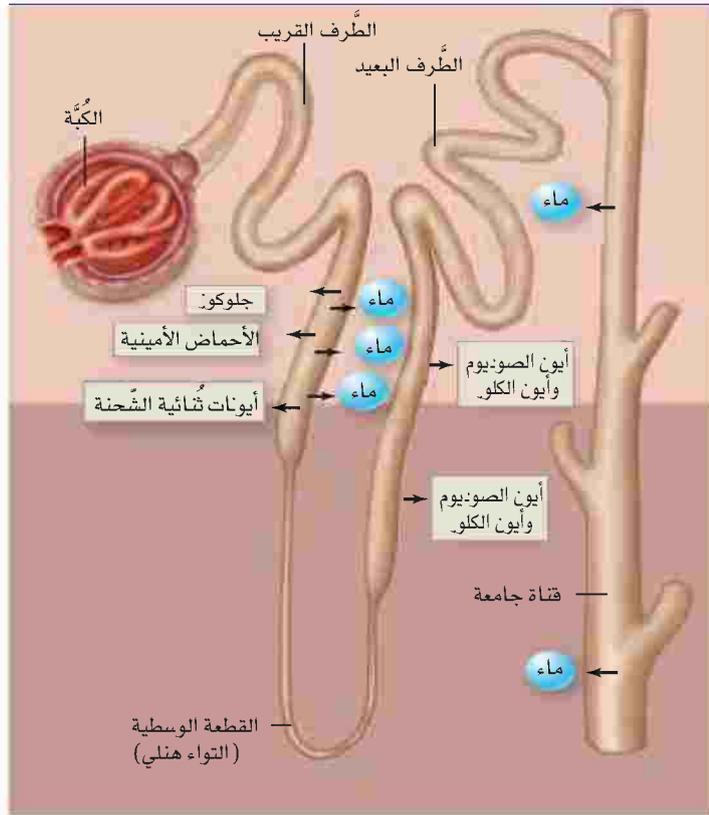
الجزء الرُّجَاجي من المصباح،

وتقريب إخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية

في الديدان المُفْلطحة. الأهداب في داخل الخلايا الالتهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.

قد يبدو شاذاً أن تقوم الكلية في الفقرات بترشيح كل شيء في بلازما الدم (ما عدا البروتينات، التي تمتلك حجماً كبيراً) ومن ثم تُنفق الطاقة لإعادة امتصاص المواد التي يحتاج إليها الجسم. إلا أن عملية إعادة الامتصاص المُتخصّصة تُعطي مرونة أكبر. وهناك مجموعات مُتنوّعة من الفقرات طوّرت القدرة على إعادة امتصاص جزيئات مُهمّة من بيئتها التي تعيش فيها. هذه المرونة في عملية إعادة الامتصاص مكّنت الفقرات من العيش في بيئات مُختلفة كثيرة. فيما تبقى من هذا الفصل، سنركّز دراستنا على الكلية في الفقرات وكيفية تخلصها من الفضلات، وخاصة المركبات النيتروجينية.

كثير من الفقرات تُرشح السائل باستخدام نظام من الأنبيبات، ومن ثم تقوم بعملية إعادة امتصاص للأيونات والماء، تاركة نواتج الفضلات لطرحها إلى الخارج. تُصنّع الحشرات السائل الإخراجي عن طريق إفراز أيونات البوتاسيوم ونواتج الفضلات إلى داخل الأنبيبات، ويتبع ذلك دخول الماء إلى الأنبيبات بالخاصية الأسموزية. تُنتج كلية الفقرات المرشح الذي يدخل الأنبيبات، ومن ثم يُعدّل ليُكوّن بعد ذلك مادة البول.



الشكل 10-50

تنظيم الوحدة الأنبوبية الكلية في الفقرات. الوحدة الأنبوبية الكلية هي تصميم تم المحافظة عليه في كلى الفقرات المختلفة. السكر، والأحماض الأمينية، والماء، والأيونات أحادية الشحنة، والأيونات ثنائية الشحنة يُعاد امتصاصها من خلال الطرف القريب؛ الماء والأيونات أحادية الشحنة مثل الصوديوم والكلور تتم إعادة امتصاصها من خلال التواء هنلي؛ كمية مختلفة من الماء والأيونات أحادية الشحنة (الصوديوم، الكلور) يمكن امتصاصها من خلال الطرف البعيد والقناة الجامعة، اعتماداً على تأثير الهرمونات.

أسموزياً يُسبب دخول الماء إلى الأنبيبات عن طريق الخاصية الأسموزية من الجهاز الدوري المفتوح. بعد ذلك، يُعاد امتصاص معظم الماء وأيونات البوتاسيوم إلى الجهاز الدوري من خلال المعدة الخلفية، فتتخلّف أجزاء صغيرة ونواتج الفضلات ليتم طرحها من خلال المُستقيم مع البراز. تزود أنابيب ملبجي الحشرات بأداة فعالة جداً للحفاظ على الماء.

## تقوم كلية الفقرات بعملية الترشيح ومن ثم إعادة الامتصاص

كلية **Kidneys** الفقرات لا تُشبه أنبيبات ملبجي في الحشرات، بل تُشكّل سائلاً أنبيبياً عن طريق عملية ترشيح الدم تحت الضغط. إضافة إلى نواتج الفضلات والماء، يحتوي المرشح على الكثير من الجزيئات الصغيرة، مثل الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والفيتامينات، التي لها قيمة للحيوان. يُعاد امتصاص هذه الجزيئات، ومعظم الماء من الأنبيبات إلى الدم، في حين تبقى الفضلات في المرشح. يمكن أن تُفرز فضلات أخرى إلى الأنبيبات، وتُضاف إلى المرشح، ومن ثم يتم التخلص من البول المحتوي على نواتج الفضلات.

## تطور كلية الفقرات

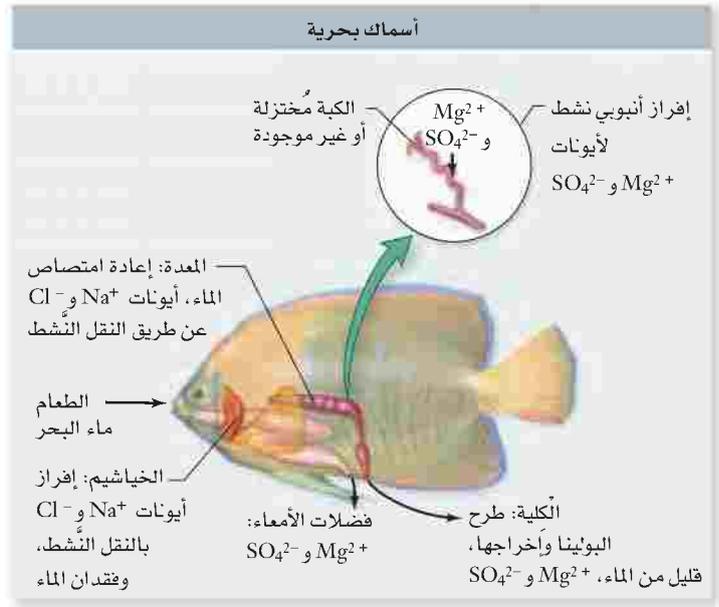
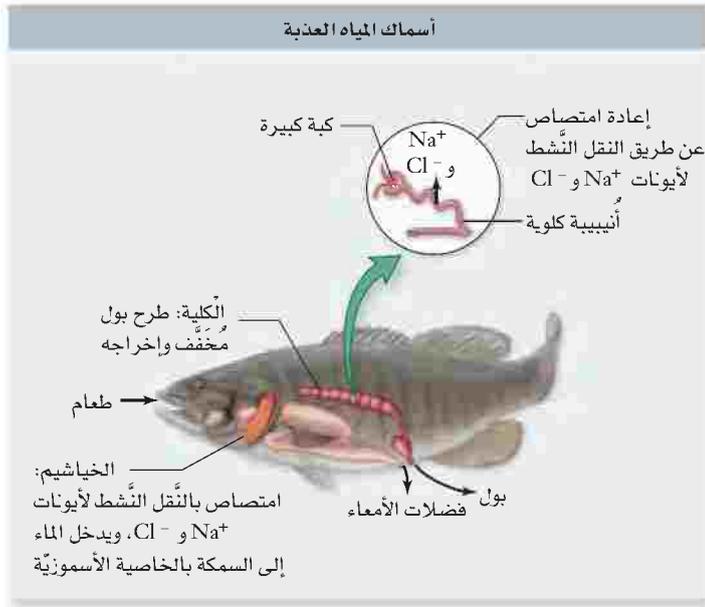
4-50

الكلية عضو مُعقدّ مكوّن من آلاف وحدات متكررة تُدعى **الوحدات الأنبوبية الكلوية Nephrons**، كل واحدة منها تمتلك التواء يمتد إلى نخاع الكلية (موضّح بالرّسم في الشكل 10-50). يدفع ضغط الدم السائل في الدم إلى الخروج من مجموعة من الشعيرات الدموية تُدعى **الكبة Glomerulus** إلى داخل محفظة بومان **Bowman's capsule**، وهي بداية جهاز الأنبيبات. تسمح هذه العملية بترشيح الدم لتكوّن المرشح الذي يُعدّل عند مروره بباقي الوحدة الأنبوبية الكلية. تُحافظ الكبة على خلايا الدم، والبروتينات، والجزيئات الكبيرة المُفيدة الأخرى، وتبقى في الدم، إلا أنها تسمح للماء، والجزيئات الصغيرة والفضلات. عندما يمر المرشح في الوحدة الأنبوبية الكلية، يتم إعادة امتصاص المواد الغذائية والأيونات من المرشح عن طريق آليات النقل النشط والنقل السلبي، تاركة الماء والفضلات الأضية في الأنبوب لتخرج مع البول. (تفاصيل هذه العملية ستناقش في الجزء المقبل).

على الرغم من أن كلى معظم الفقرات مُتشابهة في تصميمها، فإن هناك بعض التغيّرات والتعديلات التي حدثت في بعض الفقرات. ولأن المرشح مُتعادل من الناحية الأسموزية مع الدم، فإن معظم الفقرات تستطيع إنتاج بول مُتعادل التوتر مع دمها عن طريق إعادة امتصاص الأيونات والماء بالتساوي. أو، أنها قادرة على إنتاج بول قليل التركيز من المادة المُذابة مقارنة بالدم -مخفف مقارنة مع الدم- عن طريق إعادة امتصاص جزء قليل من الماء. تستطيع الطيور والفقرات فقط إعادة امتصاص ماء كافٍ من المرشح لإنتاج بول عالي التركيز من المواد المُذابة مقارنة مع الدم، عن طريق إعادة امتصاص جزء كبير من الماء.

## الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تحافظ على تركيز الأيونات المُذابة وتخلص من الماء الزائد للخارج

يُعتقد أن الكلية قد نشأت في الأسماك العظمية التي تعيش في المياه العذبة. وحيث إن سوائل جسم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة عالية التركيز بالمواد المُذابة مقارنة مع الماء المُحيط، فإن هذه الحيوانات تواجه مشكلتين جادتين: الأولى، دخول الماء من الخارج إلى أجسامها، والثانية خروج المواد المُذابة من أجسامها إلى الماء المحيط.



الشكل 50-11

تواجه أسماك المياه العذبة والأسماك البحرية مشكلات أسموزية مختلفة. أسماك المياه العذبة ذات تركيز عالٍ من المواد المُذابة مُقارنةً مَع المياه التي تعيش فيها، أما الأسماك البحرية، فهي ذات تركيز مُنخفض من المواد المُذابة مقارنةً مَع المياه التي تعيش فيها. لتعوّض أسماك المياه العذبة ميلها لأخذ الماء إلى داخلها وفقدان الأيونات للخارج، عملت على طرح بول مُخفّف، وعدم شرب الماء، وإعادة امتصاص الأيونات عبر أنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية. لتعوّض الأسماك البحرية فقدان الماء بالخاصية الأسموزية، تشرب مياه البحر، وتزيل الأيونات الزائدة من خلال النقل النشط عبر الخلايا الطلائية في الخياشيم والكلى.

مُعادلاً أسموزياً بالمُقارنة مَع سوائل الجسم لهذه الأسماك. ويكون هذا البول أكثر تركيزاً من البول الخارج من الأسماك التي تعيش في المياه العذبة، ولكنه ليس مركزاً كما هو الحال في الطيور والثدييات.

### تضخّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكترونية إلى الخارج، وتمتص البولينا وتحفظ بها

تعدّ أسماك غضروفية الخياشيم، التي تضم أسماك القرش، وسمك شيطان البحر، أكثر تحت طائفة مشهورة من طائفة الأسماك الغضروفية. قامت أسماك غضروفية الخياشيم بحل مشكلة الأسموزية التي تفرضها عليها البيئة البحرية التي تعيش فيها بطريقة مختلفة. بدلاً من أن تمتلك سوائل جسمية عالية التركيز من المواد المُذابة مقارنةً مَع ماء البحر، حيث يحتم عليها هذا أن تستمر في شرب ماء البحر وضخّ الأيونات عن طريق النقل النشط، فإنّ أسماك غضروفية الخياشيم تمتصّ البولينا من أنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية إلى الدم، وتُحافظ على تركيز البولينا في الدم أكثر 100 مرة مما هو في الثدييات.

تجعل إضافة البولينا دم أسماك غضروفية الخياشيم تقريباً مُتعادل التركيز للمواد المُذابة مُقارنةً مَع ماء البحر المُحيط. وبسبب عدم وجود محصلة انتقال للماء بين محلولين مُتعادلين من ناحية التركيز، فإنّ فقدان الماء في هذه الحالة يكون معدوماً. نتيجةً لذلك، لا تحتاج هذه الأسماك إلى شرب ماء البحر للمحافظة على التوازن الأسموزي، ولا تزيل الخياشيم والكليتين في هذه الحيوانات كمية كبيرة من الأيونات من أجسامها. إن أنسجة الأسماك الغضروفية وأنزيماتها قادرة على تحمل التراكيز العالية للبولينا.

### تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها

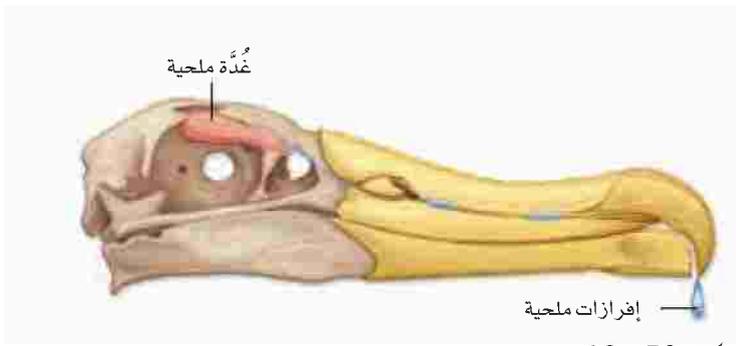
البرمائيات أول الفقريات التي عاشت على اليابسة. كلىة البرمائيات مُشابهة لكلىة الأسماك التي تعيش في المياه العذبة. لا غرابة في هذا؛ لأنّ البرمائيات تقضي جزءاً من وقتها في المياه العذبة، وعندما تكون على اليابسة، فهي تبقى في الأماكن المُبلّلة.

لمعالجة المُشكلة الأولى؛ تقوم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة بعدم شرب الماء وإخراج كميات كبيرة من بول مُخفّف يكون قليل التركيز للمواد المُذابة بالمُقارنة مَع سوائل الجسم. ولمعالجة المُشكلة الثانية؛ قامت هذه الأسماك بإعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح في أثناء مروره بأنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية وإعادتها إلى الدم. إضافة إلى ذلك، فهي تنقل الأيونات باستخدام النقل النشط عبر سطح الخياشيم من الماء المُحيط في اتجاه الدم (الشكل 50-11، يسار).

### على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء، وإخراج المواد الإلكترونية الزائدة

على الرغم من أنّ مُعظم المجموعات الحيوانية نشأت في البداية في البحر، فإنّ الأسماك العظمية البحرية ربما نشأت من أسلاف كانت تعيش في المياه العذبة. واجهت هذه الأسماك نوعاً جديداً من المشكلات في عملية انتقالها من المياه العذبة إلى البحار؛ لأنها تمتلك سوائل قليلة التركيز للمواد الذائبة مُقارنةً مَع مياه البحر. نتيجةً لذلك، يُفادر الماء من أجسامها عن طريق الخاصية الأسموزية من خلال الخياشيم، وتفقد ماءً عن طريق البول. لتعويض هذا الفقدان في الماء، تشرب الأسماك البحرية هذه كمية كبيرة من ماء البحر (الشكل 50-11، يمين).

إنّ كثيراً من الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة (خاصةً، الكالسيوم والمغنسيوم) الموجودة في ماء البحر الذي تشربه الأسماك يبقى في الجهاز الهضمي، ويتمّ التخلّص منه عن طريق فتحة الشرج. على الرغم من ذلك، فإنّ بعضها يتمّ امتصاصه إلى الدم، إضافة إلى الأيونات أحادية الشحنة مثل؛ البوتاسيوم، والصوديوم، والكلور. تنتقل مُعظم الأيونات أحادية الشحنة بالنقل النشط من الدم إلى الخارج عبر سطوح الخياشيم، في حين يتمّ إفراز الأيونات ثنائية الشحنة التي دخلت الدم إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية، ويتمّ التخلّص منها بعد ذلك عن طريق البول. باستخدام هاتين الطريقتين، تتخلص الأسماك العظمية البحرية من الأيونات التي تحصل عليها من ماء البحر الذي تشربه. يكون البول الخارج من هذه الأسماك



الشكل 50-12

كيف تتخلص الطيور البحرية من الملح الزائد. تشرب الطيور البحرية مياه البحر، ومن ثم تطرح الملح الزائد من خلال الغدة الملحية. السائل الملحي الشديدي الذي يُطرح من خلال هذه الغدة يمر على طول المنقار إلى الخارج.

التواء هنلي طويل. مع ذلك، تمتلك الطيور عددًا قليلًا، أو لا تمتلك وحدات أنبوية كلوية لها التواء هنلي طويل، لهذا فهي لا تنتج بولًا ذا تركيز عالٍ مُشابهاً لما تُنتجه الثدييات. في أقصى الحدود، تستطيع إعادة امتصاص ماء كافٍ لإنتاج بول ذي تركيز مُضاعف مُقارنةً بتركيز دمها. حلت الطيور البحرية مُشكلة فقدان الماء بشرب ماء مالح، ومن ثم طرحت الرائد من هذه الأملاح عن طريق غدة ملحية قريبة من العين (الشكل 50-12).

يذهب البول متوسط التركيز بالمواد المُذابة إلى المذراق بعد طرحه من الكليتين ليختلط مع المواد البرازية القادمة من القناة الهضمية. وإذا اقتضت الحاجة، فإن كمية ماء إضافية يتم امتصاصها من خلال جدران المذراق، لينتج بعد ذلك بول على شكل مادة معجونية بيضاء شبه صلبة، أو على شكل حبيبات، يتم التخلص منها إلى خارج الجسم.

الكليتان في الأسماك التي تعيش في المياه العذبة تطرح كمية وافرة من البول المُخفف جدًا؛ تشرب الأسماك العظمية البحرية ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلاً أسموزيًا. إن التصميم الأساسي، ووظيفة الوحدة الأنبوية الكلوية للأسماك التي تعيش في الماء العذب حُوفظ عليها في الفقرات التي تعيش على اليابسة. بعض التّعديلات، مثل وجود التواء هنلي، سمحت للثدييات والطيور بإعادة امتصاص ماء أكثر، وإنتاج بول ذي تركيز عالٍ بالمواد المُذابة مُقارنةً مع سائل الجسم.

والرطوبة. تُنتج البرمائيات بولًا مخففًا جدًا، وتموّض ما تفقده من أيونات الصوديوم عن طريق نقل الصوديوم من الماء المحيط عبر الجلد باستخدام النقل النشط.

من جهة أخرى، 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 كُليّةً مُشابهة لهما. أما الزواحف البحرية التي تضم بعض التماسيح، والزواحف المائية، والأفاعي البحرية، ونوعًا واحدًا من السحالي، فإنها تمتلك كُليّةً تُشبه ما تمتلكه أقرانها في المياه العذبة، إلا أنها تواجه مُشكلة معاكسة، حيث تميل لفقدان الماء وأخذ الأملاح إلى داخلها. ومثلها كمثل الأسماك العظمية البحرية، فهي تشرب ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلاً من الناحية الأسموزية. تتخلص الزواحف البحرية من الأملاح الزائدة من خلال غدة ملحية تقع بالقرب من الأنف أو العين.

تقوم الكليتان في الزواحف التي تعيش على اليابسة أيضًا بإعادة امتصاص كثير من الأملاح والماء إلى داخل أنبيبات الوحدة الأنبوية الكلوية، مُحافظةً بذلك على حجم الدم في البيئات الجافة. وهي كالأسمك 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 المجمع (مخرج مشترك بين الجهاز الهضمي والبولي)، حيث يُعاد امتصاص الماء مرة أخرى، وتخرج الفضلات مع البراز.

## تستطيع الثدييات والطيور طرح بول مُركز وتحافظ على الماء

الطيور والثدييات هي الفقريات الوحيدة القادرة على إنتاج بول له تركيز أسموزي عالٍ مُقارنةً مع سائل الجسم. لهذا تكون هذه الثدييات قادرة على طرح نواتج فضلاتها مع كميات قليلة من الماء، وتُحافظ بذلك أكثر على الماء في أجسامها. تستطيع كُليّة الإنسان إنتاج بول يكون تركيزه 4.2 أضعاف تركيز بلازما الدم، لكن كُليتي بعض الثدييات الأخرى أكثر فعالية في حفظ الماء. فمثلًا، الجمال والجرايب والفئران من نوع *Perognathus* تستطيع إنتاج بول تركيزه 8، 14، 22 ضعف تركيز بلازما الدم لديها، على التوالي. إن كُليتي الجرذ الكنغاري (من نوع *Dipodomys*) فعالة جدًا؛ لأنه لا يشرب ماء؛ ويستطيع الحصول على ما يريده من ماء من الطعام، ومن الماء الذي ينتج عن عملية التنفس الخلوي الهوائي.

إن إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة يُنجز عن طريق التواء هنلي *Henle loop* التابع للوحدة الأنبوية الكلوية (الشكل 50-10 و 50-16)، والموجود فقط في الطيور والثدييات. تعتمد درجة تركيز البول على طول التواء هنلي؛ تمتلك معظم الثدييات وحدات أنبوية كلوية قصيرة (التواء هنلي قصير) وأخرى ذات

## الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض

5-50

### اليوريك (البوليك)

إزالة مجموعة الأمين ( $-NH_2$ )، ومن ثم اتحادها في الكبد مع أيون الهيدروجين ( $H^+$ ) لتكوين الأمونيا ( $NH_3$ ) *Ammonia*. الأمونيا سامة جدًا للخلايا، ولهذا فهي آمنة فقط عندما يكون تركيزها قليلًا جدًا. إن التخلص من الأمونيا ليس مُشكلة في الأسماك العظمية واليرقات البرمائية، حيث تتخلص منها عن طريق الانتشار من خلال الخياشيم وبدرجة أقل عن طريق البول المُخفف جدًا.

البولينا وحمض البوليك أقل سُميّة. لكن لهما ذائبية مُختلفة في الأسماك غضروفية الخياشيم، والبرمائيات البالغة، والثدييات، يتم التخلص من الفضلات النيتروجينية على شكل مُركب أقل سُميّة، وهو البولينا *Urea*.

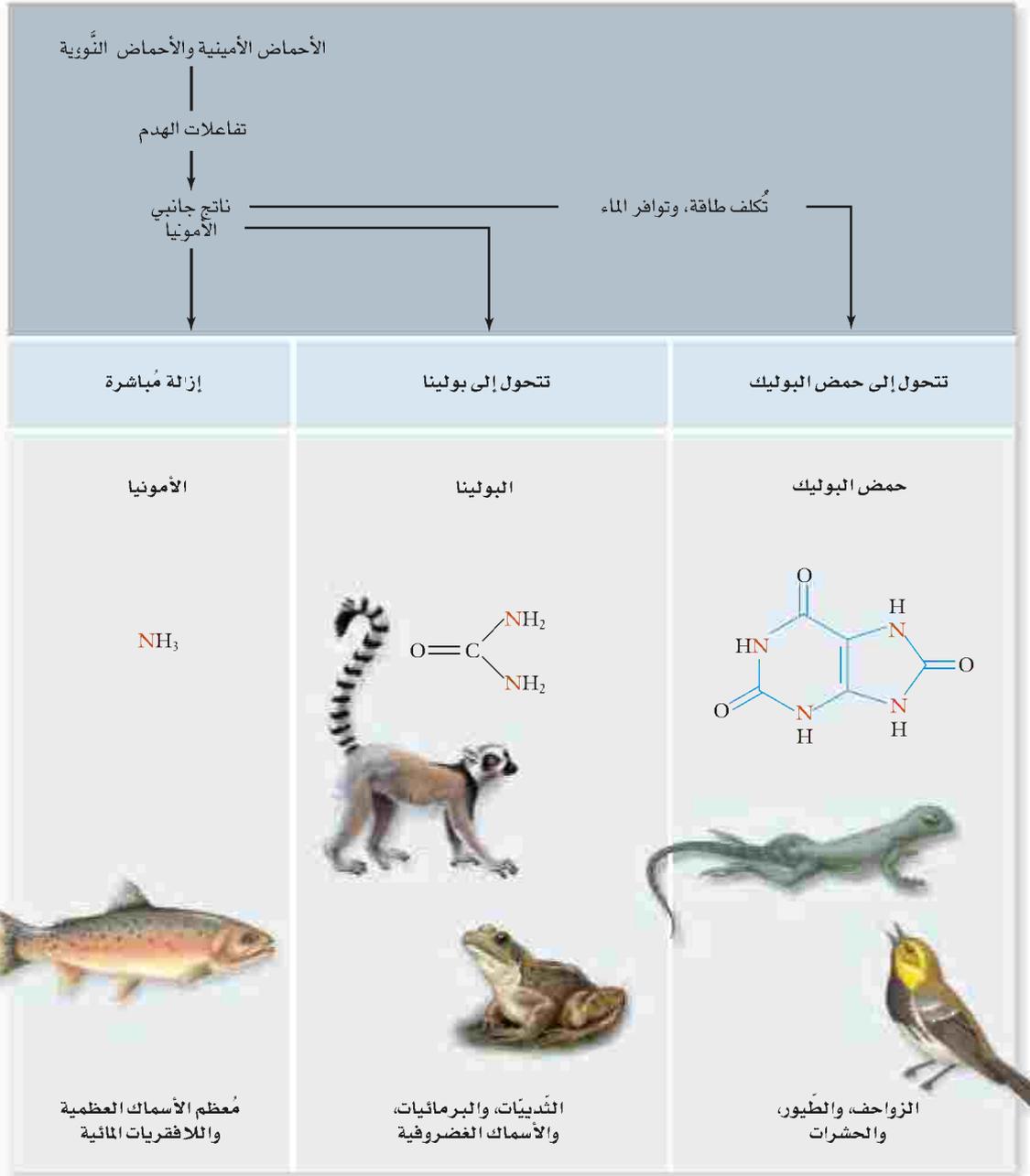
الأحماض الأمينية والأحماض النووية جزيئات مُحتوية على النيتروجين. عندما تحطم بعض الحيوانات هذه الجزيئات لإنتاج طاقة، أو تحويلها إلى كربوهيدرات، أو دهون، فإنها تُنتج نواتج جانبية مُحتوية على النيتروجين تُسمى الفضلات النيتروجينية *Nitrogenous wastes* (الشكل 50-13) التي يجب على الجسم التخلص منها.

### الأمونيا مُركب سام يجب التخلص منه بسرعة

إن أول خطوة في عمليات أيض كل من الأحماض الأمينية والأحماض النووية، هي

## الشكل 50-13

الفضلات النيتروجينية. عندما تتم عمليات الأيض على كل من الأحماض الأمينية والنوية، فإن النواتج الجانبية لهذه التفاعلات تكون مركب الأمونيا، الذي يعدُّ مركبًا سامًا، لكن الأسماك تستطيع التخلص منه عن طريق الخياشيم. تحوّل الثدييات الأمونيا إلى بولينا، التي هي أقل سمية من الأمونيا. تحوّل الطيور والزواحف التي تعيش على اليابسة الأمونيا إلى حمض البوليك، الذي يكون غير ذائب في الماء. إنتاج حمض البوليك أكثر الفضلات النيتروجينية كلفة إلا أنه يوفر ماء أكثر.



إن حمض البوليك، بوصفه مادة صلبة مُترسبة، غير قادر على التأثير في تطور الجنين حتى لو تمَّ تجميعه داخل البيضة. تنتج الثدييات أيضًا قليلًا من حمض البوليك، إلا أنه يكون ناتجًا بسبب عملية تحطيم البيورينات التابعة للنيوكليوتيدات، وليس من الأحماض الأمينية. تمتلك معظم الثدييات أنزيمًا يُسمى يوريكاز *Uricase*، الذي يحوّل حمض البوليك إلى مادة أكثر ذائبية تُسمى **الانتوين Allantoin**. الإنسان، والقرد، وبعض أنواع الكلاب التي تفتقر لهذا الأنزيم يجب أن تتخلص من حمض البوليك. في الإنسان، تسبب زيادة تراكم حمض البوليك في المفاصل مرضًا يُعرف بالنقرس *Gout*.

إن التحطيم الأيضي لكل من الأحماض الأمينية والنوية يُنتج الأمونيا بوصفها ناتجًا جانبيًا. يتم التخلص من الأمونيا في الأسماك العظمية والبرمائيات ذات الخياشيم على هيئة، ولكن في الفصريات الأخرى، تتحول الفضلات النيتروجينية إلى بولينا وحمض البوليك اللذين يعدان أقل الفضلات النيتروجينية سميّة.

ذائبة البولينا جيدة في الماء، ومن ثم يُمكن طرحها بكميات كبيرة في البول. يتم حمل البولينا في مجرى الدم من الكبد، وهو مكان تصنيعها، إلى الكلية، ومكان طرحها إلى الخارج.

تتخلص الزواحف، والطيور، والحشرات من الفضلات النيتروجينية على شكل **حمض البوليك Uric acid**، الذي هو قليل الذائبية في الماء. نتيجة لقلّة ذائبية حمض البوليك، فإنه يترسب، ويتم التخلص منه بوجود كمية قليلة من الماء. يُشكّل حمض البوليك المادة المعجونة البيضاء في براز الطيور التي تُسمى جوانو *Guano*. يُنفق الحيوان طاقة أكثر عند تصنيع حمض البوليك، لكن هذا الأمر يُعوّض بالمحافظة على الماء.

إن القدرة على تصنيع حمض البوليك في هذه المجموعات من الحيوانات مهم؛ لأن بيوض هذه الحيوانات تحاط بقشرة، ويتم تجميع الفضلات النيتروجينية مع نمو الجنين داخل البيضة. على الرغم من أن تكوين حمض البوليك زاد في طول عملية التصنيع التي تحتاج إلى كمية أكبر من الطاقة، إلا أنه أنتج مركبًا بلوريًا مُترسبًا.

## الكليّة في الثدييات

النقل النشط أو السلبي بحسب المواد المُذابة. يُعاد امتصاص الماء أيضًا، ويمكن التحكم في ذلك لتحديد كمية الماء المفقودة.

- الإفراز *Secretion*: حركة المواد من الدم إلى السائل خارج الخلوي، ومن ثمّ إلى الرَّاشح في نظام الأنبيبات. على العكس من إعادة الامتصاص التي تُحافظ على المواد في الجسم، يقوم الإفراز بإضافة مواد إلى ما سيتم التخلص منه، ويمكن استخدام الإفراز أيضًا لإزالة المواد السامة.

### النفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الكليّة

على المستوى المجهرى، تحتوي الكليّة على ما يُقارب مليون وحدة أنبوبية كلوية *Nephron*. تحتوي الكليّة على مزيج من الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية *Juxtamedullary nephrons*، التي تمتلك التواء هنلي طويلًا يهبط عميقًا في النخاع، والوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية *Cortical nephrons* التي تمتلك التواء هنلي قصيرًا. سنوضح أهمية طول هذه الالتواءات لاحقًا.

#### إنتاج الرَّاشح

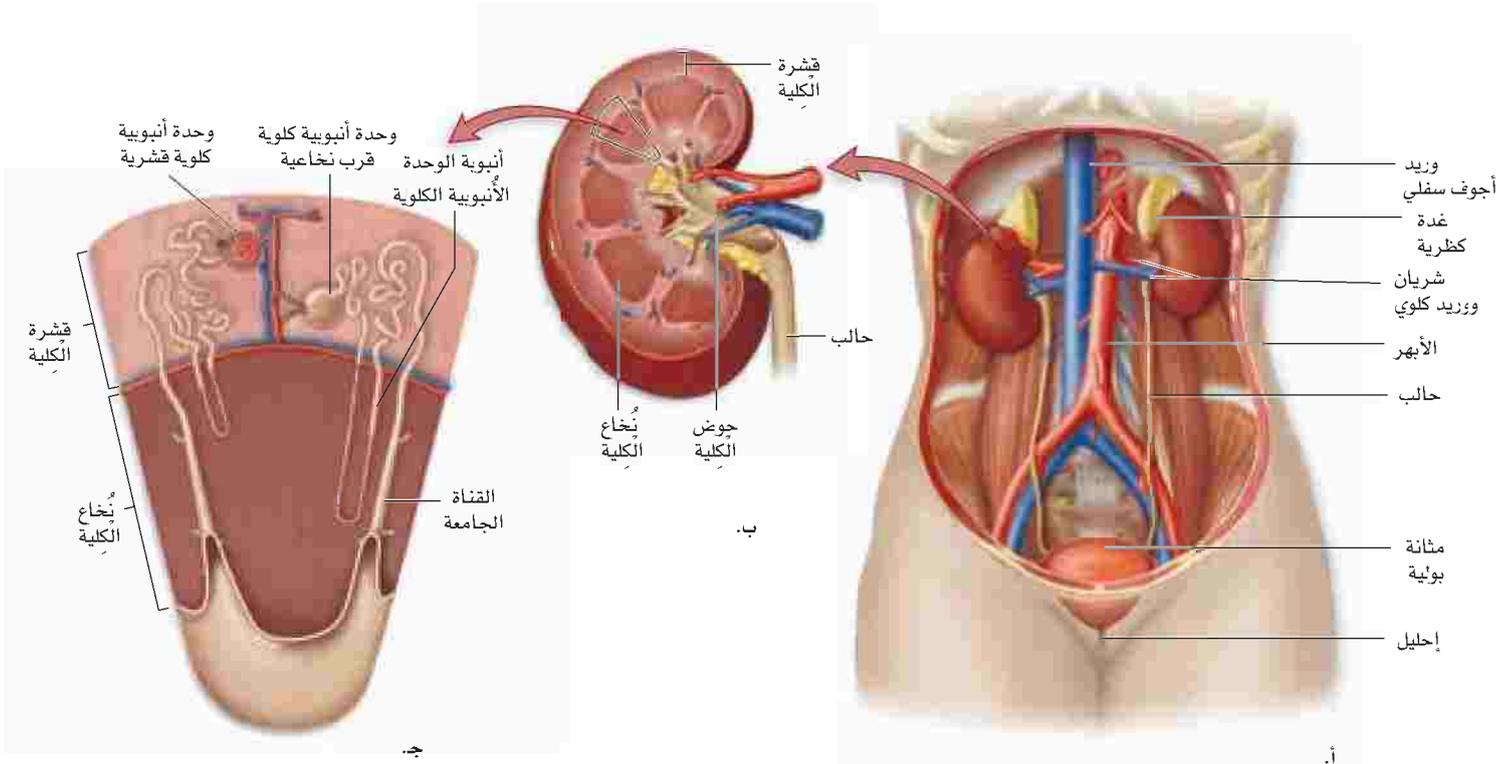
تتكون الوحدة الأنبوبية الكلوية من أنبوبة طويلة إضافةً إلى الأوعية الدموية الصغيرة المُلتحقة (الشكل 50-16). أولاً، يُحمل الدم عن طريق شُرَيْتات صغيرة واردة *Afferent arterioles* إلى مجموعة الشعيرات الدموية في قشرة الكليّة، أو

الكليّة في الإنسان هي ذلك العضو الذي يكون في حجم اليد، ويقع في أسفل الظهر. تستقبل كل كُليّة دمًا من الشريان الكلوي، ومن هذا الدم يتكوّن البول. يُصبّ البول من كل واحدة من الكليتين في الحالب *Ureter*، الذي يحمل البول إلى المثانة *Urinary bladder*. يمرّ البول إلى الخارج عن طريق الإحليل *Urethra* (الشكل 50-14).

في داخل الكُليّة، يتوسّع فم الحالب ليُكوّن تركيبًا شبيهًا بالقمع، يُعرف بحوض الكُليّة *Pelvis*. يمتلك حوض الكُليّة، امتدادات تُشبه الكؤوس تستقبل البول من النسيج الكلوي. يُقسّم النسيج الكلوي إلى طبقة خارجية تُسمّى القشرة الكلوية *Renal cortex* وطبقة داخلية تُسمّى النخاع الكلوي *Renal medulla*.

تمتلك الكُليّة ثلاث وظائف أساسية مُلخّصة في الشكل 50-15، هي:

- الترشيح *Filtration*: يُرشح السائل الموجود في الدم إلى داخل نظام من الأنبيبات، تاركًا الخلايا والبروتينات الكبيرة في الدم. يتكون الرَّاشح من الماء وبعض المواد المُذابة في الدم، تتمّ بعض التغيّرات والتعديلات على الرَّاشح عن طريق ما تبقى من أجزاء الكُليّة لإنتاج البول لإخراجه.
- إعادة الامتصاص *Reabsorption*: حركة انتقائية للمواد المُذابة المُهمّة مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية، وأنواع متنوعة من الأيونات غير العضوية، خارج الرَّاشح في نظام الأنبيبات ونحو السائل خارج الخلوي، ومن ثمّ عودتها إلى مجرى الدم عن طريق الشعيرات حول الأنبيبات. يُستخدم هنا

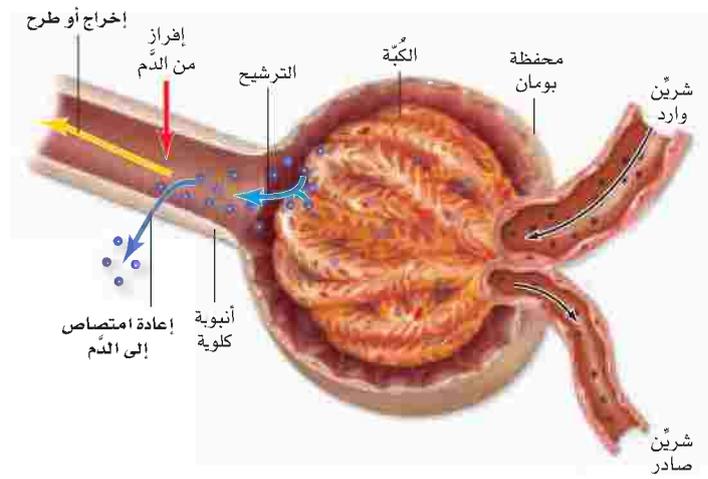


للشكل 50-14

الجهاز البولي في الإنسان. أ. مواقع أعضاء الجهاز البولي. ب. مقطع في الكُليّة يُبيّن التّركيب الداخلي. ج. موقع الوحدات الأنبوبية الكلوية في كُليّة الثدييات. الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية تقع بشكل كامل في قشرة الكُليّة؛ في حين تمتلك الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية التواء هنلي طويلًا يمتد عميقًا إلى نخاع الكُليّة.

**الكُبة Glomerulus.** هنا يحدث الترشيح؛ 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 كبر حجمها، لكن كمية كبيرة من البلازما، المُكوَّنة من الماء والجزئيات الذائبة، تُغادر الجهاز الوعائي. في هذه الخطوة، يدخل الرَّاشح مُباشرةً إلى أول جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية. هذه المنطقة، **محفظة بومان Bowman's capsule**، تُغلف الكبة، مثل بالون كبير يُحيط بيدك، عندما تضغط عليه بقيضة اليد. تمتلك المحفظة شقوقاً تُمكن الرَّاشح من الدُّخول إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية.

أجزاء الدم التي لم يحدث لها ترشيح (خروج) من الدَّم إلى محفظة بومان، تُصَبُّ في الشُّرَيْنَات الصَّغيرة الصادرة *Efferent arterioles*، التي تصبُّ محتواها بعد ذلك في مجموعة أخرى من الشُّعيرات الدَّموية تُسمى الشُّعيرات حول الأنبيبيية **Peritubular capillaries** التي تُحيط بالأنبيبيات. هذا أحد المواقع في الجسم التي بها مجموعتان من الشُّعيرات الدَّموية على التوالي. في الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية، تغذي الشُّرَيْنَات الصَّغيرة الصادرة والشُّعيرات حول الأنبيبيية **الأوعية المُستقيمة Vasa recta** التي تُحيط بالتواء هنلي. وكما سيوصف لاحقاً، فإننا نحتاج إلى الشُّعيرات حول الأنبيبيية لعملية إعادة الامتصاص والإفراز.

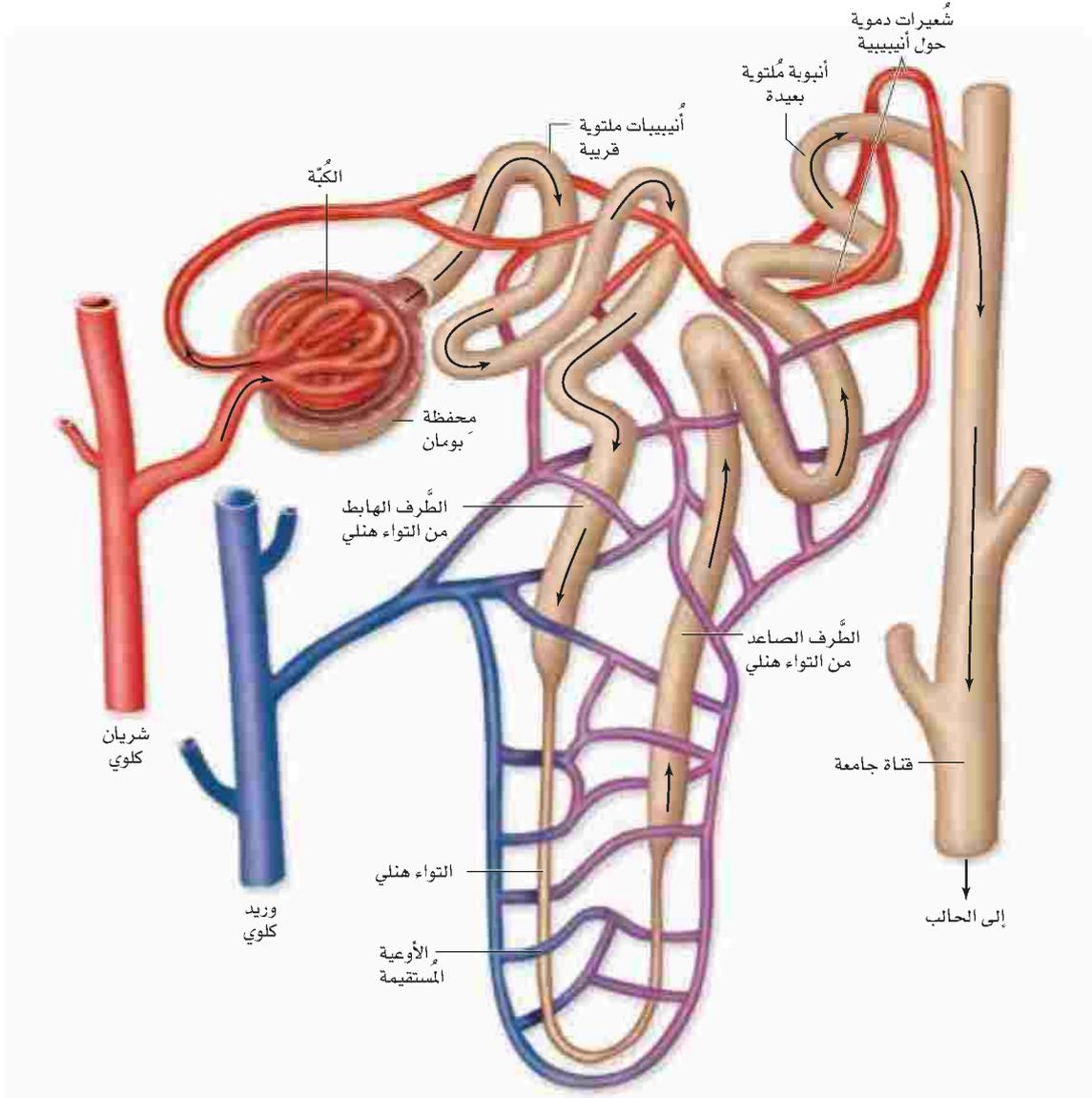


الشكل 50-15

أربع وظائف للكُبة. تدخل الجزيئات البول عن طريق عملية الترشح في الكُبة وعملية الإفراز إلى الأنبيبيات من الشُّعيرات الدَّموية حول الأنبيبيية. بعض الجزيئات الموجودة في الرَّاشح تعود إلى الشُّعيرات الدَّموية حول الأنبيبيية عن طريق عملية إعادة الامتصاص. تتخلص الكُبة من السائل المُتبقّي في الأنبيبيات عن طريق طرحه إلى الخارج من خلال الحالب، ومن ثم إلى المثانة.

الشكل 50-16

**الوحدة الأنبوبية الكلوية في كلية الثدييات.** تُحاط الوحدة الأنبوبية الكلوية بالشُّعيرات حول الأنبيبيية في قشرة الكُبة، والأوعية المُستقيمة تُحيط بالتواء هنلي المُمتد إلى نخاع الكُبة. تنقل هذه الأوعية الأيونات والمواد الأخرى التي تمَّ إعادة امتصاصها من الرَّاشح.



## إفراز الفضلات

تتضمن عملية إفراز الجزيئات الغريبة وبعض نواتج الفضلات في الجسم نقل هذه الجزيئات عبر الأغشية الخلوية للشعيرات الدموية وأنبيبات الكلية إلى الرأسح. هذه العملية شبيهة بإعادة الامتصاص، إلا أنها تحدث في الاتجاه المعاكس.

يتم التخلص من بعض المواد المفرزة إلى البول بسرعة كبيرة، حيث تزال من الدم مع أول مرور للدم في الكليتين. هذه الإزالة السريعة تُسرّ وجوب إعطاء البنسلين الذي يتم التخلص منه عن طريق الوحدات الأنبوبية الكلوية، للجسم بتركيز عالية مرات عدة في اليوم.

## التخلص من المواد السامة والأيونات الزائدة

### يُحافظ على الاتزان الداخلي

إنّ الوظيفة الرئيسيّة للكلية هي التخلص من كثير من المواد الضارة التي يأكلها الحيوان ويشربها. إضافة إلى ذلك، يحتوي البول على فضلات نيتروجينية، كما ذكرنا سابقاً، التي هي نواتج تحطّم الأحماض الأمينية والنّوية. يحتوي البول أيضاً على البوتاسيوم، والهيدروجين، وأيونات أخرى زائدة تُزال من الدم.

يحافظ التركيز العالي لأيونات الهيدروجين (درجة حموضة 5 - 7) على التوازن القاعدي - الحمضي للدم في مدى ضيق (درجة الحموضة 7.35 - 7.45). إضافة إلى ذلك، فإنّ التخلص من الماء إلى البول يُسهم في الحفاظ على حجم الدم وضغطه (الفصل الـ 49)؛ فكلما زاد حجم البول الذي يتم التخلص منه، يقل حجم الدم.

ولهذا، فإنّ أهم وظيفة للكلية هي حفظ التوازن الداخلي؛ حيث تشترك الكليتان في المحافظة على البيئة الداخليّة. عندما تُصاب الكلية بمرض، سيتسبب ذلك في زيادة تركيز نواتج الفضلات النيتروجينية في الدم، وفي خلل في المواد الإلكتروليتية وخلل في التوازن القاعدي - الحمضي، وفشل في تنظيم ضغط الدم. هذه التغيّرات التي يمكن أن تكون قاتلة تُشير إلى أهمية الكليتين في أداء وظائف أعضاء الجسم المختلفة.

## كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الشدييات

### يُنجز وظيفة نقل خاصة

كما ذكر سابقاً، يدخل ما يقارب 180 لترًا من الرأسح مُتعادل التركيز إلى محافظ بومان في كليتي الإنسان كل يوم. بعد مرور هذا الرأسح فيما تبقى من أنبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية، وإذا لم يتم إعادة امتصاص جزء منه إلى الدم، فإنه سيخرج على شكل بول. من الواضح استحالة إنتاج هذه الكمية الكبيرة من البول، إذ علمنا أنّ الماء يستطيع الانتقال بالخاصية الأسموزية، وأنّ الخاصية الأسموزية لا يمكن أن تحدث بين محلولين متساويين في التركيز. لهذا، يجب أن تكون هناك آلية لإيجاد تدرج أسموزي بين الرأسح والدم، ليسمح بإعادة امتصاص الماء.

### الأنبيبات القريبة المُلتوية

يُعاد امتصاص مُعظم المواد الغذائية تقريبًا من الرأسح إلى الدم عن طريق الأنبيبات المُلتوية القريبة. إضافة إلى ذلك، يُعاد امتصاص ثلثي (3/2) أملاح كلوريد الصوديوم والماء الموجودين داخل محفظة بومان عبر الجدران المُكوّنة للأنبيبات القريبة المُلتوية بشكل مباشر.

بعد أن يدخل الرأسح إلى محفظة بومان، يذهب إلى جزء آخر من الوحدة الأنبوبية الكلوية يُسمّى الأنبيبات المُلتوية القريبة **Proximal convoluted tubules**. الموجودة في قشرة الكلية. في الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية، يتدفّق السائل بعد ذلك إلى التواء هنلي **Loop of Henle** الذي يهبط قليلاً إلى النخاع قبل أن يصعد مرة أخرى إلى القشرة. في الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية، يمتد التواء هنلي إلى النخاع قبل أن يعود، ويصعد إلى القشرة. يُعاد امتصاص كمية أكبر من الماء من خلال الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية مُقارنةً مع الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية. بعد ذلك يمرّ السائل عميقاً إلى النخاع، ومن ثمّ يعود مُجدداً إلى القشرة في التواء هنلي. وكما ذكر سابقاً، فإنّ كليتي الشدييات والطيور فقط تمتلك التواء هنلي، وهذا هو السبب وراء قدرة الشدييات والطيور على امتلاك بول مُركّز.

### تجميع البول

بعد مغادرة الالتواء، يُصبّ السائل في الأنبيبات المُلتوية البعيدة **Distal convoluted tubules** في القشرة، ومن ثمّ يُصبّ في القناة الجامعة. **Collecting duct** تهبط القناة الجامعة إلى النخاع، وهناك تتحدّ مع قنوات جامعة أخرى لتصب بعد ذلك محتوياتها، المُسمّاة الآن البول، في حوض الكلية.

## الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتم إفرازها

مُعظم الماء والمواد المُذابة الموجودة في الرأسح يجب أن تُعاد للدم عن طريق عملية إعادة الامتصاص، والأفسيقوم الحيوان بعملية التبول حتى الممات تقريباً. في الإنسان، مثلاً، يمر 2,000 لتر تقريباً من الدم عبر الكليتين كل يوم، ويغادر 180 لترًا من الماء الدم لتدخل إلى الرأسح.

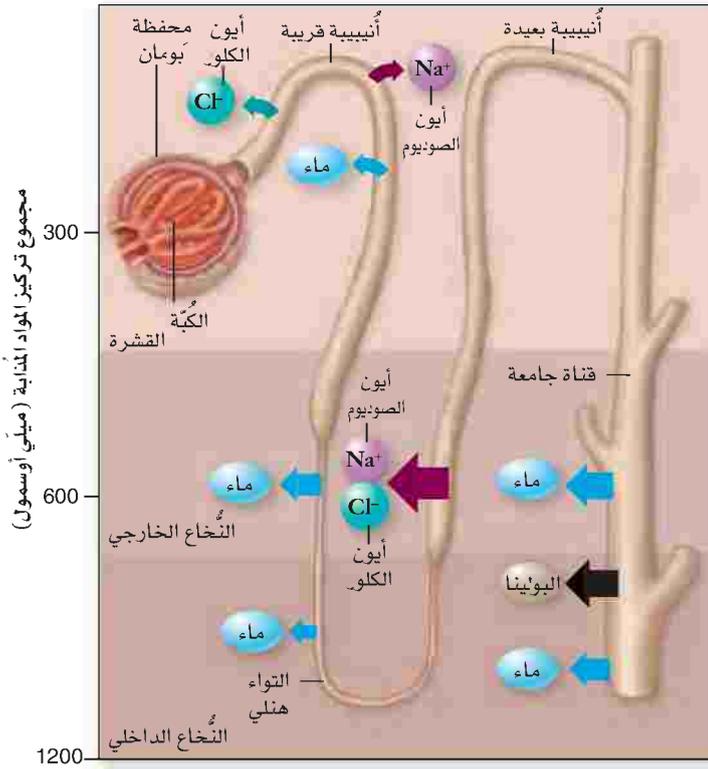
### الماء

لأنّ الإنسان يمتلك حجم دم كلي يساوي 5 لترات تقريباً، وينتج لترًا إلى لترين من البول يوميًا، فإنّه من الواضح أنّ كل لتر من الدم يرشح مرات عدة في اليوم الواحد، وأنّ مُعظم الماء الرأسح يُعاد امتصاصه. يُعاد امتصاص الماء من الرأسح عن طريق الأنبيبات المُلتوية القريبة، في أثناء مروره بالجزء الهابط من التواء هنلي ومن القناة الجامعة. إنّ سبب إعادة الامتصاص الانتقائية في القناة الجامعة هو فرق التركيز الأسموزي الذي كوّنه التواء هنلي، كما سيُشرح بعد قليل.

### الجلوكوز و مواد غذائية أخرى

يُعاد امتصاص الجلوكوز، والأحماض الأمينية، وكثير من الجزيئات التي يحتاج إليها الجسم عن طريق نواقل النقل النشط والنقل النشط الثانوي (النقل المُترافق). مثل كلّ أنواع النقل الذي يتمّ بمساعدة النواقل، فإنّ مُعدلاً أقصى من النقل يتمّ الوصول إليه عندما تُشبع النواقل جميعها (انظر الفصل الـ 5).

في حالة نواقل الجلوكوز في الأنبيبات المُلتوية القريبة، يحدث الإشباع لها عندما يُساوي تركيز الجلوكوز في الدم (وبطبيعة الحال في الرأسح) 180 مليجراماً/ 100 مليلتر من الدم. إذا وصل تركيز الجلوكوز في الدم إلى هذا التركيز أو أكثر، كما يحدث في حالة عدم مُعالجة السكري، يبقى الجلوكوز في الرأسح، ولا يتم امتصاصه بكمية كافية، ويخرج مع البول. وفي الحقيقة، يُستخدم وجود الجلوكوز في البول بوصفه تشخيصاً لمرض السكري.



الشكل 50-17

إعادة امتصاص الأملاح والماء في كلية الثدييات. التقلُّ النشط لأيونات الصوديوم خارج الأنبيبة القريبة يتبعه انتقال الماء وأيونات الكلور بالنقل السالب. إنَّ التقلُّ النشط لكلوريد الصوديوم من الطرف الصاعد لالتواء هنلي يصنع تدرُّجًا أسموزيًا نحتاج إليه لعملية إعادة امتصاص الماء من خلال الطرف الهابط لالتواء هنلي، ومن خلال القناة الجامعة. يُشكِّل طرفا التواء هنلي نظام التيار المُتعاكس المضاعف الذي يزيد من التدرُّج الأسموزي. إنَّ التغيُّر في المولارية الأسموزية من قشرة الكلية إلى النخاع مُشار إليه على يسار الشكل.

4. يُعاد امتصاص NaCl المنضوح خارج الطرف 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 التيار 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 التدرُّج الأسموزي الذي ينشأ عن طريق التواء هنلي عندما يتدفَّق الدَّم خلال الشعيرات الدموية. لهذا، فإنَّ الدَّم يُمكن أن يُغذي هذه المنطقة من الكلية دون أن يُؤثِّر في قدرة إعادة امتصاص الماء في اتجاه القناة الجامعة.

ولأنَّ السائل يمر في اتجاهين مُتعاكسين في طرفي التواء هنلي، فإنَّ هذا الالتواء يصنع نخاعًا كلويًا عالي التركيز بالمواد المُذابة. ويُعرف هذا بنظام التيار المُتعاكس المضاعف Countercurrent multiplier system. هذا التدرُّج الأسموزي المُتكوِّن أكبر بكثير مما يُمكن إنتاجه عن طريق النقل النشط للأملاح وحدها خارج نظام الأنبيبات.

يقود إعادة الامتصاص هذه نقل أيون الصوديوم بألية النقل النشط من الرَّاشح في اتجاه الشعيرات حول الأنبيبية. يتبع أيون Cl<sup>-</sup> أيون Na<sup>+</sup> عن طريق النقل السالب بسبب التجاذب الكهربائي، ومن ثمَّ يتبعهما الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. وحيث إنَّ كمية NaCl والماء التي تتم إعادة امتصاصهما من الراشح متساوية، فإنَّ الرَّاشح المُتبقّي في الأنبيبات يبقى متعادلاً من حيث التركيز مُقارنة مع بلازما الدَّم.

على الرغم من أنَّ الرَّاشح المُتبقّي 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 وظيفة التواء هنلي إيجاد تركيز أسموزي يتزايد بشكل تدريجي من القشرة في اتجاه نخاع الكلية. يسمح هذا بإعادة امتصاص الماء عند مروره هابطًا في اتجاه نخاع الكلية في القناة الجامعة بجانب التواء هنلي. يختلف الطرف الهابط عن الطرف الصاعد التابعين لالتواء هنلي من ناحية التركيب، وفي مدى نفاذية كل منهما للأيونات والماء. يُسبب هذا تكوِّن تدرُّج أسموزي متزايد من القشرة إلى النخاع (الشكل 50-17). إنَّ تركيب التواء هنلي يشكل مثالًا آخر على نظام التيار المُتعاكس، في هذه الحالة، يعمل هذا النظام على زيادة المولارية الأسموزية للسائل بين الخلوي. لفهم وظيفة التواء هنلي، من الأفضل والأسهل البدء في الطرف الصاعد:

1. الطرف الصاعد بكامله غير مُنفذ للماء، ينقل الجزء الغليظ من الطرف الصاعد أيونات الصوديوم من الأنبيبات إلى الخارج عن طريق النقل النشط، ويتبعه أيون الكلور بالنقل السالب. أما الجزء الرقيق من الطرف الصاعد فهو منفذ لأيونات الصوديوم والكلور اللذين يتحركان إلى الخارج عن طريق الانتشار.
2. الطرف الهابط من التواء هنلي رقيق ومُنفذ للماء، وليس لكلوريد الصوديوم. وبسبب خروج Na<sup>+</sup> و Cl<sup>-</sup> من الطرف الصاعد، فإنَّ المولارية الأسموزية للسائل بين الخلوي تكون أكثر حول الطرف الهابط، ولهذا يخرج الماء من الطرف الهابط عن طريق الخاصية الأسموزية. تزيد المولارية الأسموزية للسائل في الأنبيبات أيضًا في أثناء نزوله إلى القاع والتفافه للصعود عبر الطرف الصاعد، حيث يفقد أيضًا NaCl عن طريق الانتشار، كما ذكرنا سابقًا.
3. إنَّ فقدان الماء عن طريق الطرف الهابط يُضاعف تركيز السائل الذي يمكن تحقيقه عند كل مستوى من التواء هنلي عن طريق النقل النشط لأيونات الصوديوم (حيث يتبعها أيون الكلور بالنقل السالب) عن طريق الطرف الصاعد فقط. كلما زاد طول التواء هنلي، تزيد المنطقة التي يتم فيها التفاعل بين كل من الطرف الهابط والصاعد، ومن ثمَّ يزيد من تركيز الرَّاشح الذي يمكن الحصول عليه. في كلية الإنسان، يكون تركيز الرَّاشح عندما يدخل التواء هنلي 300 ميلي أوسمول (mOsm)، وهذا التركيز يتضاعف إلى أكثر من 1200 ميلي أوسمول عند قاع أطول التواء من التواءات هنلي في نخاع الكلية.

إلى نُخاع الكَلِية. ونتيجة للسائل بين الخلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الموجود في نُخاع الكَلِية، يُستخلص الماء من القناة الجامعة إلى الأوعية الدَّموية المُحيطة بسبب التَّدْرُج الأسموزيَّ بينهما.

التَّدْرُج الأسموزيُّ حَوْل الأَنْبِيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة ثابتٌ، لكن نفاذية هذه الأنبيبات 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، فإنَّ الغُدَّة النخامية الخلفية تفرز المزيد من الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد هذا الهرمون عددَ قنوات الماء في النشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للقناة الجامعة. يزيد هذا نفاذية القناة الجامعة للماء. وبسبب ذلك، يُعاد امتصاص ماء أكثر من الرَّاشح. يُؤدِّي هذا إلى إخراج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.

إضافة إلى تنظيم توازن الماء، تتظلم الكليتان توازن المواد الإلكتروليتية في الدَّم عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز. فمثلاً، تعيد الكَلِية امتصاص أيونات البوتاسيوم عن طريق الأنبيبات الملتوية القريبة، وتُفرز كمية من أيونات البوتاسيوم بحسب الحاجة من أجل الحفاظ على الاتزان الداخلي إلى الأنبيبات الملتوية البعيدة (الشكل 50-18). تحافظ الكليتان أيضاً على التَّوازن الحمضي - القاعدي عن طريق إفراز أيونات الهيدروجين إلى البول وإعادة امتصاص  $\text{HCO}_3^-$ .

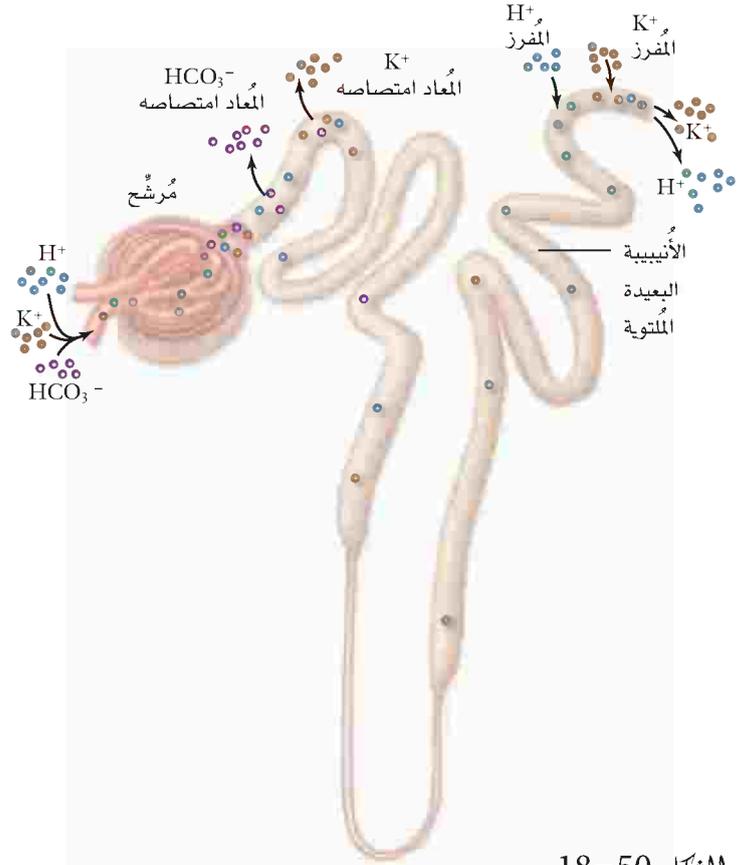
تعتمد إعادة امتصاص  $\text{NaCl}$  من خلال الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة على حاجة الجسم، وهي تحت سيطرة هرمون الألدوستيرون *Aldosterone*. يُؤثِّر كلٌّ من الألدوستيرون والهرمون المانع لإدرار البول في الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، على الرغم من أنَّ الألدوستيرون له تأثير أكبر في إعادة امتصاص  $\text{NaCl}$ . سنناقش التَّنظيم الهرموني للإخراج في الجزء المقبل.

تُقسَّم الكَلِية عند الإنسان إلى القشرة والنُّخاع، وتحتوي على ملايين من الوحدات الوظيفية تُدعى الوحدات الأنبوبية الكلوية. تستقبل أنبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية الدَّم الرَّاشح من الكَلِية، ومن ثم يطرأ عليه بعض التَّعديلات لإنتاج البول، الذي يُطرح في حوض الكَلِية، ومن ثمَّ إلى الحالب. يصنع التواء هنلي نخاعاً كلوياً عالي التَّركيز نتيجة لإخراج  $\text{NaCl}$  بالنقل النَشْط من الطَّرْف الصاعد والتَّفاعل مَعَ الطَّرْف الهابط. ويسحب النُّخاع الكلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الماء بالخاصية الأسموزية من الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، التي لها القُدرة على تمرير الماء تحت تأثير الهرمون المانع لإدرار البول.

إنَّ سبب التَّركيز العالي للمواد المُذابة في النُّخاع الكلوي هو تجمع  $\text{NaCl}$  الناجم عن نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف. تشترك البولينا أيضاً في تكوين المولارية الأسموزية للنُّخاع الكلوي. يُعدُّ الطَّرْف الهابط من التواء هنلي والقناة الجامعة منفذين للبولينا التي تُفادر هذه المناطق عن طريق الانتشار.

### الأَنْبِيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة

بسبب أنَّ  $\text{NaCl}$  يُضغَّ من الطَّرْف الصاعد لالتواء هنلي، فإنَّ الرَّاشح الذي يصل إلى الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة في قشرة الكَلِية يكون قليل التَّركيز بالمواد المُذابة (100 ميلي أوسمول). تحمل القناة الجامعة السائل المُخفَّف



للشكل 50-18

التَّحكُّم في التَّوازن الملحي. تتحكم الوحدة الأنبوبية الكلوية في كمية أيونات  $\text{K}^+$  و  $\text{H}^+$  و  $\text{HCO}_3^-$  المُفرزة إلى البول. يُعاد امتصاص  $\text{K}^+$  بشكل كامل في الأنبيبة البعيدة، ومن ثمَّ تُفرز بكميات مُنظمة هرمونياً إلى الأنبيبة البعيدة. يتمَّ ترشيح  $\text{HCO}_3^-$  إلا أنَّه يُعاد امتصاصه بشكل كامل. يتمَّ ترشيح  $\text{H}^+$  ويُفرز أيضاً إلى الأنبيبة البعيدة، بحيث يكون البول النَّهائي حمضياً من حيث درجة الحموضة.

## السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزي

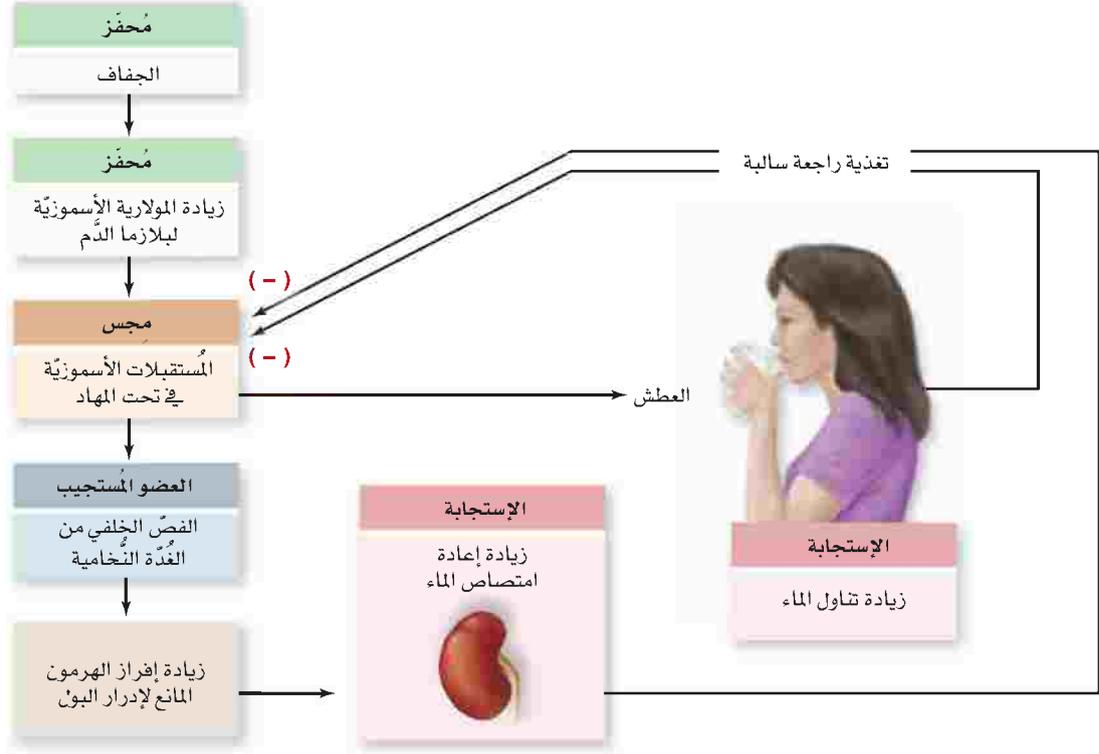
7-50

نتيجة لذلك، فإنَّ حجم الدَّم، وضغط الدَّم، وأسموزية بلازما الدَّم يُحافظ عليها ثابتة عن طريق الكَلِية، بغض النَّظر عن كمية الماء التي تشربها. تُظلم الكليتان أيضاً تركيز أيونات البوتاسيوم والصوديوم ودرجة حموضة الدَّم ضمن مدى ضيق جداً. تُظلم هذه الوظائف للمحافظة على الاتزان الداخلي للكَلِية عن طريق الهرمونات.

في التَّديبات والطيور، تختلف كمية الماء المطروحة في البول، أي تركيز البول، بحسب التَّغيرات التي يحتاج إليها الجسم. تطرح الكليتان بولاً عالي التَّركيز عندما يريد الجسم المُحافظة على الماء، باستخدام الآلية التي سنناقشها لاحقاً. إذا شرب الحيوان ماء كثيراً، فإنَّ الكليتين تطرحان بولاً ذا تركيز مُنخفض بالمواد المُذابة.

## الشكل 50-19

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفّز إعادة امتصاص الماء من خلال الكلى. هذا الفعل يُكمل دورة التَّغذية الرَّاجعة، ويُساعد في المُحافظة على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه.



## تتحكّم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأذيني المُدرّ للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم

يُعدُّ أيون الصوديوم المُذاب الرّئيس في بلازما الدَّم. عندما يقل تركيز الصوديوم في الدَّم، يقل الضَّغط الأسموزي للدَّم. يُثبِّط هذا الانخفاض في الضَّغط الأسموزي في الدَّم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، مُسبِّبًا زيادة في كمية السائل المُتبقية في القناة الجامعة (يقلل من إعادة امتصاص الماء) وبذلك يخرج هذا السائل مع البول ما يُسبب نُقصًا في حجم الدَّم وضغطه.

إنَّ نقص أيونات الصوديوم خارج الخلوِي يُسبب أيضًا امتصاص الماء إلى الخلايا بالخاصة الأسموزية، هذا يُلغي جزئيًا انخفاض الضَّغط الأسموزي 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 السبب، 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 يُعوّض عادةً بالكليتين تحت تأثير هرمون الألدوستيرون **Aldosterone**، الذي يُفرز من قشرة الغدة الكظرية. يُحفّز الألدوستيرون الأنيبيبات القريبة المُلتوية والقناة الجامعة على امتصاص أيونات الصوديوم، ومن ثم، يُقلل من إفراز أيونات الصوديوم في البول. في حالة الإفراز الشَّدِيد للألدوستيرون، يختفي الصوديوم بشكل كامل من البول. إنَّ إعادة امتصاص أيون الصوديوم عادةً ما يتبعه إعادة امتصاص أيون الكلور والماء، ولهذا يمتلك الألدوستيرون تأثيرًا مُحفِّزًا للحفاظ على الماء والأملاح. ولهذا، فإنه يحافظ على حجم الدم، والمولارية الأسموزية، وضغط الدَّم.

إنَّ إفراز الألدوستيرون استجابةً إلى نقصان مستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يتم بشكل غير مباشر. 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 الأنيبيبات المُلتوية القريبة والشَّرِين الوارد (الشكل 50-20).

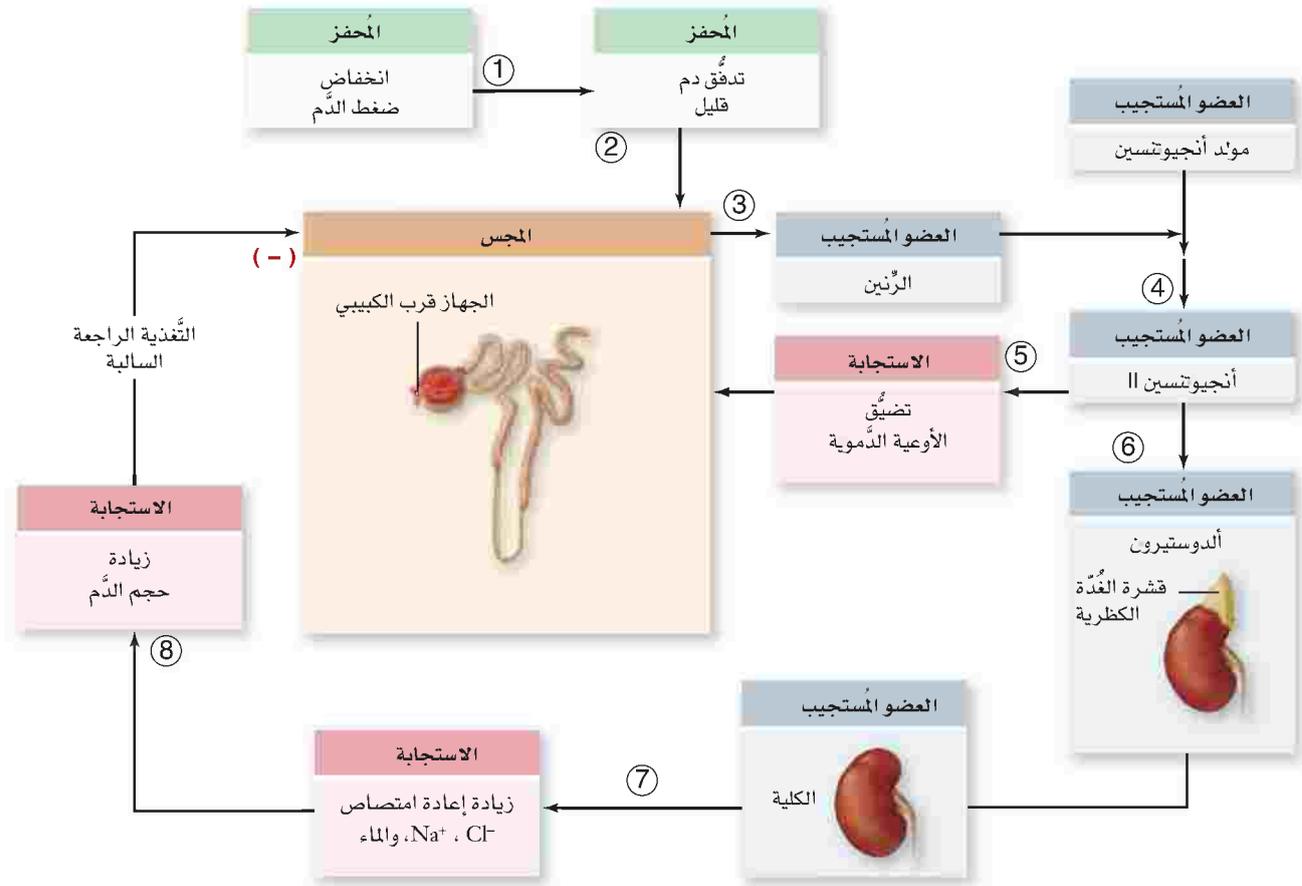
## الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء

ينتج الهرمون المانع لإدرار البول (ADH) من تحت المهاد، ويُفرز من الفص الخلفي للغدة النخامية. إنَّ المُحفز الرّئيس لإفراز ADH هو زيادة المولارية الأسموزية لبلازما الدَّم. عندما يُصاب الشخص بالجفاف، أو يتناول طعامًا مالحًا، فإنَّ المولارية الأسموزية تزيد في البلازما (تركيز الأملاح في بلازما الدَّم يزيد). ترصد المُستقبيلات الأسموزية الموجودة في تحت المهاد هذا الارتفاع في المولارية الأسموزية 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 الأنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة للماء. توجد قنوات لنقل الماء تُدعى الأكوابورينات (الفصل 5) في حويصلات داخل الخلايا الطَّلائية لهذه القنوات المُلتوية والقناة الجامعة؛ يُحفّز ADH اندماج هذه الحويصلات مع الغشاء، بشكل يُشبه عملية الإخراج الخلوِي. يُسبب هذا زيادة في عدد القنوات في جدران هذه الأنيبيبات والقنوات الجامعة. إنَّ زيادة هذا العدد يسمح للماء بالتدفق من الرّاشح إلى خارج الأنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة بفعل التدرُّج الأسموزي في نخاع الكلى. بعد ذلك، يُعاد امتصاص الماء إلى الدَّم.

عندما يقل إفراز ADH، فإنَّ الغشاء البلازماي ينغمد نحو الداخل لتتكون بعد ذلك حويصلات داخل الخلية تحتوي على الأكوابورينات، ولهذا يُصبح الغشاء البلازماي محتويًا على قنوات ماء قليلة، ويصبح أقل نفاذية للماء. ويخرج معظم الماء في هذه الحالة على هيئة البول.

في حالة الإفراط في إفراز ADH، يُخرج الشَّخص بولًا عالي التَّركيز يُقارب حجمه 600 مل كل يوم. يعاني الشَّخص المُصاب بتلف في الغدة النخامية نُقصًا في إفراز ADH ويُصاب بمرض يُدعى السُّكري المائي أو السُّكري عديم الطعم **Diabetes insipidus** ويخرج كميات كبيرة من البول المُخفَّف بشكل مُستمر. هذا الشَّخص يكون في حالة خطر، حيث يُعاني جفافًا شديدًا، وانخفاضًا كبيرًا في ضغط الدَّم.



الشكل 50-20

انخفاض حجم الدم يُنشِط نظام رنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. (1) انخفاض حجم الدم ومستوى أيونات الصوديوم في الدم يقلل من ضغط الدم. (2) انخفاض تدفق الدم من خلال الجهاز قرب الكبيبي يُبَيِّه (3) إفراز الرنين إلى الدم، الذي يُحفِّز إنتاج أنجيوتنسين I من مولد أنجيوتنسين. (4) أنجيوتنسين I يُحوَّل إلى شكل نشط، يُسمى أنجيوتنسين II (5) يعمل أنجيوتنسين II على انقباض الأوعية الدموية و (6) إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية. (7) يُحفِّز ألدوستيرون إعادة امتصاص أيونات الصوديوم من الأنبيبات الملتوية البعيدة. زيادة إعادة امتصاص أيونات الكلور والماء. (8) يُسبِّب هذا زيادة في حجم الدم. إنَّ زيادة حجم الدم ربما تُبَيِّه إفراز الهرمون الأذيني المُدرِّ للصوديوم، الذي يُثبِّط إفراز ألدوستيرون. هذان النظامان يحافظان على الاتزان الداخلي.

إنَّ عمل ألدوستيرون في المُحافظة على الأملاح والماء يُخالف عمل هرمون آخر، هو العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم **Atrial natriuretic hormone**، الذي ذُكِرَ في (الفصل الـ 49). يُفرز هذا الهرمون من الأذين الأيمن للقلب استجابةً لزيادة حجم الدم، الذي يسبب تمدد الأذين. في هذه الظروف، ينخفض إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية، ويزيد إفراز العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم، وهذا يُحفِّز إخراج الأملاح والماء مع البول، ويُقلل حجم الدم.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز زيادة عدد قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للأنبيبات الملتوية القريبة والقناة الجامعة، جاعلاً هذه التراكيب أكثر نفاذية للماء. لهذا، يُحفِّز الهرمون المانع لإدرار البول عملية إعادة امتصاص الماء وإخراج بول ذي تركيز عالٍ بالمادة المُنذابة. يُحفِّز ألدوستيرون عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، والكلور، والماء عبر الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، ويُحفِّز إفراز أيونات البوتاسيوم إلى الأنبيبات أيضاً. العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم يُقلل إعادة امتصاص أيونات الصوديوم والكلور.

عندما يقل تدفق الدم، يستجيب الجهاز قرب الكبيبي لذلك بإفراز أنزيم الرنين *Renin* إلى الدم. يُحفِّز أنزيم الرنين إنتاج الأنجيوتنسين I عديد الببتيد من البروتين المولد لأنجيوتنسين. يُحوَّل أنجيوتنسين I عن طريق أنزيم آخر إلى أنجيوتنسين II، الذي يُحفِّز الأوعية الدموية على الانقباض، ويحفِّز إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية. ولهذا، يُحافظ على الاتزان الداخلي لحجم الدم وضغطه عن طريق تنشيط نظام الرنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. إضافة إلى إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، يُحفِّز ألدوستيرون إفراز أيون البوتاسيوم إلى الأنبيبات الملتوية القريبة والقناة الجامعة. نتيجةً لذلك، يقلل ألدوستيرون تركيز أيونات البوتاسيوم في الدم، مُحافظاً بذلك على مستوى ثابت لأيونات البوتاسيوم في مواجهة التغيرات التي قد تحصل نتيجة تغير كمية أيونات البوتاسيوم في الغذاء. والأشخاص الذين لديهم نقص في إفراز ألدوستيرون سيموتون إذا لم يُعالجوا بسبب فقدان الشدائد للماء والأملاح في البول، وتراكم أيونات البوتاسيوم في دمهم.

تنظيم درجة حرارة الجسم

- تمتلك أسماك المياه العذبة سوائل ذات تراكيز عالٍ من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة. وتُخرج كمية كبيرة من الماء وتمتص الأيونات (الشكل 50-11).
- تمتلك أسماك المياه المالحة سوائل ذات تراكيز منخفضة من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة. تمتص كمية كبيرة من الماء، وتطرح الأيونات إلى الخارج عبر الخياشيم عن طريق التَّنْفُثِ النَشْطِ. تطرح هذه الأسماك بولاً مُتعادلاً التَّركيز بالنسبة إلى الدَّم.
- الأسماك الغضروفية تمتلك سوائل ذات تراكيز مُتعادلة مَعَ البيئة؛ لأنها تحتفظ بالبولينا، وتَصْحُ المواد الإلكترونية عن طريق التَّنْفُثِ النَشْطِ، وتفرز بولاً مُتعادلاً من ناحية التَّركيز مَعَ الدَّم.
- تتصرف برماتيات المياه العذبة وزواحفها كتصرف أسماك المياه العذبة، وعمل كلى الزواحف البحريَّة كعمل كلى الأسماك العظمية البحريَّة.
- الزواحف البرية (التي تعيش على اليابسة) لا تستطيع إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.
- تستطيع الثدييات والطيور طرح بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة، وتستطيع الاحتفاظ بالماء (الشكل 50-12).

- درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي يواجهها المخلوق الحي.
- $Q_{10}$  هي نسبة مُعدَّل التَّفَاعُل عند درجتَي حرارة تختلفان بمقدار 10 درجات سيلسيوس. للتَّفَاعُلَات الكيمياءية  $Q_{10}$  يساوي تقريباً 2.
- تُحدِّد درجة حرارة الجسم عن طريق العوامل الداخليَّة مثل عمليات الأيض والعوامل الخارجيَّة التي تؤثر في انتقال الحرارة.
- تنتقل الحرارة من البيئة إلى الجسم عن طريق أربع آليات، هي: الإشعاع، والتَّوصيل، والحمل، والتَّبخِير (الشكل 50-1).
- يعتمد انتقال الحرارة على نسبة السَّمْح إلى الحجم، واختلاف درجة الحرارة بين جسمين، والحرارة النوعية.
- تُقسَّم المخلوقات الحية بحسب مصدر الحرارة إلى: داخليَّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) وهي القادرة على توليد حرارتها، ومُتغيرة الحرارة (ذوات الدَّم البارد) التي تعتمد على البيئة.
- مُتغيرة الحرارة (خارجية الحرارة) لها مُعدَّل أَيْضِي مُنخفض، وتتنظَّم حرارة أجسامها عن طريق تغيرات سلوكية (أشكال 50-2، 50-3).
- داخليَّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق تغيير مُعدَّل الأيض لديها، ومُعدَّل تدفُّق الدَّم الطَّرْفِي، والتَّعَرُّق أو اللهاث.
- التَّوْثِيد الحراري غير الارتعاشي يؤدِّد حرارة عن طريق عمليات أَيْضِي الدَّهُون، أما التَّوْثِيد الحراري الارتعاشي فيستخدم الانقباضات العضلية.
- يتحكم تحت المهاد في التَّنْظِيم الحراري للثدييات (الشكل 50-5).
- مويِّدات الحمى تُحَفِّز الحَمَى، وزيادة درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبِّباً (المرجعية).
- السُّبَات نقص في مُعدَّلَات الأيض، يسمح بتقليل تناول الطعام. تُسمَّى الفترة الطويلة من السُّبَات البيات الشتوي.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض

اليوريك (البوليك)

- عندما تحلَّم الحيوانات كلاً من الأحماض الأمينية والنوية فإنها تنتج فضلات نيتروجينية سامة (الشكل 50-13).
- الأمونيا سامة جداً، 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 سميَّة، ويحتاج إلى كمية أقل من الماء للتخلُّص منه، وأكثرها إنفاقاً للطاقة عند تصنيعه.

50-16 الكلية في الثدييات

- تعالج كلية الإنسان 180 لترًا من الرِّاشح كلَّ يوم، وتُنتج بولاً يُطرح من خلال الإحليل (الشكل 50-14).
- تمتلك الكلية ثلاث وظائف أساسية: التَّرشيح، وإعادة الامتصاص، والإفراز (الشكل 50-15).
- تحدث عملية التَّرشيح في الكُبَّة، حيث يُزال كلُّ شيء من الدَّم ما عدا الخلايا والبروتينات الكبيرة، وجزئيات أخرى كبيرة.
- إعادة الامتصاص حركة انتقائية للمواد الغذائية، والأيونات، والماء، من الرِّاشح إلى الدَّم.
- الإفراز عملية حركة المواد من الدَّم إلى الرِّاشح.
- يمرُّ الرِّاشح من محافظة بومان إلى الأنبيبات المتلوية القريبة، ثمَّ النواء هنلي، ومن ثمَّ إلى الأنبيبات المتلوية البعيدة، ومن هناك إلى القناة الجامعة (الشكل 50-16).
- يمرُّ الدَّم من الشَّريان الصغير الوارد إلى الكُبَّة، ومن ثمَّ إلى الشَّريان الصغير الصادر منها، ومن هناك إلى الشَّعيرات حوْل الأنبيبية، وأخيراً إلى الأوعية المُستقيمة.
- تتخلَّص الكلية من كثير من المواد المُضرة، مثل الفضلات النيتروجينية، والأيونات الزائدة، والسُّموم.
- يُحدث النواء هنلي تدرجاً أسموزياً متزايداً من قشرة الكلية في اتجاه نُعْاعها.
- كلما زاد طول النواء هنلي، تَمَّ إنتاج بولٍ مُركَّز أكثر (الشكل 50-17).
- تُنظَّم الكلية مستوى المواد الإلكترونية عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز.

50-7 السيطرة الهرمونية للتَّنْظِيم الأسموزي

- تحافظ الكلية على حجم الدَّم، وضغطه، والضغط الأسموزي لبلازما الدَّم، وتُنظَّم جميعها بفعل الهرمونات (الشكل 50-19).
- يُنْتج الهرمون المانع لإدرار البول من تحت المهاد، ويحافظ على الماء في الجسم عن طريق زيادة نفاذية القناة الجامعة للماء (الشكل 50-19).
- يُنبَّط انخفاض مستويات أيون الصوديوم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، ويحفِّز الألدوستيرون تناول أيونات الصوديوم من الأنبيبات المتلوية البعيدة، وإرسالها إلى الدَّم.
- الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم له فعل مُعاكس لعمل الألدوستيرون.
- يُنْشِط انخفاض حجم الدم نظام رينين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون (الشكل 50-20).

المولارية الأسموزية والتوازن الأسموزي

- للحفاظ على التَّوْازن الأسموزي، يجب أن يكون جسم الحيوان قادراً على أخذ الماء أو التخلُّص منه إلى البيئة المُحيطة، وقادراً أيضاً على تنظيم الأيونات.
- الضَّغْط الأسموزي مقياسٌ لقدرة المحلول على أخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزية.
- تُعرَّف المولارية الأسموزية بأنها المولات المُذابة في لتر من المحلول.
- تفقد الخلية الماء إذا وضعت في محلول عالي التَّركيز من المواد المذابة، أما في محلول قليل التَّركيز من المواد المذابة، فإنها تكتسب الماء. وفي محلول مُتعادل لا يحدث تغيير في حجم الخلية.
- المُنْظِمَات الأسموزية مُتعادلةٌ من الناحية الأسموزية مَعَ بيئتها، أما المُنْظِمَات الأسموزية، فإنها تتحكم في المولارية الأسموزية لسوائل أجسامها.
- فقريات المياه العذبة تحتوي سوائل عالية التَّركيز من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة المُحيطة، أما الفقريات البحريَّة فتحتوي سوائل قليلة التَّركيز من المواد المُذابة مُقارَنة مَعَ بيئتها.

الأعضاء المُنْظِمَة للأسموزية

- مُعْظَم المخلوقات، ومن ضمنها المخلوقات أحادية الخلية، طُوِّرت آلية لتعامل مَعَ مشكلات التَّوْازن المائي.
- الديدان المُسطحة تستخدم أنابيب النيفريديا الابتدائية المُتصلة مَعَ الخلايا للهبيَّة التي تسحب السائل من داخل الجسم في اتجاهها (الشكل 50-7).
- اللافقريات الأخرى تمتلك نيفريديا تفتح من الطَّرْفين إلى داخل الجسم وخارجه، حيثُ تحدث ترشيحاً لسوائل الجسم، ومن ثمَّ إعادة امتصاص للأملاح قبل طرح الفضلات إلى الخارج (الشكل 50-8).
- تمتلك الحشرات أنابيب مليبيجي التي يُفرز من خلالها حمض البوليك وفضلات أخرى إلى عضو الإخراج، ويُعاد امتصاص الماء والأملاح قبل طرحها إلى الخارج (الشكل 50-9).
- تمتلك الفقريات الكلى التي تُنتج البول عن طريق التَّرشيح، والإفراز، وإعادة الامتصاص.

تطور الكلية في الفقريات

- تتكون الكلية من آلاف الوحدات المُسمَّاة الوحدات الأنبوبية الكلوية، التي تُنظَّم سوائل الجسم.
- تتكون الوحدة الأنبوبية الكلوية من الكُبَّة، ومحفظة بومان، والأنبيبات المتلوية القريبة، والنواء هنلي، والأنبيبات المتلوية البعيدة، والقناة الجامعة (الشكل 50-10).

## أسئلة مراجعة

ج. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على التكيّفات السلوكية أكثر من الحيوانات داخلية الحرارة.

د. الحيوانات داخلية الحرارة أكبر من الحيوانات متغيرة الحرارة.

11. المخلوقات المُنظمة للضغط الأسموزي تكون بها السوائل الداخلية بالمُقارنة مع البيئة المُحيطة.

أ. مُتعادلة.

ب. تحتوي على الكثير من المواد المُذابة.

ج. تحتوي على القليل من المواد المُذابة.

12. إذا كان الإنسان من ذوات الدّم الحار (داخلية 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. حرارة الجسم هي مجموع الحرارة الناتجة عن تفاعلات الأيض والحرارة المنقولة من البيئة.

ج. مُعدّلات وتفاعلات الأيض يمكن أن تتغير بسبب المرض أو مستوى النشاط.

د. (ب) و (ج).

13. أنت وزميلك في الدّراسة تريدان رسم المسار المُتحمّك في عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم عندما ينخفض ضغط الدّم. التسلسل الصحيح للأحداث هو:

1. يُفرز الألدوستيرون.

2. أنيبيبات الكلية تُعيد امتصاص أيونات الصوديوم.

3. يُفرز الرّنين.

4. يقوم الجهاز القريب من الكُبة برصد انخفاض ضغط الدّم.

5. يتم إنتاج الأنجيوتنسين II.

أ. 1, 2, 3, 4, 5.

ب. 4, 2, 1, 3, 5.

ج. 4, 3, 5, 1, 2.

د. 2, 4, 3, 1, 5.

### أسئلة تحدّ

1. على أي من أجزاء الوحدة الأنبوبية الكلوية تعمل هذه الهرمونات، صف متى وكيف تقوم الهرمونات بعملها.

أ. الهرمون المانع لإدرار البول

ب. الألدوستيرون

ج. العامل الأذيني المُدبّر للصوديوم

2. الدكتور المُعالج لجميل مهتم، ويتوقع أن كليلته لا تعمل بالشكل الصحيح. وهو يريد أن يُحدّد ما إذا كان حجم الدّم الذي يتدفّق من خلال الكلية (يُسمّى مُعدّل تدفق الدّم في الكلية) يقع ضمن المدى (المُعدّل) الطبيعي. احسب مُعدّل تدفق الدّم "الطبيعي" في الكلية اعتماداً على المعلومات الآتية:

وزن جميل 90 كجم. افترض أنّ حجم الدّم الكلي الطبيعي، ويساوي 80 مل / كجم من وزن الجسم، وكمية الدّم التي يضخّها القلب / دقيقة (الناتج القلبي) كانت طبيعية. افترض أنّ مُعدّل تدفق الدّم للكلية 21% من الناتج القلبي.

3. لماذا يخرج الفيل في حديقة الحيوانات في يوم بارد إلى الخارج، في حين تبقى الثدييات الصغيرة الأخرى مثل الفئران في الداخل؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى هذه الطُرق لا تستخدم للحفاظ على البيئة الداخلية ثابتة في الجسم:  
أ. تغيّرات سلوكية.  
ب. التّغذية الراجعة السالبة.

ج. تأثيرات هرمونية.  
د. التّغذية الراجعة الموجبة.

2. الشّابه بين الأجهزة الإخراجية في الفقريّات واللافقريّات يتضمن:  
أ. ترشيح السائل الجسمي.

ب. استخدام الأنبيبات لاحتواء الرّاشح.

ج. إعادة امتصاص الأيونات والماء.

د. كلّ ما ذكر.

3. إذا قرّر أستاذك في البحث عمل مشروع على فعالية ترشيح أنابيب ملبيجي. فإنك ستدرس:  
أ. النمل.

ب. الطيور.

ج. الثدييات.

د. ديدان الأرض.

4. يُعدّ دم أسماك القرش مُتعادلاً أسموزياً مع مياه البحر بسبب إعادة امتصاص \_\_\_\_\_ إلى دمها.  
أ. الأمونيا.

ب. حمض البوليك.

ج. البولينا.

د. كلوريد الصوديوم.

5. من أهم وظائف جهاز الإخراج التخلّص 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.

ج. الإيجوانا.

د. الجمل.

6. من وظائف الكلية:  
أ. إزالة المواد الضارة من الجسم.

ب. إعادة امتصاص الماء لاستخدامه من جديد.

ج. تنظيم مستوى الأملاح في الدّم.

د. كلّ ما ذكر.

7. إذا أصابك التهاب (عدوى) وكان ذا تأثير في عملية إعادة امتصاص الأيونات من الرّاشح، فإنّ هذه الإصابة ستسبب إصابة خلايا تقع في:  
أ. مجفظة بومان.

ب. الكُبة.

ج. الأنبيبات الكلوية.

د. القناة الجامعة.

8. يُفرز الإنسان الزائد من الفضلات النيتروجينية على شكل:  
أ. حمض البوليك البُلوري.

ب. مركبات تحتوي على البروتين.

ج. الأمونيا.

د. الجملّة غير الصحيحة هي:

أ. الهرمون المانع لإدرار البول يجعل القناة الجامعة أكثر نفاذية للماء.

ب. تحتوي الجوانو على تركيز عالٍ من حمض البوليك.

ج. يُفرز الألدوستيرون من تحت المهاد استجابةً إلى مستويات عالية من أيونات الصوديوم في الدّم.

د. حمض البوليك أقل الفضلات النيتروجينية ذاتية.

10. الفرق الرئيس بين الحيوانات داخلية الحرارة ومتغيرة الحرارة بالنسبة إلى المُحافظة على درجة حرارة الجسم هو:  
أ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على الظروف البيئية لتحديد درجة حرارة الجسم.

ب. الحيوانات داخلية الحرارة لا تتأثر بالظروف البيئية.

# 51 الفصل

## جهاز المناعة The Immune System

### مقدمة

عندما نفكر في كيفية دفاع الحيوانات عن نفسها، نتذكر السلاحف بدرعها الواقي القوي. على كل حال هذا الدرع لا يكفي لحماية الحيوان ضد أخطر مسببات الأمراض للفقرات؛ البكتيريا والفيروسات. نحن نعيش في عالم مليء بالمخلوقات الدقيقة التي لا تُرى بالعين المجردة، ولا يستطيع أي حيوان من الفقريات النجاة من هذه المخلوقات إلا بحماية مناسبة. لقد طوّرت أجسام الحيوانات نظامًا دفاعية عدّة فعالة. ولكن، تبقى هذه النظم المناعية ليست ذات كفاءة مثالية. إذ إن نحو 40 مليون شخص قتلهم فيروس الإنفلونزا بين 1918 – 1919، وسنويًا يموت قرابة مليون شخص بسبب الملاريا. إن الأبحاث مستمرة لمحاولة تحسين أجهزةتنا المناعية ضد الأمراض المعدية والسارية.

■ الاستجابة الثانوية لمولد ضد ما فعالة أكثر من الاستجابة الأولية.

### 51-6 المناعة الذاتية وفرط الحساسية

■ تنتج الأمراض المناعية الذاتية عن هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه.

■ الحساسية يسببها إفراز الجسم المضاد IgE استجابة لمولدات الضد.

■ فرط الحساسية المتأخرة تقوم به خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة.

### 51-7 الأجسام المضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

■ تدل زمر الدم على مولدات الضد الموجودة على سطوح خلايا الدم الحمراء للشخص.

■ يُحدّد نوع زمرة الدم بالتّخثر.

■ تتّجّ تفاعلات نقل الدم من نقل دم غير مطابق.

■ الأجسام المضادة أحادية السلسلة أداة ذات قيمة في التّشخيص والعلاج.

### 51-8 مسببات المرض التي تتهرّب من جهاز المناعة

■ تغيير كثير من مسببات المرض مولدات الضد السطحية لتفادي كشفها من قِبَل جهاز المناعة.

■ تطوّرت عند البكتيريا آليات عدة للتّهرّب من الهجوم المناعي.

■ يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المساعدة، ويُثبّط المناعة.



### موجز المفاهيم

#### 51-1 الجهاز الغطائي: خط الدفاع المناعي الأول

■ الجلد حاجز ضد العدوى.

■ تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات الممرضة.

#### 51-2 المناعة اللا نوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

■ تتخلّص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لا نوعي.

■ الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة.

■ تُساعد البروتينات المُتممة والإنترفيرون على التخلّص من مُسبّب المرض.

■ تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية.

#### 51-3 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

■ لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تم فهمها أخيرًا.

■ مولدات الضد تحفّز الاستجابة المناعية النوعية.

■ تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية.

■ المناعة النوعية: نشطة أو سلبية.

■ عملية تكوّن الدم هي التي تُعطي خلايا الجهاز المناعي.

■ يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء.

■ تطوّر شكلان من المناعة التّكيفية.

#### 51-4 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

■ تحمل بروتينات مُعقّد التوافق النسيجي معلومات للتّفريق بين الذات والغريب.

■ تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المُصابة بالفيروسات.

■ تُقرّز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية.

■ الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة.

■ تُقرّز أنواع عدّة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات).

#### 51-5 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المضادة

■ يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المضادة) مناطق مُتغيرة وأخرى ثابتة.

■ المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة.

■ يُعزى سبب تنوع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA).

# الجهاز الغطائي: خط الدفاع المناعي الأول

*Stratum corneum*، الخلايا التي يُمكن أن تهترئ بسبب الضغط والاحتكاك. وتتسلخ هذه الخلايا باستمرار، وتُستبدل بطبقات جديدة تنتج عن الطبقة الداخلية للبشرة، أي من الطبقة القاعدية *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 تحرك هذه الخلايا، فإن بروتين الكيراتين، يتكون فيها، فيجعلها أقوى وأكثر مقاومة للماء.

تصل الخلايا أخيراً إلى الطبقات العلوية من البشرة، حيث تبقى هناك مدة شهر تقريباً قبل أن تتسلخ، وتُستبدل بخلايا جديدة من الأسفل. ويتميز مرض الصدفية، وهو مرض جلدي مزمن يصيب نحو 4 ملايين شخص في أمريكا، بأن خلايا البشرة تُستبدل كل 3-4 أيام، أي أسرع من الطبيعي بثمانية أضعاف تقريباً. تحتوي الأدمة *Dermis*، أي الطبقة الثانية من الجلد، أنسجة ضامة، وهي أسماك بـ 15-40 مرة من طبقة البشرة. توفر الأدمة الدعم الشكلي لطبقة البشرة، وتوفر أيضاً وسطاً لمرور الأوعية الدموية، والنهائيات العصبية، والخلايا العظمية، والتراكيب الأخرى المناسبة في الجلد.

تحتوي طبقة تحت الأدمة خلايا دهنية في المقام الأول. تعمل هذه الخلايا بوصفها واقياً للصدمات، وتوفر العزل المناسب، وتحافظ على درجة حرارة الجسم. يختلف سمك هذه الطبقة باختلاف مناطق الجسم. فهي غير موجودة في جفن العين، ويبلغ سمكها نصف سنتيمتر في باطن القدم، وقد تكون أكثر سمكاً من ذلك في مناطق أخرى، مثل الأرداف والأفخاذ.

## تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات الممرضة

إضافة إلى الجلد، هناك ثلاثة سبل محتملة لدخول المخلوقات الدقيقة والفيروسات يجب حراستها، هي: ممرات الجهاز الهضمي، والممرات التنفسية، وممرات الجهاز البولي التناسلي. تذكر أن كلاً من هذه الممرات تفتح إلى الخارج. كل من هذه الممرات مبطّن بخلايا طلائية، يتمّ تجديدها باستمرار مثل طبقات الجلد.

هناك خلايا متخصصة مبعثرة بين خلايا الأنسجة الطلائية تقوم بإفراز المخاط، الذي يغطي سطوح الأغشية الطلائية. وغالباً ما تُحاصر المخلوقات الممرضة بهذه الطبقات المخاطية، ويتمّ التخلّص منها بطرق مختلفة بحسب الجهاز.

الجراثيم الموجودة في الطعام، يموت معظمها عن طريق اللعاب (الذي يحوي أنزيمات الليسوزايم الهاضمة)، أما الجراثيم التي تنجو من اللعاب فتستواجه بيئة شديدة الأحماضية في المعدة، إضافة إلى أنزيمات هاضمة في الأمعاء. علاوة على ذلك، يوجد في الجهاز الهضمي أنواع كثيرة من البكتيريا المتعايشة في الأمعاء تمنع نموّ البكتيريا الممرضة. إن البكتيريا المتعايشة في الأمعاء تنافس البكتيريا الممرضة. وقد تفرز مواد قاتلة للبكتيريا الممرضة.

تُحاصر المخلوقات الدقيقة التي تدخل في أثناء الشهيق بالأغشية المخاطية التي تبطّن الممرات الهوائية قبل أن تصل إلى الرئتين، حيث البيئة الرطبة والدافئة الملائمة لنمو المخلوقات الدقيقة. إن الخلايا الطلائية المُبطّنة للممرات الهوائية لها أهداب تتحرك باستمرار، فتتحرك الطبقة المخاطية إلى الأعلى في اتجاه الحنجرة. هناك، يتم خروج المخاط وابتلاعه، ليُدخل البلعوم، ثم إلى المعدة حيث تقتل درجة الأحماض المرتفعة معظم أنواع البكتيريا. ومن مضرار التدخين، أن النيكوتين يُسبب شللاً لأهداب الخلايا الطلائية في الجهاز التنفسي، ما يوقف عملية تفتيح الهواء الطبيعية لحماية الرئتين.

كما أنّ لشبكة الحاسوب مستويات عدة من الحماية ضد الهجوم الخارجي، فإن أجسام الفقريات لديها مستويات عدة من خطوط الدفاع ضد المخلوقات الدقيقة المهاجمة.

1. **الجهاز الغطائي The integumentary system**. الطبقة الخارجية من أجسام الفقريات، ويشكل خط الدفاع المناعي الأول الذي يُشكل حاجزاً ضد دخول الميكروبات، وهو يشمل الجلد الخارجي (**Integument**) والأغشية المخاطية التي تبطّن ممرات الجهاز التنفسي، والجهاز الهضمي، والجهاز البولي التناسلي. تفرز خلايا الجلد والأغشية المخاطية أنواعاً عدّة من المواد الكيميائية والبروتينات التي تمنع نمو المخلوقات الدقيقة المُسببة للمرض **Pathogens**.

2. **المناعة اللانوعية (الفطرية) Nonspecific (Innate Immunity)**. إذا تمّ اختراق خط الدفاع المناعي الأول في أثناء حدوث جرح في الجلد مثلاً، يقوم الجسم بشن استجابة مناعية خلوية وكيميائية، مُستخدماً خلايا، هي جزء من جهاز المناعة اللانوعية "أو الفطرية" **Nonspecific or innate immune system**. وهناك مواد كيميائية وبروتينات إضافية يُنتجها الجسم للمساعدة على قتل الميكروبات المهاجمة. وتعمل هذه الدفاعات بسرعة عند حدوث العدوى.

3. **المناعة النوعية Specific Immunity**. وكسلاح أخير، فإن الجسم مزوّد بخلايا، هي جزء من جهاز المناعة النوعية. هذا النظام يُمكنه التّعرف بدقة إلى الجسم المهاجم والتّخلص منه، ومن أي بكتيريا أو فيروس مهاجم اخترق خط الدفاع الأول والمناعة اللانوعية. هناك نوع من الخلايا المناعية النوعية، هُجّاج، ويقتل بضراوة أي 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 بالتّخلص منها.

في هذا الفصل، سنناقش بالتفصيل خطوط الدفاع المناعية الثلاثة، ونبدأ فيما يأتي بالجلد.

## الجلد حاجز ضد العدوى

يُعدّ الجلد أكبر أعضاء الجسم، حيث يُشكل ما نسبته 15% من وزن الشخص البالغ. إن الغطاء الجلدي يدافع عن الجسم بوصفه حاجزاً واقياً غير قابل للاختراق، ومُدعم أيضاً بأسلحة كيميائية على سطحه. تجعل الغدد الدهنية وغدد العرق حموضة الجلد ما بين 3-5 درجات، وهذه الأحماض تكفي لتثبيط نمو كثير من الجراثيم الممرضة. والعرق يحوي أيضاً أنزيم الليسوزايم، الذي يهضم جدار خلايا البكتيريا، ويقتلها.

ويُعدّ الجلد موطناً لكثير من الجراثيم المتعايشة **Normal flora**، غير المُسببة للمرض مثل البكتيريا أو الفطريات التي تأقلمت للعيش في ظروف الجلد في مناطق مختلفة من الجسم. قد تحاول البكتيريا المُسببة للمرض أن تستوطن الجلد، ولكنها تفشل؛ لأن البكتيريا المتعايشة تنافسها، فتتمتع نموها.

إضافة إلى أن الجلد يُدافع عن الجسم ضد اختراق المخلوقات الدقيقة، فإنه يمنع خسارة الجسم لكميات كبيرة من الماء عن طريق التبخر أيضاً.

**البشرة Epidermis** سمكها نحو 10-30 خلية، وهذا يساوي سمك هذه الورقة التي بين يديك. تحتوي الطبقات العليا من البشرة، التي تُسمى الطبقة المُتقرّنة

## المناعة الانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

يشكل الجهاز الغطائي خط الدفاع الأول. توفر الخلايا الطلائية، المغطاة بطبقة مخاطية في مناطق عدة من الجسم، حاجزاً فيزيائياً ضد اختراق مسببات المرض. تُزاح الطبقة المخاطية بعيداً، ويتمُّ التخلُّص منها، ومما يعلق بها من مخلوقات دقيقة وحطام.

الإفرازات المهبلية لزجة وحمضية، وهي أيضاً تدعم نمو البكتيريا المُتعايشة؛ تُساعد كلُّ هذه الخصائص على منع دخول المخلوقات الغريبة. وفي كلِّ من الرِّجال والنساء، فإنَّ البول الحمضي يُنظف 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؛ للتخلُّص من مسببات الأمراض الميكروبية.

الدُّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة عند مكان العدوى، وتقوم بابتلاع أنواع عدة من مُسببات الأمراض. تشبه آلية عمل هذه الخلايا بقتل الجراثيم طريقة عمل المبتلعة الكبيرة، إلا أنها تنتج مجموعة أكبر من الجذور الأوكسجينية المُتفاعلة النشطة.

### الخلايا القاتلة الطبيعية

الخلايا القاتلة الطبيعية لا تهاجم الميكروبات الغازية بشكل مباشر، ولكنها تقتل خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وهي لا تقتل بالبلعمة، ولكنها تقتل بنظام (الموت المبرمج للخلايا) الخلية المصابة (انظر الفصل الـ 19). هناك بروتينات ثابتة تُفرزها الخلايا القاتلة، فتدخل إلى الغشاء الخلوي للخلية الهدف، ثم تتبلور مُحدثة ثقوباً صغيرة جداً 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

عند فشل الدِّفاعات السطحية، يوظف الجسمُ دفاعات لانوعية خلوية وكيميائية ليدافع عن نفسه. وهذا هو المقصود بخط الدفاع المناعي الثاني. ولهذه الدِّفاعات اللانوعية صفةٌ مشتركة واحدة، وهي الاستجابة لأيِّ هجوم جرثومي دون الحاجة إلى تحديد هوية المخترق بالضبط، لهذا فهي دفاعات سريعة جداً.

### 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 مُسببات المرض في الأنسجة. هناك ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء تمَّ التَّعرف إليها، وكلُّ منها يقضي على الميكروبات الغازية بطريقة مُختلفة.

### الخلايا المبتلعة الكبيرة

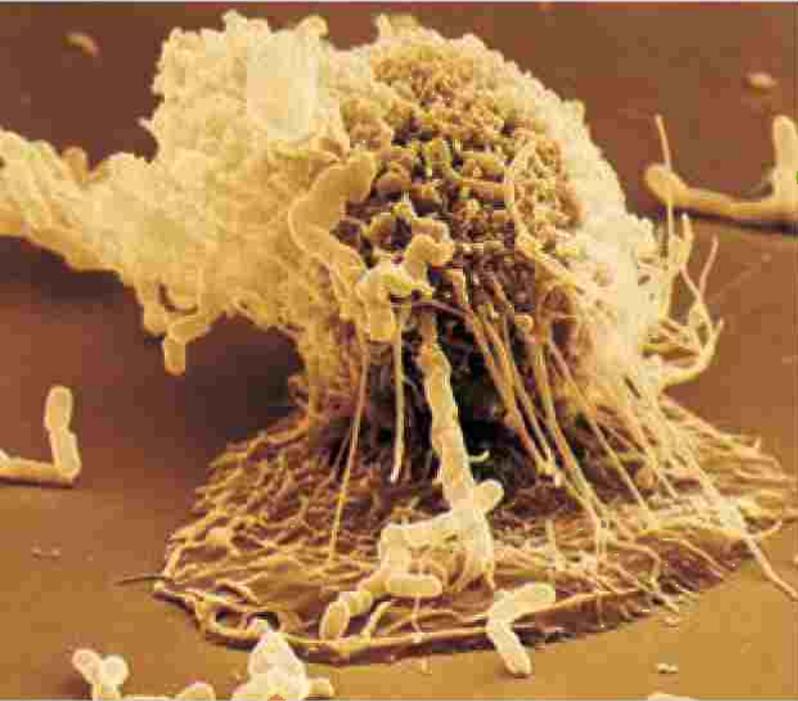
تُسمَّى هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة *Macrophages*؛ لأنها كبيرة الحجم، وذات أشكال غير منتظمة، وهي تقتل الجراثيم عن طريق هضمها بعد ابتلاعها، تماماً كما تفعل مخلوقات الأميبا عند ابتلاعها الغذاء وهضمه (الشكل الـ 51-1). عند دخول الجرثومة إلى داخل الخلية المبتلعة، تُحاط بغشاء، وتُشكل جسماً بلعماً يلتحم مع غشاء عضيات الأجسام المحللة (الليسوسوم). ينشط هذا الاندماج الأنزيمات الهاضمة، فتقوم بقتل الجرثومة وهضمها.

إضافة إلى ذلك، يتمُّ إنتاج كميات كبيرة من الجذور الحرة المُحتوية على الأوكسجين كثيراً في الجسم البلعمي؛ وهذه الجذور الحرة لها نشاط تفاعلي في تحطيم مُسبب المرض.

إضافة إلى البكتيريا، يمكن للخلايا المبتلعة أن تبتلع الفيروسات، وحطام الخلايا الميتة، وذرات الغبار من الرئتين. تتجول الخلايا المبتلعة الكبيرة باستمرار ضمن السوائل بين النسيجية، ووظيفة هذه الخلايا مساعدة الخلايا الأكلة المُتخصصة التي تشكل جزءاً 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 الدُّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة، ومن هناك، تهرع إلى مكان العدوى، حيث تنمو وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة ونشطة.

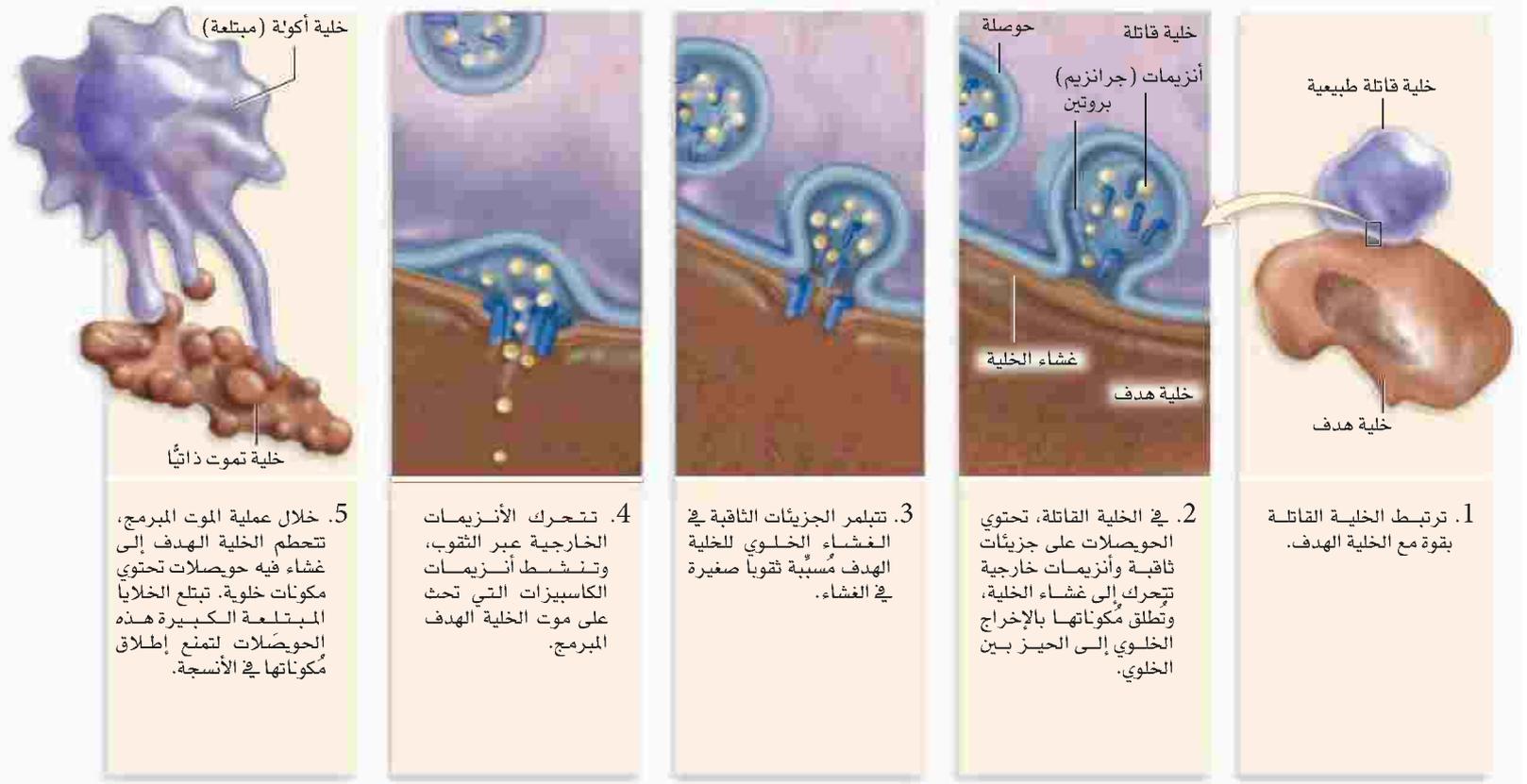
### الخلايا المتعادلة

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 الممرضة. والخلايا المتعادلة مثلها كمثل المبتلعة الكبيرة، تخرج من بين الخلايا الطلائية للشعيرات



الشكل 51-1  
5.55 μm

الخلايا المبتلعة الكبيرة في أثناء العمل. في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح خلية مبتلعة تلتقط البكتيريا عن طريق الزوائد السيتوبلازمية اللزجة. يتمُّ التقاط البكتيريا القريبة من الزوائد وابتلاعها.



الشكل 51-2

كيف تقضي القاتلات الطبيعية على الخلية الهدف. تقتل القاتلات الطبيعية الخلايا المصابة بالفيروسات بالموت الخلوي المبرمج. يتم ذلك بإفراز بروتينات تعمل على إحداث ثقوب صغيرة في الخلية المراد قتلها، وبروتينات أخرى تدخل من هذه الثقوب لتحدث الموت المبرمج.

### استقصاء

5

ماذا يحدث إذا قامت خلية قاتلة طبيعية بقتل خلية هدف مصابة بالفيروس، وذلك بأن تجعل الخلية تنفجر ببساطة، وتحرر جميع محتوياتها في الأنسجة؟

تزيد المواد الكيميائية أيضاً من نفاذية الشعيرات الدموية، ما يسبب المؤشر الثالث للالتهاب، وهو الانتفاخ (تجمع السوائل) المصاحب للعدوى. يسبب الانتفاخ ضغطاً على النهايات العصبية في المنطقة، وهذا إضافة إلى إطلاق عوامل أخرى، يؤدي إلى الألم، وإلى احتمال فقد وظيفة العضو المصاب، وهذان هما المؤشران الأخيران للالتهاب.

تحدث زيادة نفاذية الشعيرات الدموية على هجرة الخلايا المبتلعة والخلايا المتعادلة من الدم إلى السوائل بين النسيجية. حيث تقوم الخلايا المتعادلة بهضم الجراثيم الغازية وتحطيمها؛ والقبح الذي يصاحب بعض الإصابات هو خليط من جراثيم ميتة أو تموت، وخلايا جسم مصابة، وخلايا متعادلة. تُقرز الخلايا المتعادلة جزيئات إرشادية لجذب وحيدات النوى بعد ساعات عدة؛ تتمايز وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة، فتقوم أيضاً 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 الحمى (الفصل الـ 50)، إذ تُقرز الخلايا المبتلعة الكبيرة نوعاً من المحركات الخلوية (السايتوكاين)، وهو بروتين تنظيمي يُسمى **إنترلوكين-1** **Interleukin-1**. ينتقل هذا البروتين عن طريق الدم إلى الدماغ، حيث يسبب تأثيره في أعصاب تحت المهاد ارتفاع درجة حرارة الجسم درجات عدة فوق المستوى الطبيعي؛ <sup>37</sup>س. يحدث هذا الارتفاع في درجة الحرارة نشاط الخلايا المبتلعة، ويعيق نمو بعض المخلوقات الدقيقة؛ الجراثيم.

الأمينية سيستين، وحمض أسبارتيك)، موجودة في الخلية الهدف المصابة، وتقوم بحثاً ما يعرف بالموت الخلوي المبرمج (الشكل 51-2). وحين تموت الخلية تقوم الخلايا المبتلعة بابتلاع أشلاء الخلية الميتة للتخلص منها.

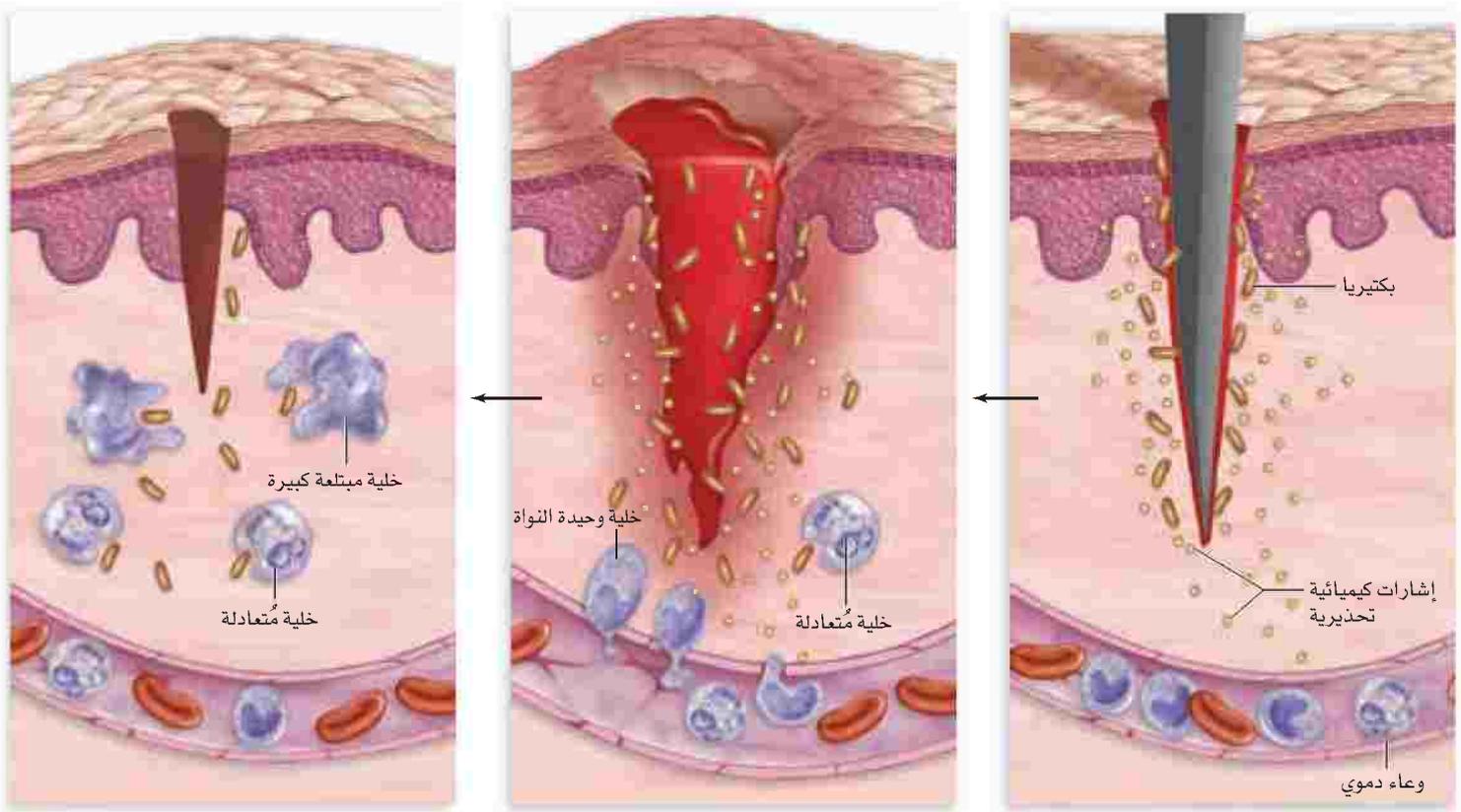
تهاجم الخلايا القاتلة أيضاً الخلايا السرطانية، حتى قبل أن تشكل الخلايا السرطانية أوراماً ملاحظة. إن نظام التَّجسس الصارم الذي تطبقه الخلايا القاتلة الطبيعية هو أهم الدفاعات المناعية الفاعلة ضد السرطان. لهذا، يُقال: إن هذه الخلايا تقوم بدور التَّجسس والمراقبة المناعية **Immune surveillance**.

### الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانهائية

#### 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 نسبياً.

تُقرز بعض الخلايا المصابة مواد كيميائية تعمل بوصفها إشارات تحذيرية- مثل الهستامين والبروستاجلاندين، والبراديكاينين (انظر الفصل الـ 46). تعمل هذه المواد الكيميائية على حث الأوعية الدموية لتتوسع، ما يزيد من تدفق الدم إلى مكان العدوى، فتصبح المنطقة المصابة حمراء وداخلة، وهذان هما المؤشران الرئيسان للدلالة على الالتهاب.

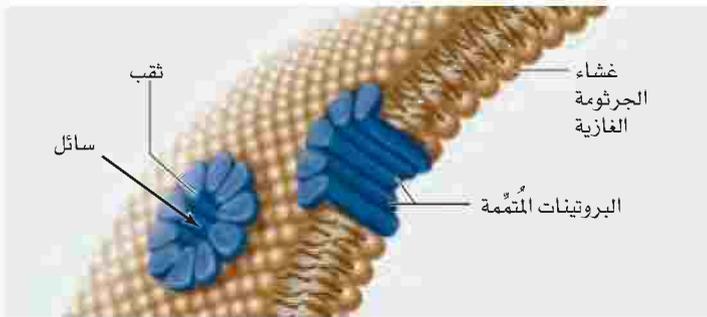


الشكل 51-3

الأحداث في الالتهاب الموضعي. عند اختراق مسبب المرض سطح الخلايا الطلائية، تفرز الخلايا المُتضررة إشارات كيميائية تحذيرية، مثل الهستامين والبروستاجلاندين، فتُسبب توسع الأوعية الدموية المجاورة، وتزيد نفاذيتها. تُسبب زيادة تدفق الدم الانتفاخ، وتحت على تراكم الخلايا المبعثة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، ثم المبعثة الكبيرة، التي تُهاجم مسببات المرض الغازية، وتبتلعها.

### النظام المتمم ومعقد الهجوم الغشائي

عندما تُصادف بروتينات النظام المتمم جراثيم مُمرضة عدة، يتم تنشيط متال لهذه البروتينات، ما يؤدي إلى تكوين مجموعة من هذه البروتينات التي تشكل تجمعا يُعرف بمعقد الهجوم الغشائي Membrane attack complex الذي يفرس نفسه في الغشاء البلازمي للجراثيم (أو الغشاء الدهني للفيروس المغلف)، فتؤدي لإحداث ثقب صغير في الغشاء.



يؤدي ذلك إلى دخول السوائل إلى خلية البكتيريا أو جسم الفيروس، ما يُسبب انتفاخها، ثم انفجارها. يُمكن تفعيل نظام البروتينات المتممة أيضًا بطريقة مُتخصصة، بارتباط الأجسام المُضادة التي تفرزها الخلايا البائية ضد الجراثيم الغازية، كما سنرى لاحقًا.

تُسهم الحمى في مناعة الجسم عن طريق حث عمل الخلايا المبعثة، وتعمل على زيادة تخزين الكبد والطحال لعنصر الحديد، ما يقلل من نسبة الحديد في الدم؛ لأن البكتيريا تحتاج إلى الحديد بكميات كبيرة لتنمو، وهذا يساعد على منع نمو وتكاثر هذه البكتيريا. إن الحمى المرتفعة خطر على الجسم؛ لأنها تثبط عمل بعض الأنزيمات المهمة. وبشكل عام، تعد 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 الدم. ترتبط هذه البروتينات مع أنواع عدة من المخloقات الدقيقة، ما يحث على هضمها وابتلاعها من قبل الخلايا المبعثة الكبيرة والمتعادلة.

### تساعد البروتينات المتممة والإنترفيرون على التخلص

#### من مسبب المرض

يتم تحسين عمل الدفاعات المناعية الخلوية في الفقريات بمواد كيميائية عدة مناعية فعالة تسمى النظام المتمم Complement system. يتألف هذا النظام من نحو 30 بروتينًا مُختلفًا تجري في الدم بحرية بشكلها الكامل، ويُمكنها أن تدخل الأنسجة خلال الاستجابة المناعية الالتهابية. والإنترفيرونات Interferons هي مجموعة أخرى من البروتينات تُشارك في النظام المناعي الدفاعي.

هذه الخلايا هو جزء من الاستجابة المناعية ضد العدوى الجرثومية والسرطان.

## تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانهائية

الفقرات كلها، وكثير من اللافقرات لديها خلايا مبتلعة تُهاجم الجراثيم الغازية. قد تكون هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة تطوّرت 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.

يُعدُّ نظام البروتينات المُتممة شكلاً تطوريًا قديمًا للمناعة الفطرية. لقد تم اكتشاف بروتينات مشابهة للبروتينات الرئيسية في النظام المتمم في شوكلات الجلد، وقد لوحظ أنَّ وجود هذه البروتينات يزيد عند وجود البكتيريا. وهناك بروتينات مُشابهة للبروتينات التي تؤدي دورًا في الحث على البلعمة تمَّ اكتشافها في سلطعون حدوة الحصان *Limulus polyphemus* الذي يعدُّ من أقارب العنكب البعيدة، وبعض أنواع الحشرات.

المناعة اللانوعية خُطُّ الدفاع 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، والتخلص من الجراثيم الغازية.

بعض البروتينات المُتممة، وخاصة بروتين *C3b*، يُمكن أن يغطي سطح الجرثومة المهاجمة. يُمكن أن "توجَّه" الخلايا المتعادلة والمبتلعة الكبيرة، التي لديها مُستقبلات خاصة لـ *C3b*، لترتبط بالجرثومة ما يُساعد على ابتلاعها وقتلها. إن هذه طريقة فعالة جدًا للتخلص من الجراثيم التي ليس لها غشاء بلازمي يُمكن لمُعقد الهجوم الغشائي أن يرتبط به. بعض البروتينات المُتممة تحث إفراز هستامين ومواد أخرى من الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وهذه المواد تعمل على توسيع الشعيرات الدُموية وزيادة نفاذيتها؛ وهناك بروتينات مُتممة تعمل على جذب المزيد من الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، إلى مكان العدوى عن طريق الشعيرات الدموية الأكثر نفاذية.

## الإنترفيرونات

الإنترفيرونات مجموعةٌ أخرى من البروتينات التي تؤدي دورًا رئيسًا في دفاعات الجسم المناعية. هناك ثلاثة أصناف رئيسة من الإنترفيرونات، هي: ألفا، بيتا، وجاما (ألفا- إنترفيرون، بيتا- إنترفيرون، جاما- إنترفيرون).

تقريبًا، تقوم معظم خلايا الجسم بتصنيع ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون. يتم تصنيع هذه الببتيدات المُتعَددة 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

## الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

3-51

المرض. لقد لاحظ جنر أنَّ النساء اللواتي يلبسن الأبقار التي أُصيبت بالأنوع الأخف من الجدري والمسمى "جدري البقر" (على افتراض أنه من البقر) نادرًا ما يُصن بالجدري.

قليل منا من 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 تعدُّ من أمراض الطفولة؛ لأنَّ معظم الناس، بعد أن يصابوا بها ويتعافوا، لا يصابون بها مرة ثانية أبدًا؛ لأنَّ أجسامهم طوّرت مناعة ضد الفيروس المُسبب لهذا المرض، حيث تبقى هذه المناعة في الجسم ما دام جهاز المناعة مُعافى. في المقابل، فالتلطيم (أو التّحصين) 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 تم فهمها أخيرًا

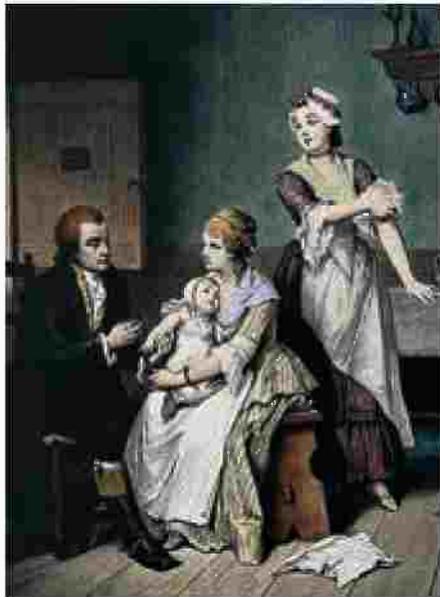
عرفت المجتمعات منذ أكثر من ألفي سنة أنَّ الشخص الذي يُصاب بمرض مُعد يكون عادةً محميًا من العدوى بالمرض نفسه في المرات المقبلة. لكن الدُّراسة العلمية لعلم المناعة، لم تبدأ حتى عام 1796 عندما قام طبيب ريفي إنجليزي، هو إدوارد جنر، بعمل تجربة لتحصين الناس ضد الجدري.

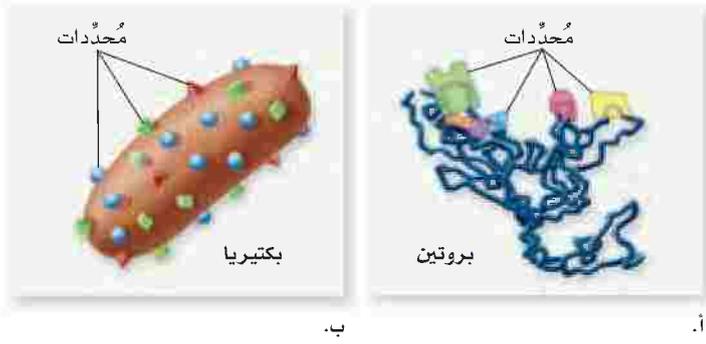
## جنر وفيروس الجدري

مرض الجدري يسببه فيروس فارينولا *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 بتعمد عدوى أنفسهم بالمرض على أمل أن يُصابوا بعدوى طفيفة، وتتكون لديهم مناعة تامة ضد

## الشكل 51-4

ولادة علم المناعة. تُظهر هذه اللوحة العالم إدوارد جنر يُحصن مرضى بجدري البقر عام 1790 وبذلك يحميهم من هذا المرض.



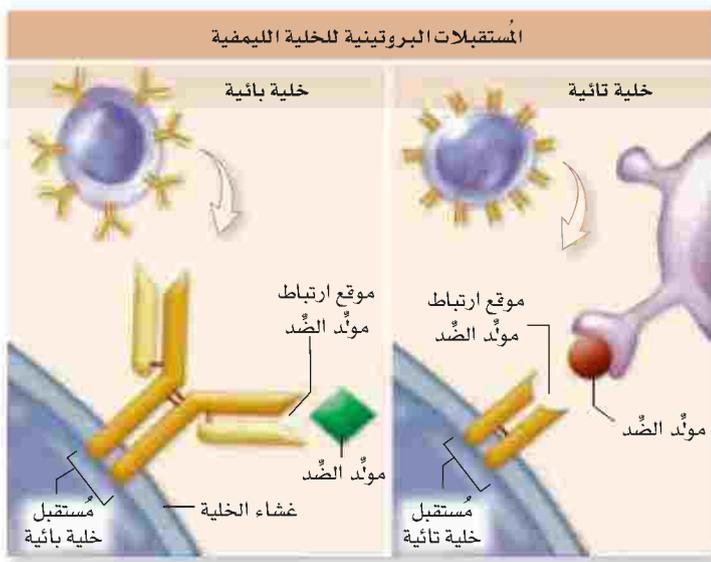


الشكل 5-51

هناك مُحدِّدات عدَّة على أي مُوَلِّد ضد. أ. قد يكون لبروتين واحد مناطق عدة موَلِّدة للضد تُسمَّى مُحدِّدات، كلُّ منها تستطيع استثارة استجابة مناعية مُختلفة. ب. يمتلك مُسبِّب مرض مثل البكتيريا بروتينات عدَّة على سطحه، وعلى الأرجح هناك نُسخ عدَّة من كلِّ بروتين. لاحظ أنَّ البروتينات والبكتيريا غير مرسومين على مقياس الرَّسْم نفسه بالنسبة إلى بعضهما.

3. الذاكرة، حيث إنَّ الجهاز المناعي يستجيب لموَلِّد الضد الذي كان قد تعرض له سابقًا بصورة أسرع مما لو تعرَّض له للمرة الأولى.
4. القدرة على التفرُّيق بين مولدات الضد الذاتية ومولدات الضد الغريبة عن الجسم.

يمتلك نوع معين من خلايا الدَّم البيضاء هو **الخلايا الليمفية Lymphocytes** مُستقبلات بروتينية على سطحها، التي تتعرف إلى محدِّدات موَلِّد الضد، وتقود استجابة مناعية ضد موَلِّد الضد أو الخلية الحاملة لموَلِّد الضد (الشكل 5-51-6).



الشكل 5-51-6

ترتبط مُستقبلات الخلايا البائية والتائية بموَلِّدات الضد. مُستقبلات الخلايا البائية جزيئات كروية مناعية ذات الشكل Y المُميِّز. كلُّ خلية بائية تمتلك نوعًا واحدًا من هذه الجزيئات الكروية المناعية التي يُمكن أن ترتبط بمُحدِّد موَلِّد ضد واحد فقط. مُستقبلات الخلايا التائية أبسط من الجزيء الكروي المناعي، ولكنها ترتبط أيضًا بمُحدِّدات موَلِّد ضد نوعية. ترتبط الخلايا التائية بموَلِّدات ضد مُرتبطة بخلية أخرى فقط.

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 تُعدُّ غير أخلاقية بمعايير هذه الأيام). بعد ذلك، أصبح الكثيرون يُحصِّنون من الجدري بمطعموم من سائل حويصلات جدري البقر، الأقل خطورة (الشكل 4-51).

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 تُسمَّى **التطعيم، أو التلقيح Vaccination**. هناك محاولات حديثة لتطوير مناعة ضد الملاريا، والقوباء، وأمراض أخرى بإعطاء موَلِّدات 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 مُستنبأ من البكتيريا من دجاج مُصاب بالمرض، وكان المُستنبأ البكتيري قادرًا على أن يُسبب المرض إذا أُعطي لدجاج مُعافى.

قبل أن يأخذ باستور إجازة مدة أسبوعين، قام بالمصادفة بترك المُستنبأ البكتيري على الرَّف. وعند عودته من الإجازة، حقن هذا المُستنبأ 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 مقارنةً بالطيور الضابطة التي مرضت عند حقنها بالبكتيريا نفسها. من الواضح أنَّ هناك شيئًا ما في البكتيريا القديمة حتَّ جهاز المناعة، طالما أنَّ البكتيريا لم تقتل الحيوانات أولًا. إننا نعلم الآن أنَّ هناك جزيئات على سطح البكتيريا تستفز جهاز المناعة عند الدجاج.

### موَلِّدات الضد تُحفِّز الاستجابة المناعية النوعية

**موَلِّد الضد Antigen** جزيء يُثير استجابة مناعية نوعية. إن موَلِّدات الضد 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 موَلِّدات الضد 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 موَلِّدات الضد من مكونات الطعام أو حبوب اللقاح. موَلِّد الضد كبير الحجم على الأغلب له مناطق عدة تُسمَّى **مُحدِّدات موَلِّد الضد أو المواقع المُحدِّدة Antigenic determinants or epitopes** (الشكل 5-51)، وكلُّ منها يُمكن أن يستحث استجابة مناعية مُختلفة.

### تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية

الصفات الأربعة المُميزة للنظام المناعي النوعي، أو التكييفي هي:

1. النوعية في التَّعرف إلى موَلِّد الضد.
2. التَّنوع الكبير لموَلِّدات الضد التي يُمكن أن يتعرف إليها بدقة.

## الخلايا الليمفية والتَّعرُّف إلى مولد الضدِّ

مع أنَّ بروتينات المُستقبلات جميعها على أي خلية ليمفية لها النوعية نفسها للموقع المُحدَّد (محدد مولد الضدِّ) إلا أنَّه يندر وجود خليتين لهما نوعية مُتطابقة تمامًا. هذه الميزة هي سبب تنوع الاستجابات المناعية لضمان أنَّ محدِّدًا واحدًا على الأقل لأي مولد ضدِّ يُمكن أن يتم التَّعرُّف إليه.

الخلية الليمفية التي لم يسبق لها قطُّ أن تعرضت لمولد ضدِّ ما، يُقال لها خلية ليمفية ساذجة *Naive lymphocyte*. عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولد ضدِّ غريب، يتمَّ تنشيط الخلية، ما يُسبِّب انقسامها، لتُعطي سلالة من الخلايا لها نوعية التَّعرُّف إلى مولد الضدِّ نفسها، وهذه العملية تُسمَّى **الاختيار السلالي Clonal selection**. بعض هذه الخلايا تستجيب فورًا لمولد الضدِّ، وبعضها تبقى كخلايا ذاكرة في أجسامنا سنوات، وربما تبقى حتى الممات. يتمَّ تنشيط خلايا الذاكرة بسهولة وبسرعة عند التَّعرض لمولد الضدِّ نفسه مرة أخرى.

## الخلايا البائية

تستجيب الخلايا الليمفية المسماة **الخلايا الليمفية البائية B lymphocytes** لوجود مولد الضدِّ بإفراز بروتينات تُسمَّى الأجسام المُضادة **Antibodies** أو **البروتينات الكروية المناعية Immunoglobulins**. يحدث التَّعرُّف إلى مولد الضدِّ عندما يرتبط مولد الضدِّ مع البروتينات الكروية المناعية على الغشاء البلازمي للخلايا البائية. يستثير الارتباط مع مولد الضدِّ، إضافة إلى إشارات أخرى سنتحدث عنها لاحقًا، مسارًا ترميزيًا يُؤدِّي إلى إفراز الأجسام المُضادة من الخلايا البائية، وتكون هذه الأجسام المُضادة خاصة بالمُحدَّد الذي تعرف إليه الجسم المضاد المزروع على غشاء الخلية البائية. تُسمَّى هذه الاستجابة المناعية للخلايا البائية التي تُؤدِّي إلى إفراز الأجسام المُضادة **المناعة السائلة Humoral immunity**.

## الخلايا التائية

خلايا ليمفية أخرى، تُسمَّى الخلايا الليمفية التائية **T lymphocytes**، لا تفرز أجسامًا مضادة، ولكنها بدلًا من ذلك تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أخرى، أو تُهاجم مباشرة الخلايا التي تحمل مولدات الضدِّ النوعية. تُشارك هذه الخلايا في الذراع الأخرى للمناعة النوعية الذي يُطلق عليه **الاستجابة المناعية الخلوية Cell-mediated immunity**. إنَّ كلا النوعين من الاستجابة المناعية النوعية السائلة والخلوية سنتحدث عنهما لاحقًا.

## استقصاء

استخدم العالمُ جِنر فيروس جدي البقر للحصول على استجابة مناعية ضد الجديري. ماذا يخبرنا هذا عن صفات مولد الضدِّ لكلا النوعين من الفيروسات؟

## المناعة النوعية؛ نشطة أو سلبية

يُمكن اكتساب المناعة بطرقٍ مختلفة: أولاً، 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 المناعية السلبية *Passive immunity*، ولا ينتج منها خلايا ذاكرة. وهذه المناعة تكون فعالة طالما بقيت الأجسام المُضادة في جسمك. إذ تتلاشى مع مرور الزمن مثل أي بروتين.

## عملية تكوُّن الدَّم هي التي تعطي خلايا الجهاز المناعي

تأتي الخلايا الموجودة في الدم جميعها من انقسام خلايا جذعية وتمايزها عن طريق عملية تُسمَّى عملية **تكوين الدَّم Hematopoiesis** (انظر الفصل الـ 49). الأصل الجنيني لهذه الخلايا هو من كيس المَحِّ، ثم تتحرك إلى كبد الجنين والطحال، وأخيرًا تصل إلى نخاع العظم. تُعطي الخلايا الجذعية مولدات الخلايا الليمفية ومولدات الخلايا النخاعية. تُعطي مولدات الخلايا الليمفية، بدورها، كلاً من الخلايا الليمفية التائية والبائية، وتُعطي الخلايا القاتلة الطبيعية. أما مولدات الخلايا النخاعية فتُعطي الأنواع الأخرى من خلايا جهاز المناعة، وتُعطي خلايا الدَّم الحمراء، والصفائح الدموية (الشكل 49-16).

ومع أنَّ الخلايا الليمفية مسؤولة عن خط الدفاع المناعي النوعي الثالث ضدَّ مسببات المرض، إلا أنَّ خلايا الدَّم البيضاء الأخرى الموضحة جميعها بالشكل (49-16)، تُؤدِّي أدوارًا مُساندة في هذه الاستجابة المناعية النوعية، أو أنَّها مهمة في المناعة اللانوعية في خط الدفاع المناعي الثاني. تُعطي الخلايا البيضاء وحيدة النواة **Monocytes** الخلايا المبتلعة الكبيرة، وتشكل مع الخلايا المتعادلة **Neutrophils** أيضًا الخلايا الأكلة. الخلايا البيضاء الحمضية **Eosinophils** مهمة للتخلُّص من الديدان المفلطحة (الديدان المفلطحة: الفصل الـ 33)، إما بإنتاج أنزيمات هاضمة من خلال ثقبوب صغيرة يتم فتحها بجسم الدودة، أو بالبلعمة أحيانًا. وتؤدِّي دورًا في تقاضم الأمراض الالتهابية المزمنة، مثل الربو ومرض الأمعاء الالتهابي.

**الخلايا القاعدية Basophils** و**الصارية Mast cells** ليست خلايا مبتلعة، لكنها تُفرز مواد التهابية وسيطة مثل الهيستامين والبروستاجلاندين، استجابة لارتباط البروتينات المتممة خلال عملية التخلُّص من مسببات المرض. هذه الخلايا، وخاصة الخلايا الصارية، يتمَّ تنشيطها أيضًا خلال استجابة الحساسية، حيث تُسبِّب المواد الوسيطة الالتهابية التي تُفرزها أعراض الحساسية. **الخلايا الشجرية Dendritic cells** مهمة في عملية تنشيط الخلايا التائية، كما سنرى لاحقًا. وقد تمَّ تلخيص وظائف هذه الخلايا في (الجدول 51-1).

## يُدعِّم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء

تتألف أعضاء جهاز المناعة من الأعضاء الليمفية الأولية **Primary lymphoid organs**، وهي نخاع العظم والغدة الزعترية، والأعضاء الليمفية الثانوية **Secondary lymphoid Organs** وهي الغدد الليمفية، والطحال، والأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية (الشكل 51-7).

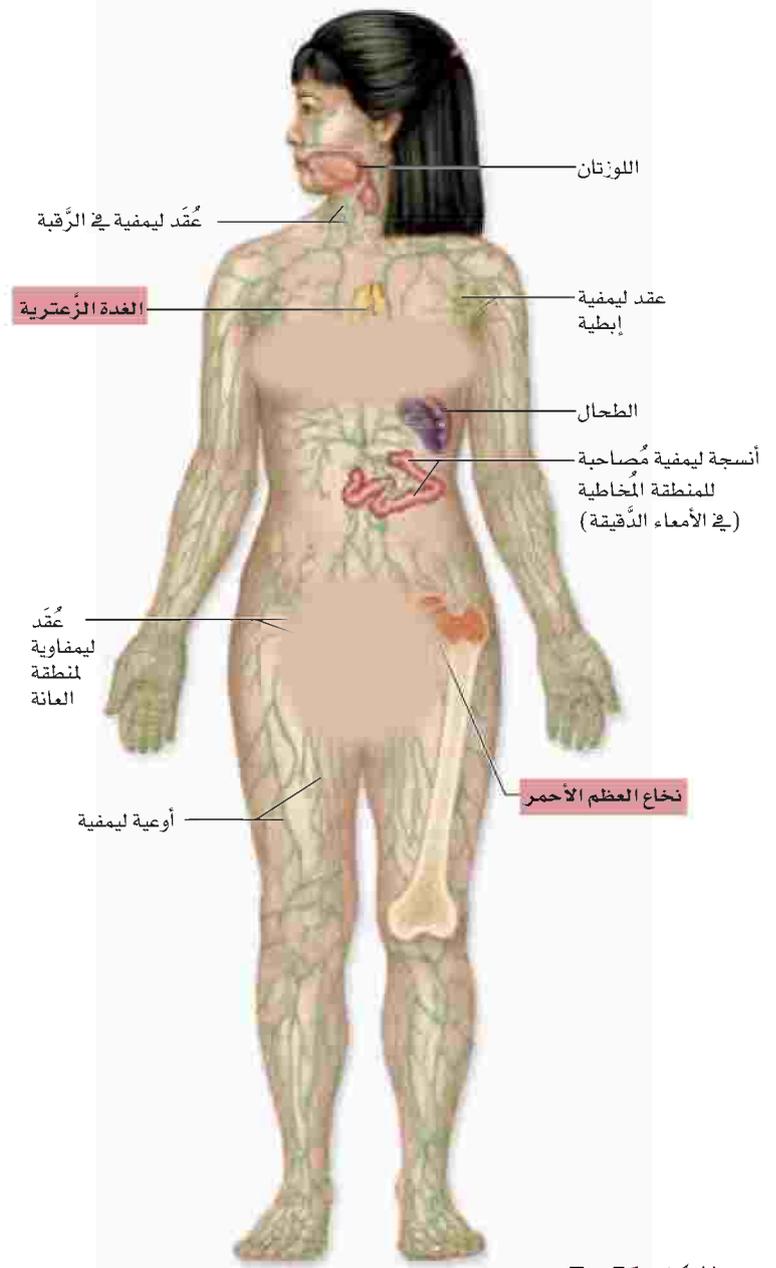
## الأعضاء الليمفية الأولية

**نخاع العظم Bone marrow** هو مكان نمو الخلايا البائية. بعد أن تُعطي الخلايا الجذعية النخاعية مولدات الخلايا البائية، تكمل هذه الخلايا نموها وتطورها في نخاع العظم، حيث يُعاد ترتيب الجينات الخاصة بإنتاج البروتينات الكروية المناعية، التي سيتمَّ شرحها لاحقًا، إذ إنَّ هذه الجينات تُملئ النوعية والتمايز لكل خلية بائية. كل خلية بائية لديها نحو  $10^5$  جزيء كروي مناعي على سطحها، وجميعها لها نوعية متماثلة لارتباط ذات المُحدَّد النوعي، وجميعها تختلف من خلية إلى أخرى.

أي خلية ليمفية يمكن أن ترتبط مع مولد ضدِّ ذاتي تعاني موتًا مُبرمجًا (الشكل 51 - 18). ما تبقى من الخلايا الليمفية ينطلق في الدم واللمف ليُمرَّ من خلال الأعضاء الليمفية الثانوية، وهناك تتعرض لمولد الضدِّ.

بعد أن يتمَّ إنتاج الخلايا التائية من مولداتها في نخاع العظم، تُهاجر من نخاع العظم إلى الغدة الزعترية **Thymus** التي تقع فوق منطقة القلب. تكون الغدة الزعترية كبيرة الحجم عند حديثي الولادة؛ ثمَّ تبدأ بالضمور في سنوات البلوغ، وتستمر كذلك طوال فترة الحياة.

الوظيفة	نوع الخلية	الجدول 1-51
تتعرف بنوعية إلى الببتيدات الغريبة المرتبطة على الخلايا المشهورة لمولد الضد، وتحث على إطلاق المحركات الخلوية التي تنشط الخلايا البائية أو المتبلعة الكبيرة.	خلية تائية مساعدة	
تتعرف بنوعية، وتقتل "الخلايا المعدلة": كالخلايا المصابة بالفيروسات، أو الخلايا السرطانية.	خلية تائية سامة (قاتلة)	
ترتبط بمولدات ضد خاصة ذاتية أو على شكل دقائق عن طريق الأجسام المضادة المرتبطة بغشائها، وتعمل أيضاً بوصفها خلية مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة.	خلية بائية	
خلية بائية منشطة تعمل بوصفها مصنعاً حيوياً لإنتاج الأجسام المضادة المخصصة لنوع محدد من مولدات الضد.	خلية بلازمية	
تتعرف بسرعة وبلا نوعية إلى الخلايا المصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتلها.	خلية قاتلة طبيعية	
خلية بادئة للخلية المتبلعة الكبيرة: توجد في الدم.	خلية وحيدة النواة (أحادية)	
خلية نسيجية متبلعة، وهي من مكونات الخط الدفاعي المناعي الخلوي الأول؛ وتعمل أيضاً بوصفها خلية مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة.	خلية متبلعة كبيرة	
خلية متبلعة، وهي من مكونات الجسم الخلوية في خط الدفاع المناعي الأول؛ توجد في الدم بأعداد كبيرة إلى أن يتم جذبها للأنسجة عند حدوث التهاب.	خلية متعادلة	
مهمة في التخلص من الطفيليات وذات علاقة بالأمراض المزمنة.	خلية حمضية	
خلية جارية في الدم تطلق الوسائط الكيميائية مثل الهيستامين الذي يحدث الالتهاب.	خلية قاعدية	
توجد بشكل أساسي تحت السطوح المخاطية، وتطلق الوسائط الكيميائية، مثل الهيستامين لحد التهاب؛ تنشط في الاستجابات الالتهابية وفي الحساسية.	خلية صارية	
خلية مهمة مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة الساذجة، وتساعد أيضاً على تنشيط الخلايا التائية الساذجة.	خلية شجرية	

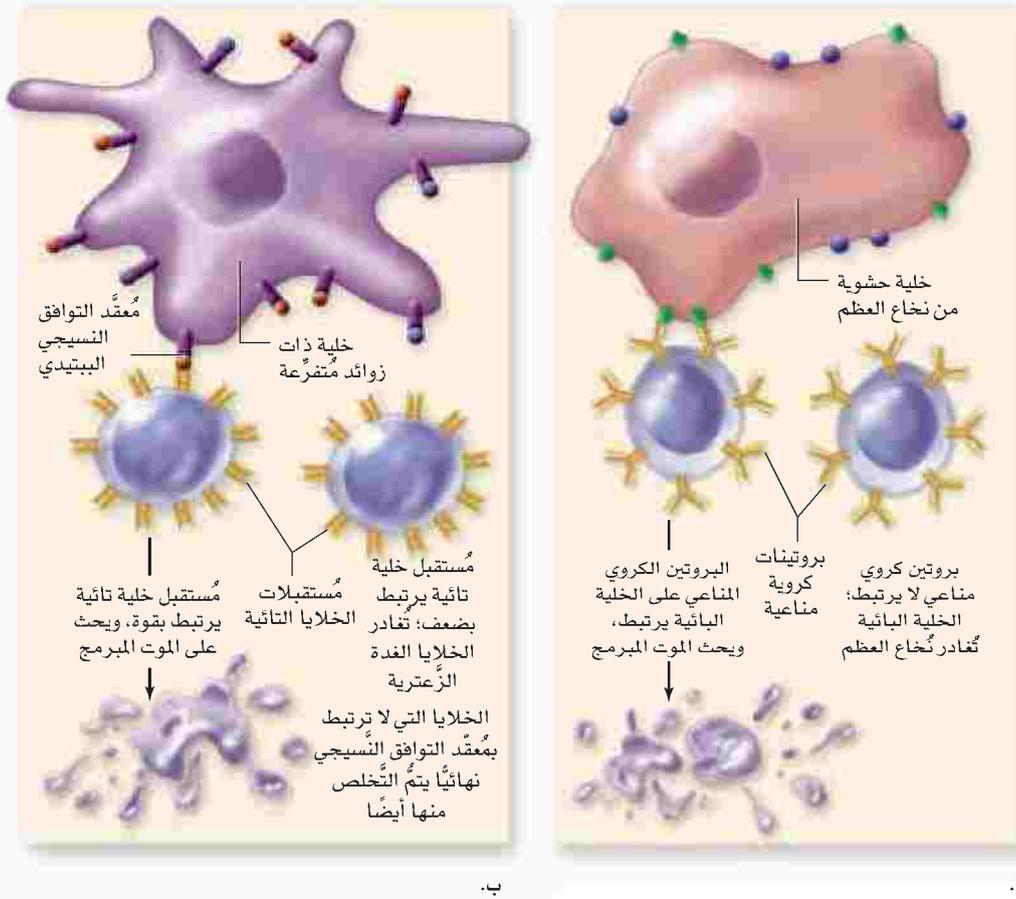


الشكل 51-7

أعضاء جهاز المناعة النوعية. هناك نوعان من أعضاء جهاز المناعة، هما: أ- الأعضاء الليمفية الأولية (المستقبلات الحمراء)، التي تتطور فيها الخلايا البائية والتائية، وتكتسب مستقبلاتها الخاصة، ب- الأعضاء الليمفية الثانوية (باللون الأسود) التي يتم فيها تجميع مولدات الضد التي تتجول فيها الخلايا الليمفية الساذجة حتى تقابل مولدات الضد التي تحتها.

يطلق على مستقبلات مولدات الضد التي على الخلايا التائية مستقبلات الخلايا التائية T-cell receptor. تنتج مستقبلات الخلايا التائية بسبب إعادة ترتيب الجينات في أثناء تطور الخلايا التائية في الغدة الزعترية، وهذه الجينات تشبه الجينات الخاصة بالبروتينات الكروية المناعية في مولدات الخلايا البائية. لهذا يمكن للخلية التائية أن تنتج  $10^5$  نسخة متماثلة تقريباً من مستقبلات الأجسام المضادة، وتحملها على سطحها، ويحتمل أن تختلف هذه المستقبلات جميعها عن مستقبلات أي خلية تائية أخرى.

تميز الخلية البائية موقعاً محدداً ما لمولد الضد المتكامل الذي يمكن أن يكون بروتيناً أو لا يكون. في المقابل، تتعرف الخلية التائية فقط إلى قطعة سلسلة ببتيدية من بروتين مولد الضد، وهذه القطعة الببتيدية يجب أن تكون مرتبطة بأحد البروتينات



ب.

أ.

الاختيار ضد الخلايا الليمفية الفعالة للذات في الأعضاء الليمفية الأولية. بعد أن تكتسب الخلايا التائية والبائية مُستقبلاتها الخاصة، يتم القضاء على الخلايا التي تتفاعل مع الذات بعملية الموت الذاتي. أ. إذا ارتبطت بروتينات كروية مناعية مُتجاورة موجودة على سطح الخلية البائية النامية مع مُحدد ما على خلية حشوية في نخاع العظم، فإن هذه الخلايا البائية ستعرض للموت المبرمج. يتم إطلاق نسبة قليلة (10%) من الخلايا البائية التي لا تتعرف إلى مُحددات خلايا نخاع العظم من نخاع العظم. ب. إذا ارتبطت مُستقبلات الخلايا التائية النامية بقوة مع بروتينات مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية ذاتية على الخلايا الشجرية داخل الغدة الزعترية، فإن هذه الخلايا التائية ستعرض للموت المبرمج. الخلايا التي لا تتعرف نهائياً إلى مُعقدات التوافق النسيجي يتم القضاء عليها أيضاً. نسبة قليلة فقط (2-5%) من الخلايا التائية النامية التي ترتبط مع بروتينات مُعقدة التوافق النسيجي وببتيدياتها غير قوي تبقى، ويتم إطلاقها من الغدة الزعترية. هذه الخلايا سوف ترتبط مع مُعقدات التوافق النسيجي المُرتبطة بببتيدات غريبة بقوة كبيرة.

يُمكن أن تخرج الخلايا الليمفية التي استجابت لمولدات الضد في العقد الليمفية من الشعيرات الدموية التي تُغذي العقد الليمفية. وتدخل إلى أنسجة العقد الليمفية. يُسبب هذا "انتفاخ العقد الليمفية" وهذا يُصاحب الالتهاب في بعض الأحيان، إذ يزداد حجم العقد الليمفية في المنطقة بسبب التمدد الكبير للخلايا الليمفية.

توجد بعض مولدات الضد بشكل أساسي في الدم، أو في الدم والأنسجة معاً، ومثال ذلك، بكتيريا النيسيريا *Neisseria meningitidis*، التي تُسبب التهاب سحايا الدماغ القاتل (الفصل الـ 44). والاستجابة المناعية لمثل مولدات الضد هذه تحدث في الطحال **Spleen**.

يتفرع شريان الدم الذي يحمل الدم إلى الطحال هناك إلى شريانات عدة. ويتم التعرف إلى مولدات الضد التي تصل إلى أنسجة الطحال من قِبَل الخلايا البائية والتائية الموجودة في منطقة اللب الأبيض من الطحال، وهي المناطق المحيطة بالشريانات. وقد تنشط الخلايا الليمفية في منطقة اللب الأبيض، كما يحدث في العقد الليمفية. الأجسام المُضادة وبعض الخلايا الليمفية التي نشطت تخرج من الطحال عن طريق الوريد.

آخر الأعضاء الليمفية الثانوية المهمة هي الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية **Mucosal-associated lymphoid tissue** التي تشمل اللوزتين، والزائدة الدودية، وعدداً كبيراً من الحويصلات الموجودة في الأنسجة الضامة تحت السطح الغشائية المُخاطية. تتكون هذه الحويصلات من خلايا ليمفية، وبشكل رئيس خلايا بائية وبعض الخلايا التائية، وبعض الخلايا المتبلعة. أي مولد ضد يمر من خلال الأغشية المُخاطية سيقابل الخلايا الليمفية حالاً في هذه الحويصلات، وسيتّم كبح أي تقدم لمولدات الضد هذه عند هذه النقطة.

إن تمكنت المخلوقات الغازية من تجنب الدفاعات المناعية غير النوعية في السطح المُخاطية والدفاعات النوعية للخلايا الليمفية في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، فإنها ستواجه فرصة أخرى للقضاء عليها عن طريق الاستجابات في الأعضاء الليمفية الثانوية.

الخاصة بالجسم الموجودة على سطوح مُعظم خلايا الجسم. وتُسمى هذه البروتينات بروتينات مُعقد التوافق النسيجي **Major histocompatibility complex**. وسيتم التحدث عنها بالتفصيل في الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل. خلال عملية الاختيار في الغدة الزعترية، تتعرض الخلايا التائية لخلايا زعرية عدة، وجميعها تحمل بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الذاتية، ومُرتبط بها قطع ببتيدية ذاتية على سطوحها. إذا ارتبطت مستقبلات أي خلية تائية بقوة بأي من بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الذاتية، فإن هذه الخلية تُصبح متفاعلة ذاتياً، وتعرض للموت المبرمج (الاشكل 51-8ب). في المقابل، إذا لم ترتبط مستقبلات الخلية التائية بأي من بروتينات مُعقد التوافق النسيجي إطلاقاً، فسيتم التخلص منها أيضاً. تتجح نحو 5% فقط من مولدات الخلايا التائية، التي تدخل إلى الغدة الزعترية، في هذا الانتقاء الصارم ذي المرحلتين، وتجو من الموت المبرمج.

### الأعضاء الليمفية الثانوية

إن موقع هذه الأعضاء الليمفية الثانوية يُشجع ترشيح مولدات الضد التي تدخل من أي جزء من جسم الإنسان. تدخل بكتيريا مُلتصقة بشوكة دخلت الجلد، مثلاً، إلى الليمف المُحيط بالأنسجة. والليمف في النهاية سيعود إلى مجرى الدم من خلال سلسلة من الأوعية الليمفية (الفصل الـ 49). وفي الطريق، يُرشح سائل الليمف في آلاف المُعقد الليمفية، الموجودة بالقرب من الأوعية الليمفية (الاشكل 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، نشطاً عند مُقابلته لمولد الضد. الأجسام المُضادة المفززة عند تنشيط الخلايا البائية في العقد الليمفية، إضافة إلى النسل السلالي للخلايا البائية والتائية المنشطة، تغادر العقدة الليمفية، وتدخل مجرى الدم عند عودة الليمف إلى الدم بالقرب من القلب.

## تَطَوَّرَ شكلان من المناعة التَّكْيُفِيَّة

اعتقد مدة طويلة أن المناعة التَّكْيُفِيَّة التي تتضمن القدرة على التَّفْرِيق بين الأشياء الغريبة والأشياء الذاتية تطورت ذات مرة عند الفقريات. إنَّ نوع المناعة التَّكْيُفِيَّة 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 غدة زعترية وطحال، وتمتلك أسنجة 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 الدم، أول مرة في البرمائيات، إلا أن دوره الدقيق يختلف من نوع حيوانات إلى آخر. وظهرت العقد الليمفية أولاً في الطيور التي يختلف جهازها المناعي قليلاً عن الثدييات.

وقد تمَّ أخيراً اكتشاف شكل آخر من المناعة التَّكْيُفِيَّة عند الأسماك عديمة الفكوك. هذا النظام لا يُوظف الخلايا التائية والبائية بمُستقبلاتها المميزة. بدلاً من ذلك، هناك خلية ليمفية لها مُستقبلات بروتينية مُؤلَّفة من تكرار متغير غني بالحمض الأميني ليوسين. ويبدو أن هذه البروتينات لها وظيفة تُشبه وظيفة البروتينات الكروية المناعية، لكن بهندسة بروتينية مُختلفة تماماً. إنَّ عدد مُستقبلات البروتينات

المُختلفة التي ينتجها هذا النظام يبدو مساوياً لعدد البروتينات الكروية المناعية المُحتملة. إنَّ توليد التنوع في النظامين يُظهر بعض التشابه حيث إنَّ مُستقبلات الخلايا الليمفية في الأسماك اللافكية أيضاً يُبنى بإعادة ترتيب DNA. إنَّ التركيب الوراثي للجينات ذات العلاقة هنا، وآلية إعادة الترتيب غير معروفة حالياً.

من غير الواضح إن كان النظام الجديد لشكل المناعة التَّكْيُفِيَّة موجوداً عند أسلاف الحبليات جميعها، أو أنه نشأ في الخط التطوري الذي أدى لنشوء الأسماك اللافكية. ومع الأخذ في الحسبان الفروق بين النظامين، فمن المُرجح أنَّهما يمثلان أحداً مُستقلة. إذا كان النوع الثاني من المناعة التَّكْيُفِيَّة موجوداً في أسلاف الحبليات جميعها، فإنَّ بعض الأثر قد يبقى موجوداً في الفقريات الحديثة، بما فيها الإنسان.

ينتج نخاع العظم أنواع خلايا الدم والصفائح الدموية جميعها. الخلايا الليمفية يجب أن تكتسب مُستقبلاتها الخاصة، وتمر بمرحلة اختيار للتفاعل الذاتي في الأعضاء الليمفية الأولية. تخرج هذه الخلايا الليمفية البالغة والساذجة إلى مجرى الدم لتصل إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، حيث يتم التقاط مولدات الضد، وحيث تتعرف الخلايا الليمفية إلى مولدات الضد الغريبة التي تجنبت الدفاعات المناعية اللاواعية، وتستجيب لها.

## الخلايا التائية: المناعة الخلوية

4-51

البيضاء تختلف من شخص إلى آخر، مثل بصمات الأصابع.

تعمل بروتينات معقد التوافق النسيجي الموجودة على خلايا الأنسجة بوصفها علامات ذاتية تمكّن جهاز المناعة، وخاصة خلاياها التائية، من التَّعَرُّف إلى هذه الخلايا على أنها تعود للذات (ليست غريبة)، وهذه هي القدرة على التَّمييز بين الذات والغريب.

هناك مجموعتان من بروتينات معقد التوافق النسيجي: المجموعة الأولى Class I موجودة على كل خلية ذات نواة في الجسم. أما المجموعة الثانية class II، فهي موجودة فقط على الخلايا المشهورة لمولد الضد Antigen – presenting cells (إضافة إلى بروتينات المجموعة الأولى أيضاً)؛ هذه الخلايا تشمل الخلايا المبتلعة، والخلايا البائية، والخلايا الشجرية (الجدول 51-2). تستجيب الخلايا التائية السامة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي-1، وتستجيب الخلايا التائية المُساعدة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي-2.

في معظم الوقت، تكون السلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي مُشتقة من بروتينات ذاتية من خلايا الشخص ذاته. لهذا السبب، كان من المهم انقضاء الخلايا التائية في أثناء وجودها في الغدة الزعترية حتى يتم التخلّص من تلك الخلايا التي ترتبط بقوة ببروتينات الذات المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي. بهذه الطريقة، فإنَّ الخلايا التائية يتم تشيبتها فقط - خارج الأعضاء الليمفية الأولية التي تطورت فيها، وهي تتنشط إذا اجتمعت بسلسلة ببتيدية لبروتين غريب على بروتينات معقد التوافق النسيجي - مثلاً، في حالة العدوى الفيروسية أو السرطان.

تُوصف الخلايا التائية على أنَّها خلايا سامة للخلايا Cytotoxic cells أو خلايا مساعدة Helper T cells. ويُمكن تمييزها اعتماداً على العلامات التي تحملها على سطحها. الخلايا التائية السامة لها بروتين يُسمى CD8 على سطحها، ما يجعلها خلايا CD8+. أما الخلايا المُساعدة فلهيها بروتين CD4 على سطحها، ما يجعلها خلايا CD4+.

حتى يتم تنشيط كل من هذين النوعين من الخلايا التائية يجب أن تتعرّف إلى قطع ببتيدية مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي، لكن هذين النوعين من الخلايا يُمكن تمييزهما ب: (أ) التَّعَرُّف إلى طوائف مُختلفة من معقد التوافق النسيجي التي لها توزيع خلوي مُحدّد. (ب) الأدوار المتباينة للخلايا التائية بعد أن تم تشيبتها.

### تحمل بروتينات معقد التوافق النسيجي

#### معلومات للتفريق بين الذات والغريب

كما ناقشنا سابقاً، تُظهر معظم خلايا الفقريات بروتيناً سكرياً مُترجماً من شيفرة وراثية خاصة بمعقد التوافق النسيجي. في الإنسان، تُسمى هذه البروتينات مولدات ضد خلايا الدم البيضاء Human leukocyte antigens. وهي تُترجم إلى بروتينات متعددة الأشكال (لأنَّ هناك أليلات كثيرة). مثلاً، بروتينات مولدات ضد خلايا الدم البيضاء تُحددها جينات ذات تغاير كبير جداً، فهناك نحو 500 جين مُتغاير تمَّ تحديدها لبعض البروتينات. لهذا نادراً ما تجد شخصين يحملان المجموعة نفسها من الجينات. لهذا، فإنَّ بروتينات مولدات ضد خلايا الدم

تعرّف الخلايا الليمفية إلى مولد الضد		الجدول 51-2	
تتعرف إلى المُحدّدات الذاتية أو التي على شكل دقات لمولد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي.	تتعرف إلى المُحدّدات الذاتية أو التي على شكل دقات لمولد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي.
لا	لا	لا	لا
نعم	لا	نعم	لا
الخلايا البائية	لا	نعم	لا
الخلايا التائية المُساعدة (CD4+)	لا	نعم	لا
الخلايا التائية السامة (القاتلة) (CD8+)	لا	نعم	لا

## تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المصابة بالفيروسات

إنَّ الخلايا التائية السامة المُنشَّطة تتعرف إلى "الخلايا الذاتية المتحولة"، خاصةً تلك الخلايا التي أصيبت بالفيروسات أو الخلايا السرطانية. تتعرَّف المُستقبلات الخاصة الموجودة على سطح الخلايا التائية السامة إلى السلاسل الببتيدية لمولدات الضدِّ الذاتية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يتمُّ إنتاج السلاسل الببتيدية لمولدات الضدِّ الذاتية داخل سيتوسول الخلية، ثمَّ تُضخَّ عن طريق بروتينات نقل خاصة إلى داخل الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، حيث تُصَبَّح مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. ثمَّ تكمل طريقها من خلال الغشاء البلازمي لِتتموَّضَع على سطح الخلية.

قد يكون مولد الضدِّ المنتج داخلياً "بروتيناً ذاتياً"، أو قد يكون بروتيناً لفيروس تمَّ إنتاجه في الخلية، أو بروتيناً غير طبيعي أنتجته خليةً سرطانية. تستجيب الخلية التائية السامة فقط للسلاسل الببتيدية لهذه البروتينات غير العادية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يحدث تنشيط الخلايا التائية في الأعضاء الليمفية الثانوية، كما وضعنا سابقاً. في العقد الليمفية، مثلاً، تلتقي الخلايا التائية الخلايا المُشهرة لمولد الضدِّ. على وجه خاص، تقوم الخلايا الشجرية عادة بتقديم مولدات الضدِّ التي تُنشَّط الخلايا التائية السامة.

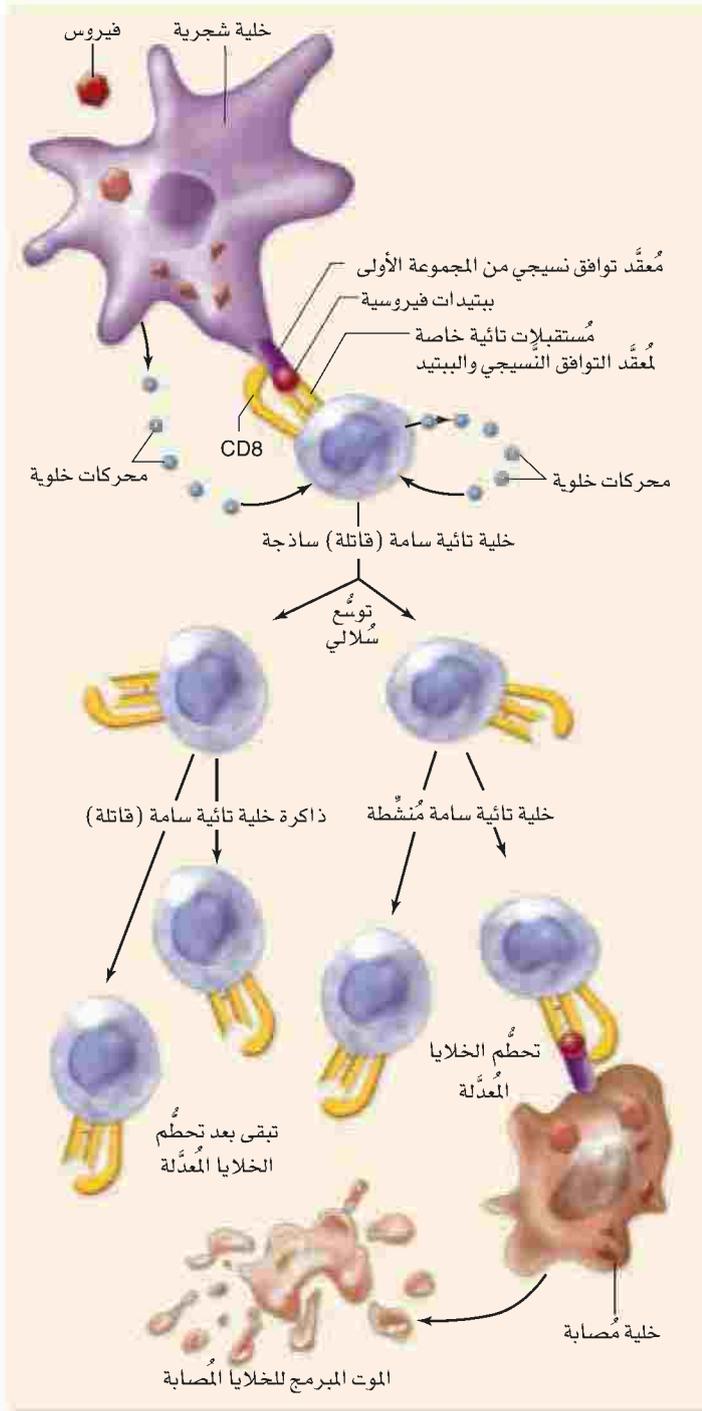
حيث إنَّ أنواع الفيروسات جميعها لا تستطيع أن تُصيب الخلايا الشجرية، فيجب على الخلايا الشجرية أن تبتلع الفيروسات أو الخلايا السرطانية، ومن ثمَّ، ومن خلال عملية تُسمَّى الإظهار التَّقاطعي، تضع سلاسل ببتيدية من الخلية السرطانية أو من الفيروس مع بروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. إنَّ ارتباط الخلايا التائية السامة من خلال ارتباط مُستقبلاتها الخاصة وبروتينات CD8 مع الخلية الشجرية يحثُّ التَّوسُّع السلالي للخلايا التائية السامة، لإنتاج عدد كبير من الخلايا التائية السامة المُنشَّطة 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 النسيجي - 1 (الشكل 51-10).

يتمُّ حتَّ الموت المُبرمج للخلية الهدف بطريقة تُشبه الآلية التي تستعملها القاتلات الطبيعية؛ فالخلية التائية السامة تُفرز بروتينات ثابتة تعمل على إحداث ثقوب في غشاء الخلية المصابة؛ وتدخل الأنزيمات الخاصة التي تُسبب بدورها الموت الخلوي للخلية الهدف.

## تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات ذات وزن جزيئي خفيف تُسمَّى المحركات الخلية **Cytokines**. هناك أنواع عدة من المحركات الخلية أصبحت معروفة، مُعظمها، وليس كلُّها تُفرزها الخلايا التائية المُساعدة. ترتبط هذه المحركات الخلية بمُستقبلات خاصة على أغشية كثير من الخلايا الأخرى، وبشكل خاص، ولكن غير حصري، خلايا الجهاز المناعي. عند ارتباطها، تبدأ مسارات ترميز في هذه الخلايا لتنشيطها وحثها على التَّمَايز.

لأنَّ المحركات الخلية ذات فعالية كبيرة جداً، يتمُّ إفرازها عادةً بكميات قليلة جداً، مع عدد قليل من الاستثناءات، بحيث لا ترتبط إلا مع الخلايا المجاورة فقط. إنَّ الإنترولوكين - 1 هو الاستثناء؛ لأنه ينقل إلى أماكن بعيدة، ويصل إلى غدة تحت المهاد لِحثَّ استجابة الحمى. هناك أنواع من الخلايا التائية المُساعدة تُفرز محركات خلية خاصة لمُختلف مُستقبلات الخلايا، لكن الخلايا التائية المُساعدة، والمحركات الخلية التي تُفرزها لها الدور الأكبر في تحديد إن كانت الاستجابة المناعية ستكون خلوية أم سائلة.



الشكل 51-9

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تحتَّ الموت المبرمج لخلايا "الذات المُتغيرة". يتمُّ تنشيط الخلايا التائية السامة إذا تعرَّفت مُستقبلات خلايا تائية إلى ببتيدات غريبة مُرتبطة مع مُعقد التوافق النسيجي الذاتي - 1 على الخلايا الشجرية الموجودة داخل الأعضاء الليمفية الثانوية. ينتج عن هذا التنشيط نشوء سلالة من الخلايا السامة النشطة وخلايا الذاكرة. تحتَّ السلالة الجديدة من الخلايا التائية السامة على الموت المبرمج لأي خلية (خارج نطاق الأعضاء الليمفية الثانوية) تُظهر على سطحها الببتيدات الغريبة المُرتبطة بمُعقد التوافق النسيجي - 1 نفسها. وهذه غالباً خلايا تكون مُصابة بالفيروسات، أو أنها خلية سرطانية.

الذاكرة المُساعدة، وجميعها تمتلك مُستقبلات مولد ضد مُتشابهة. مُعظم الخلايا الفاعلة تُعادر العضو الليمفي، وتسير في مجرى الدّم 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، فإنّ مستقبلات مولدات الضد عند كثير من الخلايا التائية يُمكن أن ترتبط بروابط ضعيفة مع هذه المُعقدات. وهذا ببساطة حالة التفاعلية المتقاطعة. إنّ شكل بروتينات معقد التوافق النسيجي غير الذاتي يُشبه بما يكفي بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي المُرتبط مع السلاسل الببتيدية. النتيجة أنّ الخلايا التائية ترتبط بخلايا الأنسجة الغريبة.

مع أنّ التفاعل بين مستقبلات الخلايا التائية وببتيدات بروتينات معقد التوافق النسيجي ضعيفة نسبياً إلا أنّ ارتباطات كثيرة تحدث بين خلية تائية واحدة وخلية مزروعة واحدة بسبب الكثافة الكبيرة لبروتينات معقد التوافق النسيجي الموجودة على سطوح الخلايا. وهذا يُشجّع تنشيط الخلايا التائية لمهاجمة النسيج المزروع.

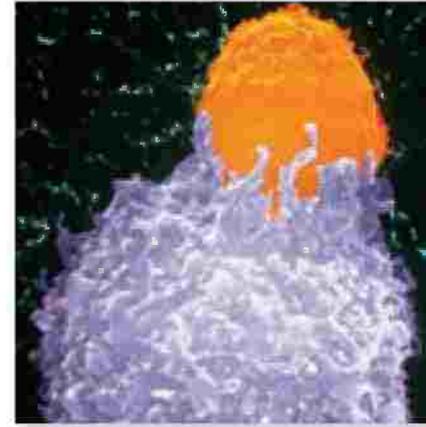
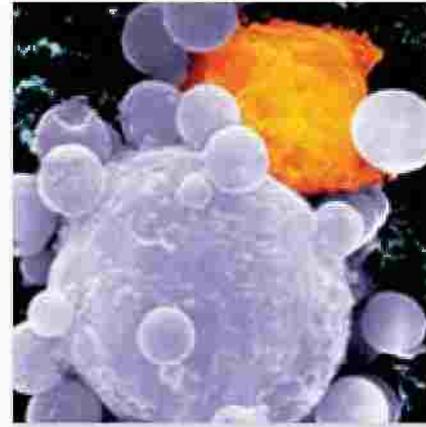
وبسبب الأساس الوراثي لبروتينات معقد التوافق النسيجي، كلما كان الأشخاص أقرب وراثياً، قلّ تنوع بروتينات معقد التوافق النسيجي بينهما، وهذا يُعطي احتمالاً أكبر لأن يتحمل جسم أحدهم أنسجةً مزروعة من الآخر. نتيجة لذلك، يتم عادة الاستعانة بالأقرب للتبرع بالكلى لمرضى قريب، ويُجرى فحص مُطابقة أنسجة لمعرفة مدى مُطابقة الأنسجة بين الشخصين.

تستعمل أدوية عدة لتثبيط جهاز المناعة وكبحه؛ كي لا يرفض الأعضاء المزروعة؛ ومُعظم الأشخاص الذين يُنقل لهم أعضاء من أشخاص أُسجتهم غير مُطابقة يتناولون باستمرار بعض هذه الأدوية بقية حياتهم. من الأدوية الفعّالة المعروفة في هذا المجال السيكلوسبورين الذي يمنع تنشيط الخلايا الليمفية.

## تُفرز أنواع عدة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيطوكاينات)

إضافة إلى الخلايا التائية المُساعدة، هناك أنواع خلايا عدة أُخرى تُفرز المحركات الخلوية، ولكن بنظام دقيق. فمثلاً، الخلايا المبتلعة التي تُنشط بابتلاع مولد الضد أو ارتباطها ببعض مكونات البكتيريا تُفرز محركات خلوية مثل الإنترلوكين-2، الذي يُمكن أن يرتبط بالخلايا التائية المُساعدة لرفع مستوى نشاطها. وقد تُفرز الخلايا المبتلعة أيضاً محركات خلوية أُخرى، مثل عامل النخر السرطاني الذي يرتبط بالأوعية الدّموية لحث توسعتها محلياً أو على نطاق واسع.

تستجيب الخلايا التائية لببتيدات من مولدات ضد غريبة ظاهرة على بروتينات معقد التوافق النسيجي. تحث الخلايا التائية السامة المُنشطة عملية الموت المبرمج لخلايا الذات المُتحوّلة، مثل الخلايا السرطانية، والخلايا المُصابة بالفيروسات، أما الخلايا التائية المُساعدة فتُفرز محركات خلوية تحث على الاستجابة المناعية الخلوية أو السائلة.



ب.

أ.

الشكل 51-10

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تقضي على الخلايا السرطانية. أ. خلية تائية سامة (باللون البرتقالي) تُصادف خلية سرطانية (باللون الأرجواني). ب. تتعرّف الخلية التائية إلى الخلية السرطانية "الذاتية المُتحوّلة"، فتحدث عملية الموت المبرمج للخلية السرطانية.

تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمولدات الضد الخارجية التي وصلت إلى خلية إظهار مولد الضد. تكتسب الخلايا المبتلعة أو الخلية الشجرية مولدات الضد عن طريق الابتلاع أو الإدخال الخلوي، أما الخلايا البائية فعن طريق الابتلاع الخلوي المعتمد على المُستقبلات. عندما تدخل مولدات الضد هذه إلى الخلية، فإنّها تتحلّم بالأحماض العالية للجسيم المبتلع / الجسم الحال. ثم ترتبط سلاسل ببتيدية من مولد الضد هذا مع بروتينات معقد التوافق النسيجي - 2 في بعض الجسيمات المبتلعة، ثم تُحمل هذه السلاسل الببتيدية وبروتينات معقد التوافق النسيجي - 2 المُرتبطة بها، ويتم إظهارها على سطح الخلية المشهورة لمولد الضد. تُقابل الخلايا التائية المُساعدة هذه الخلايا المشهورة لمولد الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وترتبط بها. يرتبط أيضاً البروتين CD4 للتائية أيضاً بمناطق خاصة من بروتينات معقد التوافق النسيجي - 2.

تُظهر الخلايا التائية المُساعدة الساذجة بروتيناً يُسمى CD28 الذي يجب أن يرتبط مع بروتين يسمى B7 إذا كانت الخلية التائية يجب أن تُنشط. يوجد البروتين B7 فقط على الخلايا المشهورة لمولد الضد، ويكون تركيزه أكبر ما يُمكن عند الخلايا الشجرية. يضمن هذا المُتطلّب أن الخلية التائية المُساعدة تُنشط عند الحاجة فقط؛ وهذا التُنظيم الدقيق ضروري بسبب الفاعلية الشديدة للمحركات الخلوية التي تُفرزها.

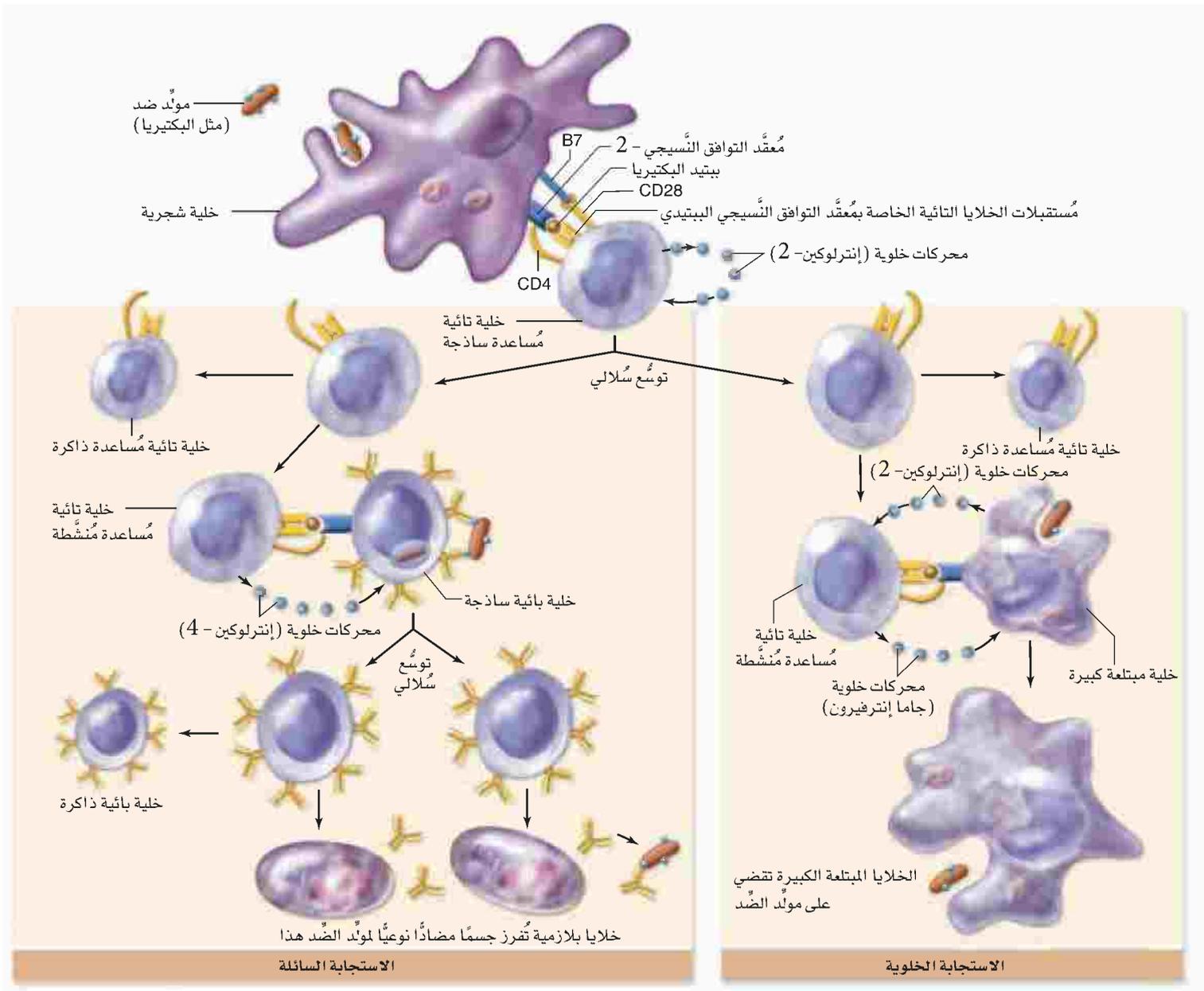
وكما هو الحال مع الخلايا التائية السامة، فإن الخلية التائية المُساعدة النشطة تنقسم لتُعطي سلالة من الخلايا التائية المُساعدة بما فيها الخلايا الفاعلة وخلايا

## الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

5-51

البائية الساذجة في الأعضاء الليمفية الثانوية مولدات الضد. عندما يرتبط جزيء البروتين الكروي المناعي على الخلية البائية مع مُحدّد ما لمولد الضد، وتستقبل الخلية البائية إشارات أُخرى ضرورية، خاصة المحركات الخلوية التي تُفرزها

إنّ مستقبلات الخلية البائية لمولدات الضد جزيئات كروية مناعية موجودة بوصفها بروتيناً مُتكاملاً على الغشاء البلازمي. كما ذكرنا سابقاً، تحمل كل خلية بائية نحو مئة ألف بروتين كروي مناعي مُطابقة النوعية لمُحدّد ما لمولد الضد. تُقابل الخلايا



الشكل 51-11

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية لِحث استجابة المناعة الخلوية أو السائلة. تُنشّط الخلايا التائية المُساعدة الساذجة أولاً عن طريق مُستقبلات خلايا تائية مُرتبطة مع ببتيدات غريبة ظاهرة على الخلايا الشجرية. ينتج عن هذا التّشيط تَوْسُّع سلالة هذه الخلايا وتمايزها إلى خلايا ذاكرة، وخلايا تائية مُساعدة نشطة. تحثّ الخلايا التائية المُساعدة الاستجابة المناعية السائلة، عندما تلاحظ مُولد الضد نفسه ظاهراً على الخلايا البائية. المحركات الخلوية مثل إنترلوكين-4 المُفرز من الخلايا التائية المُساعدة تُنشّط الخلايا البائية، منتجة خلايا ذاكرة، وخلايا بلازمية تُفرز الأجسام المُضادة ضد مُولد الضد. الخلايا التائية المُساعدة تُفرز أيضاً جاما-إنترفيرون الذي يحثّ الخلايا ذات العلاقة بالاستجابة الخلوية، مثل الخلايا المبتلعة الكبيرة كما ترى هنا. تُفرز المبتلعة الكبيرة محركات خلوية أخرى تحثّ الخلايا التائية المُساعدة.

عندما تقوم البروتينات الكروية المناعية بتغليف مُولد الضد، فإنّ عمليات خلوية أخرى يُمكن أن تُفعل للتخلص من مُولد الضد. إنّ المناعة لكوليرا الطيور التي لاحظها العالمُ باستور في الدجاج نتجت عن مثل هذه الأجسام المُضادة، وللوجود المُستمر لسلسلة الخلايا البائية التي أنتجت.

### يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق متغيرة وأخرى ثابتة

يتكون كلّ جزيء كروي مناعي من سلسلتين قصيرتين مُتساويتين تُسميان السلاسل الخفيفة Light chains وسلسلتين ببتيديتين أطول يُطلق عليهما السلاسل

الخلايا التائية المُساعدة، فإنّ الخلية البائية تُصبح نشطة، وتبدأ في الانقسام والتحول إلى خلايا بلازمية وخلايا ذاكرة (الشكل 51-11).

كلّ خلية بائية بلازمية هي مصنع مُصغَّر لإنتاج الأجسام المُضادة ذات النوعية المُحددة 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 بالمُعدّات الخاصة لمولد الضد أينما قابلته في الجسم. يُمكن أن يكون لمولد الضد الواحد أصناف عدة من المُعدّات. لهذا، فإنّ خلية بائية مُختلفة تتعرف إلى مُعدّد مُختلف لمولد الضد نفسه.

المناعي ترتيبين مختلفين، أُطلق عليهما كابا ( $\kappa$ ) ولامدا ( $\lambda$ )، ولهما تقريباً الوظيفة نفسها. أما المنطقة الثابتة من السلسلة الثقيلة فتتألف من خمسة أنظمة مختلفة في الترتيب، أُطلق عليها ميو ( $\mu$ )، ودلتا ( $\delta$ )، وجاما ( $\gamma$ )، وألفا ( $\alpha$ )، وإبسولون ( $\epsilon$ ). عندما يرتبط كل من هذه السلاسل الثقيلة الخمس مع أي من النوعين من السلاسل الخفيفة، ينشأ نوع معين من البروتينات الكروية المناعية،  $IgE$ ،  $IgA$ ،  $IgG$ ،  $IgD$ ،  $IgM$ ، على التوالي.

### ارتباط الجسم مع مولد الضد

الأقسام المتغيرة للسلاسل الثقيلة والخفيفة تتشبي معاً، وتُشكل ما يُشبه الشق، وهو موقع ارتباط مولد الضد **Antigen binding site** (الشكل 12-51). إن حجم موقع ارتباط مولد الضد وشكله، والأحماض الأمينية التي تغطي السطح، تُحدّد نوعية كل بروتين كروي مناعي لمُحدّد مولد الضد.

ولأن كل بروتين كروي مناعي مكوّن من نصفين متماثلين، فإن كل بروتين كروي مناعي يستطيع الارتباط مع مُحددين متماثلين، إما على مولد الضد نفسه، أو على مولدَي ضدّ. تسمح هذه القدرة على الارتباط مع مُحددين بتكوين مُعدّات الضد-مولد الضد (الشكل 12-51 أ).

الثقيلة **Heavy chains** (الشكل 12-51). ترتبط السلاسل الأربعة في الجزيء الكروي المناعي ببعضها بروابط كبريتية ثنائية تُشكّل الحرف  $Y$  باللغة الإنجليزية (الشكل 12-51 أ). كل "ذراع" من الجزيء يُطلق عليه منطقة  $Fab$ ، في حين يسمّى "الجذع الرئيس" للجزيء المنطقة الثابتة  $F_c$  (الشكل 12-51 ب).

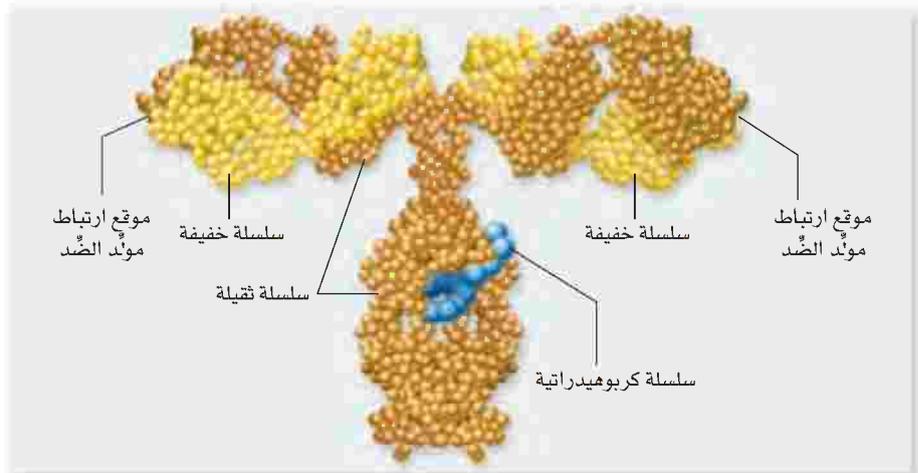
### نوعية الأجسام المضادة: المنطقة المتغيرة

عند مقارنة ترتيب الأحماض الأمينية لبروتينات كروية عدة مناعية مختلفة، ظهر أن تخصّص أو تميّز البروتين الكروي المناعي لمُحدّد ما لمولد الضد يكمن في ترتيب الأحماض الأمينية الطرفية في المنطقة المتغيرة. هذا النصف من المنطقة المتغيرة يحتوي تعاقباً للأحماض الأمينية يختلف من بروتين كروي مناعي إلى آخر، لذلك أُطلق عليه **المنطقة المتغيرة Variable region**. السلاسل الخفيفة والثقيلة في هذه المنطقة لها منطقة متغيرة.

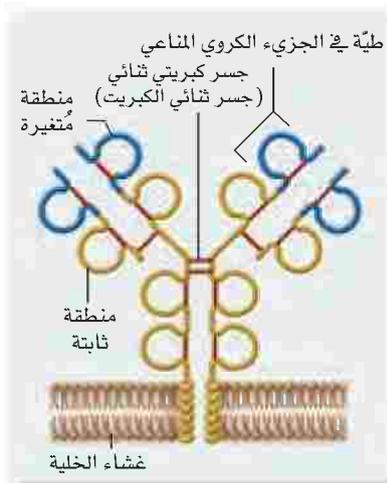
إن ترتيب باقي الأحماض الأمينية في الجزيء الكروي المناعي ثابت نسبياً بين جزيء وآخر، لهذا يُطلق على هذه المنطقة **المنطقة الثابتة Constant region** (الشكل 12-51 ج). السلاسل الخفيفة والثقيلة لها مناطق ثابتة. يُظهر التحليل الدقيق أن للمنطقة الثابتة للسلسلة الخفيفة للجزيء الكروي

الشكل 12-51

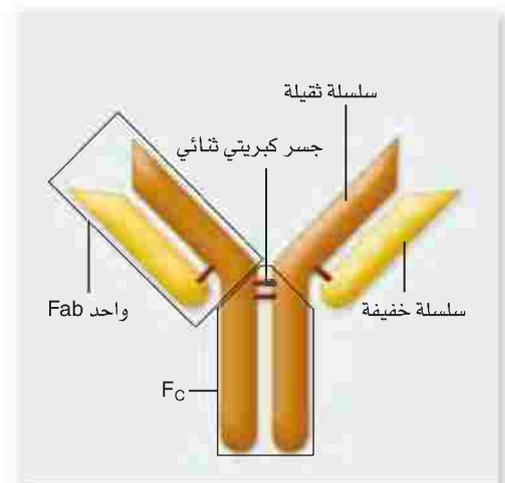
شكل الجزيء الكروي المناعي. أ. في هذا التمثيل الجزيئي للجزيء الكروي المناعي، كل حمض أميني في البروتين مُمثل بكرة صغيرة. يتألف الجزيء من سلسلتين ثقيلتين (اللون البني) وسلسلتين خفيفتين (اللون الأصفر). تلتف السلاسل الأربع على بعضها لتُغطي الشكل  $Y$ ، بحيث تكون هناك منطقتان متماثلتان للتعرف إلى مولد الضد 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) كمصي. النصفان المُتشابهان للجزيء مُرتبطان بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر) كما ترتبط السلسلة الخفيفة بالثقيلة لكل نصف. ج. يظهر هنا الجزيء الكروي المناعي بوصفه بروتيناً غشائياً. هذا التقليد يُلقي الضوء على تركيب المجال للسلاسل الثقيلة والخفيفة. كل سلسلة مُرتبة على شكل مجالات متتالية، طول كل منها نحو 110 أحماض أمينية، وتتضمن ما يُسمّى طية الجزيء الكروي المناعي. مجالات الطي هذه مُمثلة على شكل حلقات. الشكل الكروي لهذا المجال يتمّ المُحافظة عليه بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر). النهايات الأمينية لكل قطعة  $Fab$  هي قسم مُتغير (أزرق) وهي التي ترتبط بالمُحدّد، أما باقي الجزء فهو القسم الثابت.



أ.



ب.



ج.

## وظائف مجموعات الأجسام المضادة: القسم الثابت

مع أن نوعية كل بروتين كروي مناعي يُحددها القسم المتغير، إلا أن وظيفة الجزيء الكروي المناعي تعتمد على مجموعته التي تحدها 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 بمولّد ضدّ عن طريق منطقة الارتباط بمولّد الضدّ، فإنّ خلية أخرى، كالخلية المبتلعة، يُمكن أن تقترب من مولّد الضدّ بالارتباط بمنطقة ( $F_c$ ) للجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-13 ج). يُمكن أن يُنشّط هذا الارتباط بين معقد الجسم المضاد ومولّد الضدّ بمستقبلات  $F_c$ ، هذه الخلايا أيضاً. بهذه الطريقة، فإنّ بروتيناً كروياً مناعياً خاصاً يُمكن أن يحثّ الارتباط غير النوعي للخلايا مع مولّد الضدّ، ما ينتج عنه التخلّص من مولّد الضدّ.

## المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مختلفة

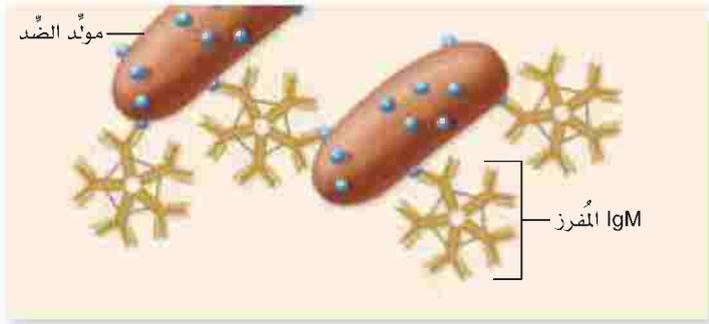
صُنّفت المجموعات الخمس من الأجسام المضادة وفق ترتيب الأحماض الأمينية في القسم الثابت من السلاسل الثقيلة. لكل من هذه المجموعات الخمس طريقة مختلفة لحماية المخلوق. إنّ صفات هذه المجموعات المختلفة تم تلخيصها في الجدول (51-3) وسيتم شرحها فيما يأتي.

تذكر أنّ الأجسام المضادة لا تقتل الأجسام المهاجمة مباشرة، لكنها، تسبب في تحطيمها، والتخلّص منها بالتأشير عليها لقتلها من قبل خلايا أخرى غير مُتخصصة، أو من خلال تنشيط النظام المتمم.

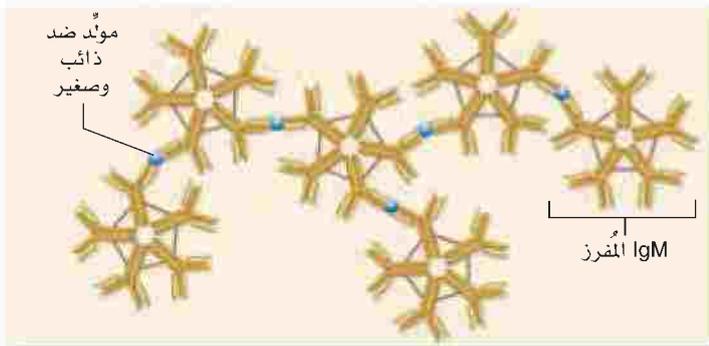
يعمل الجسم المضاد **IgM** بوصفه مستقبلاً على سطوح الخلايا البائية الساذجة جميعها، وهو أول نوع من الأجسام المضادة يتم إفرازه خلال الاستجابة المناعية. ومع أنّ الجسم المضاد **IgM** على غشاء الخلايا البائية على شكل أحادي، إلا أنه يتم إفرازه على شكل خماسي (مكوّن من خمس وحدات) ووزنها نحو 900,000 كيلو دالتون. إنّ حجمها الكبير يحدّد وجودها في الجهاز الدوري فقط، ولكن شكلها الخماسي يعني أنّها فعالة جداً في تفعيل تخثر مولّدات الضدّ كبيرة الحجم (الشكل 51-13 أ) وترسيب مولّدات الضدّ الذاتية (الشكل 51-13 ب). إنّ ارتباط الجسم المضاد **IgM** بمولّد الضدّ يُنشّط أيضاً بروتينات النظام المتمم التي يُسبب إطلاقها ارتباط بعض بروتينات المتمم بمنطقة  $F_c$  على جزيء **IgM**.

يوجد الجسم المضاد **IgD** أيضاً مع الجسم المضاد **IgM**، على سطح الخلايا التائية غير الناضجة الساذجة. يُمكن أن تُنشّط هذه البائيات بالارتباط العرضي بين جزيئين من **IgD**، مع أنّه في الظروف العادية لا تُفرز هذه الخلايا هذه المجموعة من الأجسام المضادة، عند تنشيط الخلايا البائية، يزول الجسم المضاد **IgD** من على سطحها. ولا تزال الوظائف الأخرى للضد **IgD** غير مفهومة جيداً.

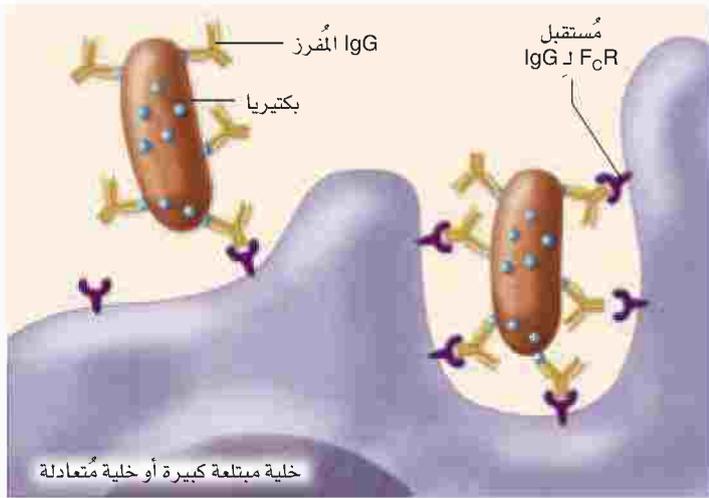
**الجسم المضاد IgG** هو الجسم المضاد الرئيس الموجود في الدّم ومُعظم الأنسجة، ويشكل ما نسبته 75% من الأجسام المضادة في بلازما الدّم. إنه الجسم المضاد الأكثر شيوعاً الذي تُنتجه الخلايا في الاستجابة المناعية الثانوية (عند التعرّض لمولّد الضدّ مرة ثانية). يُمكن أن يرتبط الجسم المضاد **IgG** مع مولّد الضدّ بكميات كبيرة، تجعل مولّد الضدّ- الفيروس، أو البكتيريا، أو سموم البكتيريا- يبدو مشلولاً، أي إنه لا يستطيع الارتباط نهائياً مع العائل. للخلايا المبتلعة والمُعادلة مُستقبلات  $F_c$  ترتبط بالجسم المضاد **IgG** المرتبط بمولّد الضدّ، وبهذه الطريقة فإنّ ارتباط **IgG** أو تغليف مولّد الضدّ يُسرّع عملية إزالة مولّدات الضدّ بالبلعمة.



أ.



ب.



ج.

## الشكل 51-13

ارتباط الجسم المضاد بمولّد الضدّ قد يُسبب التخثر، أو الترسيب، أو معادلة مولّد الضدّ. أ. ارتباط الجسم المضاد **IgM** المُفرز مع مولّد ضدي كبير يؤدي إلى تراكم مولّد الضدّ أو تخثره. ب. ارتباط الجسم المضاد **IgM** المُفرز بمولّدات ضد صغيرة ذائبة يؤدي إلى ترسيبها. ارتباط الجسم المضاد **IgG** أيضاً يُخثر، ويرسب مولّد الضدّ بسبب تركيزه الكبير، الذي يصل إلى 75% في البلازما. لكن **IgG** لا يرسب بكفاءة **IgM** نفسها؛ لأن الأخير خماسي الشكل. ج. الجسم المضاد **IgG** المُفرز يُسبب معادلة، أو يغلف، مولّد الضدّ، ويثبط عملية ارتباطه مع العائل. الخلايا المبتلعة الكبيرة والخلايا المُعادلة التي تمتلك مُستقبلات  $F_c$  للجسم المضاد **IgG** يُمكنها الارتباط بمُعقد الجسم المضاد - مولّد الضدّ، ومن ثم ابتلاعه والتخلّص منه.

(الشكل 51-13 ج). الجسم المضاد IgG مهم في إعطاء المناعة السلبية للجنين؛ لأنه يستطيع الانتقال من الأم إلى الجنين عن طريق المشيمة. أخيراً، يستطيع IgG أيضاً تنشيط بروتينات النظام المتمم، ولكن ليس بكفاءة الجسم المضاد IgM، للتخلص من مسببات المرض.

**الجسم المضاد IgA** هو الجسم المضاد الرئيس في الإفرازات الخارجية، مثل اللعاب، والدموع، والمخاط الذي يُبطن ممرات الجهاز الهضمي، وممرات الهواء في الجهاز التنفسي، والممرات البولية التناسلية. يؤدي الجسم المضاد IgA دوراً رئيساً في حماية هذه السطوح؛ وهو عادة يُفرز على شكل ثنائي (مكون من جزأين). تُفرز الخلايا الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية، الواقعة تحت سطح المخاطية، الجسم المضاد IgA الذي يخترق الخلايا الطلائية إلى الممرات؛ حيث يرتبط ويشل مولدات الضد. إضافة إلى ذلك، فإن أي مُسبب للمرض يخترق السطوح المخاطية سوف يرتبط بالجسم المضاد IgA لأن هناك خلايا تُفرزه في الجيوب تحت هذه السطوح. ويستطيع الجسم المضاد IgA؛ المرتبط بمولد الضد أن يخترق بين الخلايا الطلائية إلى جوف الممرات، حاملاً معه مولد الضد المُسبب للمرض، الذي سيتمُّ التخلُّص منه بالاستجابة المناعية اللانوعية. يُعطي الجسم المضاد IgA مناعة سلبية للطفل الرضيع؛ لأن الأم تُفرزه مع الحليب.

يوجد **الجسم المضاد IgE** بتركيز قليل في بلازما الدم. وعند إفرازه، يرتبط معظمه بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية التي تتعرف إلى منطقة Fc من هذا الجسم المضاد. وكما سيُتضح لاحقاً، فإن ارتباط بعض مولدات الضد غير الضارة مع جزيء IgE المرتبط مع الخلايا الصارية، والخلايا القاعدية يُنتج عنه أعراض الحساسية، مثل سيلان الأنف، وحكة العينين، والحمى. يتمُّ إفراز الجسم المضاد IgE في العادة استجابة للعدوى بالديدان الطفيلية. في هذه الحالة، يرتبط الجسم المضاد IgE المُفرز مع المُحدِّد على الديدان، ثم تتم ملاحظته من قبل مستقبلات Fc على الخلايا الحمضية. تقتل الخلايا الحمضية عادةً الديدان بإفراز أنزيمات هاضمة تدخل من خلال ثقوب صغيرة يتمُّ إحداثها في سطح الدودة.

### يُعزى سبب تنوع 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 مولد الضد. ومع أنَّ الشخص على الأغلب ليس لديه أجسام مضادة مُخصَّصة لمحددات مولدات الضد جميعها، إلا أنه من المُؤكد أنَّ الأجسام المضادة ستتعرف إلى بعض المُحدِّدات، وهذا كلُّ ما يلزم لإنتاج استجابة مناعية ذات فعالية.

كيف تمكَّنت الفقريات من إنتاج هذا التنوع الكبير من القدرة على التعرّف إلى مولدات الضد؟

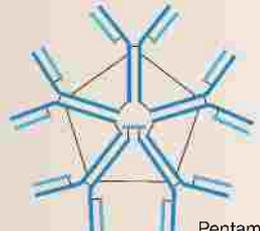
يُكمن الجواب في المادة الوراثية غير العادية للأقسام المُتغيرة من الأجسام المضادة. هذا القسم من كل سلسلة في الجزيء الكروي المناعي ليس مُرمزاً بشيفرة وراثية واحدة فقط على جزيء DNA ولكن يتمُّ تجميع الرمز الوراثي بدمج قطعتين أو ثلاث قطع منفصلة من جزيء DNA مع بعضها لصنع القسم المُتغير من الجسم المضاد. تُسمَّى هذه العملية إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA **rearrangement** وهي تُشبه عملية العبور التي تحدث في الانقسام الخلوي الاختزالي (انظر الفصل 11) مع فرقين رئيسيين: إنَّ إعادة الترتيب 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 الترتيب تُنتج عملية النسخ RNA الرسول الذي تتمُّ ترجمته إلى سلاسل ثقيلة أو خفيفة للجزيء الكروي المناعي اعتماداً على الموقع الجيني الذي تمَّ نسخه. تحتوي الخلايا على نسختين متشابهتين من الكروموسوم، لكن إعادة ترتيب DNA تحدث لكل من السلاسل الثقيلة والخفيفة على أحد الكروموسومين فقط، بعملية تُسمَّى الاستثناء الأليلي **Allelic exclusion**. لهذا، فإنَّ كل خلية بائية تنتج نوعاً واحداً 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، سُمِّيت القطع **V segments**، متبوعة بمجموعة أخرى مكونة من 30 قطعة أصغر سُمِّيت القطع **D segments** وأخيراً بمجموعة مكونة من 6 قطع صغيرة، سُمِّيت القطع **J segments**. كل قطع V متقاربة في الحجم لكن لكل منها تسلسل قواعد مُختلف. لهذا، فهي تُشفر مجموعة مُختلفة من الأحماض الأمينية، والوضع مُشابه بالنسبة إلى القطع D والقطع J.

إنَّ أول إعادة ترتيب للمادة الوراثية خلال تطور الخلية البائية هو حدت مُحدِّد ونوعي للموقع؛ حيث يجمع بين قطعة من D وأخرى من J (الشكل 51-14). إنَّ إعادة ترتيب القواعد بين هذين الموقعين على الكروموسوم نفسه يُنتج عنه حذف لقطعة

المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية	الجدول 3-51
المجموعة	المجموعة
المجموعة الوظيفية	المجموعة الوظيفية
أول جسم مضاد يتمُّ إفرازه خلال الاستجابة المناعية الأولية، تحفز التَّخثر والتَّرسيب وتنشط نظام البروتينات المُتممة.	<b>IgM خماسي</b>  Pentamer
يوجد فقط على سطوح الخلايا البائية؛ يعمل بوصفه مستقبلاً لمولد الضد.	<b>IgD أحادي</b>  Monomer
الجسم المضاد الرئيس الذي يُفرز في الاستجابة المناعية الثانوية؛ يُعادل مولدات الضد، ويحث على ابتلاعها، ويُنشِّط نظام البروتينات المُتممة.	<b>IgG أحادي</b>  Monomer
الأكثر شيوعاً من الأجسام المضادة في إفرازات الجسم؛ توجد الخلايا البلازمية التي تُفرز هذا الجسم المضاد بكثافة في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية.	<b>IgA ثنائي</b>  Dimer
يرتبط Fc بالخلايا الصارية والقاعدية؛ ارتباط المواد المُسبِّبة للحساسية مع المناطق المُتغيرة يحث إطلاق الوسائط الكيميائية، التي تحث تفاعلات الحساسية.	<b>IgE أحادي</b>  Monomer

مع بعضها، ما ينتج عنه تغيير مكان بداية قراءة الشيفرة الوراثية. وأخيراً، فإنّ الخلية البائية يُمكن أن ينتهي بها المطاف بإظهار أي سلسلة ثقيلة متغيرة، مع أي سلسلة خفيفة متغيرة خلال تطورها. ومع أخذ كل ذلك في الحسبان، فإننا يُمكن أن نحصل على  $10^{10}$  احتمال مختلف لتشكيل القسم المتغير من الجسم المضاد.

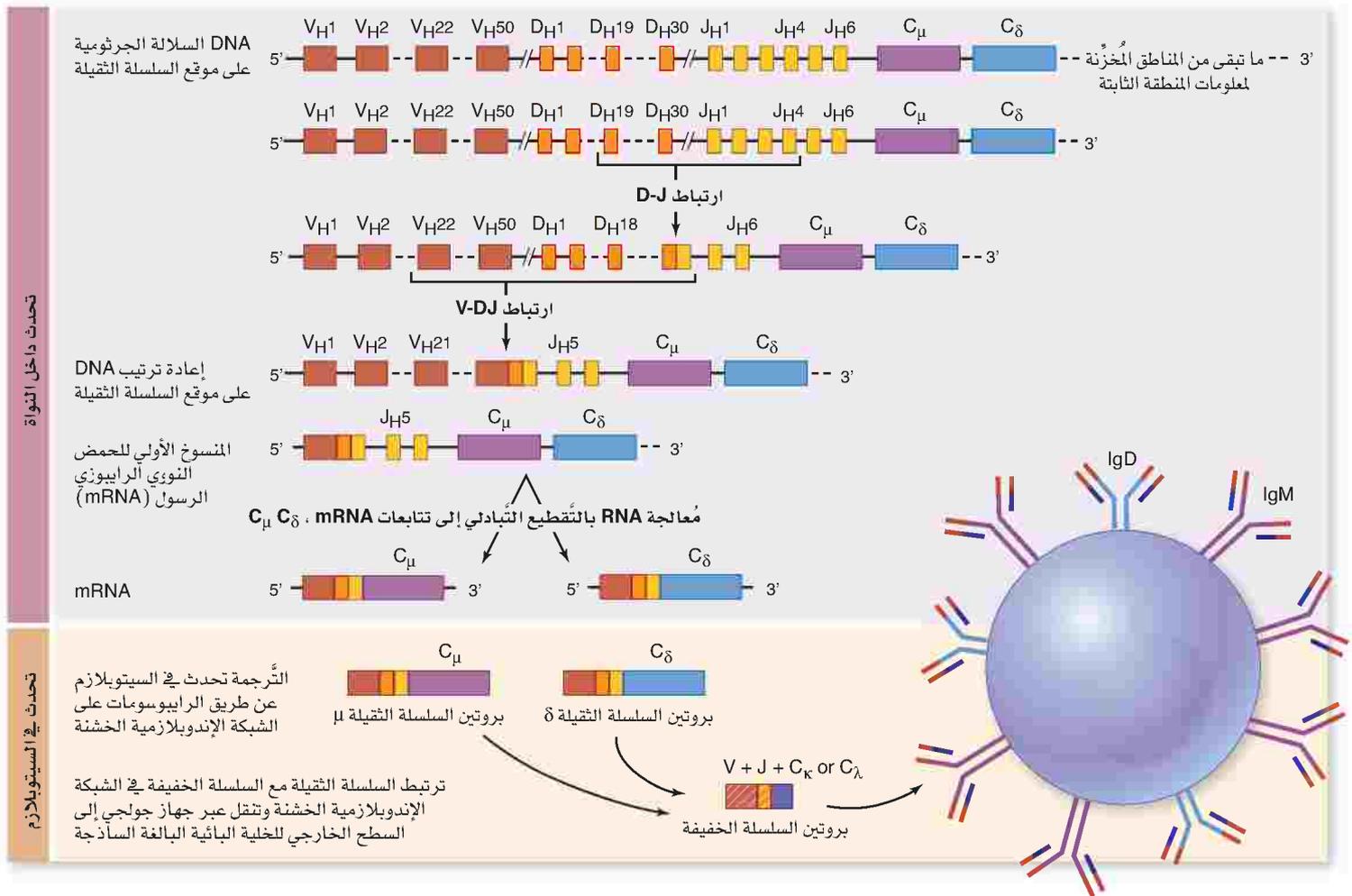
### النسخ والترجمة

بعد انتهاء إعادة ترتيب DNA الذي يشفر القسم المتغير من الجسم المضاد، يتم عمل نسخ mRNA غير ناضجة مع نهايات 5' تبدأ بالقطع المتغيرة المعاد ترتيبها، وتنتهي بالقسم الثابت. بمعنى آخر، فإن نسخ mRNA للسلاسل الثقيلة تبدأ من بداية القطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر خلال القطع التي تحمل الشيفرة (الإكسون) ميو وإسولون اللتين تشفران القسم الثابت من الجسم المضاد (الشكل 51-14).

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. ويظهر أنّ أي قطعة من كل من D، V، و J، اختارتها الخلية هو حدث عشوائي تمامًا.

ولأن هناك تشكيلات عدة من D، V، و J يمكن تكوينها، فيمكن أن نحسب الاحتمالات المُمكنة بنحو 9000 احتمال مُختلف لتكوين السلسلة الثقيلة للقسم المتغير من الجسم المضاد. والوضع ذاته يحدث بالنسبة إلى السلسلة الخفيفة من القسم المتغير، باستثناء أنّ كل سلسلة خفيفة مُتغيرة يشفرها قطعة من V وأخرى من J فقط.

هناك عمليات أخرى تُسهم في زيادة تنوع القسم المتغير من الجسم المضاد. عندما ترتبط قطع DNA مع بعضها، فإن قواعد نيتروجينية عدة يُمكن أن تُحذف أو تُضاف من أطراف كل قطعة، وهذا يتبعه غالبًا ارتباط غير دقيق لحد ما للقطع



الشكل 51-14

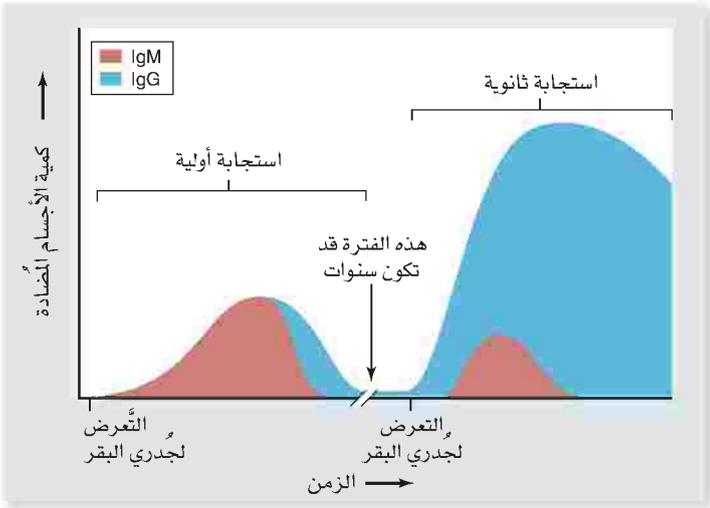
الجزيئات الكروية المناعية يُشفر لها بإعادة ترتيب قطع من DNA. الجزء الكروي المناعي هو بروتين له شيفرة وراثية في قطع عدة من DNA: قطعة مُتغيرة (V)، وقطعة للتنوع (D)، وقطعة الوصل (J) والقسم الثابت. يتم ربط هذه القطع بدقة متناهية لـ DNA المُعاد ترتيبه خلال عملية تطور الخلايا في نخاع العظم. تتضمن العملية أولاً ربط قطعة D بقطعة J، ثم تُضاف القطعة الثابتة DJ مع القطعة V. ستختار خلايا أخرى قطعاً أخرى من D، V، و J، ما يُسهم في تنوع الاستجابات المناعية النوعية. تبدأ نسخ mRNA الأولية بالقطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر حتى القسم الثابت من المنطقة المشفرة (إكسون). تُزال القطع الأخيرة الزائدة من J خلال عملية إعادة ترتيب RNA الأولي، التي يتم فيها جمع القسم المتغير مع أي من السلاسل μ أو δ الثابتة. تترجم هذه المُستسخات في الرايوسومات على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة لإنتاج السلاسل الببتيدية الثقيلة التي ترتبط مع السلاسل الخفيفة (والمشفرة بـ J، V، و C) في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه البروتينات إلى سطح الخلية، ليتم عرض كل IgM (القسم الثابت μ) و IgD (القسم الثابت δ) على الخلية البائية البالغة الساذجة، وكل منهما له القسم المتغير نفسه، ولهذا فلهما التنوعية لمولد الضد نفسها.

## الاستجابة الثانوية لمولد ضد ما فعالة

### أكثر من الاستجابة الأولية

عندما يدخل مولد ضد معين للجسم، فإنه يجب أن يُقابل، بمحض المصادفة، خليةً ليمفية ساذجة لديها مستقبلات مناسبة لكي تُستثار الاستجابة المناعية. عندما يُهاجم مولد الضد الجسم للمرة الأولى فإن عددًا قليلًا من الخلايا البائية أو التائية ذات مستقبلات قادرة على التعرف إلى مُحدّثات مولد الضد يكون موجودًا، وإذا كانت هناك خلايا مُصابة أو غير طبيعية، فإن ببتيدات غريبة ترتبط مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتية. لهذا، فإنه عند الالتقاء الأول تظهر عند الشخص أعراض المرض؛ لأن عددًا قليلًا من الخلايا تكون موجودة، وتستطيع أن تشن استجابة مناعية. ويحدث التوسع السلالي للخلايا البائية والتائية، ويتم إفراز أجسام مضادة IgM (الشكل 51-16).

ولأن هناك سلالة من خلايا ذاكرة عدة تطوّرت عند الاستجابة المناعية الأولى، فإنه في المرة المقبلة عندما يدخل مولد الضد 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 أخرى، ويصاحب ذلك إفراز كميات كبيرة من الأجسام المضادة التي تكون في العادة IgG، مع احتمال أن يتم إفراز الجسم المضاد IgA و IgE (الشكل 51-16). إن مجموعة الجزيئات الكروية المناعية التي يتم إفرازها يُحدده نوع المحرك الخلوي الذي تُفرزه خلايا الذاكرة التائية المساعدة، التي ترتبط بالخلايا البائية خلال الاستجابة المناعية الثانوية.



الشكل 51-16

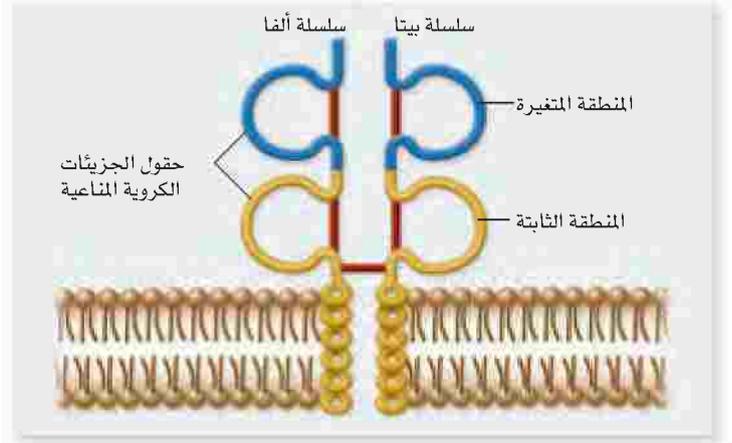
تطور المناعة النشطة. إن التلقيح لمرض الجدري عند مرضى جتر حدث بسبب تلقيحهم بجُدري البقر الذي حث تطور أنسال من الخلايا الليمفية، بما فيها خلايا ذاكرة ذات مستقبلات لا ترتبط مع فيروس جُدري البقر فقط، بل مع مولدات ضد الجدري أيضًا. إن التعرض الثاني يحث خلايا الذاكرة لتُفرز كميات كبيرة من الأجسام المضادة ذات النوعية نفسها وبسرعة أكبر من الاستجابة الأولية. إن أول أجسام مُضادة يتم إفرازها في الاستجابة المناعية الأولية هي IgM (الأحمر) على الرغم من أن IgG (الأزرق) يتم إفرازه عند اقتراب نهاية الاستجابة المناعية الأولية. معظم الأجسام المضادة التي تُفرز خلال الاستجابة الثانوية هي IgG، مع أنه يُمكن إفراز IgE إذا تم تنشيط الخلايا البائية في الأنسجة الليمفية الثانوية المُصابة للمخاطية، وفي بعض الحالات، يتم إفراز IgE كالحساسية.

الربط المتناوب لقطع RNA المُستسخة هذه يزيل أي قطع زائدة J بقيت مُرتبطة من ناحية 3 بالقطعة VDJ، وكذلك أيًا من تراكيب  $\mu$ ،  $\delta$ ، فينتج عن ذلك نسج تحمل شيفرات كاملة للمنطقة المتغيرة نفسها مع  $\mu$  أو  $\delta$  للمنطقة الثابتة، على التوالي. ينتج عن الترجمة سلسلة ببتيدية ثقيلة  $\delta$  أو  $\mu$ ، يُمكن أن ترتبط مع السلسلة الببتيدية للسلسلة الخفيفة في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. لهذا، فإن الخلية البائية البالغة الساذجة يكون لديها كل من IgD و IgM على سطحها، وكل منهما عنده النوعية نفسها للارتباط بمولد الضد (الشكل 51-14).

### مستقبلات الخلايا التائية

عند هذه النقطة، يجب أن نعود قليلاً لمستقبلات الخلايا التائية، وننتفض وجه الشبه بينها وبين البروتينات الكروية المناعية على الخلايا البائية. إن شكل مُستقبلات الخلايا التائية - جوهريًا - يشبه قطعة Fab واحدة من الجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-15).

إن بروتين مُستقبلات الخلايا التائية هو بروتين ثنائي (مكون من سلسلتين)، حيث يتكوّن 95% من هذا البروتين من سلسلي ألفا وبيتا. النصف الطرفي الأميني للسلسلتين مجال مُتغير يرتبط ببروتينات معقد التوافق النسيجي وسلسلة ببتيدية، والنصف القريب من الغشاء هو المجال الثابت لكل سلسلة ببتيدية. يتكون الموقع الجيني للمنطقة المُتغيرة من مستقبلات الخلايا التائية على DNA من قطع عدة D، V و J، أو فقط V و J - ترتبط بالأنزيم نفسه، وبطريقة مشابهة لجينات قطع الجزيء الكروي المناعي. يُعطي هذا التشابه في الشكل وترتيب DNA تنوعًا مُشابهًا لمُستقبلات الخلايا التائية كما هو الحال بالنسبة 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)، وكل منهما مكونة من مجالين للجزيء الكروي المناعي، كما هي الحال في جزء Fab من الجزيء الكروي المناعي. النهاية الطرفية الأمينية لكل مجال من كل سلسلة هو القسم المُتغير الذي يرتبط ببروتينات مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بالببتيد، والمجال القريب من الغشاء هو القسم الثابت. على عكس البروتينات الكروية المناعية، فإن مُستقبلات الخلايا التائية لا يتم إفرازها.

### استقاء

ماذا يُمكن أن تستنتج من الصفات العامة، وآلية تكوين البروتينات الكروية المناعية، ومُستقبلات الخلايا التائية فيما يتعلق بتطور الخلايا الليمفية البائية والتائية وهذه البروتينات؟

الأجسام المضادة التي تُفرزها الخلايا البائية لها أقسام متغيرة تُعرّف من خلالها إلى مولّد الضّد، وترتبط به. الأقسام المتغيرة لها شيفرة وراثية من قطع عدّة مُتباينة من DNA، يتم تجميعها لاحقاً لتوفير تنوع كبير للتعرف إلى مولّدات الضّد المختلفة. تتألف الأجسام المضادة من خمس مجموعات، لكل نوع منطقة ثابتة تُحدّد وظيفته. إن ارتباط الجسم المضاد مع مولّد ضد ما يُمكن أن يؤدي إلى التخلص من الأخير بطرق عدة مختلفة. التّطعيم الاصطناعي يُقدم مولّد ضد ما للجسم ليُحثّ استجابة مناعية أولية؛ وعندما يدخل مُسبّب المرض الذي يحمل مولّد الضّد نفسه إلى الجسم، فإنّ الاستجابة المناعية الثانوية تتخلص منه بسرعة.

من المُفيد للشخص أن يُنتج بروتينات كروية مناعية من مجموعات مُختلفة خلال الاستجابة المناعية؛ لأن لكل مجموعة وظيفة مُختلفة. عند التّعرض الثّاني لمولّد الضّد نفسه، وبينما يتمّ تنشيط خلايا الذاكرة لتُفرز أنواعاً مناظرة غير IgM، فإنّ خلايا بائية ساذجة أُخرى تتعرف إلى مولّد الضّد، وتُفرز IgM.

قد تبقى خلايا الذاكرة عقوداً عدة، وهذا يُفسّر ندرة عدوى الناس بالجُدري مرة ثانية بعد أن يُصابوا به للمرة الأولى، أو بعد أن يتمّ تحصينهم ضد هذا المرض. فيستحث اللقاح الاستجابة المناعية الأولية، فإن دخل مُسبّب المرض الحقيقي لاحقاً، فستحدث استجابة مناعية ثانوية سريعة وقوية توقف العدوى قبل ظهور أعراض المرض. تمتلك الفيروسات التي تُسبّب أمراض الطفولة مولّدات ضد سطحية لا تتغير كثيراً مع مرور الزمن لهذا يبقى الجسم المُضاد ذاته فعّالاً عقوداً عدة.

## المناعة الذاتية وفرط الحساسية

6-51

مثل ذلك في مرض التهاب العين الودّي بسبب مولّدات الضّد التي تُطلقها العين. ولأن الهجوم المناعي يستثير الالتهاب، الذي يُسبّب بدوره تلف الأنسجة، فإنّ جهاز المناعة يجب أن يُنظّم للتخفيف من أعراض الأمراض المناعية الذاتية. ويتمّ التّثبيط المناعي بشكل عام بأدوية الستيرويدات القشرية، ومضادات الالتهاب غير الستيرويدية، بما فيها الأسبرين.

### الحساسية يسببها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولّدات الضّد

الشكل الأكثر شيوعاً للحساسية يُدعى فرط الحساسية الآنية. وسببه فرط إفراز كميات كبيرة من الجسم المضاد IgE استجابة لمولّدات 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 شيوعاً هو حمى القشّ الموسميّة، التي تستحثها حبوب لقاح عشبة الخرقة (*Ambrosia spp.*)، أو غيرها من حبوب اللقاح. اكتسبت الحساسية صفة "الآنية" لأن الاستجابة للمُحفز تحدث خلال ثوانٍ أو دقائق.

في بعض الأحيان، يُسبّب جهاز المناعة المرض بدلاً من أن يشفي منه. فقد تحدث الاستجابات المناعية غير المناسبة لمولّدات ضدّ ذاتية، وكذلك الاستجابة غير المناسبة أو الاستجابة المبالغ فيها لمولّد ضدّ غريب التي بدورها قد تُسبّب الضرر للأنسجة.

في الوضع الطبيعي، لا يستجيب الجهاز المناعي للحيوان البالغ لأنسجة الحيوان ذاته. هذا القبول لخلايا الجسم ذاته يُعرف بالتحمّل المناعي Immunological tolerance. إنّ الجهاز المناعي للجنين يقوم بعملية التحمّل ليفقد القدرة على الاستجابة لجزيئات الجسم ذاته، في حين يتقدم تطوره.

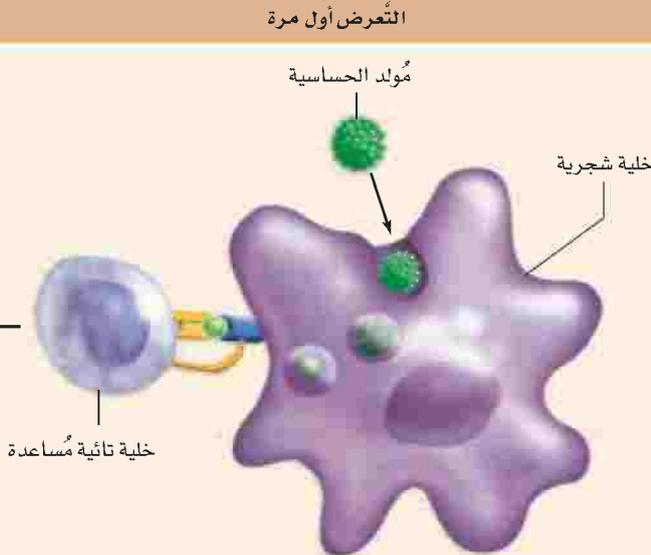
إننا نعرف أن الخلايا التائية والبائية النشطة ضد الجسم ذاته جميعها لا يحدث لها عملية موت مبرمج خلال عملية الاختيار داخل الأعضاء الليمفية الأولية. ومن المعلوم أن الأشخاص الطبيعيين لديهم خلايا ليمفية بالغة، قابلة لأن تتشظ ضد الذات. لكن نشاط هذه الخلايا مُسيطرٌ عليه، أو مكبوح، بحيث إنّها لا تستجيب لمولّدات ضد الجسم التي تقابلها. عندما يحدث خلل لهذه السيطرة أو التثبيط، فإنّ الاستجابة السائلة أو الخلوية يُمكن أن تشنّ هجومًا ضد مولّدات ضد الجسم نفسه، مُسببةً أمراضاً قد تكون قاتلة في بعض الأحيان.

إضافة إلى ذلك، فإنّ الاستجابة المناعية لمولّد ضد غريب قد تكون أكبر مما ينبغي للتخلص من مولّد الضّد، أو أنّ الاستجابة قد تبدو غير مناسبة لمولّد الضّد. لهذا، فبدلاً من التّخلص من مولّد الضّد 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 التحمّل المناعي. تصبح الخلايا التائية المتفاعلة ذاتياً نشطة، وتُنتج الخلايا البائية المتفاعلة ذاتياً الأجسام المضادة، مُسببة التهاباً وضرراً للأنسجة. هناك أكثر من 40 مرضاً مناعياً يشك في أنها أمراض مناعية ذاتية، وهي تصيب 5 - 7% من الناس. ولأسباب مجهولة، فإنّ ثلثي المصابين بهذه الأمراض من النّساء.

قد تحدث الأمراض المناعية الذاتية بأليات عدة. مثلاً، مولّدات الضّد الذاتية قد تكون مخفية بشكل طبيعي عن جهاز المناعة؛ فإن تعرضت لاحقاً لجهاز المناعة، فإنّه يتعرف إليها، ويُعاملها معاملة الغريب. يحدث هذا، مثلاً، عند وجود بروتين غريب مُحاصر بين حويصلات الغدة الدرقية، ويتعرض لجهاز المناعة، فيُحثّ المناعة الذاتية التي تؤدي إلى تحطيم الغدة الدرقية (مرض هاشيموتو). وقد يحدث



عادة، تُعالج الحساسية بإعطاء مضادات الهستامين التي تمنع الهستامين المُفرز من الخلايا الصارية الارتباط بمستقبلاتها. وحدثاً جداً، تمّ 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 مُحفِّز 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 تفضيلاً لإفراز IgG بدلاً من IgE، وتبدأ أعراض الحساسية في الاختفاء مع الوقت.

## فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به

### خلايا تائية مساعدة و خلايا مبتلعة كبيرة

يُسبب فرط الحساسية المُتأخرة الذي تحدِّثه الخلايا التائية المُساعدة والمبتلعة الكبيرة الأعراض خلال 48 ساعة بعد التَّعرض الثاني لمولِّد الضَّد. (التَّعرض الأول يُسبِّب استجابة بطيئة، كما تحدَّثنا سابقاً، 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 غريباً. تتطلَّب استجابة الحساسية المُفرطة المُتأخرة دخول مولد الضَّد إلى الجسم، ووصوله إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، وبشكل عام إلى العقد

في المرة الأولى أو حتى في المرات الأولى التي يتعرض فيها الشخص لمُحفِّزات الحساسية، يرتبط المُحفِّز بالخلايا البائية ويُنشطها، فتبدأ بإفراز بروتينات كروية مناعية خاصة بمُحفِّز الحساسية. تُفرز الخلايا التائية المُساعدة المُنشَّطة محرِّكات خلوية مثل الإنترلوكين - 4، الذي يرتبط بالخلايا البائية، فيملي بأن يكون نوع الأجسام المُضادة التي تفرزها هو IgE. إذ تتحول الخلايا البائية سريعاً من إفراز الجسم المُضاد IgG الأكثر شيوعاً إلى إفراز الجسم المُضاد IgE.

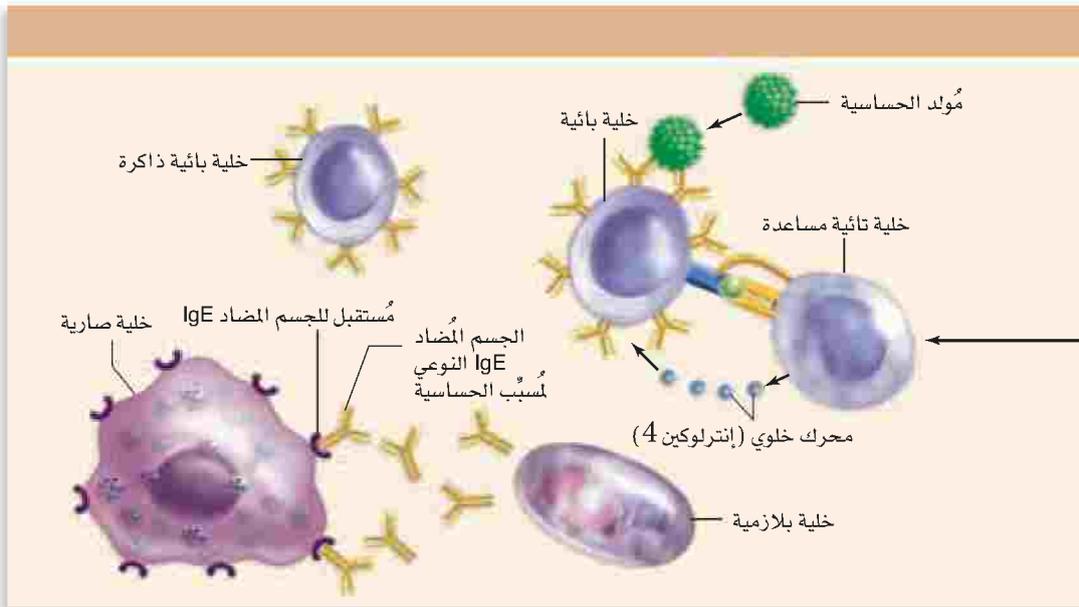
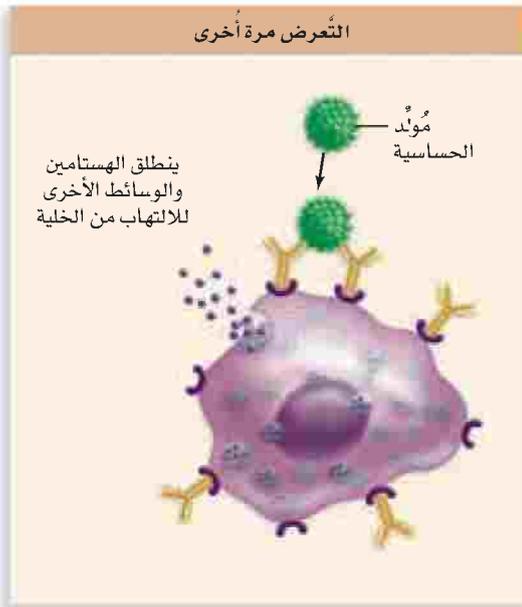
بخلاف IgG، فإنَّ الجسم المُضاد IgE يرتبط بسرعة بالخلايا، الصارية والقاعدية. عندما يتعرض الشخص لمُحفِّز الحساسية نفسه مرة أخرى، فإنَّ المُحفِّز يرتبط بشكل خاص بالمناطق المكشوفة من الجسم المُضاد IgE المُلتصق بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية، فيُحفِّز هذا الارتباط هذه الخلايا لتُفرز الهستامين، والبروستاجلاندين، ووسائط كيميائية أخرى، تُسبِّب أعراض الحساسية (الشكل 51-17).

في فرط الحساسية الجهازية **Systemic anaphylaxis**، يكون تفاعل الحساسية حاداً وخطراً جداً 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 تُؤدِّي 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 الحكَّة المصاحبة للشربة، أو تضيق مجاري التنفس في الربو الخفيف. إن الإسهال الناتج عن استجابة لمسبات الحساسية في الطعام هو شكل آخر من فرط الحساسية المحلي.

### الشكل 51-17

استجابة الحساسية. عند التَّعرض الأول لمادة مُهيجة للتَّحسس، تُنشَّط الخلايا البائية لتُفرز الأجسام المُضادة من نوع IgE. تُوجد هذه الأجسام المُضادة بنسب ضئيلة جداً 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 لاثنتين من IgE متجاورين لهما النوعية نفسها للمُحدِّد على الخلايا الصارية أو الخلايا القاعدية. هذا يحثَّ الخلايا لإطلاق مادة الهستامين، ووسائط التهابية أخرى تُسبِّب أعراض الحساسية.



## الأجسام المضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

المناعة الذاتية، والحساسية (الحساسية المفرطة الأنية)، والحساسية المفرطة المتأخرة كلها أمثلة على استجابات مناعية غير مناسبة ومبالغ فيها. تنتج الأمراض المناعية عند فقدان التحمل المناعي. يُصاحب الحساسية استجابة سريعة من الخلايا الصارية عند ارتباط مُحفزات الحساسية مع IgE على غشائها. الحساسية المفرطة المتأخرة لمُسببات المرض أو المُثيرات مثل اللبلاب السام تقودها خلايا تائية مساعدة والخلايا المبتلعة الكبيرة.

الليافية، حيث يتم تشييط الخلايا التائية المساعدة. تبدأ الخلايا التائية النشطة بالدوران في الجسم، وعندما تُقابل خلايا مبتلعة هضمت مولد الضد، تبدأ بإفراز المحركات الخلوبية التي تنشط الخلايا المبتلعة. يحث هذا الخلايا المبتلعة الكبيرة لإفراز محركات خلوبية أخرى، وفي حالة اللبلاب السام، تظهر الحكمة على الجلد. إن الوقت اللازم لتنشيط الخلايا التائية المساعدة، ومن ثم تشييط الخلايا المبتلعة الكبيرة هو سبب "التأخير" في الاستجابة ضد مولدات الضد.

تحدث مضاعفات أخرى عندما تحمل أم دمها سالب العامل الرايزيسي بجنين دمه موجب العامل الرايزيسي، إذ يؤدي ذلك إلى ما يُعرف بتحلل الدم عند حديثي الولادة (الفصل الـ 12). المولود الأول لا يتأثر، ولكن بعد ولادته، واختلاط دمه مع دم الأم، يتعرض جهاز المناعة عند الأم للعامل الرايزيسي الموجب، ويتكون لديها أجسام مضادة، وخلايا ذاكرة من الخلايا البائية ضد العامل الرايزيسي الموجب. إذا حدث تعرض لدم الجنين، عند حدوث الحمل الثاني، فإن الأجسام المضادة IgG، التي تُفرزها خلايا الذاكرة عند تنشيطها، يُمكن أن تعبر المشيمة، وتُسبب تحطّم خلايا الدم الحمراء للجنين.

### يُحدد نوع زمرة الدم بالتختر

يتم فحص زمرة الدم باستغلال الأجسام المضادة IgM الجارية في الدم، التي يُفرزها الجسم ضد نوع الدم الغريب، وليس ضد زمرة الدم للشخص نفسه. إذا خلط دم من زمرة A مع مصل من شخص دمه B أو O، فإن الأجسام المضادة ضد مولد الضد A في الدم تُسبب تخثر خلايا الدم 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، فإن تخثرها يعني أن هذه الخلايا موجبة للعامل الرايزيسي. وبذلك يكون هذا الدم غير مناسب لنقله للمريض الذي دمه سالب للعامل الرايزيسي.

قبل عملية نقل الدم، تمنع معرفة زمرة الدم تحطّم خلايا دم المريض إذا كانت غير مطابقة للدم المنقول، كما سيوضح لاحقًا. تم التعرف إلى أكثر من 20 نوعًا من زمر الدم، إضافة إلى زمر الدم ABO والعامل الرايزيسي؛ ولكن معظمها نادر الوجود، هناك أشخاص معرضون "لعدم تطابق" زمر الدم الأخرى مع دمهم؛ لهذا يحتاجون إلى تخزين بعض دمهم الخاص قبل إجراء العملية- وهذا يُسمى بنقل الدم الذاتي *Autologous blood donation*.

### تنتج تفاعلات نقل الدم من نقل دم غير مطابق

قبل اكتشاف طرق معرفة زمرة الدم في بداية القرن العشرين، كان نقل الدم هو الملجأ الأخير بسبب خطر الموت الذي يحدث نتيجة لتفاعلات نقل الدم. يحدث تفاعل نقل الدم الآتي عندما يتلقى شخص دمًا ذا زمرة غير مطابقة. بشكل نموذجي، وخلال 6 - 8 ساعات منذ بدء عملية النقل، يلاحظ تحلل هائل لخلايا الدم المنقول. إن سبب هذا التحلل هو ارتباط الجسم المضاد IgM مع مولد الضد الغريب على خلايا الدم المنقولة وتفعيل النظام المتمم. وينتج عن ذلك تشكّل معقد الهجوم الغشائي على خلايا الدم الحمراء، ويحدث خلل أسموزي يؤدي إلى تحلل خلايا الدم الحمراء.

يوفر الجهاز المناعي في الفئريات مجالات عدّة من التأثيرات على المعالجة الطبية للأمراض. من الأمثلة على ذلك، سنناقش زمر الدم وتأثيرها في عمليات نقل الدم، واستخدام الأجسام المضادة وحيدة السلالة للتشخيص والمعالجة.

### تدلّ زمر الدم على مولدات الضد الموجودة

#### على سطوح خلايا الدم الحمراء للشخص

إنّ زمرة دم شخص ما تُحددها بعض مولدات الضد الموجودة على سطوح خلايا الدم الحمراء. مولدات الضد هذه ذات أهمية طبية؛ لأنها يجب أن تتطابق بين دم المُتبرّع ودم المُتلقي خلال عمليات نقل الدم.

#### زمر الدم ABO

تعلمت في الفصل الـ 12 عن الأساس الوراثي لزمر الدم ABO عند الإنسان. للمرجعة، هناك أليلات ثلاثة محتملة في موقع جيني واحد، هي:  $I^A$ ، أو  $I^B$  أو  $i$ . الأنتيم الذي ينتج من نسخ هذه الأليلات وترجمتها يُضيف أو لا يضيف جزيء سكر لبروتين موجود على غشاء خلايا الدم الحمراء. الأليل  $I^A$  يُضيف جلاكتوزامين، والأليل  $I^B$  يُضيف جلاكتوز، أما الأليل  $i$  فلا يُضيف أي سكر. يُوجد عند كل شخص زوج من الأليلات، لهذا يمكن للشخص الذي دمه A أن يحمل  $(I^A I^A)$ ، 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 مُعقد البروتين والسكر الموجود على سطح خلايا الدم الحمراء بوصفه مولد ضد، وتختلف مولدات الضد هذه باختلاف السكر الموجود (أو غير الموجود، كما في زمرة الدم O). يتحمل الجهاز المناعي للشخص خلايا الدم الحمراء الخاصة به وما عليها من مولدات ضد، ولكنه يصنع أجسامًا مضادة لمولدات الضد المُختلفة، ما يُسبب تخثر أو تحلل خلايا الدم الحمراء الغريبة. ويبدو أنّ الجسم المضاد IgM يتم صنعه استجابة لسكر موجود على بكتيريا مُتعايشة في الأمعاء، ويلاحظ اختلاف السكر الأحادي على خلايا الدم الحمراء. فلا يتم صنع أجسام مضادة للسكر الموجود على خلايا الدم الحمراء للشخص ذاته.

#### العامل الرايزيسي Rb factor

هناك مولد ضد آخر مهم موجود على خلايا الدم الحمراء، وهو مولد ضد Rh أو العامل الرايزيسي. وكما شرحنا في (الفصل الـ 12)، فإنّ 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 الدم الحمراء المُقدمة له.

الهيموجلوبين الذي يتحرر من الخلايا يتحول إلى جزيء يُسمى البيليروبين *Bilirubin*، وهو سام للخلايا، ويُسبب أضرارًا بالغة للأعضاء، وبشكل خاص الكليتين. والعلاج الرئيس في هذه الحالة هو إيقاف عملية نقل الدم مباشرة، وإعطاء كميات كبيرة من السوائل داخل الأوردة "لغسل" البيليروبين من الجسم.

## الأجسام المضادة أحادية السلالة أداة ذات قيمة في التشخيص والعلاج

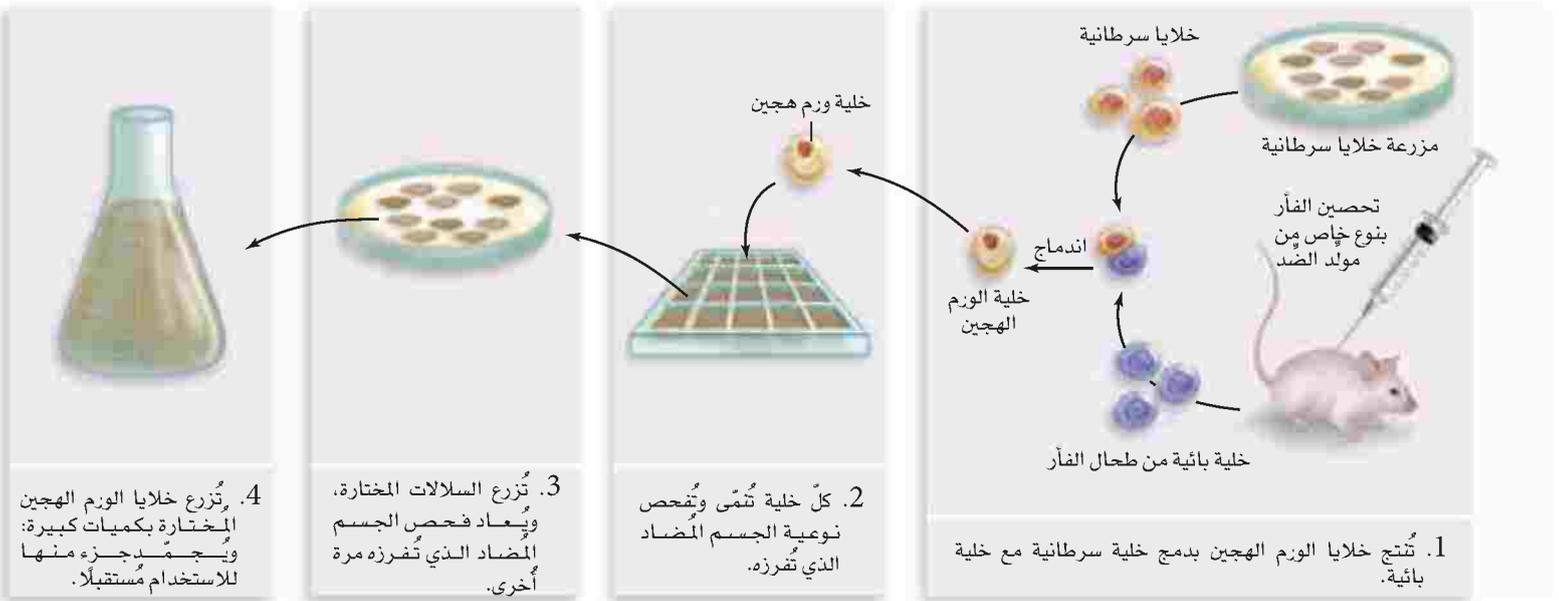
يمكن الحصول على الأجسام المضادة لمولد ضد معروف عن طريق العزل الكيميائي لمولد الضد، ومن ثم حقنه في حيوان مخبري (فقري). يسمح الحصول على الدم على فترات بعد الحقن مرات عدة بعزل الأجسام المضادة لمولد الضد هذا، الموجودة في مصل الدم. وحيث إن مولد الضد يمتلك أكثر من مُحدّد مختلف، فإن الأجسام المضادة التي نحصل عليها بهذه الطريقة تُسمى أجسامًا مضادة متعددة السلالة *Polyclonal* حيث إنها تفرز من عدد من مستعمرات الخلايا اللمفية البائية التي تختص كل واحدة منها بمُحدّد معين. إن طبيعته تعدد السلالة تقلل من حساسية هذه الأجسام المضادة إلى المُحدّدات، وهذا بدوره يؤدي إلى التفاعل العرضي مع المُحدّدات المتشابهة الموجودة على مولدات الضد المختلفة.

الأجسام المضادة وحيدة السلالة *Monoclonal antibodies*، على خلاف ذلك، تكون متخصصة في محدد واحد فقط. لتحضير الأجسام المضادة 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، إلا 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، إلا 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 النُسيلي Clonal hybrid** أو **الورم الهجين Hybridoma**. هذه الخلايا قادرة على الانقسام للأبد، وإفراز الأجسام المضادة المتماثلة وحيدة السلالة بكميات كبيرة (الشكل 51-18).

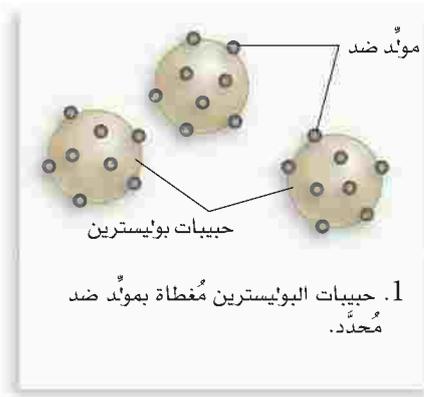
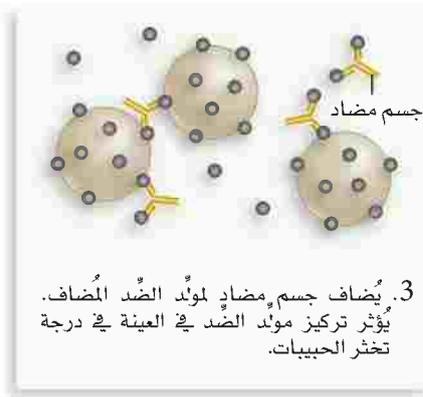
### الأجسام المضادة وحيدة السلالة والفحوص التشخيصية

سمح توافر كميات كبيرة من الأجسام المضادة وحيدة السلالة النقية بتطوير اختبارات مخبرية طبية دقيقة. تستخدم بعض فحوصات الحمل، مثلًا، الأجسام المضادة وحيدة السلالة المُنتجة ضد هرمون HCG (الذي يُفرز في بداية الحمل). ويستخدم الفحص حبيبات بلاستيكية صغيرة جدًا مُغطاة بالهرمون HCG. يتم تعريض هذه الحبيبات إلى أجسام مضادة لـ HCG وعينة من بول المرأة المراد فحصها. إذا كان الهرمون HCG موجودًا في البول، فإنه سيمنع الأجسام المضادة من الارتباط بالحبيبات المُغطاة بالهرمون، وسيمنع تخثرها، ما يعني وجود الحمل اعتمادًا على وجود الهرمون HCG في البول (الشكل 51-19).



الشكل 51-18

إنتاج الأجسام المضادة وحيدة السلالة. لهذه الأجسام المضادة نوعية واحدة تُنتجها خلايا "الورم الهجين". تُنتج هذه الخلايا من اندماج خلية بائية مُتخصصة لنوع مُحدّد من مُحدّدات مولد الضد مع خلية سرطانية ما يعطي خلية بائية سرطانية، لا تفرز الأجسام المضادة، لكنها تُعطي الخلود لناتج الاندماج. بعد إنتاج الخلية المُهجنة تُختبر الأجسام المضادة الناتجة عن كل خلية مُهجنة لرؤية ما إذا كانت تُنتج أجسامًا مضادة نوعية ضد مولد ضد المرغوب فيه. كل خلية ورم هجين مُختارة تُنمى، وتُزرع بكميات كبيرة لإنتاج الأجسام المضادة، ويُمكن تجميدها للاستخدام فيما بعد.



## الشكل 51-19

استخدام الأجسام المضادة وحيدة السلالة للكشف عن موِّد الضِّدِّ. هناك فحوص طبية عدة، مثل فحص الحمل، تستخدم الأجسام المضادة وحيدة السلالة. يُربط موِّد ضدِّ مُحدَّد بكريات دقيقة من البوليستيرين، ويتمُّ مزجها مع العينة المراد فحصها، ويُضَاف كذلك جسم مضاد وحيد السلالة خاص بموِّد الضِّدِّ المُستخدَم. إن لم يكن هناك موِّدات ضدِّ في العينة، فإنَّ الأجسام المضادة سوف تُخثِّر الكريات الدقيقة. إذا كان هناك موِّدات ضدِّ في العينة، فإنها سوف ترتبط بالأجسام المضادة، ولن يتم تخثُّر الكريات الدقيقة، وهذا يدل على وجود الحمل.

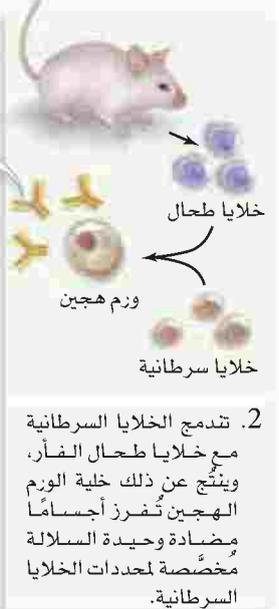
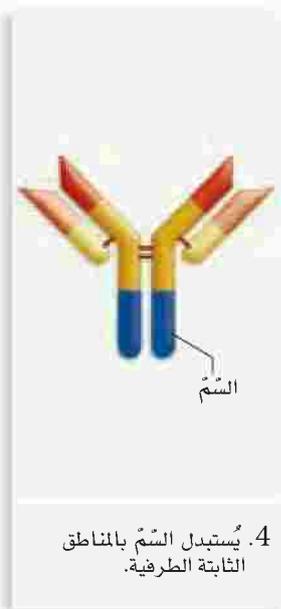
## استقصاء

5

كيف يُمكن معرفة ما إذا كانت عينة البول تحوي كميات كبيرة من الهرمون HCG من خلال اختبار التَّخثُّر؟

الأجسام المضادة وحيدة السلالة ومعالجة السرطان يُوظف العلماء تقنيات عدَّة لقتل الخلايا السرطانية عند الأشخاص الذين تطور لديهم السرطان. من هذه التقنيات، إنتاج أجسام مضادة وحيدة السلالة خاصة للخلايا السرطانية المعزولة من المريض، وربط هذه الأجسام المضادة بسُمِّ، ثمَّ حقن هذا السم المناعي Immunotoxin بالمريض. إنَّ الأقسام المتغيرة

مُتلازمة نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يتميز هذا المرض جزئيًا بتحطم الخلايا التائية المُساعدة. يمكن مراقبة تطوُّره بفحص فعالية خلايا الدَّم البيضاء للمريض عن طريق الأجسام المضادة وحيدة السلالة ضد CD4، وهو مؤشِّر موجود على سطوح الخلايا التائية المُساعدة، وبذلك يُمكن الاستدلال على نقص أعداد هذه الخلايا.



## الشكل 51-20

إنتاج السموم المناعية. تُصنَّع الأجسام المضادة السامة لسرطان مُحدَّد عن طريق ربط القسم المتغير من الجسم الكروي المناعي للفأر بجزء من القسم الثابت للجزيء الكروي المناعي للإنسان، ومع سَمِّ مثبط لإنتاج البروتين. إن عدم وجود منطقة F<sub>c</sub> كاملة يمنع الجسم المضاد السام من الارتباط مع الخلايا غير المُستهدفة التي تمتلك مستقبلات F<sub>c</sub>.

من الأجسام المُضادة توجه ارتباطها بالخلايا السرطانية فقط، ما يدخل السم المرتبط إلى الخلية السرطانية عن طريق الابتلاع المعتمد على المستقبل. فيقتل السمُّ الخلية 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. السمُّ بدوره، يتم ربطه بالقسم الثابت من الجسم المُضاد في الإنسان (الشكل 51-20). ومن المُستبعد أن تحث هذه الأجسام المُضادة استجابة مناعية. إنَّ التجارب

الطبية على مرضى سرطان مثل اللوكيميا والليمفوما أظهرت نتائج مُشجعة، وهناك تجارب يتمُّ تصميمها لتحسين فعالية هذه السموم المناعية وأمانها.

إنَّ وجود أجسام مُضادة 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. تطوَّر تقنيات الورم الخلطي سمح بإنتاج كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة لتستخدم في تشخيص الأمراض، ومعالجة الأورام.

## مُسببات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

8-51

هناك دليل لغاية الآن، على أنَّ هناك أشخاصًا أصيبوا بالفيروس H5N1 إلا من خلال الاتصال بالطيور.

هناك كثير من مُسببات المرض يُمكنها أن تُغيَّر مولِّدات الضد السطحية لها، لتتفادى التحطيم من قبل جهاز المناعة. ومثال آخر، كلُّ سنة، هناك نحو مليون شخص، تحت سن الخامسة مُعظمهم من الأطفال الأفارقة، يموتون بسبب الملاريا. هذا المرض الذي تحدثنا عنه في (الفصل الـ 29)، يُسببه الطفيل 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 الطفيل 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 تحثُّ مناعة ذات فعالية لبعض مراحل حياة الطفيل، وتحثُّ الجهاز المناعي للتخلص من البلازموديوم.

حتى يُنبت مُسبب المرض نفسه في جسم العائل، فإنَّه يُسبب عدوى فعَّالة، بحيث يستطيع أن يتكاثر، ويجب على هذا المُسبب أن يهرب أو يراوغ كلاً من المناعة اللانوعية والنوعية لجهاز المناعة. هناك مُسببات مرض عدة يُمكنها أن تتلاعب بشكل مولِّدات الضد على سطحها، بحيث لا يتمُّ التَّعرُّف إليها. في هذه الحالة، فإنَّ الاستجابة المناعية تنتخب مسببات المرض المُتحوِّلة، التي بقيت حية، واستمرت في التَّسبب في العدوى. هناك مُسببات مرض أخرى تستنيط، ببساطة، طرقًا للتهرب من التحطيم الخلوي. والعدوى بمُسببات أخرى يُمكن أن تُسبب موت خلايا جهاز المناعة.

### تُغيَّر كثير من مُسببات المرض مولِّدات الضد السطحية لتفادي كشفها من قبل جهاز المناعة

قد يكون فيروس الإنفلونزا من أكبر الأمثلة عالميًا على مخلوق أو فيروس يُغيَّر مولِّدات الضد السطحية الخاصة به؛ ولهذا يتفادى التَّعرُّف إليه من قبل جهاز المناعة، أو القضاء عليه. وبسبب قابلية هذا الفيروس للتَّغير، يُنصَح بالتَّحصين ضد الإنفلونزا سنويًا.

البروتينان الموجودان على سطح غلاف فيروس الإنفلونزا، وكذلك على سطوح الخلايا المُصابة بهذا الفيروس هما هيماجلوتينين (HA) ونيورامينيداز (NA). ولأنَّ هذا الفيروس يمتلك جزيء RNA بوصفه مادة وراثية، فإنَّه يتضاعف عن طريق أنزيمات RNA فيروسية تفتقر للقدرة على إعادة التَّدقيق والتَّصحیح. نتيجة لذلك، فإنَّ الطفرات تتراكم مع مرور الوقت، بما فيها الطفرات النقطية لجيني HA و NA، ويُسمَّى هذا انجراف مُولِّد الضد **Antigen drift**.

والأكثر درامية والأندر حدوثًا، هو أن تخضع بروتينات NA و HA لتغير (تحول) مُولِّد الضد **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 كلُّ سنة باستخدام سلالات حديثة من الفيروس، على تكوين مناعة لدى البشر قبل العدوى بهذه السلالات الجديدة من هذا الفيروس.

إن تحول مُولِّد الضد، ونقصان المناعة، هما سبب الاهتمام "بإنفلونزا الطيور" حديثًا، هذا النوع الفرعي من الإنفلونزا الذي يُسبب الإنفلونزا للطيور، الذي يوصف بـ H5N1، هو نوع من إنفلونزا الطيور الذي لا يمتلك الإنسان مناعة ضده. ليس

### استقصاء

لماذا استطعنا القضاء على فيروس الجدري باستخدام المطاعيم، في حين لم نتمكن من القضاء على الإنفلونزا؟

### تطورت عند البكتيريا آليات عدة للتهرب من الهجوم المناعي

السالمونيلا تايفيموريوم *Salmonella typhimurium*، مُسبب شائع للتَّسمم الغذائي، ويُمكنها التناوب بإظهار نوعين مُختلفين من بروتينات الأسواط؛ لأنَّ الأجسام المُضادة المُصنعة لنوع منهما لا تستطيع التَّعرُّف إلى البروتين الآخر، ولهذا لا تستطيع حثَّ عملية بلعمة البكتيريا.

عندما تتلصق الخلايا المبتلعة الكبيرة بكتيريا التدرُّن الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*، فإنَّ هذه البكتيريا تُنبت اندماج الأجسام المبتلعة مع الأجسام الحالة. لهذا، يُمكن لهذه البكتيريا أن تتكاثر بنجاح داخل الخلايا المبتلعة الكبيرة.

يُعدّ الشخص مصاباً بالAIDS عندما تقل أعداد الخلايا التائية المُساعدة بشكل كبير، ما يُسبب زيادة العدوى بفعل مُسببات 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* ثابتاً في الدّم 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 لمولد الضد. ولكن في النهاية، يقتل فيروس *HIV* عدداً من الخلايا التائية المُساعدة أكبر من العدد الذي يتولد من الانقسام. تُسبب بروتينات فيروس *HIV* أيضاً نقصاً في إشارات بروتينات معقد التوافق النسيجي I- على الخلايا المُصابة، بحيث يُصبح التعرف إلى هذه الخلايا وقتلها من قِبَل الخلايا التائية السامة قليلاً جداً.

أخيراً، ولأنّ فيروس الإيدز من الفيروسات الرَّاجعة (انظر الفصل الـ 27)، فإنه يستطيع إدخال نفسه في المحتوى الوراثي للخلايا المُصابة، ويقوم بالاختباء هناك بشكل خفي. عندما تنقسم أي من هذه الخلايا، فإنّ المادة الوراثية للفيروس تكون موجودة في الخلايا المُتولدة جميعها، ويُمكن لها أن تبدأ بإنتاج الفيروس في أي وقت.

إنّ التأثير المُشترك لهذه الاستجابات للعدوى بفيروس الإيدز *HIV* هو هزيمة جهاز مناعة الإنسان. ودون حماية ضد العدوى، فإنّ أي عدوى قد تكون قاتلة. والموت بسبب السرطان يُصبح محتملاً. في الواقع، تمّ اكتشاف الإيدز بوصفه مرضاً 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 أنّ فيروس *HIV* اكتشف أخيراً، إلا أنّ الإيدز يُعدّ حاليّاً من أخطر الأمراض في تاريخ الإنسان. يُقدّر أنّ هناك ما بين 35 و42 مليون شخص يعيشون حاليّاً 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، ماتت 514 ألف شخص تقريباً بسبب الإيدز في الولايات المتحدة وحدها. إنّ معدّل الوفاة بالإيدز قريب من 100%. ولم يُسجل لفاية الآن أي شخص أصيب 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 الدّم والسائل المنوي. طوّرت مُسببات المرض طرقاً عدة استطاعت من خلالها تجنب أثر جهاز المناعة.

كثير من مُسببات المرض، مثل فيروس الإنفلونزا، يُمكنها أن تُغيّر المُحدّدات على سطحها لتجنّب التعرف إليها من قِبَل المناعة النوعية. هناك مُسببات مرض أخرى، مثل فيروس الإيدز، تُصيب الخلايا التائية المُساعدة، وتدمرها، وببساطة تُسبب الشلل لجهاز المناعة.

هناك أنواع أخرى من البكتيريا التي تستطيع اختراق السطوح المُخاطية مثل بكتيريا *Neisseria meningitidis* أو *Neisseria gonorrhoea*، ثم تُفرز أنزيمات هاضمة تحطّم الأجسام المُضادة IgA التي تحمي السطوح المُخاطية. تمنع المحفظة الخارجية لسلاسل شديدة العدوى من البكتيريا ارتباط البروتين C3b الذي يحثّ البلعمة، ما يُبطئ الاستجابة البلعمية. ولأنّ البكتيريا تُوظف أيضاً من هذه الآليات لتتجو، فإنّ الاستجابة المناعية تعمل بوصفها ضغطاً انتخائياً يُفضل تطور مثل هذه الآليات.

### يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة

#### ويثبط المناعة

من الآليات المُستخدمة لهزم جهاز مناعة الفقريات مُهاجمة الجهاز المناعي التّكفي ذاتة. تؤدي الخلايا التائية المُساعدة *CD4+* دوراً رئيساً في نشاط الجهاز المناعي؛ فالمحركات الخلوية التي تُفرزها تُؤثر بشكل مباشر وغير مباشر في نشاط خلايا المناعة الأخرى جميعها.

#### يشنّ فيروس مرض نقص المناعة عند الإنسان *HIV* و *Human immunodeficiency virus*

هجوماً مباشراً 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 أيضاً؛ لأنها تمتلك بروتين *CD4* أيضاً). 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 المُسبب للإيدز. الفيروسات المُنتقلة من خلايا تائية مُساعدة *CD4+* تنتشر إلى الخلايا المُساعدة المُجاورة، فتصيبها أيضاً. الفيروس الذي يظهر باللون الأحمر في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، صغيرة جداً؛ نحو 200 مليون فيروس يمكن أن تستقر في مساحة تساوي مساحة النقطة في آخر هذه الجملة.

## 1-51 الجلد: خط الدفاع المناعي الأول.

- يُدافع الجلد عن الجسم بحاجز غير نفاذ تقريباً 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 أيضاً أنزيمات الليسوزايم الهاضمة.
- الجلد مأوى لكثير من المخلوقات المُتعايشة، مثل البكتيريا غير الضارة والفطريات التي تُنافس البكتيريا الضارة.
- تحتوي الخلايا الطلائية لكل من الأجهزة: الهضمي، والتنفسي، والبولي التناسلي خلايا تُفرز المُخاط الذي يُشكِّل مصيدة للأحياء الدقيقة.

## 2-51 المناعة اللانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

- يُوظف الجسم مجموعة من الدفاعات الخلوية والكيميائية اللانوعية التي تستجيب لأي عدوى ميكروبية.
- ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء ذات علاقة بالمناعة اللانوعية، هي: المبتلعة 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، وتحت الموت الخلوي المبرمج.
- تُوظف الاستجابة الالتهابية الهستامين الذي يزيد من تدفق الدم، ويزيد كذلك من نفاذية الشعيرات الدموية (الشكل 51-3).
- يؤذي الطور الحاد من الاستجابة إلى الحمى، التي تُساعد على نشاط البلعمة، وتعيق نمو الميكروبات.
- تُحدث بروتينات النظام المتمم ثقوباً في الخلايا الغازية، وتُغلف العامل المُمرض ببروتينات C3b، وتؤثر على الخلية للتُحطيم (الشكل 51-4).
- يمنع الإنترفيرون العدوى الفيروسية بحث تحطم RNA.

## 3-51 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

- إن اشتغال جَنر الجُدري، وباستور بكوئيرا الطيور، أدى إلى فكرة أنه: إذا تعرَّض الشخص للمرض، فإنه لن يمرض إذا تعرَّض للمرض نفسه لاحقاً.
- تستثير مُوَدَّات الضد الاستجابة المناعية الخلوية (الشكل 51-5).
- لدى الخلايا الليمفية مُستقبلات على سطوحها يُمكنها أن تُميِّز مُوَدَّات الضد، وتوجه الاستجابة المناعية النوعية (الشكل 51-6).
- عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مُوَدَّ ضد غريب، فإنها تنقسم، وتعطي سلالة من الخلايا النشطة وخلايا الذاكرة (الاختيار السلالي).
- المناعة السائلة هي إنتاج بروتينات كروية مناعية من الخلايا البائية.
- تُوظف المناعة الخلوية الخلايا التائية التي تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تهاجم بشكل مباشر.
- 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 بيتيدية.
- تُحطَّم الخلايا الليمفية التي من المُحتمل أن ترتبط بمُوَدَّات الضد الذاتية قبل أن تطلق إلى الأعضاء الليمفية الثانوية (الشكل 51-8).

## 4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

- تتميز الخلايا التائية بعلامات على سطوحها، ولديها القدرة على التَّعرف إلى مؤشرات مُعقد التوافق النسيجي، ولها دور عند تنشيطها (الجدول 51-2).
- تتخلص الخلايا التائية السامة من الخلايا المُصابة، وتُفرز الخلايا التائية المُساعدة المحركات الخلوية.
- يتألف مُعقد التوافق النسيجي من بروتينات سكرية سطحية، ويُفسر لهذه البروتينات جينات مُوَدَّات ضد خلايا الدم البيضاء عند الإنسان (HLA).
- بروتينات مُعقد التوافق النسيجي - 1 موجودة على كل خلية ذات نواة، أما بروتينات مُعقد التوافق النسيجي - 2 فتوجد على الخلايا المُشهرة لمُوَدَّات الضد فقط.

تتعرف الخلايا التائية السامة إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتضي على هذه الخلايا بطريقة مُشابهة لطريقة القاتلات الطبيعية (الشكل 51-9).

- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية استجابة لوجود مُوَدَّ ضد غريب عن الجسم، وتحت كلاً من الاستجابة المناعية الخلوية والسائلة.
- تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمُوَدَّات الضد الغريبة التي تقدمها الخلايا المُشهرة لمُوَدَّات الضد، أو الخلايا البائية.
- الخلايا التائية السامة والخلايا التائية المُساعدة تُنتج خلايا مستجيبة وأخرى ذاكرة.
- الخلايا التائية هي الخلايا الرئيسة التي توغلف رفض الأعضاء المنقولة.

## 5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

- تبدأ المناعة السائلة عندما تبدأ الخلايا البائية الساذجة بمقابلة مُوَدَّات الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وتنتهي بإنتاج البروتينات الكروية المناعية.
- تتنشَّط الخلايا البائية عند ارتباط الجزيء الكروي المناعي الذي على سطحها مع مُحدِّد ما لمُوَدَّ الضد، واستقبال الإشارات اللازمة.
- الخلايا البائية المُنشَّطة تُعطي خلايا بلازمية، وخلايا ذاكرة.
- يتألف الجزيء الكروي المناعي من سلسلتين خفيفتين، وسلسلتين ثقيلتين أطول من عددي الببتيد (الشكل 51-12).
- إن موقع الارتباط بمُوَدَّ الضد على الجسم المُضاد شق في منطقة Fab على الجزيء الكروي المناعي.
- يُمكن للأجسام المُضادة أن تُخَثَّر، أو تُرسَّب، أو تُشل مُوَدَّات الضد (الشكل 51-13).
- لكل من المجموعات الخمس من الأجسام المُضادة وظيفة مُختلفة (الجدول 51-3).
- يُنشَأ 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).
- التعرُّض الثاني للعامل المُسبِّب للمرض ينتج منه استجابة مناعية أسرع وأقوى بسبب وجود خلايا الذاكرة (الشكل 51-16).

## 6-51 المناعة الدَّاتية وفرط الحساسية

- قد يكون جهاز المناعة سبب المرض بسبب الاستجابات غير المُناسبة لمُوَدَّات ضد الدَّات، أو الاستجابة المناعية المبالغ فيها لمُوَدَّات الضد الغريبة.
- يُدعى قبول الخلايا الدَّاتية التَّحمل المناعي.
- المناعة الذاتية سببها فشل عملية التَّحمل المناعي.
- فرط الحساسية الأتية سببه إنتاج كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE. يحدث 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 تقريباً من التعرض الثاني.

## 7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

- تُستخدم الجزيئات المناعية لمعالجة الأمراض وتشخيصها.
- يُمكن استخدام مُوَدَّات الضد لمُطابقة مُوَدَّات ضد المتبرع مع مُوَدَّات ضد المريض عند زراعة الأنسجة.
- تُظهر الأجسام المُضادة وحيدة السلالة تخصصاً لمُحدِّد واحد فقط، ويُمكن استخدامها في كثير من الفحوصات، وفي عمل السموم المناعية.

## 8-51 مُسببات المرض التي تتهرب من جهاز المناعة

- حتى تُسبِّب المرض، يجب على مُسببات المرض أن تتهرب من المناعة النوعية والمناعيات اللانوعية.
- يُبيد عدد من مُسببات المرض إنجراف مُوَدَّ الضد، وتغيراً بمُوَدَّ الضد، فتُغير بذلك مُوَدَّات الضد السطحية لها لتُجنَّب ملاحظتها من قبل جهاز المناعة.
- طُوِّرت بعض البكتيريا آليات لتُجنَّب هجوم جهاز المناعة بتثبيط العمليات الخلوية الطبيعية.
- يقتل فيروس الإيدز HIV الخلايا التائية المُساعدة، ويُسبِّب تثبيط جهاز المناعة.

10. تُسمّى الأمراض التي لا يتعرف فيها جهاز المناعة إلى بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الخاص به:
- أ. الحساسية. ب. أمراض المناعة الذاتية. ج. فرط الحساسية الآنية. د. فرط الحساسية المتأخرة.
11. افترض أنك تعرضت لجرح من الورق وأنت تدرس. فإن الاستجابة التي ستحدث في آخر الأمر هي:
- أ. تفرز الخلايا المُتضررة الهستامين. ب. تدخل البكتيريا إلى الجرح. ج. يتم تشييط الخلايا التائية المُساعدة. د. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة البكتيريا.
12. إذا أردت أن تُعالج الحساسية بالهندسة الوراثية للأجسام المضادة، بحيث تربط، وتشغل الأجسام المضادة المُسببة للحساسية، فإنك ستستهدف:
- أ. IgG. ب. IgA. ج. 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 التعرف إليها. ج. في الواقع لا تستثير استجابة مناعية؛ لأن الإنفلونزا استجابة التهابية. د. صغيرة جداً لتعمل بوصفها مولدات ضد.
14. لنفترض أنه تم اكتشاف مرض جديد يثبط جهاز المناعة. فإن الذي يوضّح أنّ 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. ج. 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 مُعقد التوافق النسيجي - 1. ب. الإنترلوكين - 1. ج. مولد الضد. د. البروتينات المتممة.

### أسئلة تحدّ

1. استلمت وظيفة في قسم تسويق مستحضرات التجميل في شركة. وبسبب المنافسة، قام نائب المدير بالإعلان عن مرطب للجلد له تأثير مُشط لجهاز المناعة. السائل مصنوع من إفرازات نباتية تعطي سوائل قوية جداً. اشرح كيف يُمكنك تسويق هذا المُنتج بوصفه منشطاً لجهاز المناعة.
2. قامت القطة التي تربيها بخدش بشرة صديقك. أصبح الجلد محمراً وحاراً ومؤلماً عند لمسه، وصديقك يعتقد أنه التقط نوعاً من العدوى. لتقادي غضبه (لأنه لا يُحب القطة)، تُحاول أن تخبره عن أنشطة جهاز المناعة اللاوعية. اشرح ماذا حدث لجلده بالضبط؟
3. يدعي بعض الناس أنهم لا يُصابون بالرُشح أبداً. كيف يُمكنك أن توضّح أنّ سبب ذلك هو اختلاف المُستقبلات على سطوح خلاياهم الخاصة؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بدأت وظيفة جديدة في مختبر أبحاث. وتُشير الإرشادات المخبرية إلى أن عليك فحص يديك من أي جرح في الجلد قبل البدء في التّعامل 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. ج. إفراز مُخاط لمحاصرة المخلوقات الدقيقة. د. كل ما ذكر.
2. الخلايا التي تستهدف خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وتقتلها هي:
- أ. المبتلعة الكبيرة. ب. القاتلات الطبيعية. ج. وحيدات النوى. د. المُتعادلة.
3. الأشكال الموجودة على الخلايا الغازية التي يتعرف إليها جهاز المناعة هي:
- أ. مولدات الضد. ب. الإنترلوكين. ج. الأجسام المضادة. د. الخلايا الليمفية.
4. الذي يعمل "بوصفه إشارات تحذيرية" لتنشيط جهاز المناعة بتنشيط الخلايا التائية المُساعدة هو:
- أ. الخلايا البائية. ب. الإنترلوكين - 1. ج. بروتينات النظام المتمم. د. الهستامين.
5. تُستدعى الخلايا التائية السامة بـ:
- أ. وجود الهستامين. ب. وجود الإنترلوكين - 1. ج. وجود الإنترلوكين - 2. د. الإنترفيرون.
6. الاستجابة الأولية للميكروبات الغازية تتضمن \_\_\_\_\_، والاستجابة المناعية الثانوية تتضمن: \_\_\_\_\_
- أ. IgG / IgA. ب. IgM / IgE. ج. IgE / هستامين. د. IgM / IgG.
7. يستطيع جسمك أن يميّز بين ملايين مولدات الضد 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 المضادة. ب. هناك ملايين عدة من جينات الأجسام المضادة المُختلفة. ج. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يحصل لها تغيّر في مولد الضد. د. كل خلية بائية تمتلك مجموعة مُختلفة من جينات البروتينات الكروية المناعية، لهذا فإنّ تحفيز خلية بائية مُختلفة يُنتج نوعاً مُختلفاً من الأجسام المضادة.
8. إذا كانت زمرة دمك AB، فمن المتوقع أن:
- أ. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولد الضد A فقط. ب. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولد الضد B فقط. ج. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولدي الضد: A و B. د. لا يتخثر دمك من أي من الأجسام المضادة لمولد الضد A أو B.
9. فيروس الإيدز HIV خطر جداً؛ لأنه يهاجم:
- أ. الخلايا التي تحمل مستقبلات CD4+. ب. الخلايا التائية المُساعدة. ج. 60-80% من الخلايا التائية التي تجري في الجسم. د. كل ما ذكر.

# 52 الفصل

## الجهاز التناسلي The Reproductive System

### مقدمة

تفريد الطيور في الربيع، وصوت الحشرات من الشبائيك، ونقيق الضفادع في المُستنقعات، وعواء الذئاب في الغابات المُتجمدة الشمالية، كلها أصوات تدل على فعل التطور الضروري، أي على التكاثر. هذه الأصوات المُميّزة، إضافة إلى الألوان الزاهية لبعض الحيوانات، مثل الضفادع الذهبية الاستوائية المبينة في الصورة، تعمل على جذب رفيق التزاوج. 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

- 4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته
- عادة، تتنح بيضة واحدة في كل دورة شهرية.
  - تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية، وتُوفّر الغذاء والحماية للجنين.
- 5-52 موانع الحمل وعلاج العقم
- تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانفراس.
  - يحدث العقم عند الذكور والإناث.
  - تتطلّب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة.

- 1-52 إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان
- طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتكاثر.
  - تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين.
- 2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات
- أدّى الإخصاب الداخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتكوين الجنيني للإنسان.
  - تمتلك مُعظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا.
  - تمتلك الزواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا.
  - غالبًا لا تضع الثدييات بيوضًا، ولكنها تلد صغارها.
- 3-52 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته
- تتنح الحيوانات المنوية بالملايين.
  - تُساعد الأعضاء الذكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي.
  - تُنظّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر.

# إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان



ب.



أ.

## الشكل 52-2

التَّخَنُّثُ والأُنثى أولاً. أ. سمكة الهاملت باس (الجنس *Hypoplectrus*) التي تعيش في أعماق البحار مُتَخَنِّثَةٌ، ذكر وأنثى في الوقت نفسه. خلال عملية تزاوج واحدة، قد تُغَيِّرُ السمكة في دورها الجنسي أكثر من مرة حتى أربع مرات، بحيث تتلقَّح وتُلْقِحُ. هنا في الصورة، السمكة الذكر تدور حول رفيقتها الثابتة؛ لتلقيح البيوض السابحة إلى الأعلى. ب. السمكة ذات الرأس الأزرق، *Thalassoma b.fasciatum*، هي أنثى أولاً، تتحوَّلُ الإناث فيها إلى ذكر. في الصورة، ذكر كبير، أو أنثى تحولت إلى ذكر، يُشَاهِدُ بين الإناث التي هي أصغر حجماً.

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 إناثاً، فاقترح هذا العالم أن السحالي تضع بويضات تبقى حية، حتى لو لم تُلْقِحُ. أي إنها قادرة على التكاثر اللاجنسي في حالة غياب الحيوانات المنوية، بوصفه نوعاً من التكاثر العذري. وقد أشارت دراسات أخرى إلى أن التكاثر العذري يحدث في مجموعات أخرى من السحالي.

يُعرف نوع آخر من إستراتيجيات التكاثر بالتَّخَنُّثُ *Hermaphroditism*، حيث توجد الخصيتان والمبايض في المخلوق نفسه؛ لذا فهو يستطيع إنتاج كل الحيوانات المنوية والبويضات (الشكل 52-1أ). فالديدان الشريطية تستطيع تلقيح نفسها، وهذه الطريقة مُفيدَةٌ؛ لأنه من الصعب على الدودة الشريطية أن تُقابل دودة شريطية أخرى. في حين تحتاج الكثير من الحيوانات الخنثى إلى حيوان آخر للتكاثر. فمثلاً، تحتاج دودة الأرض إلى دودتين من أجل التزاوج، تعمل كل واحدة منها بوصفها ذكراً وأنثى في أثناء عملية التزاوج، وكل واحدة تفادر الأخرى ببويض مُخَصَّبة.

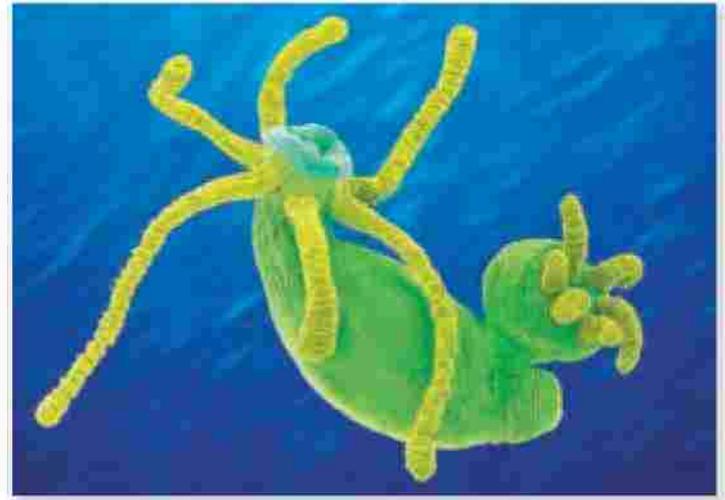
بعض أسماك قيعان البحر خنثى. الكثير من الأسماك قادرة على تغيير جنسها، وتُسمى هذه العملية التَّخَنُّثُ التعاقبي *Sequential hermaphroditism*. من بين أسماك الشعاب المرجانية، مثلاً، يحدث النوعان: الأنثى أولاً *Protogyny* ("الأنثى أولاً"، عندما يتغير المخلوق من أنثى إلى ذكر) والذكر أولاً *Protandry* ("الذكر أولاً"، عندما يتغير المخلوق من ذكر إلى أنثى). في

تتكاثر معظم الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، تكاثراً جنسياً. وكما ذكر في الفصل الـ 1 فإن التكاثر الجنسي يحتاج إلى نوع خاص من انقسام الخلية، هو الانقسام المُنصَّف، لإنتاج جاميتات *Gametes* أحادية المجموعة الكروموسومية. هذه الجاميتات تشمل الحيوانات المنوية *Sperm* والبويضات *Eggs*، التي تتحد عن طريق الإخصاب لاستعادة العدد الثنائي من الكروموسومات. وتتطور البيضة المُلقَّحة ثنائية المجموعة الكروموسومية، أو الزيجوت *Zygote*، بالانقسام المُتساوي إلى مخلوق جديد متعدد الخلايا.

البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والطلائعيات، والحيوانات متعددة الخلايا التي تشمل اللواسع والزقيات، إضافة إلى الكثير من الحيوانات الأعقد تركيباً، تتكاثر لا جنسياً. في التكاثر اللاجنسي *Asexual reproduction*، يُنتج عن طريق الانقسام المُتساوي خلايا مُطابقة جينياً 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 بالتَّبَرع *Budding*، حيث ينفصل جزء من الجسم الأبوي عن الباقي، ثم يتميز إلى مخلوق جديد (الشكل 1-52). يُمكن للمخلوق الناتج أن يصبح مستقلاً، أو أن يبقى متصلًا بالجسم الأبوي، ليُشكِّلُ مُستعمرة.

## طوّرت بعض الأنواع طرقاً مبتكرة للتكاثر

أحد أشكال التكاثر اللاجنسي، يدعى التكاثر العذري *Parthenogenesis*، وهو شائع في المفصليات. في هذا التكاثر، تُنتج الأنثى ذرية من بويضات غير مُلقَّحة. تتكاثر بعض الأنواع عذرياً فقط (وكلها إناث)، وبعضها يتنقل بين التكاثر العذري والجنسي، مُنتجةً أفراداً أحادية المجموعة الكروموسومية، أو ثنائية المجموعة الكروموسومية، على التوالي. في نحل العسل مثلاً، تتزاوج ملكة النحل مرة واحدة، وتُخزّن الحيوانات المنوية، وبعد ذلك تتحكّم في إطلاق الحيوانات المنوية. إذا لم يُطلق أي حيوان منوي، فإن البويضات تتطور عذرياً لتُعطى ذكراً أحادية المجموعة الكروموسومية. أما إذا لُقِّحت البويضات بالحيوانات المنوية، فإنها تتطور لإعطاء العاملات، وهي إناث ثنائية المجموعة الكروموسومية. وإذا تعرّضت البويضات المُلقَّحة للهرمونات المُناسبة، فإنها تُنتج ملكة أخرى.



الشكل 1-52

التَّبَرع في اللاسعات. يتكاثر هذا الحيوان اللاسع لاجنسياً عن طريق التَّبَرع. الحيوان الجديد نراه أقصى اليمين في الصورة.

الأسماك التي تمارس الأنثى أولاً (الشكل 52-2ب) يبدو أن تُغيّر الجنس يحدث تحت السيطرة الاجتماعية. هذه الأسماك عادةً تعيش في مجموعات كبيرة، حيث يقتصر التكاثر الناجح على واحد، أو على عدد قليل من الذكور الضخمة المسيطرة. إذا تمّ إزالة هذه الذكور، تتحوّل بعض الإناث الضخمة إلى ذكور مسيطرة.

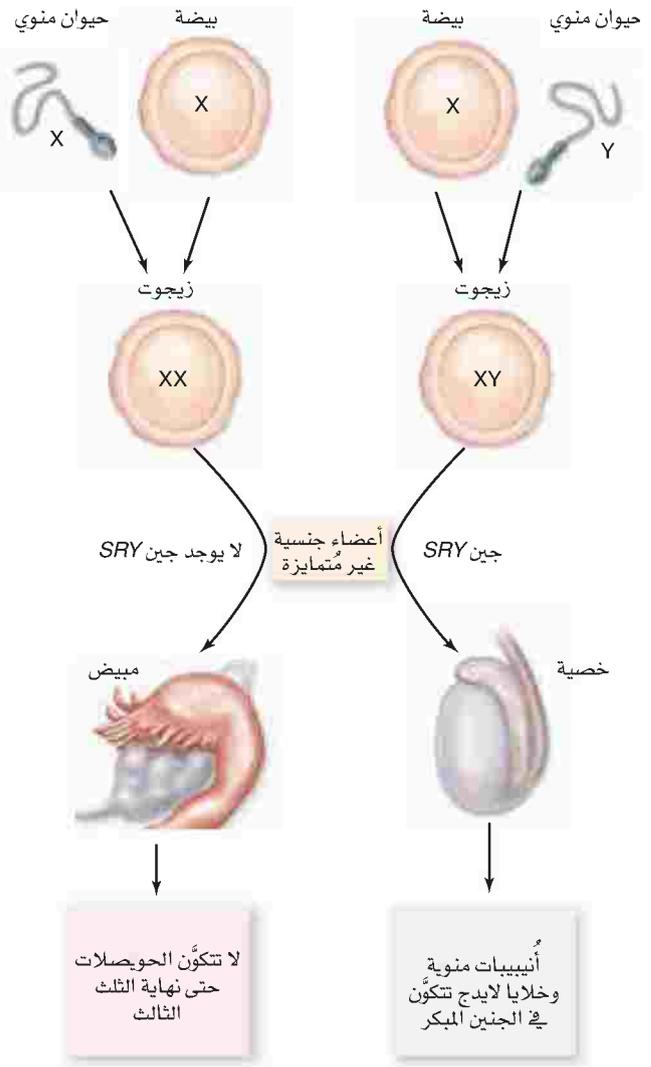
### تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين

في الأسماك التي ذُكرت، وبعض أنواع الزواحف، تُحدّث التغيّرات البيئية تغيّراً في جنس الحيوان. في الثدييات، يتحدّد الجنس في أثناء التكوين الجنيني. تكون الأجهزة التناسلية للذكر والأنثى في الإنسان مُتشابهة في أول 40 يوماً من الحمل. وخلال هذا الوقت، تُهاجر الخلايا التي ستُعطي البويضات أو الحيوانات المنوية من كيس المح إلى الأعضاء التناسلية الجنينية التي لها القابلية أن تُصبح إما مبايض في الأنثى، أو حُصى في الذكر (الشكل 52-3). لهذا السبب، يُقال: إن الأعضاء التناسلية الجنينية "غير مُتمايزة".

إذا كان الجنين ذكراً، فإنّه يحتوي على كروموسوم Y مع جين آخر يُحوّل ناتجه الأعضاء التناسلية غير المُتمايزة إلى حُصى. في الأنثى، التي تفتقد الكروموسوم Y، لا يكون الجين وناتجه من البروتينات موجودين، وعندها تتحوّل الأعضاء التناسلية غير المُتمايزة إلى مبايض. من الجينات المهمة التي تشترك في عملية تحديد الجنس جين منطقة تحديد الجنس في الكروموسوم هذا *SRY* (Sex determining region of the Y chromosome). هذا الجين محفوظ، عبر تطور المجموعات المُختلفة من الفقريات.

عندما تتكون الخصيتان في الجنين، يُفرزان هرمون التستوستيرون وهرمونات أخرى تُحفّز تكوين الأعضاء التناسلية الذكورية الخارجية والأعضاء التناسلية المُلقحة.

وإذا كان الجنين لا يحتوي على جين *SRY*، فإنّ ذلك سيؤدي إلى تكوين أعضاء تناسلية خارجية أنثوية وأعضاء مُلقحة. وبكلام آخر، فإنّ أجنة الثدييات جميعها ستُصبح إناثاً إذا لم يوجد جين *SRY*.



الشكل 52-3

تحديد الجنس في الثدييات. المنطقة المحددة للجنس في الثدييات في الكروموسوم Y تدعى *SRY*. تتكوّن الخصيتان عندما يكون كروموسوم Y وجين *SRY* موجودين؛ أما في غيابهما فتتكوّن المبايض.

إنّ التكاثر الجنسي هو الأكثر شيوعاً بين الحيوانات، ولكن الكثير من الحيوانات يتكاثر لاجنسياً بطرق منها الانشطار، والتبرعم، أو التكاثر العذري. يتضمن التكاثر الجنسي اتحاد جاميتات من أفراد مُختلفة من النوع نفسه، مع أن بعض الأنواع الخنثى تستطيع أن تُلقح نفسها.

## الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات

2-52

لوقت التكاثر، وإحدى أهم هذه الإشارات دورة القمر. فالقمر يقترب من الأرض مرّة واحدة في الشهر، وعندها، تزداد قوة جذبهِ مُسببةً ارتفاع الأمواج في المُحيط. تشعر الكثير من الأسماك البحرية بهذه التغيّرات في الأمواج، وترتبط تكاثرها وإطلاق جاميتاتها بالدورة القمرية.

عندما بدأت الفقريات في العيش على اليابسة، واجهت خطراً جديداً هو الجفاف، وهو مُشكلة شديدة التأثير في الجاميتات الصغيرة والحساسة. على اليابسة، لا يُمكن إطلاق الجاميتات قُرب بعضها؛ لأنها سريعاً ما تجفّ، وتموت. لذلك، أدى الضغط الانتخابي الكثيف إلى تطور الإخصاب الداخلي *Internal fertilization* في فقريات اليابسة (وكذلك في بعض الأسماك). هذه العملية تعني توصيل الجاميتات الذكورية مباشرة إلى داخل الجهاز التكاثري الأنثوي. وبهذه الطريقة،

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 الذكور فتُطلق حيواناتها المنوية في مياه البحر التي تحتوي على البيوض، حيث يتمّ اتحاد الجاميتات الحرة. تدعى هذه العملية الإخصاب الخارجي *External fertilization*.

وعلى الرغم من أن مياه البحر غير ضارة بالجاميتات، فإنها تساعد على تبثر الجاميتات بسرعة، لذلك يجب على الذكور والإناث إطلاق الجاميتات في الوقت نفسه تقريباً. ولهذا تُطلق أغلب الأسماك البحرية حيواناتها المنوية وبيوضها في فترات مُحدّدة وواضحة وقصيرة. بعض الأسماك تتكاثر مرة في السنة، وبعضها أكثر من مرة. يحتوي المُحيط على أدلة فصلية تتبّعها المُخلوقات بوصفها إشارات توحيد



أسماك ولودة تحمل صغارها الأحياء، والمُتحرّكة بداخل أجسامها. يُكمل الصغير تطوره داخل جسم الأم، ثم يُطلق على شكل مخلوق صغير بالغ ومُستقل. في الصورة قرش ليموني وضع توتًا قرشًا صغيرًا، ما زال مُرتبطًا مع أمه بالحبل السُري.

وبتضاد واضح مع الأسماك العظمية، يكون التلقيح في الأسماك الغضروفية داخليًا، حيثُ يقوم الذكر 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 الذكر والأنثى من خلال فتحة المذرق أو المجمع. يقوم الذكر في الضفادع والعلاجوم، بالإمساك بالأنثى، حيث يُطلق سائلًا مُحتويًا على الحيوانات المنوية نحو البيوض حال إطلاقها من الأنثى إلى الماء (الشكل 52-5).

على الرُغم من أن بيوض مُعظم البرمائيات تتطور جنينيًا في الماء، فإن هناك حالات استثنائية مثيرة للاهتمام (الشكل 52-6). ففي نوعين من الضفادع

#### الشكل 52-5

بيوض الضفدع تُلَقَّح خارجيًا. عندما تتزاوج الضفادع، يُحفِّز إمساك الذكر للأنثى إطلاق كميات كبيرة من البيوض الناضجة، ويُطلق الذكر فوقها حيواناته المنوية.



فإن التلقيح يقع في بيئة غير جافة، حتى لو كانت الحيوانات البالغة تعيش على اليابسة بشكل كامل.

### أدى الإخصاب الداخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتكوين الجنيني للإنسان

تمتلك الحيوانات التي تعيش على اليابسة ثلاث إستراتيجيات لتطور الجنين، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.

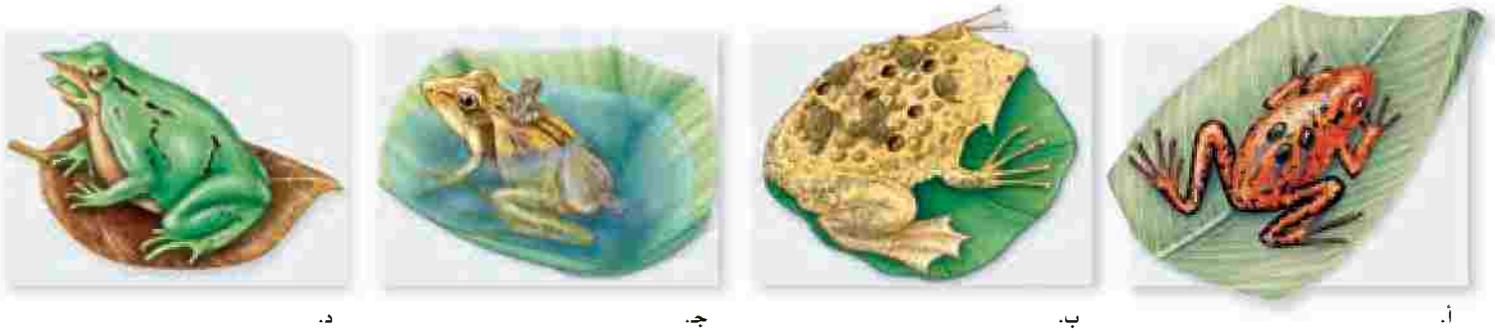
- 1. وضع البيوض Oviparity:** يحدث عند بعض الأسماك العظمية، ومُعظم الزواحف وبعض الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الثدييات، وكل الطيور. تقوم هذه المخلوقات بوضع بيوضها، بعد أن يكون تمّ تخصيبها داخليًا خارج جسم الأم لكي تكمل تكوينها الجنيني.
- 2. ولادة البيوض Ovoviviparity:** توجد عند بعض الأسماك العظمية (تضم السمكة المومس، والسمكة الفطساء، وسمك البعوض)، وبعض الأسماك الغضروفية، والكثير من الزواحف. حيث تبقى البيوض المُلقَّحة داخل الأم لتُكمل تكوينها الجنيني، ولكن الأجنة تحصل على غذائها من المَحّ الموجود في البيض. وبعد تطور المخلوق بشكل كامل تنفس البيوض، وتخرج الصغار خارج الأم.
- 3. الولادة Viviparity:** تُوجد عند مُعظم الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الزواحف، وكلّ الثدييات تقريبًا. يتطور الصغير بشكل كامل داخل الأم، ويحصل على الغذاء من دمها عبر الحبل السُريّ *Umbilical cord*، وليس عن طريق المَحّ (الشكل 52-4).

### تمتلك معظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا

بخلاف الفقريات الأخرى، أغلب الأسماك والبرمائيات تتكاثر عن طريق الإخصاب الخارجي، على الرُغم من أن الإخصاب الداخلي يحدث في بعض مجموعات الأسماك.

#### الأسماك

التلقيح في مُعظم أنواع الأسماك العظمية خارجي، وتحتوي البيوض على كمية مَحّ كافية للإبقاء على حياة الجنين مدة قصيرة. ولكن يجب على الصغار بعد انتهاء مخزون المَحّ البحث عن غذائها من المياه المُحيطة بها. التكوين الجنيني سريع، والصغار التي تعيش تتضج بسرعة. ومع أن آلاف البيوض تُلقَّح في المرة الواحدة، إلا أن الكثير من الأفراد الناتجة تتعرض لعدوى ميكروبية، أو للافتراض، والقليل ينمو، ويصل سن النضج.



الشكل 52-6

طرق مختلفة لتطور الصغار عند الضفادع. أ. ذكر ضفدع السهام، يحمل أبو ذنبية على ظهره. ب. في ضفادع سورينام الأنثى، يتطور الضفدع الصغير من بويضات موجودة في أكياس تفريخ على ظهر الإناث. ج. في الضفادع الكيسية الموجودة في أمريكا الجنوبية، تحمل الإناث اليرقات المتطورة في كيس على ظهرها. د. يتطور أبو ذنبية في ضفادع داروين إلى ضفادع صغيرة داخل كيس الصوت داخل الذكر، ويخرج عن طريق الفم.



الشكل 52-7

إيصال الحيوانات المنوية من الذكر إلى جسم الأنثى. السلاحف في الصورة هي أول الفقريات البرية التي طورت هذا النوع من التكاثر الذي يدعى الجماع، والذي يُناسب بشكل كبير الحياة البرية.



الشكل 52-8

يحتضن البطريق ذو العرف بيوضه. هذان الزوجان في مرحلة التمشيش يتبادلان حراسة العش ضمن طقوس مترفة.

مثلاً، تتطور البيوض في الأكياس الصوتية، وفي معدة الأبوين، وتخرج الضفادع الصغيرة من فم أوبوها.

تنقسم دورة التكوين عند معظم البرمائيات إلى مراحل جنينية، ومراحل يرقية، ومرحلة البلوغ. يتطور الجنين داخل البيضة مُعتمداً على المَح في غذائه. بعد فقس البيوض، تخرج اليرقة المائية، وغالباً ما تدعى باسم (أبو ذنبية)، الذي يسبح بحرية، جامعاً الغذاء مدة من الوقت. تنمو بعض أنواع أبو ذنبية في أسابيع قليلة من حجم لا يتجاوز رأس قلم رصاص لتصل إلى حجم السمكة الذهبية. وعندما تصل اليرقة حجماً كافياً، تدخل في مرحلة انتقالية، مرحلة التحول، التي ينتقل فيها المخلوق إلى مرحلة البالغ الذي يعيش على اليابسة.

### تمتلك الزواحف والطيور إخصاباً داخلياً وتضع بيوضاً

معظم الزواحف، وكل الطيور بيوضة. بعد إخصاب البيوض داخل المخلوق، توضع خارج جسم الأم لتكتمل تطورها.

#### الزواحف

يستخدم الذكر في الزواحف، كما في الكثير من الفقريات التي تستخدم التلقيح الداخلي، عضواً أنبوبياً، هو القضيب، لإدخال الحيوانات المنوية إلى داخل الأنثى بعملية تدعى الجماع (الشكل 52-7).

تضع أغلب الزواحف البيوضة بيوضها، ثم تهجره. وتكون هذه البيوض مُحاطة بقشرة جلدية تضاف إليها في أثناء مرورها بقناة البيض، ذلك الجزء من الجهاز التناسلي الأنثوي الذي يخرج من المبيض. في أنواع أخرى من الزواحف الولودة البيوضة، تتكون بيوض تتطور إلى أجنة داخل جسم الأم، والقليل من الزواحف ولودة.

#### الطيور

تُمارس كل الطيور الإخصاب الداخلي، مع أن معظم ذكور الطيور ينقصها القضيب، لكنه في معظم الطيور (مثل البجع، والنوز، والنعام)، يتسع مذرق الذكر ليعمل قضيباً.

وحال عبور البيضة قناة البيض، فإنَّ غُدداً تُفرز بروتين الألبومين (بياض البيض) والقشرة الجيرية الصلبة التي تُميز بيوض الطيور عن بيوض الزواحف. وعلى الرغم من أن الزواحف من ذوات الدم البارد، فإنَّ الطيور من ذوات الدم الحار؛ لذلك، تحتضن الطيور بيوضها لتبقيها دافئة (الشكل 52-8). الصَّغِير الذي يفقس من بيوض معظم الطيور غير قادر على الحياة من دون مُساعدة؛ لأنَّ

تختلف الأرناب والقطط عن معظم الثدييات الأخرى بأنها تحفيزية الإباضة؛ أي أنها تُنتج البويضات بالتَّحفيز. فبدلاً من أن تقوم بالإباضة بشكل دوري، تُنتج الإناث بويضات مباشرة بعد الجماع فقط، بغض النظر عن نشاطها الجنسي. ويعود السبب في ذلك إلى التَّحفيز الانعكاسي لإنتاج الهرمون المكون للجسم الأصفر. ويجعل هذا بدوره الإناث شديدة الخصوبة.

#### وحيدة المسلك، الجرابيات، والمشيميات

أقل الثدييات تطوراً، أي وحيدة المسلك **Monotremes** (مثل منقار البط)، بيوضة، مثل الزواحف التي تطورت عنها. تحتضن وحيدة المسلك صغارها داخل أعشاش (الشكل 52-19) أو داخل أكياس جرابية خاصة، ولكن الصغار التي تقفست تحصل على الحليب من غدد حليبية، وذلك بمصها لجلد الأم (بسبب عدم وجود حلمات). الثدييات الأخرى جميعها ولودة، وهي تُقسَّم إلى مجموعتين أصغر بحسب كيفية إرضاعها صغارها.

**الجرابيات Marsupials**، مجموعة تشمل الأوسوم والكنغر، تلد أجنة غير مُكتملة النمو. وتُكمل الصغار نموها داخل كيس (جراب) من جلد الأم، حيثُ تحصل على غذائها من حلمات الغُد الحليبية (الشكل 52-9ب).

الثدييات المشيمية **Placental mammals** (الشكل 52-9ج) تُبقي أطفالها داخل رحمها مدة طويلة من الزمن من أجل تطورها. تتغذى الأجنة عن طريق تركيب يُدعى المشيمة، التي تشق من غشاء الكوريون وبطانة رحم الأم. وبسبب القرب الشديد لأوعية دم الجنين وأوعية دم الأم في المشيمة، فإن الجنين يحصل على غذائه عن طريق انتشار الغذاء من دم الأم إلى دمه. وستناقش وظيفة المشيمة بالتفصيل في الفصل 53.

يحدث الإخصاب خارجياً في معظم الأسماك والبرمائيات، وداخلياً في معظم الفقريات الأخرى. معظم الزواحف والطيور جميعها بيوضة، حيثُ تضع البيوض الرهلية المحمية عن طريق الأغشية المقاومة للجفاف. تُعد الطيور من ذوات الدم الحار، ولهذا يجب أن تُحافظ على بيوضها دافئة عن طريق الحضن. الغالبية العظمى من الثدييات ولودة. قد تتكاثر الثدييات موسميًا، وتحدث دورة الشَّبَق في معظم الثدييات، ودورة الطمث في الإنسان والقردود. يحدث الإخصاب فقط في أثناء هذه الدورات. تختلف وحيدة المسلك والجرابيات، والمشيميات في تفاصيل أماكن تطور الجنين.



ج.



ب.



أ.

تكوينه الجنيني غير مُكتمل بعد. هذه الصغار تُربىها الآباء وتُغذيها إلى أن تنمو نحو النضج تدريجيًا.

إن البيوض ذات القشرة في الطيور والزواحف تُعد من أهم طرق التَّأقلم للعيش على اليابسة. فكما ذُكر في الفصل 35، تدعى هذه البيوض البيوض الرهلية **Amniotic eggs** لأن الأجنة تنمو داخل فراغ مملوء بسائل، ومُحاط بغشاء يُدعى الرهل **Amnion**. من الأغشية الجنينية المُحيطة هناك الكوريون **Chorion**، الذي يقع تحت القشرة مباشرة، وكيس المُخ **Yolk sac**، والممبار **Allantois**. إن هذه الأغشية الجنينية معًا، إضافة إلى القشرة تؤدي دورًا مُساعدًا بمقاومة الجفاف، بحيث يُمكن وضع البيوض في أماكن جافة. وعلى العكس تمامًا، تحتوي بيوض الأسماك والبرمائيات غشاء جنينيًا واحدًا، هو كيس المُخ. 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 التكاثرية للذكر ثابتة.

#### دورات التكاثر في الأنثى

تتضمن الدورات التكاثرية في الأنثى إطلاق بيضة ناضجة من المبيض بعملية تُسمى الإباضة **Ovulation**. مُعظم إناث الثدييات تكون "في وضع التَّهَيُّج الجنسي"، أو مُتقبلة للذكور من الناحية الجنسية وقت الإباضة. وتُسمى الفترة التي تتقبَّل فيها الأنثى الذكر جنسيًا الشَّبَق **Estrus**، وتُسمى دورة التكاثر هذه دورة الشَّبَق **Estrus cycle**. تتواصل الدورات التكاثرية في الأنثى حتى تحمل.

في دورة الشَّبَق لمُعظم الثدييات، تُسبب تغيُّرات في إفراز الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات (FSH) وهرمون مُكوِّن الجسم الأصفر (LH) من الفص الأمامي للغُدَّة النُخامية، تغيُّرات في تطور خلية البيضة وفي إفراز هرمونات من المبايض (الفصل 46). يمتلك الإنسان والقرد دورات طمثية **Menstrual cycles** تُشبه دورة الشَّبَق في الثدييات الأخرى في نمط إفراز الهرمونات وفي الإباضة، لكنَّها تختلف عن الثدييات الأخرى التي لها دورات شبقية بأنها تنزف عندما تسلخ بطانة الرَّحِم الداخليَّة، وتُسمى هذه العملية الطَّمث **Menstruation**، ويُمكن لهذه الثدييات ممارسة الجماع في أي وقت خلال هذه الدَّورة.

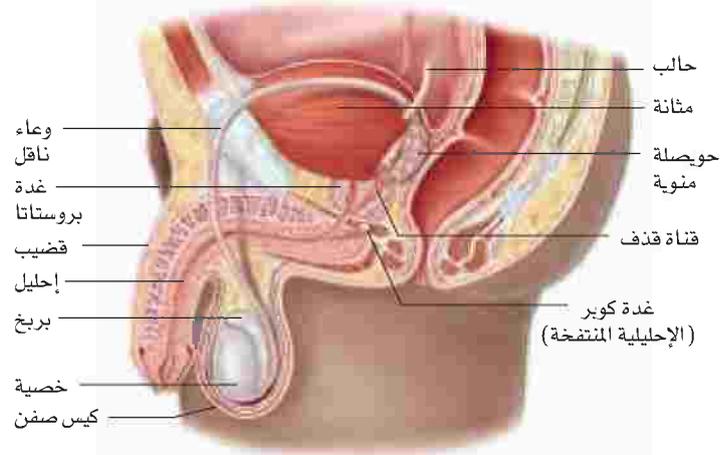
#### للشكل 52-9

التكاثر في الثدييات. أ. وحيدة المسلك، مثل منقار البط الموجود في الصورة، يضع بيوضه في العش. ب. الكيسيات (الجرابيات)، مثل الكنغر، تلد أجنة صغيرة تُكمل تطورها الجنيني داخل كيس. ج. في المشيميات، مثل هذه الغزالة، إذ يبقى الصغير داخل رحم الأم إلى فترة أطول من الوقت، ويولد مُتطورًا بشكل أكبر.

## تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

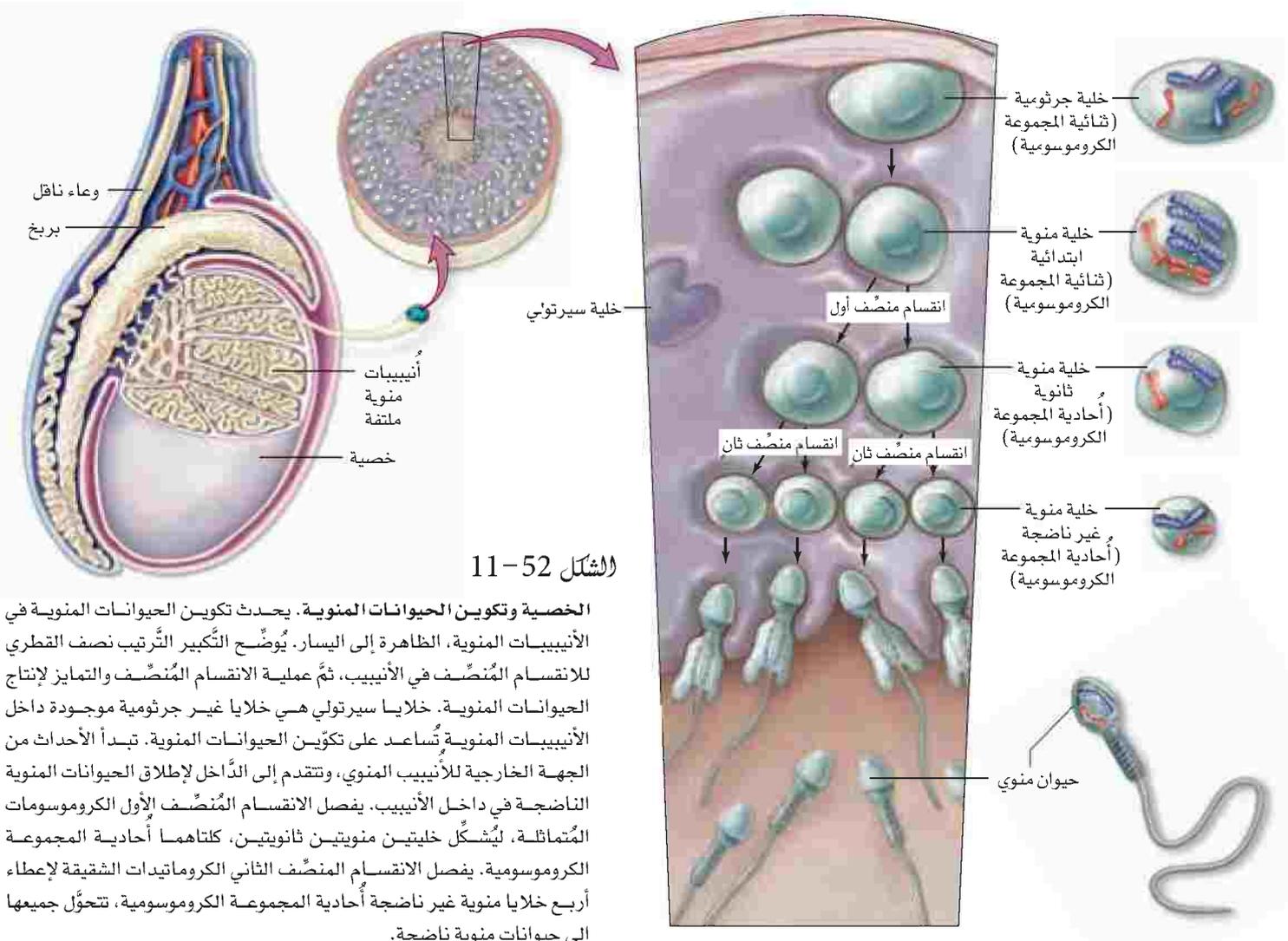
تركيب الجهاز التناسلي في ذكر الإنسان، هو التركيب نفسه لكل ذكور الثدييات، وهو موضح في (الشكل 52-10). عند تكوّن الخصيتين في جنين الإنسان، فإنها تُطوّر الأنابيب المنوية **Seminiferous tubules**، وهي أماكن تصنيع الحيوانات المنوية، إذ يبدأ تكوين هذه الأنابيب بعد نحو 43 - 50 يوماً من الحمل. وبعد 9 - 10 أسابيع، تبدأ خلايا **Leydig cells** التي تقع في النسيج البيني حول الأنابيب المنوية بإفراز هرمون التستوستيرون (وهو أهم هرمون جنسي ذكري). يُحوّل إفراز التستوستيرون خلال تكوين الجنين التراكيب غير المتمايزة إلى الأعضاء التناسلية الذكورية الخارجية، القضيب **Penis** وكيس الصفن **Scrotum**، والأخير هو كيس يحوي بداخله الخصيتين. بغياب هرمون التستوستيرون، تتحوّل هذه التراكيب إلى أعضاء تناسلية أنثوية خارجية. إن هرمون التستوستيرون مسؤول عن إظهار الصفات الذكورية الجنسية الثانوية، مثل نمو اللحية، وخشونة الصوت، ونمو شعر الجسم.

تكون كل خصية، عند الإنسان البالغ، مكوّنة أساساً من أنابيب منوية شديدة الالتواء (الشكل 52-11، يسار). ومع أن الخصيتين تتكوّنان داخل التجويف البطني، إلا أنّهما تنزلان قبل مدة قصيرة من الولادة من خلال قناة تُدعى القناة الأربية إلى داخل الصفن، الذي يُعلّقها خارج البطن. يُحافظ الصفن على



الشكل 52-10

تركيب الجهاز التناسلي الذكري في الإنسان. القضيب وكيس الصفن هما عضوا التناسل الخارجيان. الخصيتان هما الغدد التناسلية، والأعضاء الأخرى هي أعضاء جنسية مساعدة، تُساعد على إنتاج المني وقذفه.



الشكل 52-11

الخصية وتكوين الحيوانات المنوية. يحدث تكوين الحيوانات المنوية في الأنابيب المنوية، الظاهرة إلى اليسار. يوضّح التكبير الترتيب نصف القطري للانقسام المنصف في الأنبوب، ثم عملية الانقسام المنصف والتميز لإنتاج الحيوانات المنوية. خلايا سيرتولي هي خلايا غير جرثومية موجودة داخل الأنابيب المنوية تُساعد على تكوين الحيوانات المنوية. تبدأ الأحداث من الجهة الخارجية للأنبوب المنوي، وتقدم إلى الداخل لإطلاق الحيوانات المنوية الناضجة في داخل الأنبوب. يفصل الانقسام المنصف الأول الكروموسومات المتماثلة، يُشكّل خليتين منويتين ثانويتين، كلتاها أحادية المجموعة الكروموسومية. يفصل الانقسام المنصف الثاني الكروماتيدات الشقيقة لإعطاء أربع خلايا منوية غير ناضجة أحادية المجموعة الكروموسومية، تتحوّل جميعها إلى حيوانات منوية ناضجة.

الحيوانات المنوية بدرجة حرارة  $34^{\circ}$  س، وهي أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية ( $37^{\circ}$  س). تُسهم درجة الحرارة المُخفضة هذه بشكل ضروري في التطور الطبيعي للحيوانات المنوية في الإنسان.

## تنتج الحيوانات المنوية بالملايين

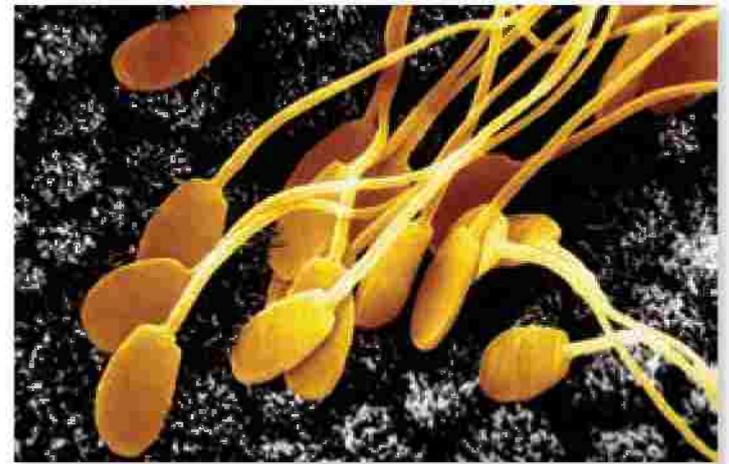
جدار الأنابيبات المنوية مُكوّن من خلايا جرثومية *Germ cells* تُدعى الخلايا المنوية الأمية أو أمهات المني *spermatogonia*، وخلايا داعمة تُدعى خلايا سيرتولي *Sertoli cells*. الخلايا الجرثومية الموجودة على السطح الخارجي للأنابيبات المنوية هي خلايا ثنائية المجموعة الكروموسومية، وهي الخلايا الوحيدة التي ستقسم انقسامًا مُنصّفًا لإعطاء الجاميتات (انظر الفصل 11)، في حين تكون الخلايا الجاميتية المُتطورة الموجودة في تجويف الأنابيبات أحادية المجموعة الكروموسومية.

## الانقسامات الخلوية المؤدية إلى تكوين حيوانات منوية

تتقسم الخلية المنوية الأمية انقسامًا مُتساويًا لإعطاء خليتين: إحداهما تدخل في الانقسام المُنصّف لإعطاء أربع خلايا تُصبح كل واحدة منها حيوانًا منويًا، أما الخلية المُتبقية من الانقسام المُتساوي فتبقى خلية منوية أمية. بهذه الطريقة، لا تنفد الخلايا المنوية الأمية في الذكور. وهكذا ينتج ما معدله 100 – 200 مليون حيوان منوي كل يوم في الذكور البالغة، ويُمكن أن يستمر الإنسان في إنتاج الحيوانات المنوية طوال فترة حياته.

تُدعى الخلايا المنوية التي تبدأ الانقسام المُنصّف الخلايا المنوية الابتدائية *Primary spermatocyte*. تحتوي هذه الخلايا في الإنسان على 23 زوجًا من الكروموسومات المُتماثلة (المجموع 46 كروموسومًا)، كل كروموسوم تم نسخه، وأصبح مُكوّنًا من كروماتيدين. في الانقسام المُنصّف الأول، تنفصل الكروموسومات المُتماثلة، فتنتج خليتان تحمّلان نصف العدد الأصلي من الكروموسومات، وتُسمّيان الخلايا المنوية الثانوية *secondary spermatocytes*. وعلى الرغم من ذلك، ما زالت الكروموسومات يتكوّن كل منها من كروماتيدين.

تبدأ الخلايا المنوية الثانوية بالانقسام المُنصّف الثاني، حيث تنفصل الكروماتيدات، وينتج عن ذلك خلايا أحادية المجموعة الكروموسومية، تُسمّى خلايا منوية غير ناضجة *Spermatids*. لهذا، يتم إنتاج أربع خلايا منوية غير ناضجة من كل خلية منوية ابتدائية (الشكل 52-11، اليمين). تُكوّن هذه الخلايا السابقة كلها النسيج الطلائّي المولد للأنابيبات المنوية؛ لأنه "يولد" الجاميتات.



أ.

للشكل 52-12

## الأنسجة الداعمة

إضافة إلى النسيج الطلائّي المولد، يحتوي جدار الأنابيب 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 الناضجة إلى حيوانات منوية ناضجة (النطف *Spermatozoa* (sperm) عن طريق ابتلاع السيتوبلازم الزائد فيها.

## تركيب الحيوان المنوي

الحيوان المنوي خلية بسيطة، تتكون من رأس، وجسم، وسوط (أو ذيل) (الشكل 52-12). يُحيط للرأس بنواة مضغوطة، وهو مُغطى بحويصلة تُسمى الجسم القمي *Acrosome*، مُشتق من أجسام جولجي. يحتوي الجسم القمي أنزيمات تُساعد على اختراق الحيوان المنوي للغلف المُحيطة بالبيضة. الجسم والذيل يُزوّدان الحيوان المنوي بقوة دافعة: داخل الذيل يُوجد سوط، وداخل الجسم يُوجد مُركز، يعمل بوصفه جسمًا قاعديًا للسوط، وتوجد ميتوكوندريا أيضًا، تولد الطاقة اللازمة لحركة السوط.

## تُساعد الأعضاء الذكورية الجنسية المُلحقة

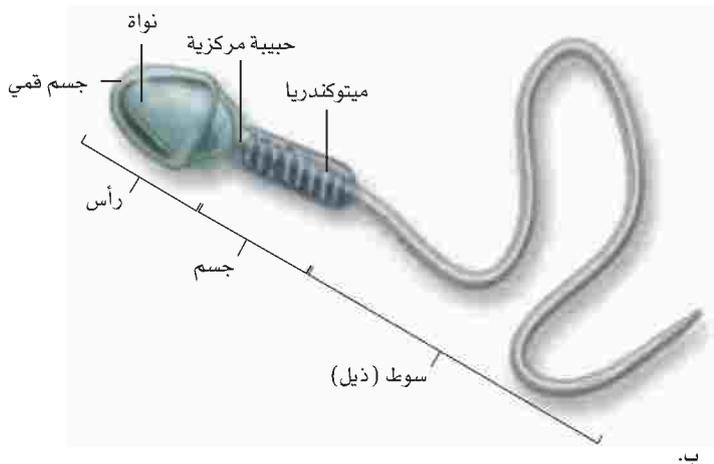
### على إيصال الحيوان المنوي

تدخل الحيوانات المنوية بعد إنتاجها في الأنابيبات المنوية، في أنبوب طويل مُلتف يُدعى البربخ *Epididymis*. ويجب أن تبقى الحيوانات المنوية هناك 18 ساعة قبل أن تُصبح مُتحرّكة. تنتقل الحيوانات المنوية من البربخ إلى أنبوب طويل آخر يُدعى الوعاء الناقل *Vas deferens*، الذي يعبر إلى تجويف البطن عن طريق القناة الأربية.

## إنتاج السائل المنوي

السائل المنوي خليط من سوائل وحيوانات منوية. يرتبط الوعاء الناقل من كل خصية مع واحدة من القنوات الخارجة من زوج من الغُدُد تُدعى الحويصلات المنوية *Seminal vesicles* (انظر الشكل 52-10)، التي تُنتج سائلًا غنيًا بالفركتوز، ويُشكّل 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



ب.

الحيوانات المنوية في الإنسان. أ. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح لُوّنت فيها الحيوانات المنوية باللون الأصفر. ب. رسم توضيحي للمُكوّنات الرئيّسة للحيوان المنوي.

## 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 الذاتي. تُطلق هذه الخلايا العصبية أكسيد النترريك (NO)، الذي يُسبب توسع شرايين القضيب. ينتفخ النسيج الانتصابي نتيجة امتلائه بالدم. هذا الضغط المُتزايد في النسيج الانتصابي يضغط على الأوردة، لهذا يندفع الدم إلى القضيب، ولكنه لا يستطيع الرجوع. تمتلك بعض الثدييات، مثل الفظ، عظمة في القضيب تسهم في صلابة القضيب عند الانتصاب، في حين لا يملك الإنسان ذلك.

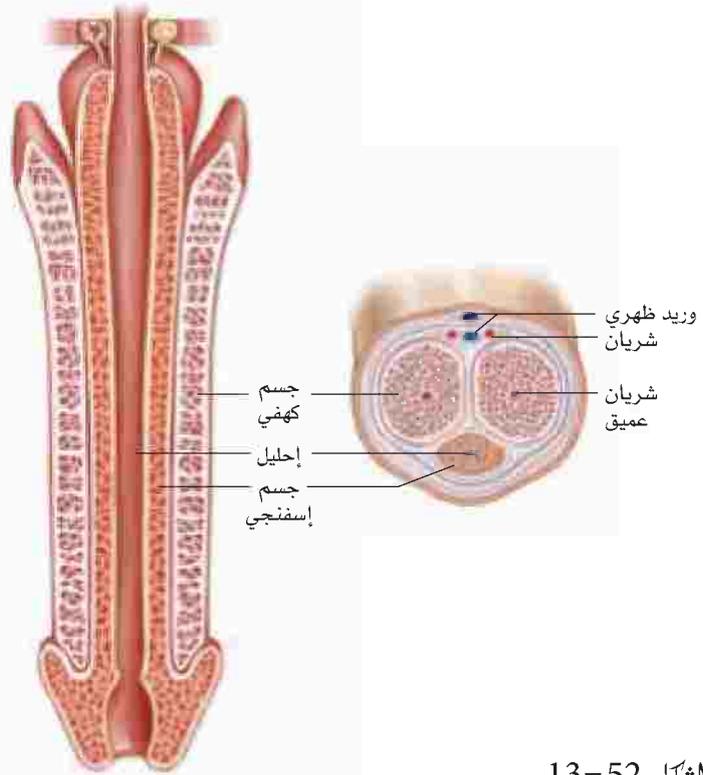
## القذف Ejaculation

يحدث القذف Ejaculation نتيجة لاستمرار الانتصاب والتَّهَيُّج، ويقذف القضيب من 2-5 مللترات من السائل المنوي المحتوي على نحو 300 مليون حيوان منوي. يحتاج الإخصاب الناجح إلى عدد كبير من الحيوانات المنوية؛ لأن الصعوبات التي يواجهها الحيوان المنوي للوصول إلى البويضة كبيرة جداً، ويجب أن يتلامس الجسم القمي لأكثر من حيوان منوي مع البويضة؛ لكي ينجح واحد منها في النفاذ إلى الدَّاخل (سوف يُناقش الإخصاب في الفصل 53). الذكور الذين يقذفون أقل من 20 مليون حيوان منوي يعدون عقماء. وعلى الرَّغم من عددها العالي، إلا أنَّ الحيوانات المنوية لا تُشكِّل إلا 1% من السائل المنوي فقط.

## تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر

كما رأيت في (الفصل 46)، يُفرز الفص الأمامي للغدة النخامية نوعين من الهرمونات المُحفِّزة للغدة التناسلية: الهرمون المُحفِّز للحويصلات (FSH) ومكوِّن الجسم الأصفر (LH). وعلى الرَّغم من تسمية هذه الهرمونات بحسب عملها في الأنثى، فهي أيضاً ضرورية لتنظيم الوظائف الجنسية الذكورية (الجدول 52-1). في الذكر، يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي التي تُسهِّل بدورها تكوين الحيوانات المنوية، أما مكوِّن الجسم الأصفر فيُنشِّط خلايا ليدج لإفراز هرمون التستوستيرون.

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 الحمص، هما غدتا كوبر (الغدد الإحليلية المنتفخة) 10% Bulbourethral glands من الإفرازات إلى السائل المنوي، وتفرزان أيضاً سوائل تُبطن الإحليل، وتُرطب مقدمة القضيب، قبل الجماع.



الشكل 52-13

مقطع عرضي (اليمين) ومقطع طولي (اليسار) للقضيب. خلال الانتصاب، تمتلئ أنسجة الجسم الكهفي بالدم لزيادة حجم القضيب. الجسم الإسفنجي يمنع انضغاط الإحليل في أثناء الانتصاب.

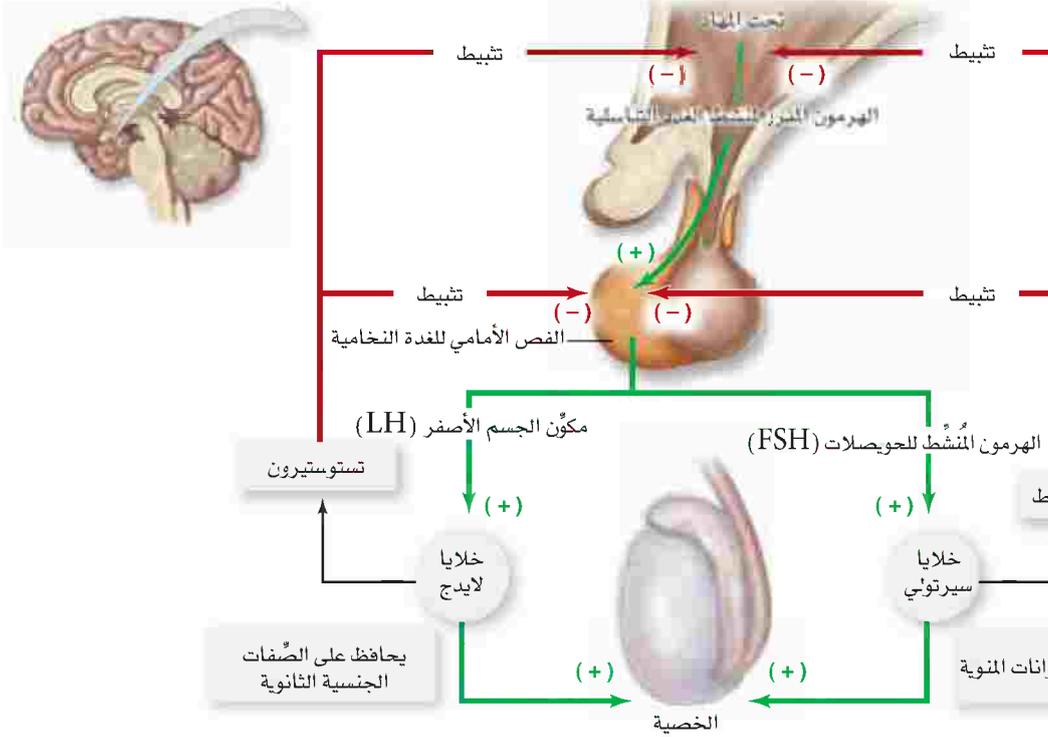
الهرمونات التكاثرية في الثدييات	الجدول 52-1
	الذكر
يُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية عبر خلايا سيرتولي.	الهرمون المُنشِّط للحويصلات
يُحفِّز إنتاج هرمون التستوستيرون عبر خلايا لايدج.	الهرمون مكوِّن الجسم الأصفر
يُحفِّز تطور الصفات الجنسية الذكورية الثانوية وظهورها، والأعضاء الجنسية المُلحقة، وتكوين الحيوانات المنوية.	تستوستيرون
	الأنثى
يُحفِّز تكوين الحويصلات المبيضية وإفراز هرمون إستراديول.	الهرمون المُنشِّط للحويصلات
تحفيز الإباضة، وتحويل الحويصلة المبيضية إلى الجسم الأصفر، وإفراز إستراديول وبروجستيرون من الجسم الأصفر.	الهرمون مكوِّن الجسم الأصفر
يُحفِّز تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى وظهورها؛ التَّحفيز الشَّهري للرَّحم من أجل الحمل.	إستراديول (إستروجين)
إكمال تحضير الرَّحم للحمل؛ يُساعد في الحفاظ على الصفات الجنسية الثانوية للأنثى.	بروجستيرون
يُحفِّز انقباض الرَّحم وخروج الحليب.	أُكسيتوسين
يُحفِّز إنتاج الحليب.	برولاكتين

أهمية التغذية الراجعة المُثبِّطة يُمكن توضيحها عند إزالة الخصيتين؛ فبغياب هرموني تستوستيرون والمثبط، يزيد إفراز المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر من الغدة النخامية كثيرًا.

يُنتج الذكر البالغ حيوانات منوية بشكل مُستمر عن طريق الانقسام غير المُنصف للخلايا المولدة المُثبِّطة للأنيبيبات المنوية المُلتفة. يتكوّن السائل المنوي من الحيوانات المنوية التي تنتجها الخصية والسائل القادم من الحويصلات المنوية وغدّة البروستاتا. يتحكّم الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات وهرمون مكون الجسم الأصفر المفرزين من الفص الأمامي للغدة النخامية في إنتاج الحيوانات المنوية وإفراز تستوستيرون من الخصيتين.

يُطبق مبدأ التغذية الراجعة المُثبِّطة للتحكم في إفراز الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر (الشكل 14-52). إذ يُحفِّز هرمون من تحت المهاد يُدعى مُفرِّز منشط الغدة التناسلية GnRH الفص الأمامي للغدة النخامية لتطلق الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر. يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي على إنتاج هرمون بروتيني يُدعى المثبط Inhibin. يقوم بتثبيط إفراز المُحفِّز للحويصلات بشكل خاص. وبشكل مُشابه، فإنّ هرمون مكون الجسم الأصفر يُحفِّز إنتاج التستوستيرون، الذي يُثبِّط بدوره إنتاج هرمون مكون الجسم الأصفر عن طريق التغذية الراجعة المُثبِّطة. بشكل مُباشر على الفص الأمامي للغدة النخامية، أو بشكل غير مُباشر بتقليل إنتاج مُفرِّز منشط الغدة التناسلية من تحت المهاد.

## الشكل 14-52



التفاعلات الهرمونية بين الخصيتين والفص الأمامي للغدة النخامية. يُفرِّز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الغدة التناسلية الذي يُحفِّز الفص الأمامي للغدة النخامية على إنتاج هرموني مكوّن الجسم الأصفر والهرمون المنشط للحويصلات. يُحفِّز مكوّن الجسم الأصفر خلايا لايدج لإنتاج هرمون تستوستيرون، الذي يشترك في تطوير الصفات الجنسية الثانوية، ويُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المنشط للحويصلات خلايا سيرتولي الموجودة في الأنبيبات المنوية؛ لتسهيل تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المنشط للحويصلات كذلك خلايا سيرتولي لإفراز الهرمون المثبط. التستوستيرون والمثبط يؤثّران سلبياً عن طريق التغذية الراجعة السالبة في إفراز هرموني مكوّن الجسم الأصفر والمنشط للحويصلات، على التوالي.

## تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

4-52

*Menarche* (دورة الطمث). يُنشّط إسترايول ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى، التي تشمل نمو الثديين وظهور شعر العانة. إضافة إلى ذلك، يقوم هرمون إسترايول مع هرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون، بالإبقاء على الأعضاء الأنثوية المُلحقة، مثل قنوات فالوب، والرّحم، والمهبل.

### عادةً، تنتج بيضة واحدة في كل دورة شهرية

عند الولادة، تحتوي مبايض الأنثى نحو مليون حويصلة، تحتوي كل منها بيضة ابتدائية **Primary oocyte** تبدأ مُبكراً في الانقسام المُنصف، ولكنها تتوقف عند الطور التمهيدي من الانقسام المُنصف الأول. وتنشط بعض الحويصلات المُحتوية على البيضة الابتدائية لتتطور خلال كل دورة شهرية. عند الإنسان، تستمر الدّورة الشهرية شهراً واحداً (أو 28 يوماً تقريباً في المعدل) ويُمكن

تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي مُوضّحة في (الشكل 15-52). على عكس الخصيتين، تتكوّن المبايض بشكل أبطأ قليلاً. فبغياب التستوستيرون، يُكوّن جنين الأنثى البظر **Clitoris** والشفرتين الكبيرتين **Labia majora** من التراكيب الجنينية نفسها التي تُنتج القضيب والصفن في الذكر. لذلك، يُمكن القول: إن البظر والقضيب، والشفرتين والصفن، تراكيب مُتماثلة. والبظر، مثل القضيب، يحتوي الجسم الكهفي، ولذلك يُمكن أن ينتصب.

تحتوي المبايض تراكيب مجهرية تُسمى 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 الرئيس، إسترايول (يُدعى أيضاً إستروجين)، الذي يُحفِّز البدء بالدّورة الشهرية



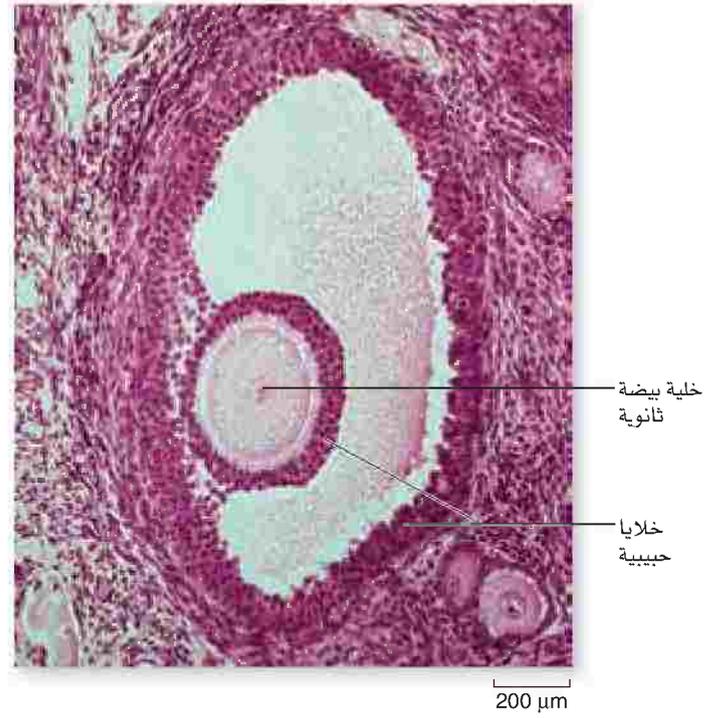
ولذلك، تحصل خلية البيضة الثانوية على مُعظم السيتوبلازم من خلية البيضة الابتدائية (انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ)، وهذا يزيد من فرصة الجنين المبكر في العيش إذا حدث لها إخصاب. أما الجسم القطبي، من ناحية أخرى، فيتحلل. تبدأ خلية البيضة الثانوية في الانقسام المُنصف الثاني، ولكنها تتوقف عند الطور الاستوائي الثاني. تخرج خلية البيضة المتوقفة على هذا الوضع من المبيض عند الإباضة، ولا تُكمل الانقسام المُنصف الثاني إلا بعد الإخصاب في قناة فالوب.

### الإباضة

إنَّ ازدياد مستوى إستراديول في الدَّم خلال الطور الحويصلي يُنشِط الفص الأمامي للغُدَّة النخامية لإفراز مكوّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة. هذا الإفراز المُفاجئ للهرمون يُسبب انفجار حويصلة جراف تامة التَّطور عند عملية الإباضة، مُطلقَةً بذلك خلية البيضة الثانوية.

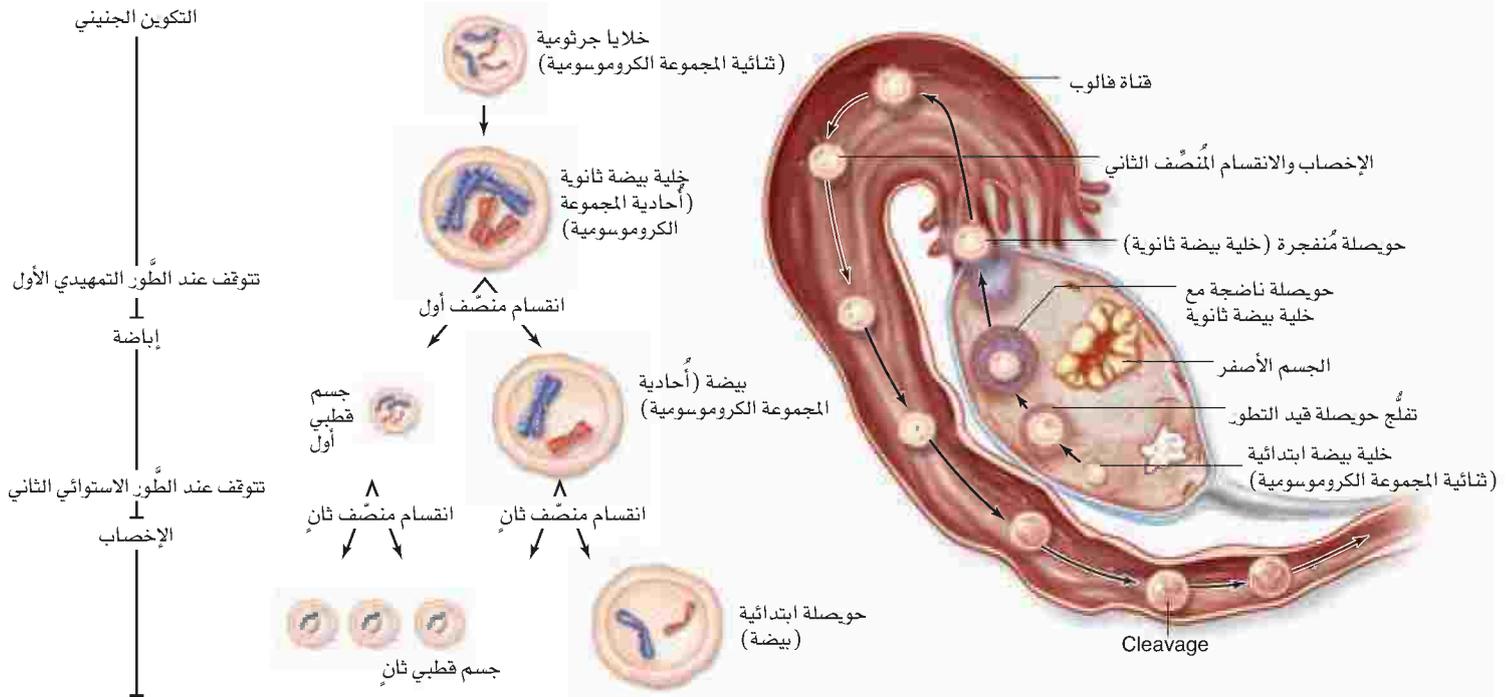
تدخل هذه الخلية المتحررة تجويف البطن بالقرب من الأهداب، أو الرِّوآند الرِّيشية المُحيطة بفتحة قناة فالوب. تسحب الخلايا الطلائية المُهَدَّبَة المُبطنَة لقناة فالوب البيضة، وتدفعها عبر القناة إلى الرَّحم.

تتحلّل البيضة بعد يوم من الإباضة إذا لم يتم تلقيحها. أما إذا لُقِّحت، فإنَّها تُكمل الانقسام المُنصف الثاني مدفوعةً بتأثير التلقيح، مُكوّنة بيضة كاملة النُّضج، وجسمًا قطبيًا ثانيًا (الشكل 52-18). يُكوّن النحام نواتي الحيوان المنوي والبيضة الرِّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية. يحدث الإخصاب عادةً في الثُلث العلوي لقناة فالوب، ويستغرق الرِّيجوت في الإنسان 3 أيام ليصل إلى الرَّحم، و2-3 أيام أخرى ليصل إلى بطانة الرحم، وينزرع فيها (الشكل 52-19).



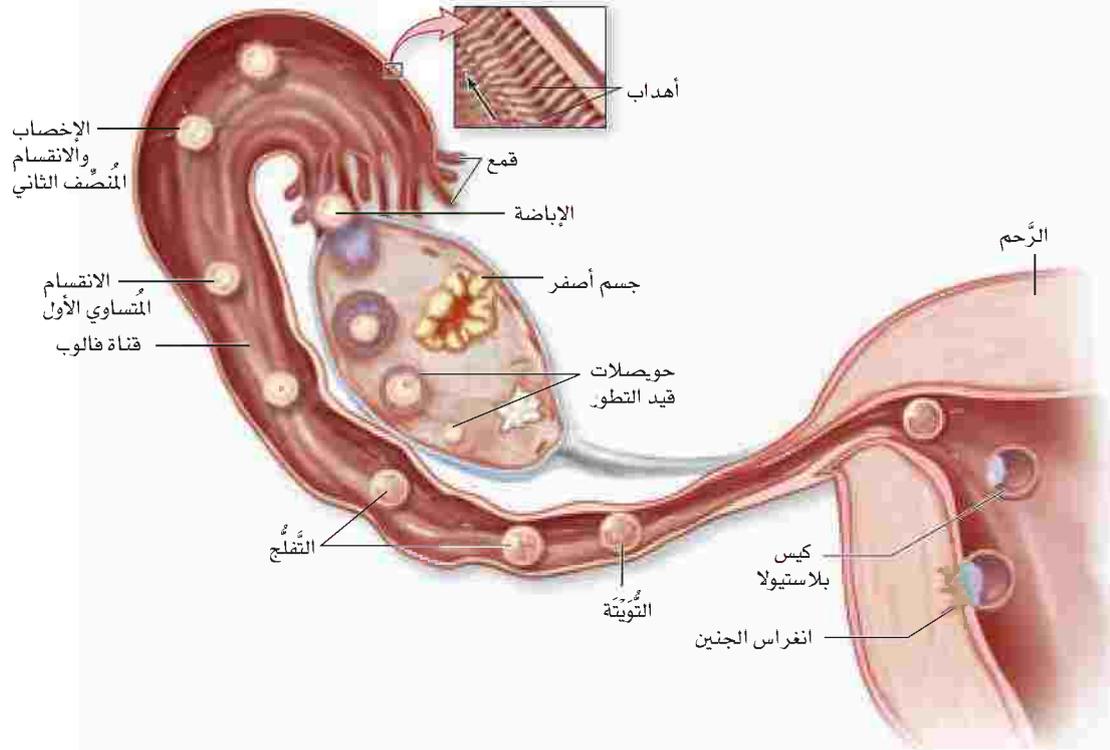
الشكل 52-17

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 يشق طريقه عبر الحلقة ليصل إلى الغشاء البلازمي لخلية البيضة الثانوية.



الشكل 52-18

أحداث الانقسام المُنصف المصاحبة لتكوين البيضة في الإنسان. خلية البيضة الابتدائية هي ثنائية المجموعة الكروموسومية. يُنتج الانقسام المُنصف الأول الجسم القطبي وخلية البيضة الثانوية، التي تُطلق في أثناء الإباضة. خلية البيضة الثانوية لا تُكمل الانقسام المُنصف الثاني إلا بعد الإخصاب؛ وهذا الانقسام يُنتج جسمًا قطبيًا ثانيًا وبيضة أحادية المجموعة الكروموسومية. يُنتج اتحاد نواة البيضة أحادية المجموعة الكروموسومية مع نواة الحيوان المنوي أحادية المجموعة الكروموسومية الرِّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.



الشكل 52-19

رحلة البويضة. تنتج خلية البويضة الثانوية داخل حويصلة، وتطلق عند الإباضة، ثم تنزل عبر قناة فالوب عن طريق أمواج من الحركة الهدبية في جدران القناة. يسافر الحيوان المنوي إلى أعلى المهبل، ويخترق خلية البويضة الثانوية، حيث تكمل الخلية الانقسام المنصف الثاني، ويحدث إخصاب البويضة الناتجة في قناة فالوب. ينقسم الزيجوت الناتج انقسامات متساوية داخل القناة، وعند وصوله الرحم، يكون على شكل كيس بلاستيولا. ينغرس الزيجوت في جدار الرحم، حيث يكمل تطوره. (تم تكبير البويضة والمراحل المختلفة للتوضيح).

### طور الجسم الأصفر

بعد الإباضة، يكمل التحفيز بهرمون مكوّن الجسم الأصفر نمو ما تبقى من حويصلة جراف لتشكل تركيباً 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 الدم بوصفها تغذية راجعة مُنبطة سلبية على إنتاج هرموني محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر من الفص الأمامي للغدة النخامية (الشكل 52-16). التأثير التثبيطي لهرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في طور الجسم الأصفر معاكس للتحفيز الذي يحدثه إستراديول على مكوّن الجسم الأصفر في منتصف الدورة، والذي أدى إلى الإباضة. يعمل التأثير التثبيطي لإستراديول وبروجستيرون بعد الإباضة بوصفهما مانع حمل طبيعياً، إذ يمنعان تطور المزيد من الحويصلات وعملية الإباضة المستمرة.

الأصفر إلى انخفاض في مستويات إستراديول وبروجستيرون في الدم بنهاية طور الجسم الأصفر، ما يؤدي إلى انسلاخ بطانة الرحم بعملية يُرافقتها نزيف. يشكل هذا ما يُعرف بالطمث، والجزء من الدورة الذي يقع فيه الطمث (النزيف) يُسمى **طور الطمث Menstrual phase** لبطانة الرحم.

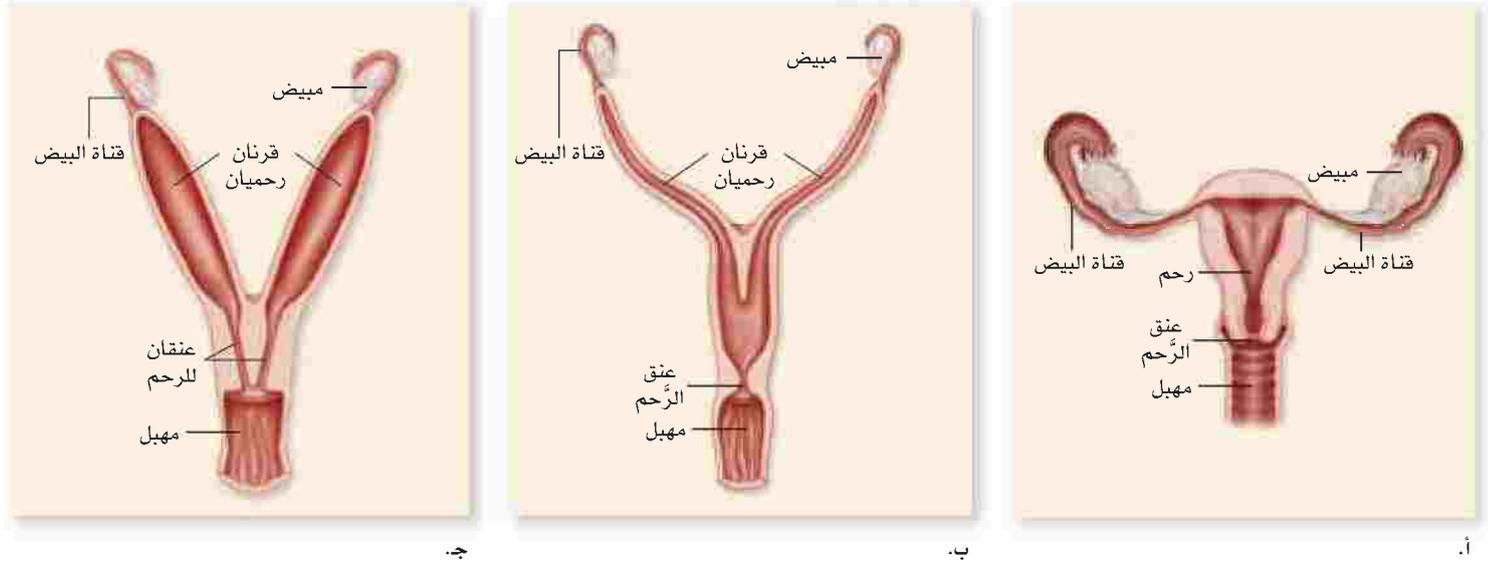
إذا أُخصبت البويضة الخارجة من المبيض، فإن عملية انحلال الجسم الأصفر والطمث الناتج عن ذلك لا يحدثان بسبب وجود الجنين الجديد. يحدث هذا بسبب إفراز الهرمون المنشط للغدة التناسلية الكوريوني البشري **(hCG) human chorionic gonadotropin**، وهو هرمون شبيه بمكوّن الجسم الأصفر ينتج من الغشاء الكوريوني للجنين. بالمحافظة على وجود الجسم الأصفر، فإن هرمون **hCG** يُحافظ على تركيز عالٍ من هرموني إستراديول وبروجستيرون اللذين يمنعان الطمث، الذي ينهي الحمل. ولأنّ هرمون **hCG** يأتي من الغشاء الكوريوني للجنيني، وليس من الأم، فإنه الهرمون الذي يتمّ اختبار وجوده في فحص الحمل.

### التدبيبات ذات دورة الشبق

الطمث غير موجود في هذه التدبيبات. وعلى الرغم من أنّها تُكوّن خلايا مُنسلخة بشكل دوري من بطانة الرحم، فإنها لا تتزف في هذه العملية. تقسم الدورة إلى أربع مراحل: قبل الشبق، والشبق، وبعد الشبق، وانتهاء الشبق، وهذه المراحل تُقابل مراحل نمو بطانة الرحم، ومُنتصف الدورة، والإفراز، والطمث التي تحدث في دورة الطمث.

خلال طور الجسم الأصفر، يؤدي خليط إستراديول وبروجستيرون إلى جعل بطانة الرحم وعائية، وغُدية، وغنية بحبيبات الجلّاي كوجين. وبسبب المظهر والوظيفة الغُدية لبطانة الرحم، فإنّ هذا الجزء من الدورة يُسمى **الطور الإفرازي Secretory phase** لبطانة الرحم. وهذه التغيرات تُحضّر الرحم لانغراس الجنين.

عند عدم حصول الإخصاب، يتحلل الجسم الأصفر بسبب انخفاض مستويات هرموني محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر، عند قرب نهاية طور الجسم الأصفر. يعمل إستراديول وبروجستيرون، الناتجان عن الجسم الأصفر، على تثبيط إفراز مكوّن الجسم الأصفر، اللازم لبقائه. يُؤدي اختفاء الجسم



الشكل 52-20

مقارنة بين الأرحام في الثدييات. أ. الإنسان والرئيسيات الأخرى؛ ب. القطط والكلاب والأبقار؛ ج. الجرذان والفئران والأرانب.

تمتلك بعض الثدييات الأخرى غير الرئيسيات أجهزة تكاثرية أنتوية أكثر تعقيداً، حيث ينقسم جزء من الرحم ليُشكّل "قروناً" رحمية، كل منها يصل إلى قناة بيض (الشكل 52-20 ب، ج). القطط، والكلاب، والأبقار، مثلاً، لها عنق رحمي واحد، وقرنان رحميان يفصلهما جدار. الجرايبات، مثل الأيوسوم، فيها انفصال أكبر، لها قرنان رحميان مُنفصلان، بعنقين رحميين، ومهبلين. تمتلك ذكور الحيوانات الجرايبية قضييماً على شكل شوكة يُمكن له أن يدخل كلا المهبلين في الوقت نفسه.

خلال كل دورة شهرية، تتكوّن حويصلات مبيضية عدّة تحت تأثير تحفيز هرمون محفّز تكوين الحويصلات، متوجّهة هذا بإباضة حويصلة واحدة تحت تأثير مكوّن الجسم الأصفر. خلال طوري الحويصلة والجسم الأصفر، تُنشّط هرمونات تفرزها المبايض تكوّن بطانة الرحم، حيث يتمكّن الجنين من الانغراس إذا حدث الإخصاب. تنطلق خلية البيضة الثانوية من المبيض عند الإباضة، وتكتمل الانقسام الثاني فقط إذا تمّ إخصابها.

## تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلقحة الحيوانات المنوية وتوفر الغذاء والحماية للجنين

تنقل قنوات فالوب Fallopian tubes (تُسمّى أيضاً قنوات الرحم أو قنوات البيض) البويضات من المبايض إلى الرحم. الرحم Uterus في الإنسان عضو عضلي يُشبه شكل ثمرة الإجاص المقلوبة، وهو يضيق لإعطاء عنق الرحم Cervix، الذي يقود إلى المهبل Vagina (الشكل 52-22 أ).

يُعطي مدخل المهبل بغشاء يُسمّى غشاء البكارة Hymen. وهذا الغشاء يُمرّق عند أول لقاء جنسي، ما يجعل هذا أول لقاء جنسي مؤلماً.

خلال الإثارة الجنسية، تمتلئ الشفرتان الصغيرتان، والبظر، والمهبل كلها بالدم، مثل عملية الانتصاب عند الذكر. يحتوي البظر على نهايات عصبية بكميات كبيرة، ولذلك فهو أكثر جزء حساس، وهو الأكثر إستجابة للتّهيج الجنسي. خلال التّهيج الجنسي، تُفرز عدّة تقع بجانب فتحة المهبل تُسمّى غدد بارثولين، سائلاً يُرطب، ويُسهّل عملية دخول القضيب. القذف من الذكر يُدخل الحيوانات المنوية التي تسبح بعيداً عن المهبل لتصل إلى قناة فالوب لتلتقي مع خلية البيضة الثانوية ليتمّ الإخصاب.

## موانع الحمل وعلاج العقم

5-52

الجماع جزء مهم من حياة الإنسان العاطفية، ومع هذا ليس كل الأزواج لديهم الرغبة في الإنجاب في كل عملية جماع. خلال التاريخ، حاولت الشعوب والحضارات التّحكّم في التكاثر دون منع اللقاه الجنسي. وتُسمّى عمليات منع الحمل تنظيم الحمل Birth control. من ناحية فسيولوجية، لا يبدأ الحمل بعد الإخصاب، إنّما بعد أسبوع من الانغراس التّاجح. تُسمّى طرق تنظيم الحمل التي تعمل قبل الانغراس عادةً منع الحمل Contraception.

في معظم الفقرات، يرتبط الجماع بالتكاثر فقط. الرّدود الانعكاسية التي تحدث في الأنثى تُحدّد التقبّل الجنسي في فترات الدّورة الجنسية، عندما تكون خصبة. في الإنسان وأنواع قليلة من القردة، تستطيع الأنثى تقبل الجنس في أي وقت من الدّورة الجنسية، هذه القابلية المطولة لها وظيفة مهمة ثانية؛ إنها تقوّي الارتباط والعلاقة العاطفية بين الفردين.

وعلى العكس، هناك أزواج يرغبون في الحمل، ولكنهم لأسباب عدة لا يحصلون على الحمل، هذه الحالة تُسمى العقم **Infertility**. وقد طُوِّرت تقنيات لمُساعدة مثل هؤلاء الأزواج للحصول على الأولاد.

### تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس

تُتبع عادة طرق عدّة، 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 اعتياداً لمنع الحمل طريقة الامتناع عن الجماع **Abstinence**، أي عدم إقامة علاقات جنسية أبداً. تُعدّ هذه الطريقة من أكثر الطرق نجاحاً بين طرق منع الحمل جميعها، ولكنها الأقل استعمالاً؛ لأنّ الامتناع عن الجماع صعب، ولا يُمكن لأحد أن يتحمّله. إن الدافع لعملية الجماع لا يُقاوم، ويحدث كثير من الحمل بسبب عدم القدرة على التقييد بهذه الطريقة.

#### حجز الحيوانات المنوية

إذا لم يصل الحيوان المنوي إلى الرَّحم، فإنّ الإخصاب لا يتم. أحد الطُّرق لمنع وصول الحيوان المنوي هو بإحاطة القضيب أو تغليفه بغشاء رقيق، هو الواقي الذكري **Condom**. بعض الذكور لا يُحبذون استعمال هذه الطريقة؛ لأنّها تُقلّل الإحساس بالمتعة في أثناء الجماع. من ناحية المبدأ، هذه الطريقة سهلة التطبيق،

ولا يُمكن خرقها، لكنها من الناحية العملية ذات نسبة فشل تتراوح من 3-15% بسبب الاستخدام الخاطئ للواقي الذكري، أو بسبب عيب في الواقي نفسه. وعلى الرغم من ذلك، فإنّ هذه الطريقة من أكثر الطرق استعمالاً 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 الرَّحم هي بوضع غطاء على عنق الرَّحم. الغطاء يُمكن أن يكون غطاء عنق رحم **Cervical cap** محكم الإغلاق، يُلبس أياً من عدة، أو قبة مطاطية تُسمى الحجاب الحاجز **Diaphragm**، توضع قبل الجماع. وبسبب الاختلاف في أبعاد عنق الرحم يجب ملاءمة غطاء عنق الرحم أو الحجاب الحاجز، على أن يُستشارَ الطبيب أولاً. 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 مباشرة، قبل أن يدخل الحيوان المنوي إلى الرَّحم. هذه الطريقة تُسمى الدُّش المهبلي **Douche**. طريقة الدُّش المهبلي طريقة صعبة؛ لأنّها تتطلب الاندفاع نحو الحمام مباشرة بعد القذف، ويلزمها غسل جيد للمهبل. ويمكن أن تزيد عملية الدُّش المهبلي، في الحقيقة، من فرصة الحمل؛ لأنّها تدفع الحيوان المنوي أعلى المهبل نحو الرَّحم، ولهذا فإنّ نسبة فشل هذه الطريقة 40%.



ب



أ



د



ج

الشكل 52-21

أربع طرق شائعة لتنظيم النسل. أ. الواقي الذكري؛ ب. الحاجز والهلام القاتل للحيوانات المنوية؛ ج. أقراص منع الحمل؛ د. مدروكسي بروجستيرون.

الجدول 2-52		طرق تنظيم النسل		
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، اعتماداً على النوع	مريحة؛ فعالة بشكل كبير؛ تُوفّر بشكل كبير فوائد صحية ليست ذات علاقة بالحمل، مثل الحماية من سرطانات المبيض وبطانة الرحم.	يجب أن تُؤخذ بانتظام؛ تأثيرات جانبية طفيفة تَمّ التقليل منها في التراكيب الجديدة؛ لا تُعطى للنساء المعرضات لأخطار أمراض القلب (غالبًا المُدخّنات فوق عمر 35 عامًا).
الواقي الذكري	غشاء رقيق للقبض 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 نامعة تغطي مدخل الرحم؛ تمنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البليضة، تحمل قاتلات منوية.	4 - 25	لا تُوجد لها آثار جانبية خطيرة؛ يُعتمد عليها إذا استخدمت بشكل صحيح؛ تُوفّر حماية من انتقال الأمراض الجنسية وسرطان عنق الرحم.	تحتاج إلى الحذر عند تركيبها، تُسبب الانزعاج عند وضعها وإزالتها؛ يُمكن لها أن تنزلق في أثناء الجماع.
أدوات داخل الرحم	أداة بلاستيكية أو معدنية توضع في الرحم، تمنع الانغراس؛ بعضها يحتوي نحاسًا، وبعضها يُطلق هرمونات.	1 - 5	مريحة، فعالة؛ لا تُستبدل بشكل مُتكرّر.	يُمكن أن تُسبب نزيفًا زائدًا في أثناء الطمث وألمًا؛ خطورة ثقبها، العدوى، طردها للخارج، أمراض والتهابات الحوض، والعقم؛ لا ينصح بها للإناث الراغبات في الحمل مستقبلاً، خطر في حالة الحمل.
غطاء عنق الرحم	حاجز صغير يُغطي عنق الرحم بإحكام، يمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى البليضة، ويحمل قاتلات للحيوانات المنوية.	الاحتمالية شبيهة بالحاجز	لا توجد أعراض جانبية خطيرة؛ فعالة؛ يمكن أن تبقى في مكانها بشكل أطول من الحاجز.	مشكلات في عمليات تركيبه وإدخاله؛ يأتي بأحجام مُحدّدة.
الرغوة، والكريمات، والهلام، وتحاميل المهبل	قاتلات حيوانات منوية كيميائية تدخل داخل المهبل قبل الجماع؛ لمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى الرحم.	10 - 25	يُمكن أن يستخدمها أي فرد غير مُتحمّس لها؛ تمنع من الإصابة ببعض الأمراض التي تنتقل جنسيًا؛ 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 جراحيًا تحت الجلد، وتُطلق 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 منتظمة، 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 الدّراسات على الحيوانات تقترح أنّه يمكن أن يُسبب السرطان، على الرّغم من أن الدّراسات على الإنسان مُشجّعة؛ حدوث نزيف طمّشي شديد أحيانًا.

\* نسبة الفشل عبّر عنها كحمل حدث لكل 100 مستخدم فعلي/ سنة

المصدر: النشرة الأمريكية للعقم والأمراض النسائية؛ موانع الحمل، كتيب تثقيف المريض، عدد AP005، واشنطن، دس، 1990.

تأخذ المرأة هذه الأقراص مدة 3 أسابيع من بدء الدورة؛ وفي الأسبوع الرابع، تأخذ أقراصًا خالية من الهرمونات، فيسمح ذلك بانخفاض مستويات الهرمونات في الدم، ويحدث الطمث.

منع الحمل عن طريق الفم يُعدّ وسيلة مهمة وفعّالة لتنظيم النسل، 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 تمّ تقليل هذه الآثار بالأنواع الجديدة من الأقراص، التي تحتوي إستروجين أقل، وشبهات أخرى بالبروجستيرون. فضلًا عن ذلك، هذه الأقراص الجديدة لها فوائد صحية، حيث إنّها تُقلّل من أخطار الإصابة بسرطان المبيض والرحم وأمراض القلب، وهشاشة العظام (في النساء المتقدمات في العمر). وعلى الرغم من ذلك، فإن هذه الأقراص تزيد من خطر الإصابة بسرطان الثدي وعنق الرحم.

الطريقة البديلة هي إتلاف الحيوانات المنوية بعد دخولها المهبل باستخدام مواد قاتلة للحيوانات المنوية، أو الهلام، أو الرغوة. 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 المتحدة، 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، فإنّ هذين الهرمونين يعملان عن طريق التّغذية الرّاجعة المُثبّطة على تثبيط إفراز هرموني محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر خلال طور الجسم الأصفر من دورة الإباضة، وهذا يمنع من ثم تكوّن الحويصلة والإباضة. كذلك تُسبب هذه الهرمونات بناء بطانة الرحم. الهرمونات في أقراص منع الحمل لها تأثير مشابه. ولأن هذه الأقراص تمنع الإباضة، فإنّه لا توجد بويضات للإخصاب.

تزداد الخطورة من استخدام أقراص منع الحمل عند النساء المدخنات، وتزداد أكثر عند المدخنات فوق سن 35. إن الشائع حالياً بين النساء، هو أن فوائد الأقراص الصحية أكثر من أضرارها. وعلى الرغم من ذلك، يجب على الطبيب مساعدة كل امرأة في تحديد أضرار الأقراص المانعة للحمل ومنافعها.

### منع انغراس الجنين

إن إدخال أداة داخل الرحم (IUD) Intrauterine device، مثل اللولب أو أي أداة ذات شكل غير منتظم، يؤدي دوراً ناجحاً في منع الحمل؛ لأن التهيج الذي تحدثه يمنع الانغراس. نسبة فشل الوسائل داخل الرحمية هي من 1 - 5%. تعكس درجة فعاليتها العالية استعمالها بكثرة؛ حيث إنها يمكن أن تُسسى، بعد إدخالها الرحم. يكمن عيب هذه الطريقة الشديد في أن ثلث النساء المُستخدِمات لها يُعانيان مغصاً وآلاماً، وفي بعض الأحيان يتعرَّضن إلى نزف من الرحم، ولهذا عليهن التخلص منها. وإن هناك خوفاً من احتمال عدوى الرحم 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 حيوب منع الحمل بخمسين ضعفاً، 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 الطريقة بانتظام، بل بوصفها طريقة طارئة لمنع الحمل.

### التعقيم

التعقيم Sterilization طريقة يتم فيها قطع جراحي لجزء من الأنابيب التي تنقل الجامينات من أعضاء التناسل (الشكل 52-22). هذه الطريقة فعالة 100% تقريباً لمنع الحمل. يمكن إجراء التعقيم في الذكور أو الإناث، إذ إن هذا يمنع الحيوانات المنوية من الدخول إلى السائل المنوي في الذكور، ويمنع البويضة من الوصول إلى الرحم عند الإناث.

في الرجال، يتم التعقيم بإزالة جزء من الوعاء الناقل من كل خصية، ومن ثم ربطه. العملية مشابهة، عند النساء، وتسمى الربط الأنبوبي، وهي تتضمن قطع جزء من قناتي فالوب ثم ربط القناة بعد ذلك. في حالات نادرة جداً، يحدث إعادة ربط الأنابيب المقطوعة مع بعضها، وهذا يعيد القدرة الإنجابية. هذا الأمر أكثر شيوعاً عند الذكور، إلا أنه يحدث عند الجنسين بمعدلات منخفضة جداً، ما يُفسر عدم نجاح هذه العملية 100%.

### يحدث العقم عند الذكور والإناث

يُعرف العقم Infertility بأنه عدم الحمل بعد 12 شهراً من العلاقة الزوجية دون أي استخدام لموانع الحمل. يعود 40% من أسباب العقم إلى الرجل، 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 لتتعلمه عن العقم عند الإنسان.

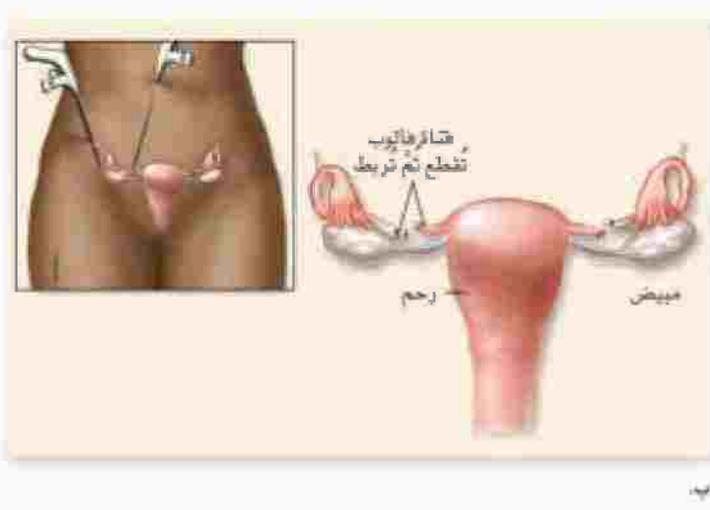
### العقم عند الإناث

يحدث العقم عند الإناث بسبب حدوث فشل في أي مرحلة من إنتاج البويضة، إلى انغراس الرُجوجوت. إن أهم المشكلات تنشأ من فشل الإباضة، ومن حدوث بعض أنواع الانسداد الميكانيكي الذي يمنع الإخصاب أو الانغراس.

إن أهم مُسبب للعقم عالمياً هو مرض التهاب الحوضي. يحدث هذا المرض بسبب عدوى بكتيرية بأنواع مختلفة من البكتيريا تُسبب إغلاق قناة فالوب. يُسبب هذا منع مرور الحيوانات المنوية، وانتقال البويضة المُخصَّبة إلى الرحم.

إن التهاب بطانة الرحم، أو وجود نسيج بطانة رحم خارجي شاذ، يُسبب العقم بألية تُشبه ما يحدث بمرض التهاب الحوضي. يستجيب الجسم لهذا النسيج الخارجي بإحاطته بنسيج ندبي يمنع نقل البويضات إلى الرحم.

من الأسباب الأخرى للعقم هو عمر الأنثى، أو انتهاء عمل المبيض المُبكر. 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 النسل من خلال التعقيم. أ. قطع الوعاء الناقل؛ (ب) ربط الأنابيب.

عن إنتاج البويضات قبل سن 40، فإن هذا يُعدّ تشخيصًا لمرض انتهاء عمل المبيض المُبكر.

إن عدم انتظام التحكم الهرموني في الإباضة الذي تمّ 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 الغُدّة التناسلية الناتج عن نقص مفرز منشط الغُدّة التناسلية. يحدث هذا بسبب تلف في تحت المهاد أو الغُدّة النخامية، أو بأي مرض يُمكن أن يُؤثر في المُستويات الطبيعية لهرمونات تحت المهاد. فمثلًا، السُّكري، أو أمراض الغُدّة الدرّيقية، أو زيادة إنتاج الأندروجينات من الغدة الكظرية تُؤثر كلها في التَغذية الرَّاجعة الهرمونية لتحت المهاد، ويمكن أن تُسبب خللًا في وظيفة تحت المهاد الطبيعية، وهذا يؤدي بدوره إلى نقص مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية، ويؤدي إلى العقم.

يحدث الخلل الهرموني أيضًا في طور الجسم الأصفر. إن انخفاض مستويات هرمون بروجسترون خلال طور الجسم الأصفر يُقلّل 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 الذكور

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. يحلّل السائل المنوي من ناحية عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وشكلها.

قد يعود سبب العقم عند الرِّجال إلى رد الفعل المناعي الذاتي تجاه الحيوانات المنوية، ما يؤدي إلى خسارة الحيوانات المنوية، إضافة إلى إصابة الغُدّة المسؤولة عن إنتاج السائل المنوي. قد يُسبب تلف الوعاء الناقل والأنابيب المنوية العقم أيضًا. ويمكن أن يشكل أي خلل في عملية نضج الحيوانات المنوية سببًا مُحتملًا للعقم.

ومع كل هذه الأسباب، فإن 5% من الرِّجال يُعانون العقم مجهول الأسباب، الذي يُمكن تعليقه بالأسباب الوراثية، حيث إن الأعداد المتأثرة تبدو متماثلة في العالم كله على الرغم من اختلاف البيئة. وفي دراسات على ذبابة الفاكهة، تبين وجود أكثر من 1500 جين مسؤول عن العقم في الذكور، 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 المُتبّع هو ذلك الذي يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في أن

معًا في أثناء الدّورة الشهرية العادية. وبسبب 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 مُبتطًا تنافسيًا لمُستقبلات الإستروجين. هذا يُؤثر من ثم في الدّورة الرَّاجعة السالبة المُتحكّمة في إنتاج إستراديول من المبايض، ما يؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن 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 التناسلي 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 اصطناعيًا بتقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب (GIFT) Gametic intrafallopian transfer.

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 تحقّقه. في هذه الطريقة، يتم الإخصاب خارج الرَّحم أو داخل أنابيب الاختيار (IVF) In vitro fertilization ثم يُنقل الجنين Embryo transfer إلى الرَّحم. وإذا لم يتمكن الحيوان المنوي من إخصاب البيضة بنجاح في أنابيب الاختيار، فإنّ الحيوان المنوي يُحقن داخل البيضة بعملية تُسمّى التطعيم المجهري للبيضة بالحيوانات المنوية Intracytoplasmic sperm injection (ICSI).

تُعدّ الولادات المُتعدّدة 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 نُقلّل من عدد الأجنة المنقولة ونجّد 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 تمّ إنتاجهم عن طريق الإخصاب داخل الأنابيب. فإذا لم تنجح عملية انغراس الجنين الأول، فإنّ جنينًا آخر يُمكن إذاً نقله فيما بعد.

يُمكن منع الحمل بطرق عدة. تشمل هذه الطرق: الامتناع عن الجماع، وحواجز الحمل، والمانع الهرموني، وعمليات التَّعقيم. يُمكن معالجة العقم عن طريق الهرمونات المحفّزة للإباضة، أو عن طريق التقنيات المُساعدة على التكاثر. تشمل هذه التَّقنيات الإخصاب داخل الأنابيب، وحقن الحيوان المنوي داخل سيتوبلازم البيضة.

## 1-52 إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان

- على الرغم من أن معظم الحيوانات تتكاثر جنسيًا، فإن هذه ليست الطريقة الوحيدة للتكاثر.
- يتطلب التكاثر الجنسي إنتاج جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية - بيضة وحيوان منوي - عن طريق الانقسام المتساوي، التي تتحد بعملية الإخصاب لإعطاء زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.
- يُنتج التكاثر اللاجنسي نسلاً له جينات الخلية الأبوية نفسها.
- تتكاثر البكتيريا وحيدة الخلية بالانشطار، وتتكاثر اللاسعات بالتبرعم، حيث ينفصل فيها جزء لينمو إلى مخلوق جديد مطابق.
- في التكاثر العذري، تُنتج الأم أنسلاً من بيضة غير مُلقحة. التكاثر العذري شائع في المفصليات وبعض جماعات السحالي الصغيرة.
- يُعدّ التخصب طريقة من طرق التكاثر اللاجنسي، حيث إن المبايض والخصى توجد في المخلوق نفسه، ولكن ليس من الضروري أن تلتقح نفسها.
- يُمكن أن يكون التخصب في الوقت نفسه أو بشكل مُتعاقب.
- في بعض الحيوانات، يتم تحديد الجنس بتحكّم من البيئة، ولكن في الإنسان يتم التحكم فيه جينيًا.
- إذا كان الجنين يحتوي على Y كروموسوم، الذي يحمل جين SRY، فإنّ الجنين يتطور إلى ذكر، والجنين الذي لا يحتوي على هذا الجين، يتطور إلى أنثى (الشكل 3-52).

## 2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني في الفقريات

- الإخصاب الداخلي شائع على اليابسة بسبب تهديد الجفاف، لكن الإخصاب الخارجي شائع في المخلوقات المائية.
- يؤدي الإخصاب الداخلي إلى وجود ثلاثة أشكال من التكوين الجنيني، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.
- تتكاثر معظم الأسماك، وكذلك البرمائيات عن طريق الإخصاب الخارجي، أما الزواحف والطيور فتستخدم الإخصاب الداخلي، وهي بيوضة.
- تتطور أجنة الزواحف والطيور داخل تجويف مليء بالسائل، ومحاط بالرهل وأغشية جنينية خارجية أخرى، وتعمل القشرة على منع الجفاف.
- الثدييات وُلودة، وتتكاثر في أوقات مختلفة من السنة.
- مُعظم الثدييات لها دورة شبق، لكن الرئيسيات لديها دورة شهرية (دورة طمث).
- تقسّم الثدييات إلى ثلاثة أصناف بحسب تكاثرها: وحيدة المسلك، والجراييات (الكيسيات)، والشيميات.

## 3-52 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

- يبدأ الجهاز التناسلي في الذكر بإنتاج هرمون تستوستيرون والحيوانات المنوية، وينتهي بعملية قذف المنى (الشكل 10-52).
- تنتج الحيوانات المنوية أحادية المجموعة الكروموسومية بالانقسام المتساوي للخلايا المنوية الأمية بمساعدة خلايا سيرتوني (الشكل 11-52).
- تتكون الحيوانات المنوية من ثلاثة أجزاء، هي: الرأس مع الجسم القمي، والجسم الذي يحتوي ميتوكوندريا، وذيل سوطي.
- تُكمل الحيوانات المنوية تطورها داخل البربخ قبل أن تنتقل عبر الوعاء الناقل.
- المنى خليط مُقدّم يحتوي على الحيوانات المنوية وسوائل تُمرّر من الحويصلات المنوية، وغدة البروستاتا، والغدد الإحليلية المنتجة.
- يُنتج هرمون تستوستيرون من خلايا لايدج، وهو مسؤول عن ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الذكر، 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 13-52).

- القذف هو إخراج المنى من القضيب عن طريق انقباض العضلات الملساء في الوعاء الناقل والإحليل.
- وظيفة الجهاز التناسلي في الذكر يتحكم فيها الهرمونات وحلقات التغذية الراجعة (الشكل 14-52، والجدول 1-52).

## 4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

- الجهاز التناسلي في الأنثى أكثر تعقيدًا منه في الذكر، وتنتج البويضات بشكل أبطأ (الشكل 15-52).
- إذا لم يكن هرمون تستوستيرون موجودًا، فإنّ الجنين يُكوّن البظر والشفرتين، اللذين لهما الأصل الجنيني نفسه ومناظرين لأعضاء الجنس الذكورية.
- عند الولادة، تحتوي المبايض على ملايين الحويصلات المبيضية، وكل واحدة تحتوي على خلية بيضة، وخلايا حبيبية تُمرّر الإستروجين.
- يُسيطر هرمون محفّز تكوين الحويصلات تطور الحويصلات، التي تُنتج هرمون الإستروجين، في حين يُحفّز هرمون مكوّن الجسم الأصفر الإباضة، وتكوين الجسم الأصفر، وتنتج هرمون البروجسترون والمزيد من الإستروجين. وهذا الهرمونان مهمان لتطور بطانة الرحم وبقائها (الشكل 16-52).
- تتضمن دورة الطمث التنسيق بين الدورتين: المبيضية والرحمية.
- تتكوّن الدورة الشهرية من ثلاثة أطوار، هي: الحويصلة، والإباضة، والجسم الأصفر.
- تتكون الدورة الرحمية من ثلاثة أطوار تقابل الدورة المبيضية (الشهرية): الطمث، وتكوين بطانة الرحم، والإفراز.
- تتوقف خلية البيضة الابتدائية عند الانقسام المنصف الأول، وتُكمل خلية واحدة فقط الانقسام المتساوي الأول كل شهر. تبدأ الخلية الناتجة التي تُدعى خلية بيضة ثانوية الانقسام المتساوي الثاني، ثم تتوقف إلى أن تُخصّب البيضة (الشكل 18-52).
- خلية البيضة الثانوية تُطلق من حويصلة جراف في أثناء الإباضة، وتندفع عبر القمع نحو قناة فالوب، ثم إلى الرحم.
- إذا لُتحت هذه الخلية، فإنّ الزيجوت يُغادر قناة فالوب، ويكوّن كيس البلاستولا الذي ينغرس في جدار الرحم.
- في حالة عدم الإخصاب والانغراس، ينخفض إنتاج الهرمونات، ما يُسبب انسلاخ بطانة الرحم المُكوّنة خلال عملية الطمث.
- إذا حدث الانغراس، يكوّن الجنين في الإنسان هرمون منشط الغدد التناسلية الكوريني البشري، الذي يُبقي على الجسم الأصفر، ويمنع الطمث حتى تتكوّن المشيمة.
- قد تمتلك الأنثى أعضاء مُلحقة لاستقبال الحيوانات المنوية، وذات أهمية في الاستجابة الجنسية (الشكل 20-52).

## 5-52 موانع الحمل وعلاج القمّم

- على الرغم 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 2-52).
- 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، والتعقيم.
- يتراوح القمّم 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 القمّم في الذكر عادةً لانخفاض عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وعدم الاتزان الهرموني، وتلف الأوعية الناقلة أو الأنبيبيات المنوية.
- يُمكن أن يستخدم العلاج الهرموني وعدد كبير من التقنيات المُساعدة على التكاثر لعلاج القمّم في كثير من الحالات.

## أسئلة مراجعة

- اختبار ذاتي
- ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:
- إذا اكتشفت مخلوقاً جديداً يعيش في مياه بركة على ساحلك المُفضّل. ثمّ انفصلت إحدى زوائد هذا المخلوق عنه، ونمت بصورة تدريجية لتُكوّن مخلوقاً جديداً مطابقاً للمخلوق الأول. فهذا مثال على:
    - التكاثر الجنسي.
    - الانشطار.
    - التبرعم.
    - التكاثر العُذري.
  - إذا قررت أن المخلوق الذي اكتشفته في السؤال الأول يستخدم التكاثر العُذري، فإنك ستعرف أيضاً عن هذا المخلوق أنه:
    - يتكاثر لاجنسياً.
    - وجميع أفراده إناث.
    - وكل فرد من جنسه يتطور من بيضة غير مُلقحة.
    - جميع ما ذكر صحيح.
  - يختلف التَحْنُثُ المُتَعاقِبُ عن التَحْنُثُ العام في أنّ التَحْنُثُ المُتَعاقِبُ:
    - يحتوي على التراكيب التناسلية لكلا الجنسين.
    - قد يُغيّر جنسه نتيجةً للتنبية (الحث) المجتمعي.
    - يُغيّر نوعه عند النضج.
    - يبدأ ذكراً ثمّ يتحول إلى أنثى.
  - المصطلح الذي يصف أول مرحلة لك بوصفك مخلوقاً ثنائي المجموعة الكروموسومية هو:
    - حيوان منوي.
    - بيضة.
    - جاميت.
    - زيجوت.
  - واحدة من المجموعات الآتية من الثدييات لا تُنتج فيها الأم الحليب لتُغذي صغارها:
    - وحيدة المسلك.
    - الكيسيات.
    - المشيميات.
    - جميعها تُنتج الحليب.
  - الفرق الأكبر بين دورة الشبق ودورة الطمث هو:
    - تحدث الاستجابة الجنسية فقط حول فترة الإباضة في دورة الشبق، ولكنها تحدث في أي وقت في دورة الطمث (الدورة الشهرية).
    - تحدث دورات الشبق في الرّواحف، لكن دورة الطمث تحدث في الثدييات.
    - تحدّد دورة الشبق بهرمون محفّز تكوين الحويصلات، في حين تحدّد دورة الطمث بمكوّن الجسم الأصفر.
    - دورات الشبق تحدث شهرياً، أما دورات الطمث فتحدث بشكل مُتقطع.
  - مكان تكوين الحيوانات المنوية هو:
    - البروستاتا.
    - الغدد الإحليلية المنتفخة (غدة كوبر).
    - الإحليل.
    - الأنبيبات المنوية.
  - الفرق المهم بين تكوين الحيوانات المنوية وتكوين البويضات هو:
    - تكوين الحيوانات المنوية يحتاج إلى الانقسام المُنصّف، أما تكوين البويضات فيحتاج إلى انقسام متساوٍ.
    - تكوين الحيوانات المنوية مُستمر، في حين تكوين البويضات متغير.
    - تكوين الحيوانات المنوية يُنتج جاميتات أقل لكل خلية سلفية (أصلية) مقارنة مع تكوين البويضات.
    - كل ما ذكر.
- هرمونا محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر يُنتجان من:
    - المبايض.
    - الخصيتين.
    - الفص الأمامي للغدة النُخامية.
    - الغدة الكظرية.
  - يحتاج تكوين الجاميتات إلى اكتمال الانقسام المُنصّف الثاني. يحدث هذا في الأنثى:
    - خلال التكوين الجنيني.
    - عند بداية البلوغ.
    - بعد الإخصاب.
    - بعد الانغراس.
  - الطفرات التي تُؤثّر في البروتينات في الجسم القمي تُعيق وظيفة:
    - الإخصاب.
    - الحركة.
    - الانقسام المُنصّف.
    - إنتاج المنى.
  - في الإنسان، يحدث الإخصاب في \_\_\_\_\_، وانغراس الزيجوت يحدث في \_\_\_\_\_.
    - الأنبيبات المنوية، الرَّحم.
    - المهبل، قناة البيض.
    - قناة البيض، الرَّحم.
    - الإحليل، الرَّحم.
  - العُقم:
    - يحدث عند الإناث فقط.
    - مرتبط بالإباضة دائماً.
    - لم يُعرف أنه يمكن أن يكون بسبب الأمراض والإصابات المنقولة جنسياً.
    - كل هذه العبارات غير صحيحة.
  - تتكاثر الحيوانات التي تضع البيوض عن طريق:
    - تلد صغاراً قادرةً على العيش وحدها.
    - تُنتج بيوضاً تُلحق في الدّاخل، وتتطور في الخارج.
    - تُنتج بيوضاً تُخصب خارجياً.
    - تحتضن البيوض في الدّاخل حيث تتطور الأجنة.
  - توجد الخصيتان في كيس الصفن في الذكر بسبب:
    - الحرارة المُثلى لتكوين الحيوانات المنوية؛ أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    - الحرارة المُثلى لإنتاج الحيوانات المنوية؛ أعلى من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    - عدم وجود سعة كافية في الحوض لتحتوي الخصيتين.
    - سهولة إخراج الحيوانات المنوية خلال القذف.
- أسئلة تحدّد
- افترض أن جين *SRY* حدث فيه طفرة، بحيث لا يتمكن الجنين الذكري من إنتاج البروتينات الوظيفية من هذا الجين. ما أنواع التغيّرات التي تتوقع حدوثها في الجنين؟
  - في اعتقادك، لماذا تستخدم مُعظم البرمائيات والأسماك الإخصاب الخارجي، في حين تعتمد السحالي، والطيور، والثدييات على الإخصاب الدّخلي؟
  - كيف تشابه وظائف هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في الذكر والأنثى في الثدييات؟ وكيف تختلف؟
  - أنت مُهتم بتطوير موانع للحمل تسدّ مُستقبلاً هرمون محفّز الغدد التناسلية الكورونيونشري. هل ستعمل هذه الموانع؟ لماذا ستعمل أو لا تعمل؟
  - لماذا تكون المخلوقات التي تتكاثر عُذرياً جميعها إناثاً؟

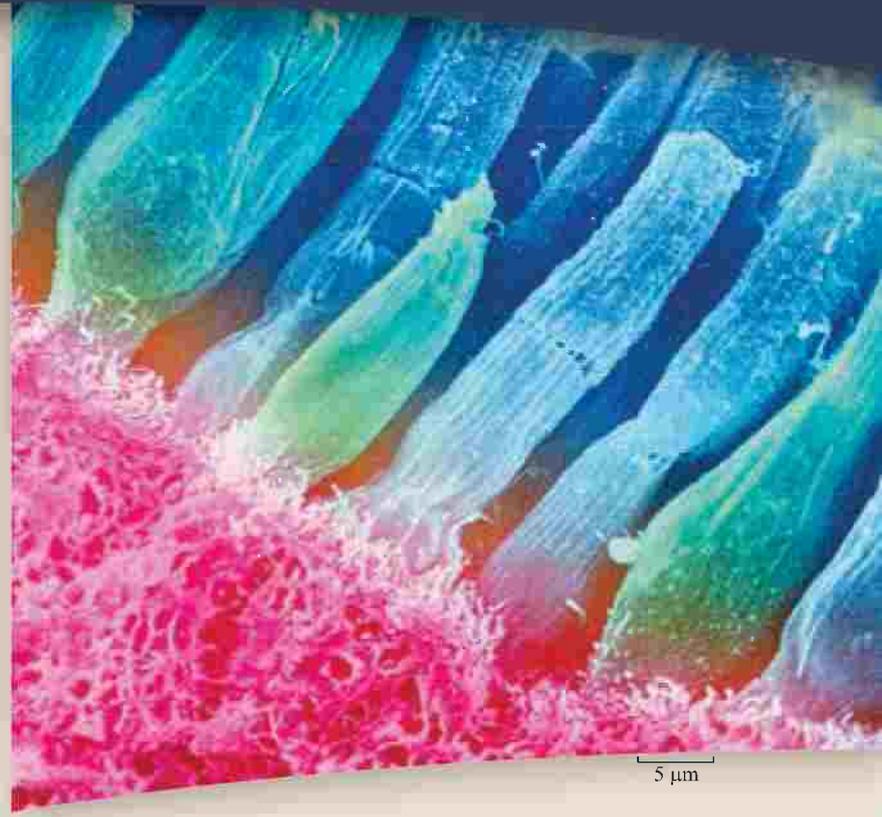
# 45 الفصل

## الأجهزة الحسّية Sensory Systems

### مقرّرة

تصل الإشارات الواردة من العصبونات الحسّية جميعها إلى الجهاز العصبي المركزي بالشكل نفسه، أي على شكل جهود فعل. وتتسلّم العصبونات الحسّية الإشارات الواردة من تشكيلة مختلفة الأنواع من الخلايا المستقبلة الحسّية كالعَصِيّ والمخاريط الموجودة في عيون الفقريّات الموضحة في صورة المجهر الإلكتروني المبيّنة 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 الحسّية. ويميز الدّماغ غروب الشّمس، من سيمفونية موسيقية، من ألم يتلاشى، فقط بدلالة هوية العصبون الحسّيّ الذي ينقل جهود الفعل ومن تكرار هذه السيّالات. وهكذا، فإذا نبّه العصب السمعي بصورة اصطناعية، فإنّ الدّماغ يدرك هذا التنبيه على أنه صوت. ولكن إذا نبّه العصب البصري اصطناعيًا بالطريقة وبالدرجة نفسها، فإنّ الدّماغ يدرك ذلك على أنه ومضة من ضوء.

في هذا الفصل، سنتناول الأجهزة الحسّية في الفقريّات بشكل أساسي. ونقارن بعض هذه الأجهزة مع نظيراتها في اللافقريات أيضًا.



### موجز المفاهيم

#### 1-45

##### نظرة عامة على المستقبلات الحسّية

- ترصد المستقبلات الحسّية المنبّهات الخارجيّة والدّاخليّة.
- يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات.
- تنقل المعلومات الحسّية في عملية ذات خطوات أربع.
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّية قنوات أيونية مبيّنة.

#### 2-45

##### المستقبلات الآلية: اللمس والضّغط

- تحذر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع.
- ترصد مستقبلات مختلفة اللمس بناء على شدته.
- ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة ودرجة توترها.
- مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم.

#### 3-45

##### السمع 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 الفقريّات لديها القدرة على الملاحظة عن طريق الصّوت.
- وضع الجسم وحركته ترصدتها أجهزة مرتبطة بأجهزة السّمع.

#### 4-45

##### المستقبلات الكيميائية: الذّوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة

##### الأس الهيدروجيني)

- يرصد الذّوق الغذاء المحتمل ويحلله.
- يستطيع الشّم أن يتعرف عدداً كبيراً من الجزيئات المعقدة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى.

#### 5-45 الرؤية

- ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بعد.
- مستقبلات الضّوء في الفقريّات هي خلايا العَصِيّ وخلايا المخاريط.
- تعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية.

#### 6-45 تنوع الخبرات الحسّية

- بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء.
- بعض الفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائيّة.
- ترصد بعض المخلوقات الحقل المغناطيسيّة.

## نظرة عامة على المستقبلات الحسية

تزدوننا أيضاً بمعلومات عن البيئة الداخليّة، مثل درجة شدّ العضلات، ووضع الجسم وضغط الدم، وسنلقي نظرة عامة، في هذا الجزء على أنواع المستقبلات وكيفية عملها.

عند التفكير في المستقبلات الحسيّة، يتبادر إلى الذهن حواس البصر، والسّمع، والتّذوّق، والشّم، واللمس - أو الحواس التي تزدوننا بمعلومات عن بيئتنا. المعلومات الخارجيّة هي بالتأكيد مهمة للبقاء، ولنجاح الحيوانات - لكن المستقبلات الحسيّة

تحويل الإشارات الحسيّة في الفكريّات				الجدول 1-45
عملية تحويل الإشارة	التركيب	الموقع	المستقبل	المنبه
<b>الاستقبال الحسيّ الداخلي</b>				
التغيّر في درجة الحرارة يفتح أو يغلّق قنوات أيونية في الغشاء.	نهايات عصبية حرة	الجلد، تحت المهاد	مستقبلات حرارة ومستقبلات برودة.	درجة الحرارة
التغيّر السريع أو الممتد في الضّغط يُغيّر شكل الغشاء.	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	طلائيّة الجلد	حويصلات ميسنر، مستقبلات جراب الشعر، خلايا ميركل، حويصلات روفيني.	اللمس
التغيّر الحاد في الضّغط يغيّر شكل الغشاء.	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	عميقة ضمن الجلد	حويصلات باسيني	الاهتزاز
المواد الكيميائية أو التّغيرات في الضّغط أو في درجة الحرارة تفتح أو تغلق قنوات أيونية في الغشاء.	نهايات عصبية حرة	في كلّ الجسم	مستقبلات الألم	الألم
شدّ المغزل يؤدي إلى تغير في شكل الغشاء.	نهايات عصبية حلزونية ملتفة حول مغزل العضلة	ضمن العضلات	مستقبلات الشدّ	شدّ العضلات
يؤدي شدّ جدار الشريان إلى تغير شكل الغشاء.	نهايات عصبية فوق طبقة رقيقة من جدار الشريان	الأفرع الشريانية	مستقبلات الضّغط	ضغط الدم
<b>الاستقبال الحسيّ الخارجي</b>				
يُغيّر حصى الأذن من شكل الخلايا الشعرية.	حصى الأذن وخلايا شعرية	الحجرات الخارجيّة للأذن الداخليّة	حويصلات التوازن	الجاذبية
حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.	مجموعة من الخلايا الشعرية	القنوات نصف الهلالية في الأذن الداخليّة	الكؤيس	الحركة
حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.	مجموعة من الخلايا الشعرية	ضمن تجاويف على سطح جسم السمكة	عضو الخط الجانبي	الاهتزاز
ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.	مستقبلات كيميائية: خلايا طلائيّة ذات خملات دقيقة	الفم، جلد الأسماك	خلايا براعم التّذوّق	التّذوّق
ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.	مستقبلات كيميائية: عصبونات مهدبة	الممرات الأنفية	عصبونات شمّية	الشّم
تحرك أمواج الصوت في السائل الشعر وتسبب انثناء الأغشية.	خلايا الشعر بين الغشاء القاعدي والغشاء السقفي	قوقعة الأذن الداخلية	عضو كورتي	السمع
يحفّز الضّوء عملية تؤدي إلى غلق قنوات أيونية.	تشكيلة من الصبغات الحساسة للضّوء	شبكة العين	خلايا العَصِيّ والمخاريط	البصر
مستقبلات تقارن درجة حرارة السطح مع الحجرتين الداخليتين.	مستقبلات درجة الحرارة في حجرتين	وجه الأفعى	عضو النقرة	الحرارة
تغير الحقول الكهربائيّة توزيع الأيونات على الأغشية.	حويصلات مغلقة ذات توزيع غير متناظر للأيونات	ضمن جلد الأسماك	حويصلات لورنزيني	الكهرباء
يحفّز الانحراف في المجال المغناطيسي سيالات عصبية.	غير معروف	غير معروف	غير معروفة	المغناطيسيّة

## ترصد المستقبلات الحسية المنبّهات

### الخارجية والداخلية

المستقبلات الخارجية **Exteroceptors** هي المستقبلات التي تحس بالمنبّهات التي تنشأ في البيئة الخارجية. نشأت حواس الفقرات الخارجية جميعها تقريباً في الماء قبل أن تغزو الفقرات اليابسة. نتيجة لذلك، فإن كثيراً من حواس فقرات اليابسة تدرك وتؤكد المنبّهات التي تنتقل جيداً في الماء، وذلك باستخدامها لمستقبلات احتفظت بها عند الانتقال من المحيط إلى اليابسة. فالسمع في الفقرات مثلاً، يحوّل المنبّهات المحمولة بالهواء إلى منبهات محمولة بالماء باستعمالها مستقبلات شبيهة بتلك التي نشأت أصلاً في الماء.

هناك القليل فقط من الأنظمة الحسية للفقرات التي تعمل جيداً في الماء، كالأعضاء الكهربائية في الأسماك، لا تستطيع العمل في الهواء، ولا توجد بين فقرات اليابسة. في المقابل، فإن بعض الفقرات التي تقطن اليابسة لها أنظمة حسية لا تستطيع العمل في البيئة المائية، كرصد الأشعة تحت الحمراء مثلاً.

ترصد المستقبلات الداخلية **Interoceptors** المنبّهات التي تنشأ من داخل الجسم. ترصد المستقبلات الداخلية هذه المنبّهات ذات العلاقة بطول العضلات، ودرجة توترها، ووضع أطراف الجسم، والألم، وكمياء الدم، وحجم الدم وضغطه، ودرجة حرارة الجسم. كثير من هذه المستقبلات أبسط من تلك التي ترصد البيئة الخارجية، ويُعتقد أنها أكثر شبيهاً بالمستقبلات الحسية البدائية. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف نناقش الأنواع المختلفة من المستقبلات الخارجية والداخلية بناءً على نوع المنبه الذي تخصّص كل منها في رصده (الجدول 1-45).

### يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات

تختلف المستقبلات الحسية بالنسبة إلى طبيعة المنبه البيئي الذي يحفّز نهاياتها الشجرية بأفضل صورة. وبشكل عام، يمكننا تمييز ثلاث مجموعات من المستقبلات:

1. **المستقبلات الآلية Mechanoreceptors** التي تنبها القوى الآلية مثل الضّغط، وهذه تشمل مستقبلات اللمس، والسمع، والتوازن.
2. **المستقبلات الكيميائية Chemoreceptors** التي ترصد المواد الكيميائية أو التغيرات الكيميائية، فحواس الشم والتذوق تعتمد على هذا النوع من المستقبلات.
3. **المستقبلات التي ترصد الطاقة Energy - detecting receptors** وتستجيب للطاقة الكهرومغناطيسية وللحرارة، فمستقبلات الضوء في العين ترصد طاقة الضوء، وكذلك مستقبلات الحرارة التي توجد في بعض الزواحف.

أبسط المستقبلات الحسية هي نهايات عصبية حرة تستجيب لانشاء أو لشد غشاء العصبون الحسي نتيجة للتغيرات في درجة الحرارة، أو في المواد الكيميائية، كالأكسجين في السائل خارج الخلايا. هناك مستقبلات حسية أخرى أكثر تعقيداً تتضمن ارتباطاً بين العصبونات الحسية وخلايا طلائية متخصصة.

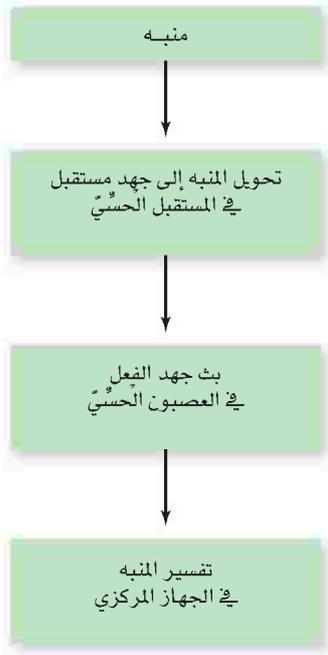
## تُنقل المعلومات الحسية في عملية ذات خطوات أربع

تنتقل المعلومات الحسية التي تلتقطها العصبونات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث يتم إدراك السيالات في عملية تتضمن أربع خطوات (الشكل 1-45):

1. التنبيه. يقع المنبه الفيزيائي على عصبون حسي، أو على مستقبل حسي يرتبط معه، ولكنه منفصل عنه.
2. التحويل. تتحول طاقة المنبه إلى جهود مترددة في الزوائد الشجرية للعصبون الحسي.
3. البث. تتطور جهود فعل في محور العصبون الحسي، ثم تنتقل إلى الجهاز المركزي عبر مسلك عصبي وارد.
4. التفسير. ينشئ الدماغ إدراكاً حسيّاً من الأحداث الكهروكيميائية التي تنتج عن التنبيه الوارد. ونحن ندرك الحواس الخمس بأعضائنا، وليس بأعضاء الإحساس.

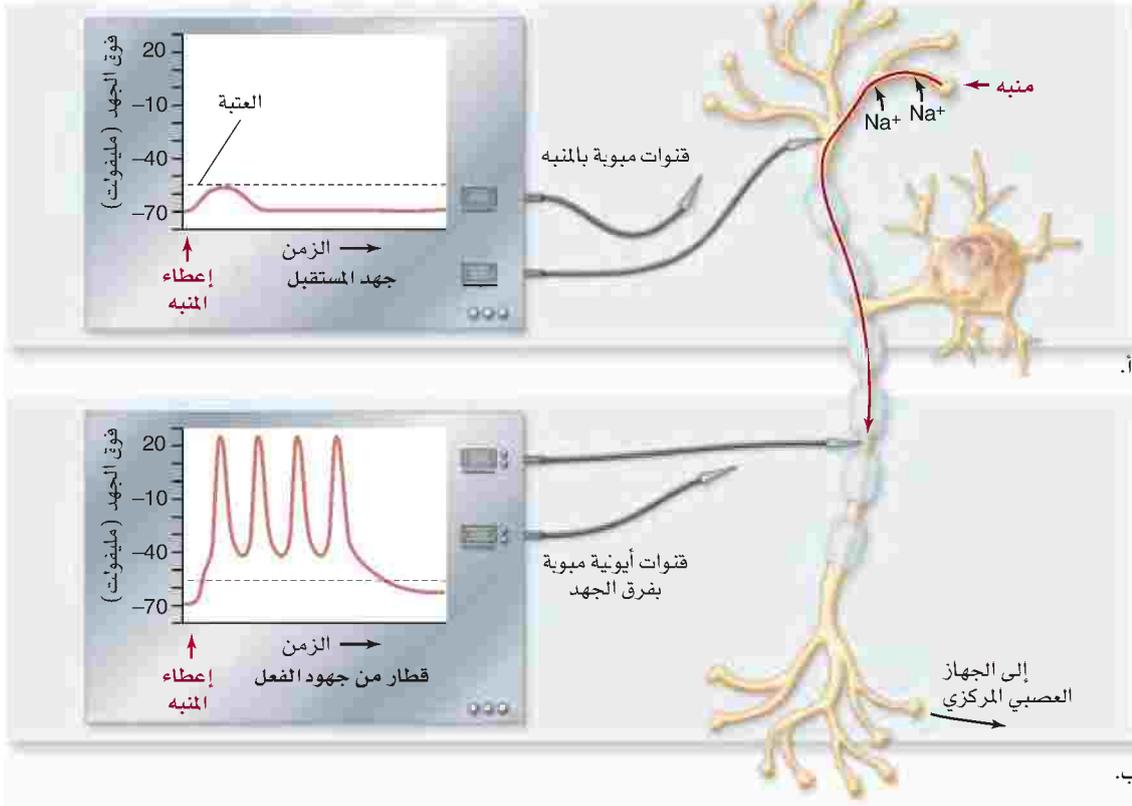
### يتضمن التحويل الإشارة الحسية قنوات أيونية موبية

تستجيب الخلايا الحسية للمنبهات؛ لأنها تمتلك قنوات أيونية موبية بالمنبه **Stimulus-gated ion channels** في أغشيتها. فالمنبّهات الحسية تجعل هذه القنوات الأيونية تفتح أو تغلق بناءً على النظام الحسي ذي العلاقة. في معظم الحالات، يُنتج المنبه الحسي إزالة استقطاب في خلية المستقبل مناظرة للجهد بعد التشابكي المهيح (وُصِف في الفصل الـ 44) الذي ينتج في الخلية بعد التشابكية استجابة لناقل عصبي. تدعى إزالة الاستقطاب التي تحدث في المستقبل الحسي



(الشكل 1-45)

الطريق الذي تسلكه المعلومات الحسية. تُحوّل المنبّهات الحسية إلى جهد المستقبل الذي يستطيع أن يطلق جهود فعل من العصبون الحسي تنتقل إلى الدماغ، حيث تُفسر.



الأحداث في أثناء تحويل الإشارة الحسّية.  
 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.

وبشكل عام، توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهد الفعل، فمثلاً يُنتج منبه حسي معين أقوى بعشر مرات من منبه حسي آخر جهود فعل تكررهما ضعف تلك التي ينتجها المنبه الأضعف. تسمح هذه العلاقة للجهاز العصبي المركزي بتفسير قوة المنبه الحسّسي بناءً على تكرار الإشارات القادمة.

تنقل المستقبلات الحسّسية المعلومات عن البيئة (المستقبلات الأخرجية) وعن حالة الجسم الداخلية (المستقبلات الداخليّة). يمكن تقسيم نوعي المستقبلات إلى مستقبلات آتية، وكيميائية، ومستقبلات ترصد الطاقة. تكرر جهود الفعل الصادرة من المستقبلات الحسّسية يُعلم الجهاز المركزي عن شدة المنبه.

عند التنبيه جهد المستقبل Receptor potential (الشكل 45-2أ).  
 جهد المستقبل متدرّج، مثله مثل الجهد بعد التشابكي المهيّج؛ فكلما كان المنبه الحسّسي أكبر كانت درجة إزالة الاستقطاب أكبر. كذلك يتضاءل حجم جهد المستقبل بالابتعاد عن مصدر التنبيه، وهذا يمنع المُنبّهات الصغيرة ليست ذات العلاقة من الوصول إلى جسم الخلية الحسّسية. وإذا كان جهد المستقبل أو تجميع جهود المستقبل كبيراً بدرجة كافية لإنتاج إزالة استقطاب تصل حد العتبة، فإنّ جهد فعل يُنتج ويسري على طول محور العصبون الحسّسي إلى الجهاز المركزي (الشكل 45-2ب).  
 وكلما كان المنبه الحسّسي أقوى، كانت درجة إزالة استقطاب جهد المستقبل أكبر، وكان تكرار جهود الفعل الناتجة أعلى (تذكر أنّ تكرار جهود الفعل، وليس تجميعها مسؤول عن نقل معلومات عن شدة المنبه).

## المستقبلات الآلية: اللمس والضغط

2-45

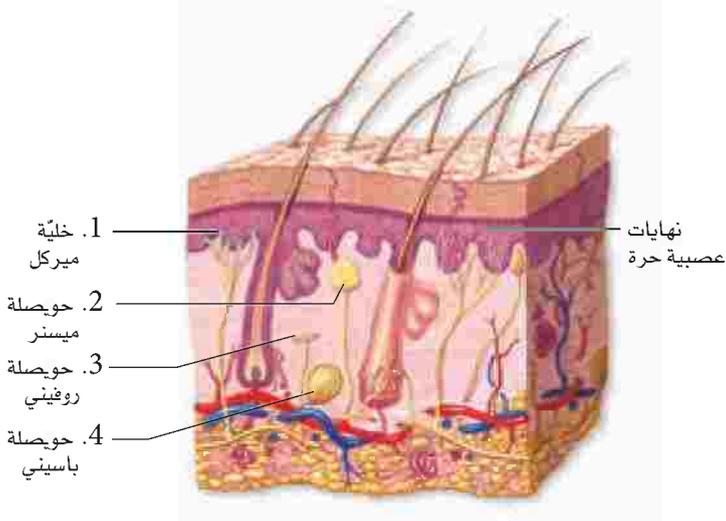
تحذّر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع

يُدرّك المنبه الذي يسبب أو على وشك التسبب في أذى للأنسجة على أنه ألم. وتُدعى المستقبلات التي تنقل سيالات تُدرّك 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 كثيراً من المستقبلات الحسّسية تستطيع أن تنتج إدراكاً للألم في الدماغ إذا ما نُبّهت بقوة كبيرة.

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 الأخرجية والداخلية. تخدم هذه المستقبلات بوصفها أمثلة جيدة على تخصص المستقبل في التركيب والوظيفة، حيث تستجيب للحرارة، والبرودة، والألم، واللمس، والضغط. وسنناقش هنا الألم واللمس والضغط التي ترصدها المستقبلات الجلدية الآلية. أما الحرارة والبرودة فسنناقش في جزء لاحق.

## ترصد مستقبلات مختلفة اللمس 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 أشكالاً مختلفة من الاتصال الفيزيائي المعروف بحاسة اللمس Touch.



تتكون معظم مستقبلات الألم من نهايات عصبية حرة تنتشر في الجسم، وبشكل خاص قرب السطوح، حيث يكون احتمال وقوع الأذى كبيراً. قد تستجيب مستقبلات ألم مختلفة لدرجات الحرارة المتطرفة، وللتبنيب الألي الشديد جداً مثل اصطدام قوي، ولمواد كيميائية محددة في السائل خارج الخلوي، بما في ذلك بعض المواد التي تحررها الخلايا المصابة. تختلف عتبة هذه الخلايا الحسّية؛ فبعض مستقبلات الألم حساسة فقط لتهتك الأنسجة الفعلي، في حين يستجيب بعضها الآخر قبل حدوث تلف الأنسجة.

## القنوات الأيونية الآلية لجهد المستقبل

يمكن أن يعزى بعض أنواع تلف الأنسجة إلى درجات الحرارة المتطرفة، وفي هذه الحالة، أصبحت التفاصيل الجزيئية لكيفية إحداث المنبّهات المؤذية لإحساس الألم واضحة لدينا، إذ يمكن تنبيه طائفة من بروتينات القنوات الأيونية الموجودة في مستقبلات الألم، تُدعى قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل، بدرجة الحرارة ما ينتج تدفقاً للأيونات الموجبة نحو الداخل، صوديوم وكالسيوم بشكل أساسي. يُسبب تياراً إزالة الاستقطاب هذا إطلاق جهود فعل من العصبون الحسّية، 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 الآلية لدرجة التغير في الحرارة، فبعضها يستجيب فقط لتغيرات في الحرارة لتلف 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 كاسبسين الموجودة في الفلفل الحار، وتستجيب للحرارة. ويُفسر هذا سبب إحساسنا بالحرارة عندما نتناول الفلفل الحار إضافة إلى شعورنا بالألم. تستجيب كذلك قنوات آنية حساسة للبرودة لمادة المثنول، ما يفسر إحساس البرودة الذي نشعر به عند تناول هذه المادة (أقراص النعناع). يستطيع تنبيه القنوات الآنية لجهد المستقبل أن يُقلّل استجابة الجسم للألم بضعاف حساسية العصبون الحسّية. تُفسر استجابة قتل الألم هذه سبب وجود مادة المثنول في شراب تخفيف السعال (الكحة).

## ترصد مستقبلات الحرارة التغيرات في الحرارة

يحتوي الجلد على مجموعتين من مستقبلات الحرارة Thermoreceptors التي هي نهايات شجرية معراة للعصبونات الحسّية 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.

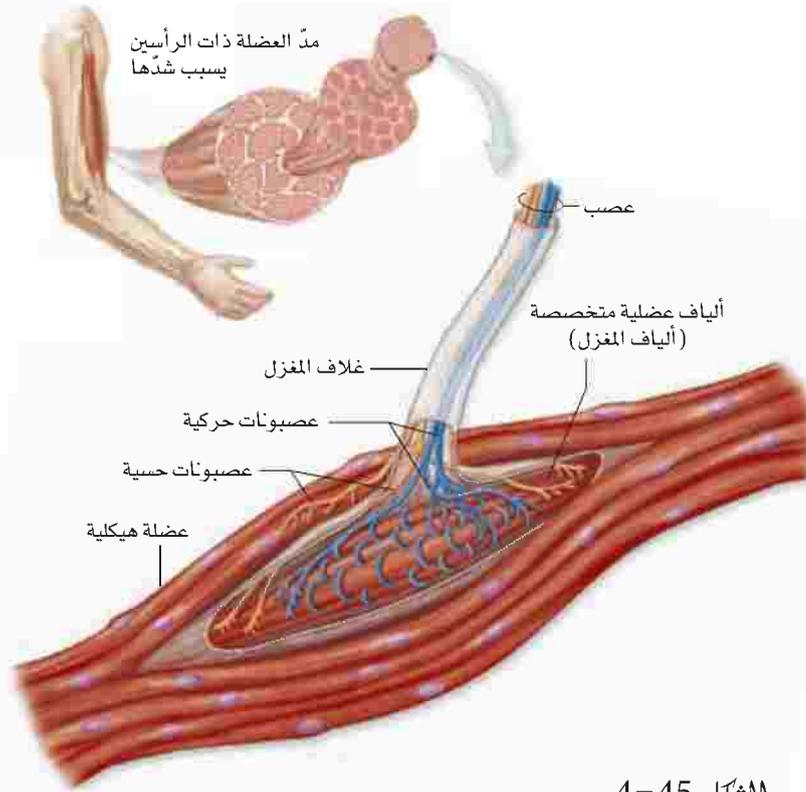
تنبّه مستقبلات البرودة بانخفاض درجة الحرارة، وتنبط بالتسخين، في حين تُنبّه مستقبلات الدفء بارتفاع درجة الحرارة، وتنبط بالتبريد. تقع مستقبلات البرودة تحت البشرة مباشرة، وهي أكثر عدداً من مستقبلات الدفء بثلاث إلى أربع مرات. تقع مستقبلات الدفء بشكل نموذجي في الأدمة الأعمق.

توجد مستقبلات الحرارة كذلك ضمن تحت المهاد في الدماغ، حيث ترصد درجة حرارة الدم الواصل إليها، ولهذا فهي تزود الجهاز المركزي بمعلومات عن درجة حرارة داخل (لب) الجسم، وتغير المعلومات القادمة من مستقبلات الحرارة في تحت المهاد من أبيض الجسم، وتنبه استجابات تزيد أو تقلل من درجة حرارة لب الجسم بحسب الحاجة.



## الشكل 45-3

المستقبلات الحسّية في جلد الإنسان. المستقبلات الجلدية قد تكون نهايات عصبية حرة، أو زوائد شجرية حسية ترتبط مع تراكيب داعمة أخرى.



(الشكل 45-4)

كيف يعمل مغزل العضلة. مغزل العضلة مستقبلٌ شدٌّ مغمور داخل العضلة الهيكلية. يُطيل شدُّ العضلة ألياف المغزل، وينبه النهايات الشجرية الحسّية الملتفة حوله. يدفع هذا العصبون الحسّي لإرسال سيالات إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث تتشابك مع عصبونات بينية، وفي بعض الأحيان مع عصبونات حركية.

عندما ينخفض ضغط الدم، ينقص تكرار السيالات التي تنتجها مستقبلات الضّغط. يستجيب الجهاز المركزي لهذا الانخفاض في الإشارات الواردة بأن يحفّز القسم الودي للجهاز العصبي الودي، مسبباً زيادة في معدل نبض القلب، وتضيّقاً في الأوعية الدموية. يؤدي كلا الأثرين إلى رفع ضغط الدم ما يدعم الاتزان الداخلي. وتؤدي زيادة ضغط الدم إلى زيادة السيالات في مستقبلات الضّغط التي تقلل نشاط القسم الودي، وتنبه بصورة معاكسة نشاط 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 الآلية لجهد المستقبل عن طريق الحرارة والبرودة، فيزال استقطاب العصبون الحسّي. توجد هذه القنوات أيضاً في مستقبلات الحرارة في الجلد وفي مواقع أخرى. ترصد مستقبلات الحرارة هذه التغيرات في طاقة الحرارة، وتنتج استجابات لاستعادة الاتزان الداخلي. ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة، فتمنع زيادة شدّها. ومستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم ضمن الشرايين.

تتركز مستقبلات متخصصة مورفولوجياً تستجيب للمس الرقيق في مناطق كأطراف الأصابع والوجه. وهي تُستخدم لتحديد موقع المنبّهات الجلدية بدقة بالغة. يمكن أن تكون هذه المستقبلات آنية (تُحفز بشكل متقطع) أو مستمرة (تُحفز بشكل مستمر). أما المستقبلات الآنية، فتشمل مستقبلات جراب الشعرة، وحوصلات ميسنر التي توجد على سطوح لا تحتوي شعراً كالأصابع، وراحة اليد، وحلمة الثدي.

تتألف المستقبلات المستمرة من حوصلات روفيني في البشرة، ونهايات قبة اللّمس (أقراص ميركل) الواقعة قرب سطح الجلد. ترصد هذه المستقبلات طول مدة اللّمس، والدرجة التي يسלט بها. تقع مستقبلات آنية حساسة للضّغط تدعى حوصلات باسيني عميقاً في الأنسجة تحت الجلدية. تتألف كل من هذه المستقبلات من نهاية محور وارد محاطة بمحفظة من طبقات متبادلة من خلايا نسيج ضام وسائل خارج خلوي. وعندما يُسلطُ ضغطٌ مستمرٌ على الحويصلة، فإنّ المحفظة المطاطية تمتص معظم الضّغط، فيتوقف المحور عن إنتاج سيالات. وهكذا ترصد حوصلات باسيني بداية الضّغط وانتهائه فقط، كما قد يحدث بشكل متكرر عندما يُوضَع جسمٌ متذبذبٌ على الجلد.

### ترصد المستقبلاتُ الخاصة طول العضلة ودرجة توترها

ينغرس مغزل العضلة Muscle spindle داخل العضلات الهيكلية للفقريات جميعها باستثناء الأسماك العظمية، وهو مستقبل شدّ حسي يمتد موازياً لبقية ألياف العضلة (الشكل 45-4). تتألف كل مغزل من ألياف عضلية عدة رقيقة مغلقة معاً، ويغذيها عصبون حسّي يحفز عندما تشد العضلة، والمغزل بالضرورة. يُدعى مغزل العضلة والمستقبلات الأخرى في الأوتار والمفاصل المستقبلات الخاصة Proprioceptors. تقدّم هذه المستقبلات الحسّية معلومات عن الوضع النسبي، وعن حركة أجزاء جسم الحيوان. ينقل العصبون الحسّي 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 تُشدُّ العضلة مدة قصيرة بضرب رباط صابونة الرّجل بمطرقة مطاطية فإنّ جهاز مغزل العضلة يُشدُّ. ينغمر جهاز المغزل داخل العضلة، وهو يشد كما تُشدُّ ألياف العضلة خارج المغزل. وتكون النتيجة حدوث جهد فعل يحفز العصبون الحركي الجسمي، ويجعل الرّجل تنتفض.

عندما تنقبض العضلة تسلط توتراً على الأوتار المتصلة بها. ويرصد عضو جولجي في الوتر Golgi tendon organ، وهو نوع آخر من المستقبلات الخاصة، هذا التوتر. فإذا أصبح التوتر عالياً، فإنها تبدأ فعلاً انعكاسياً بتبط العصبون الحركي الذي يغذي العضلة. هذا السلوك يضمن عدم انقباض العضلة بقوة كبيرة تؤدي إلى تلف الأوتار المرتبطة بها.

### مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم

يُرصّد ضغط الدم في موقعين رئيسيين في الجسم: أحدهما في الجيب السباتي، وهو توسع للشريان السباتي الداخلي الأيمن والأيسر الذي يزود الدماغ بالدم. أما الموقع الآخر فهو في القوس الأبهر، وهو ذلك الجزء من الأبهر القريب من نقطة خروجه من القلب. تحتوي جدران الأوعية الدموية في كلا الموقعين شبكةً بالغة التفرع من عصبونات حسية واردة تدعى مستقبلات الضّغط Baroreceptors وهي ترصد توتر أو درجة شدّ جدران الأوعية.

نظام الخط الجانبي من خلايا شعرية ضمن قناة طولية موجودة في جلد السمكة، وتمتد على طول كل جانب من جانبي الجسم وضمن مجموعة قنوات في الرأس (الشكل 45-15). تمتد الزوائد السطحية للخلايا الشعرية إلى داخل غشاء جيلاتيني يُدعى الكؤيس *Cupula*. وتغذى الخلايا الشعرية بعصبونات حسية تنقل سيالات إلى الدماغ.

الخلايا الشعرية لها زوائد عدة تشبه كل منها الشعرة، ولها تقريباً الطول نفسه، تُدعى الأهداب الصلبة المجسمة *Sterocilia*، وإن لها زائدة واحدة أطول تُدعى الهدب الحقيقي *Kinocilium* (الشكل 45-5ب). الأهداب الصلبة المجسمة هي في الحقيقة حملات دقيقة تحتوي ألياف أكتين، أما الهدب الأطول فهو هدب حقيقي، ويحتوي أنيبيبات دقيقة. تنتقل الاهتزازات خلال بيئة السمكة، فتنتج حركة في الكؤيس ما يسبب انثناء الزوائد. فعندما تنتهي الزوائد في اتجاه الهدب الحقيقي، فإن الخلية الحسّية تنبه، وتنتج جهداً مستقبلياً. نتيجة لذلك، فإن تكرار جهود الفعل الناتجة عن العصبون الحسّي تزداد. في المقابل، إذا انثنت الأهداب المجسمة في الاتجاه المعاكس، فإن نشاط العصبون الحسّي يتم تثبيطه.

### تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزازات

يسمح تركيب الأذن بتحويل أمواج الصوت إلى سيالات عصبية اعتماداً على خلايا حسية آلية كتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي. وسوف نناقش أولاً 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.

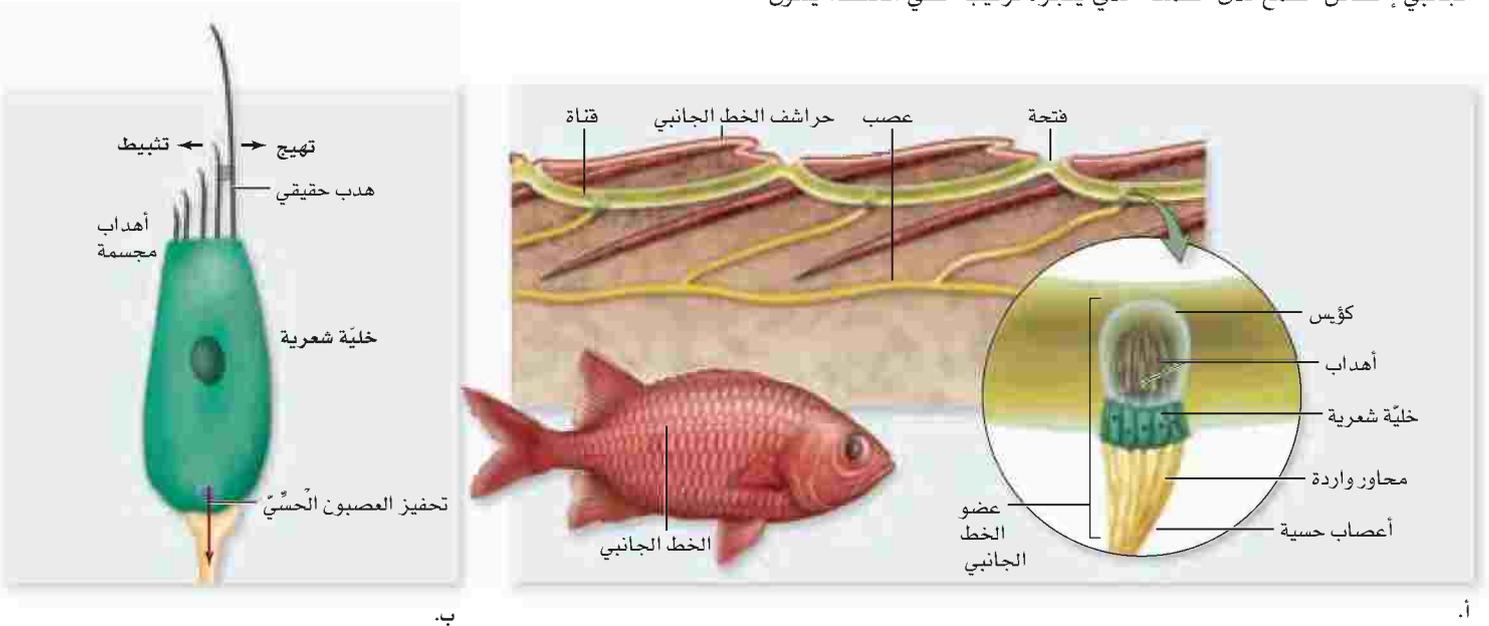
يتمّ رصد أمواج الصّوت أو السّمع **Hearing** بصورة أفضل في الماء منه في الهواء؛ لأنّ الماء ينقل أمواج الضّغط بصورة أكثر كفاءة. وعلى الرّغم من هذا القصور، فإنّ السّمع يُستخدم بشكل واسع من قِبَل حيوانات اليابسة لرصد بيئاتها، وللتواصل مع أفراد النوع وتحريّ مصادر الخطر المحتملة. تنتقل المنبّهات الصوتية مسافة أبعد وبسرعة أكبر من المنبّهات الكيميائية. لكن المنبّهات السّمعية 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 ممكناً من خلال عمل مستقبلات آلية متخصصة كانت قد تطورت أصلاً في المخلوقات المائية. وإن الخلايا ذات العلاقة برصد الصّوت ترتبط تطوريّاً بأنظمة الإحساس بالجاذبية التي سنناقشها في نهاية هذا الجزء.

### يرصدُ نظام الخط الجانبي في الأسماك الاهتزازات منخفضة التردد

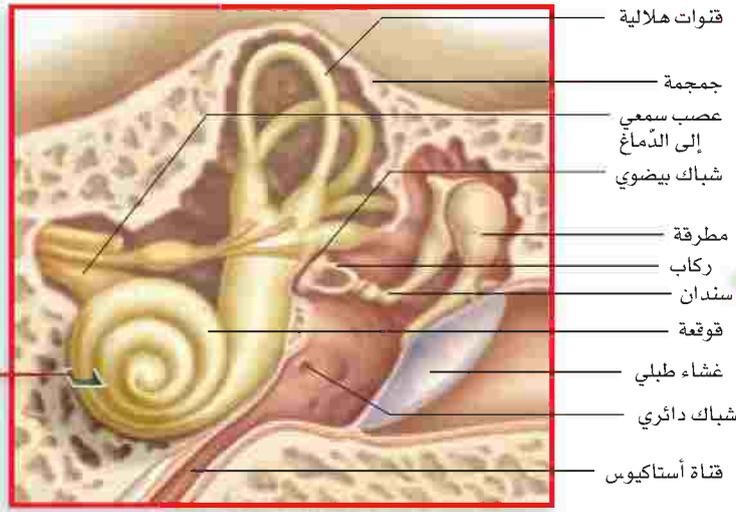
يقدم نظام الخط الجانبي **Lateral line system** في الأسماك، إضافة إلى السّمع، نوعاً من «اللمس البعيد» فيمكنها من الإحساس بالأجسام التي تعكس أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد. يمكن هذا السمكة من رصد فريستها، ومن السباحة بتناغم مع بقية «قطيعها» مثلاً. ويمكن سمكة الكهوف العمياء من الإحساس ببيئتها برصد التغيرات في نمط تدفق الماء الذي يمرّ على مستقبلات الخط الجانبي.

يوجد نظام الخط الجانبي في يرقات البرمائيات، ولكنه يُفقد في أثناء التحوّل، وهو لا يوجد في أيّ من فقريات اليابسة. يكمل الإحساس الذي يقدمه نظام الخط الجانبي إحساس السّمع لدى السمكة الذي يُجزّره تركيبٌ حسيّ مختلف. يتكون



أ. 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 الحسّية المرتبطة مع الخلايا الشعرية. ب. الخلايا الشعرية مستقبلات آلية ذات أهداب تشبه الشعرة تندفع خلال غشاء جيلاتيني. تمتلك الخلايا الشعرية لنظام الخط الجانبي (والتيه الغشائي في أذن الفقريات الدّاخلية) عدداً من أهداب أصغر تدعى الأهداب المجسمة، وهدباً واحداً أكبر يدعى الهدب الحقيقي. عندما تنتهي الأهداب في اتجاه الهدب الحقيقي، تفرز الخلية الشعرية ناقلاً كيميائياً يزيل استقطاب العصبون الحسّي المرتبط بها. أما انثناء الأهداب في الاتجاه المعاكس فيعطي تأثيراً مثبطاً.



ب.



أ.

## الشكل 45-6

تركيب أذن الإنسان ووظيفتها. تركيب أذن الإنسان مبين في تكبيرات متلاحقة لتوضيح الأجزاء الوظيفية (أ-د). تمر أمواج الصوت خلال قناة الأذن، فتنج اهتزازاً 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 القنوتات الدهليزية والطبلية بالقوقعة. تسبب أمواج الضّغط هذه انثناء أهداب الخلايا الشعرية ما يُنتج إشارات في العصبونات الحسّية.

## تركيب السّمع في الأسماك

تنتقل أمواج الصوت خلال جسم السمكة بالسهولة نفسها التي تنتقل بها خلال الماء المحيط؛ وذلك لأنّ جسم السمكة مُكوّن من الماء بشكل أساسي. ولكي يتم رصد الصوت، فإننا نحتاج إلى جسم ذي كثافة مختلفة. في كثير من الأسماك، يقوم بهذه الوظيفة تركيب يدعى **حصى الأذن Otoliths** مُكوّن من بلّورات كربونات الكالسيوم. يوجد حصى الأذن في عضو حصى الأذن في التيه **Labyrinth** الغشائي الذي هو نظام من حجرات وأنايب 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 أهداباً مجسمة تبرز من سطحها.

في أسماك القطل، والمَمَوّه، والماصة، يقوم بهذه الوظيفة مئانة السباحة المملوءة بالهواء التي تهتز مع أمواج الصوت. ثم تقوم سلسلة من عظام صغيرة تدعى عظيمات وِبَر **Weberian ossicles** بنقل الاهتزازات إلى الخلايا الشعرية للتية في بعض هذه الأسماك.

## تركيب السّمع في فقريات اليابسة

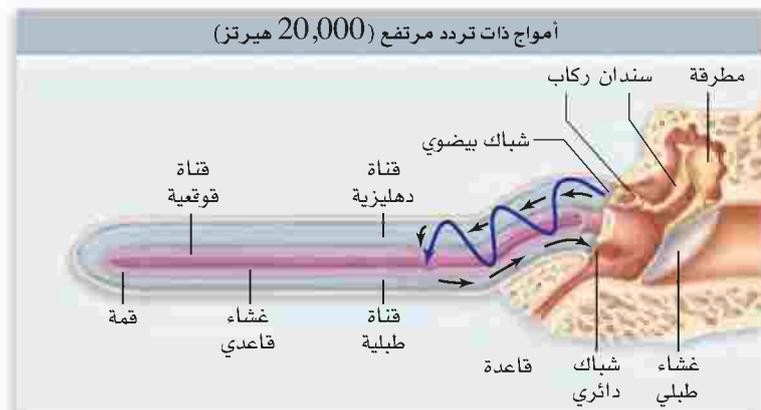
يمكن توجيه الاهتزازات في الهواء، في أذن فقريات اليابسة، خلال قناة الأذن نحو طبلة الأذن أو غشاء الطبلة. تشكل هذه التراكيب جزءاً من **الأذن الخارجية Outer ear**. تسبب اهتزازات غشاء الطبلة حركة لثلاث عظام صغيرة (عظيمات) هي: **المطرقة Malleus** و**السندان Incus** و**الركاب Stapes**، وكلها موجودة في تجويف عظمي يُدعى **الأذن الوسطى Middle ear** (الشكل 45-16، ب). تناظر عظيمات الأذن الوسطى عظيمات وِبَر في الأسماك.

تتصل الأذن الوسطى بالحنجرة عن طريق أنبوب **أستاكيوس Eustachian tube** الذي يدعى أيضاً أنبوب السّمع، وهو يساوي ضغط الهواء بين الأذن الوسطى والبيئة الخارجيّة. ويمثل صوت حركة الهواء الذي نشعر به عند إقلاع الطائرة، أو عند القيادة صعوداً إلى قمة جبل مرتفع مساواة للضغط على جانبي طبلة الأذن.

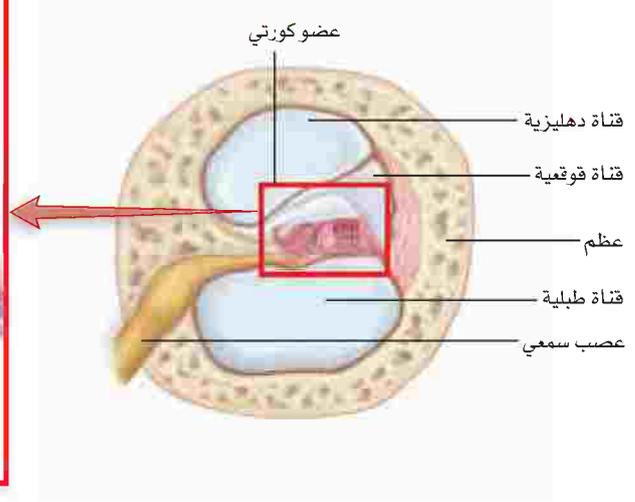
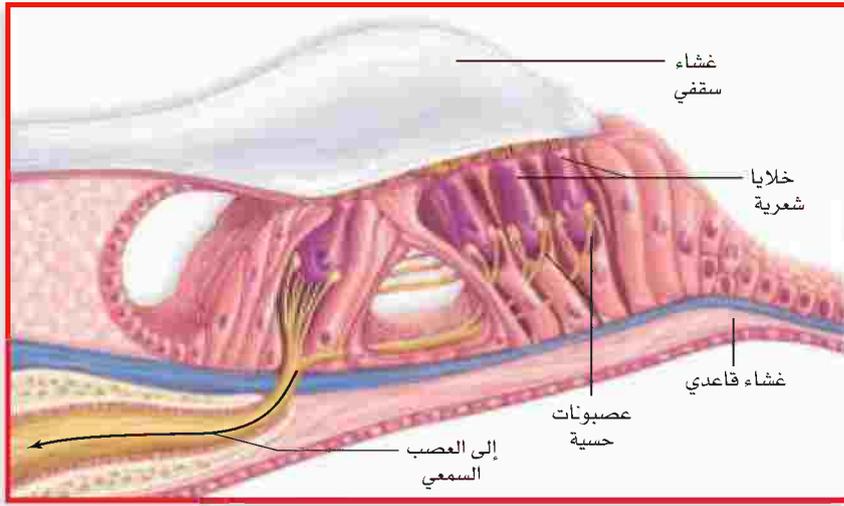
يهتز الركاب فوق غشاء مرن هو الشباك البيضوي **Oval window** الذي يعود إلى **الأذن الداخليّة Inner ear**. وحيث إنّ الشباك البيضوي أصغر قطرًا من غشاء

## الشكل 45-7

تحديد موقع التردد في القوقعة. القوقعة مبيّنة هنا، وقد فُردت لفاتها، بحيث يُرى طول الغشاء القاعدي. تهتز الألياف ضمن الغشاء القاعدي استجابة لترددات المختلفة للصوت المرتبطة بحدة الصوت. وهكذا، فإنّ المناطق المختلفة للغشاء القاعدي تبدي أقصى اهتزاز استجابة لترددات الصوت المختلفة. لاحظ أن الأصوات ذات التردد (والحدة) المرتفع تسبب اهتزاز الغشاء القاعدي قريباً من قاعدته، ولكن الترددات المتوسطة (ب) والترددات المنخفضة (ج) تسبب اهتزازاً أقرب إلى القمة.



أ.



عندما يهتز الغشاء القاعدي، فإن أهداب الخلايا الشعرية تنثني استجابة لحركة الغشاء القاعدي بالنسبة إلى الغشاء السقفي. يسبب انثناء هذه الأهداب المجسمة في اتجاه ما إزالة استقطاب في الخلايا الشعرية، في حين يسبب انثناءها في الاتجاه المعاكس إعادة استقطاب، وربما زيادة استقطاب الغشاء. تحفز الخلايا الشعرية بدورها إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّية التي تنقل نشاطها إلى الدماغ، فيفسره على أنه أصوات.

#### تحديد موقع تردد الأصوات في القوقعة

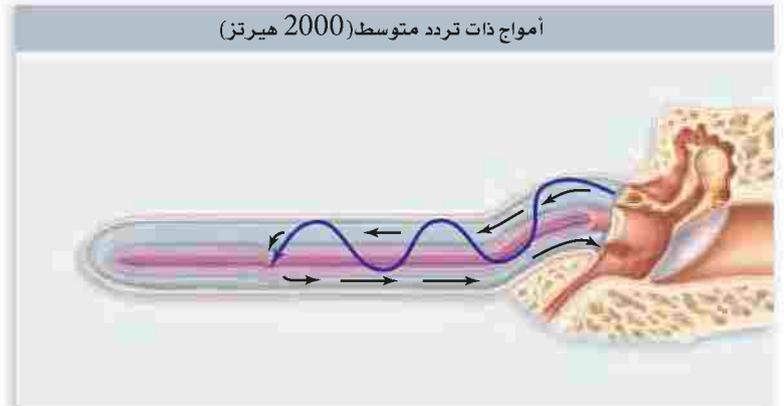
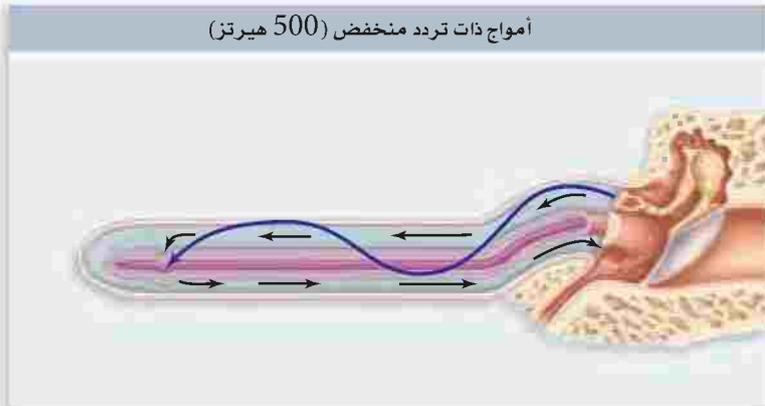
يتكون الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف مطاطية بدرجات متفاوتة من الطول والصلابة، فيشبه بذلك أوتار أداة موسيقية، تنغمر في مادة جيلاطينية. تكون الألياف عند قاعدة القوقعة (قرب الشباك البيضوي) قصيرة وصلبة، ولكنها تكون عند الطرف البعيد للقوقعة (قمة القوقعة) أطول بخمس مرات، وأكثر مرونة بمئة مرة. لهذا، فإن تردد الرنين للغشاء القاعدي سيكون أعلى عند القاعدة مما هو عليه عند القمة، فالقاعدة تستجيب لأصوات ذات حدة أو تردد أعلى. أما القمة، فإنها تستجيب لأصوات منخفضة التردد.

عندما تدخل موجة من طاقة الصوت 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 قريباً من تردد أمواج الصوت، ما ينتج أكبر إزاحة للغشاء القاعدي عند تلك النقطة (الشكل 45-7). نتيجة لذلك، فإن إزالة استقطاب الخلية الشعرية هناك ستكون أعلى ما يمكن،

الطبلة، فإن اهتزاز الركاب فوقه الذي ينتج قوة أكبر على وحدة المساحة، ينتقل إلى الأذن الداخليّة. تتألف الأذن الداخليّة من قوقعة Cochlea وهي تركيب يحتوي جزءاً 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 ج). 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 مرناً 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 اهتزازاً في قناة القوقعة. تشكل قاعدة قناة الطبلة من غشاء مرّن جداً يدعى الغشاء القاعدي Basilar membrane الذي يهتز الآن استجابة لأمواج الضّغط هذه. يحتوي سطح الغشاء القاعدي على خلايا شعرية حسية. وتدفع الأهداب الصلبة المجسمة للخلايا الشعرية هذه في غشاء جيلاطيني عالق فوقها يُدعى الغشاء السقفي Tectorial membrane. يعرف هذا الجهاز الحسّية المكون من الغشاء القاعدي، والخلايا الشعرية، وما يرتبط بها من عصبونات حسية، والغشاء السقفي معاً بعضو كورتي Organ of Corti (الشكل 45-6 د).



## بعض الفقرات لديها القدرة على الملاحظة عن طريق الصوت

نظرًا لأن لفقرات اليابسة أذنين تقعان على جانبي الرأس، فإن المعلومات التي يقدمها السمع يمكن أن تستخدم في تحديد اتجاه مصدر الصوت بدرجة من الدقة. تختلف مصادر الصوت في قوتها، وإن الأصوات تضعف وتنعكس بدرجات مختلفة بحسب الأجسام التي تعترضها في البيئة. لذا، فإن مجسات السمع لا تشكل مقياسًا للمسافة يُعتمدُ 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 طريقه، حتى إن كانت سلكًا قطره أقل من مليمتر واحد. وتستخدم الزبابة شكلًا مماثلًا من «الرؤية دون ضوء» تحت الأرض، كما تفعل ذلك الحيتان والدلافين تحت الماء. هذه الثدييات جميعها قادرة على إدراك وجود الأشياء، وبعدها باستخدام الصوت.

ترسل هذه الثدييات أصواتًا، ومن ثم تقرر الزمن الذي تحتاج إليه هذه الأصوات لكي تصل إلى عائق ما، ثم تعود إلى الحيوان. وتُدعى هذه العملية تحديد 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 الصوتي السمعي.

إن القدرة على الرؤية في الظلام فتحت أمام الخفاش مؤئلًا بيئيًا كان مقتصرًا بشكل أساسي على الطيور؛ لأن على الطيور أن تعتمد على الرؤية. ليس هناك طيور ليلية المعيشة حقًا، حتى اليوم فهو يعتمد على الرؤية لكي يصطاد، وهو لا يستطيع الطيران في الليالي حالكة الظلمة.



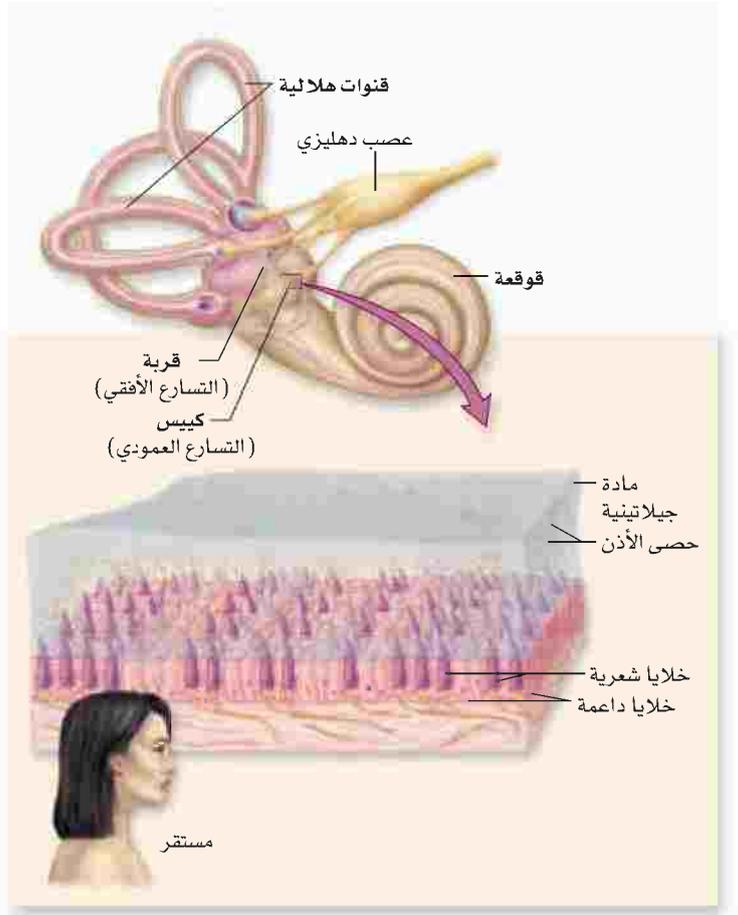
ب.

وستُبه المحاور الحسية من تلك المنطقة أكثر من أي منطقة أخرى. وعندما تصل جهود الفعل هذه إلى الدماغ، فإنها تُفسَّر على أنها أصوات ذات تردد معين، أو ذات حدة معينة.

## مدى السمع في فقرات اليابسة

تحدد مرونة الغشاء القاعدي مدى تردد السمع في الإنسان ليقع بين 20 و 20,000 موجة في الثانية (هيرتز) في الأطفال. وتتناقص قدرتنا على سماع الأصوات عالية التردد تدريجيًا في وسط العمر. وتستطيع فقرات أخرى أن 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 يسمعوها.

تُغذى الخلايا الشعرية أيضًا بمحاور صادرة إليها من الدماغ، والسيالات 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.



أ.

## الشكل 45-8

تركيب القربة والكيبس ووظيفتهما. أ. المواقع النسبية للقربة والكيبس ضمن التيه الغشائي للأذن الداخلي للإنسان. يبين التكبير المادة الجيلاتينية التي تحتوي حصى الأذن، وتغطي الخلايا الشعرية. ب. عندما ينحني رأسك إلى الأمام، فإن الجاذبية تغير من شكل المادة الجيلاتينية وفي اتجاه الحركة. يجعل هذا الأهداب المجسمة في الخلايا الشعرية تنثني منبهة بذلك العصبونات الحسية.

ولأنّ الخفاش قادر على النشاط والفعالية في الظلام الدامس، فإنه واحد من أكثر رتب الثدييات تعدداً وانتشاراً. 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 داخلياً بوصفها طريقة لرصد الاهتزازات، بتطور أعضاء الإحساس التي ترصد وضع الجسم في الفراغ وحركاته مثل التسارع.

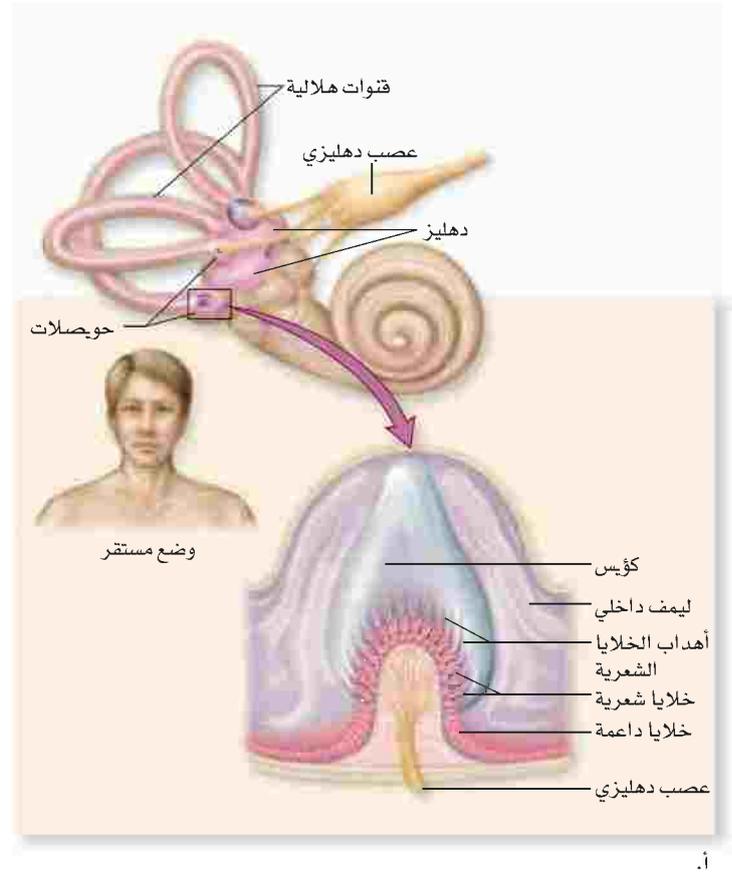
يمكن لمعظم اللافقريات توجيه نفسها بالنسبة إلى الجاذبية عن طريق تركيب يدعى كيس التّوازن Statocyst. يتكون كيس التّوازن بشكل عام من خلايا شعرية مدببة تنغمر أهدابها في غشاء جيلاتيني يحتوي بلّورات من كربونات الكالسيوم. هذه الحصى؛ حصى التّوازن Statoliths، تزيد كتلة الغشاء الجيلاتيني، بحيث يستطيع ثني الأهداب عندما يغير الحيوان وضعه. فإذا مال الحيوان نحو اليمين مثلاً، فإنّ الغشاء والحصى تنثني الأهداب نحو اليمين، ويحفّز بذلك العصبونات الحسيّة ذات العلاقة.

يوجد تركيب مماثل في التيه الغشائي للأذن الدّاخلية للفقريات. يحاط هذا التيه بعظم وباللييف الخارجي الذي يشبه في تركيبه تركيب سائل الأنسجة. وعلى الرّغم من تعقيدته، فإنّ التركيب بكامله في الإنسان صغير، ويصل إلى حجم حبة البازيلاء فقط.

## تركيب التيه والقنوت نصف الهلالية

تتكون مستقبلات الجاذبية في الفقريّات من حجرتين في التيه الغشائي تدعيان القربة Utricle والكيس Saccule (الشكل 45-8). في هذين التركيبين، خلايا شعرية ذات أهداب صلبة مجسمة وهذب حقيقي طويل شبيه بتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي في الأسماك. وتنغمر الزوائد التي تشبه الشّعْر ضمن غشاء جيلاتيني، هو غشاء الحصى الذي يحتوي بلّورات كربونات الكالسيوم. وحيث إنّ عضو حصى الأذن موجّه بشكل مختلف في القربة عنه في الكيس، فإنّ القربة أكثر حساسية للتسارع الأفقي (كما في سيارة متحركة) والكيس أكثر حساسية للتسارع العمودي (كما في مصعد كهربائي). في كلتا الحالتين يسبب التسارع انثناء الأهداب المجسمة، فينتج بالضرورة جهود فعل في العصبونات الحسيّة ذات العلاقة.

يتصل التيه الغشائي في القربة والكيس مع ثلاث قنوت نصف هلالية Semicircular canals موجهة في مستويات مختلفة، بحيث ترصد التسارع الزاوي (الذي يحدث بزواوية معينة) في أيّ اتجاه (الشكل 45-9). يوجد في نهايات القنوت حجرات منفتحة 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 اللييف الداخلي لكلّ قناة نصف هلالية.



الشكل 45-9

تركيب القنوتات الهلالية. مواقع القنوتات الهلالية بالنسبة إلى بقية الأذن الدّاخلية. أ. تكبير لمقطع في إحدى الحويصلات، مبيّنا كيف تنغرز أهداب الخلايا الشعرية في الكؤيس. ب. التسارع الزاوي في مستوى القنوتات الهلالية يسبب انثناء الكؤيس، فتنبه بذلك الخلايا الشعرية.

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 تنتهي به الأهداب. ويشبه هذا إلى حد كبير الطريقة التي يعمل بها نظام الخط الجانبي في الأسماك. فإذا انحنى الأهداب المجسمة في اتجاه الهدب الحقيقي، ينتج جهد مستقبل ينه إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسية المتصلة. تُدعى القربة، والكيس، والقنوات الهلالية معاً الجهاز الدهليزي Vestibular system. يزودنا كل من الكيس والقربة بإحساس للتسارع الخطي. أما القنوات الهلالية، فتزودنا بإحساس للتسارع الزاوي. ويستخدم الدماغ المعلومات القادمة من الجهاز الدهليزي عن وضع الجسم في الفراغ للمحافظة على التوازن والاتزان.

تهتز عظيمات الأذن الوسطى استجابةً لأمواج الصوت، فتحدث اهتزازاً في السائل داخل الأذن الداخلية. يسبب هذا الاهتزاز انثناء الخلايا الشعرية ما يحول طاقة الصوت إلى جهود فعل. الغشاء القاعدي أكثر استجابة للترددات المرتفعة عند قاعدته، ولترددات المنخفضة عند قمته، فيسمح بذلك بتمييز الأصوات ذات الترددات المختلفة. تستخدم بعض الثدييات كالفخاش الصوت لمعرفة موقعها وموقع الأجسام الأخرى بطريقة تحديد الموقع بصدى الصوت. ترصد الخلايا الشعرية في عضو الخط الجانبي في الأسماك حركات الماء. تعطي الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي لفقرات اليابسة إحساساً بالتسارع وبالتوازن.

## المستقبلات الكيميائية: الذوق، والشم، ودرجة الحموضة (درجة الرقم الهيدروجيني)

تقع براعم التذوق لفقرات اليابسة جميعها في طلائية اللسان والتجويف الفمي ضمن مناطق مرتفعة تدعى حلقات *Papillae* (الشكل 45 - 10). وبراعم التذوق هي تراكيب شكلها كالبصل، وتضم 50-100 خلية تذوق، وكل خلية لها نتوءات إصبعية تدعى خملات دقيقة تبرز من خلال فتحة عند قمة برعم التذوق تدعى ثقب التذوق *Taste pore* (الشكل 45-10 ج). تذوب المواد الكيميائية من الغذاء في اللعاب، وتصبح في تلامس مع خلايا التذوق عن طريق ثقب التذوق.

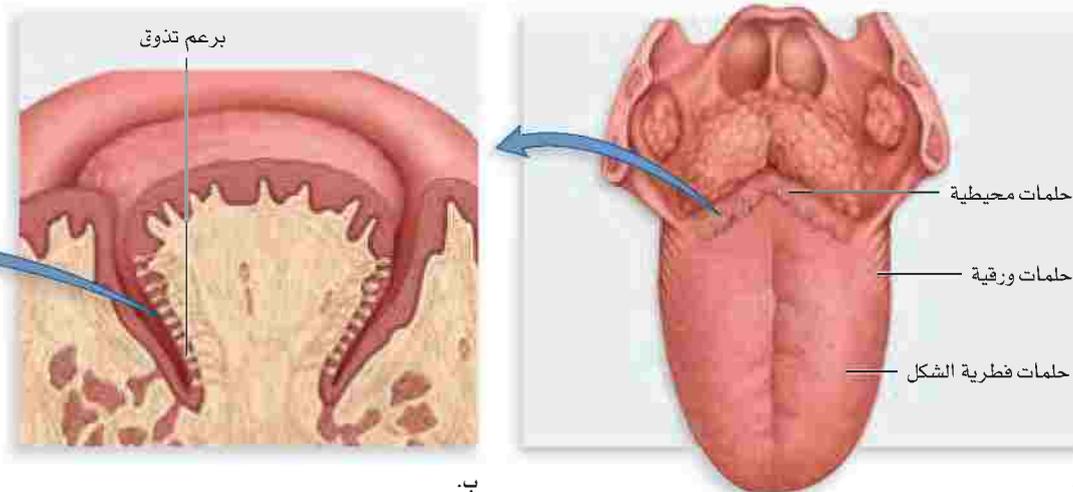
تعمل المواد الكيميائية التي تنتج طعمًا مالحًا وطعمًا حامضيًا، ضمن براعم التذوق، مباشرة عبر قنوات أيونية. والنمط التذوقي المالح النموذجي يُعزى إلى أيونات  $Na^+$  التي تنتشر عبر قنوات صوديوم إلى داخل الخلايا في الخلايا المستقبلية في براعم التذوق. يزيل دخول الصوديوم هذا استقطاب الغشاء، فيسبب تحرر الناقل العصبي من الخلية المستقبلية ما يحفز العصبون الحسي الذي يرسل سيالاً إلى الدماغ. وتعمل الخلايا التي ترصد التذوق الحامضي بطريقة مماثلة فيما عدا أنها ترصد تركيز أيون هيدروجين ( $H^+$ ). يرتبط التذوق الحامضي بزيادة تركيز البروتونات التي تستطيع أن تزيل استقطاب الغشاء عندما تنتشر خلال قنوات أيونية.

تحتوي بعض الخلايا الحسية، التي تدعى المستقبلات الكيميائية، بروتينات غشائية تستطيع الارتباط بمواد كيميائية معينة، أو برابط في السائل خارج الخلايا. واستجابة لهذا التفاعل الكيميائي، فإن استقطاب غشاء العصبون الحسي يُزال، ويُنتج جهود فعل. تُستخدم المستقبلات الكيميائية في الإحساس بالتذوق وبالشم، وإنها مهمة في رصد التركيب الكيميائي للدم وللوسائل الدماغية الشوكية.

### يرصد التذوق الغذاء المحتمل ويحلله

إن إدراك التذوق، مثله مثل إدراك اللون؛ مزيج من عوامل فيزيائية ونفسية. ويقسم هذا بصورة عامة إلى خمس مجموعات: الحلو، والحامض، والمالح، والمر، والشهي *Umami* (إدراك طعم جلوتاميت، وأحماض أمينية أخرى). تتوسط براعم التذوق - وهي مجموعات من خلايا طلائية حساسة كيميائياً، وتتصل مع عصبونات حسية - حاسة الذوق في الفقرات. في الأسماك تكون براعم التذوق مبعثرة فوق سطح الجسم، وهي أكثر المستقبلات الكيميائية المعروفة في الفقرات حساسية، فهي حساسة بشكل خاص للأحماض الأمينية، إذ إنها تستطيع أن تميز في سمكة القط مثلاً بين حمضين أميين مختلفين بتركيز أقل من 100 جزء في البليون (1 جرام، في 10,000 لتر من الماء) ! إن القدرة على تذوق الماء المحيط مهمة جداً للأسماك التي تعيش على القعر، حيث يمكنها الإحساس بوجود الغذاء في بيئة ضبابية غالباً.

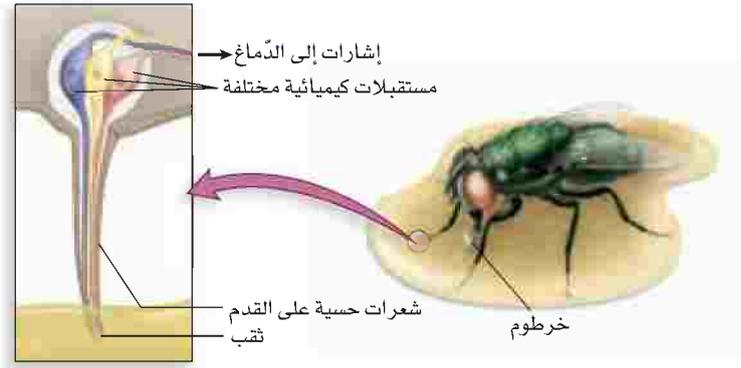
### الشكل 45-10



التذوق. أ. يمتلك لسان الإنسان نتوءات تدعى حلقات تحمل براعم التذوق. تتموضع أنواع مختلفة من براعم التذوق على مناطق من اللسان. ب. تنمغر مجموعات من براعم التذوق ضمن الحلمة الواحدة. ج. براعم التذوق المفردة مجموعات من المستقبلات الكيميائية ذات شكل بصلي، وتمتد نحو الفم عن طريق ثقب. د. صورة بالمجهر الضوئي لبراعم التذوق في إحدى الحلقات.

## يستطيع الشم أن يتعرف عدداً كبيراً من الجزيئات المعقدة

تضم حاسة الشم (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 الشم بالطريقة نفسها التي تستخدم بها الأسماك حاسة التذوق، أي لفحص عينات من البيئة الكيميائية حولها.

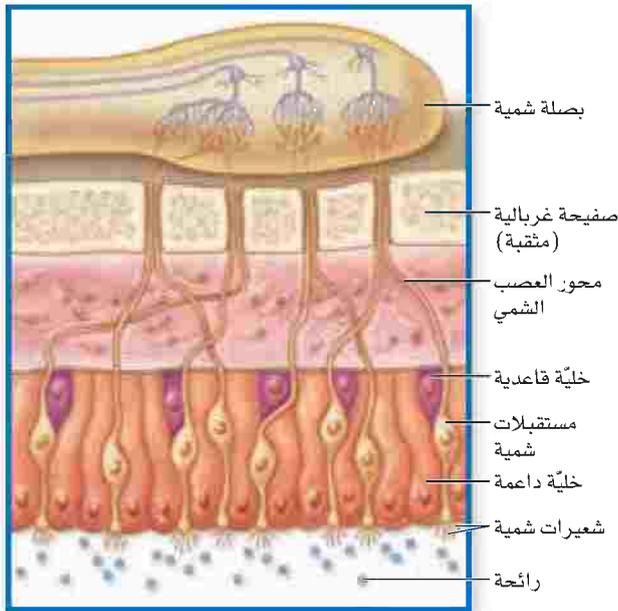
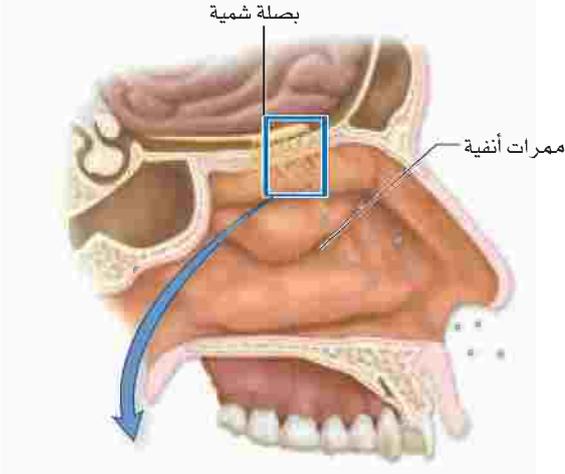


الشكل 45-11

تتذوق كثير من الحشرات بأقدامها. في الذبابة السرور المبيبة هنا، تمتد المستقبلات الكيميائية في الشعرات الحسّية 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.

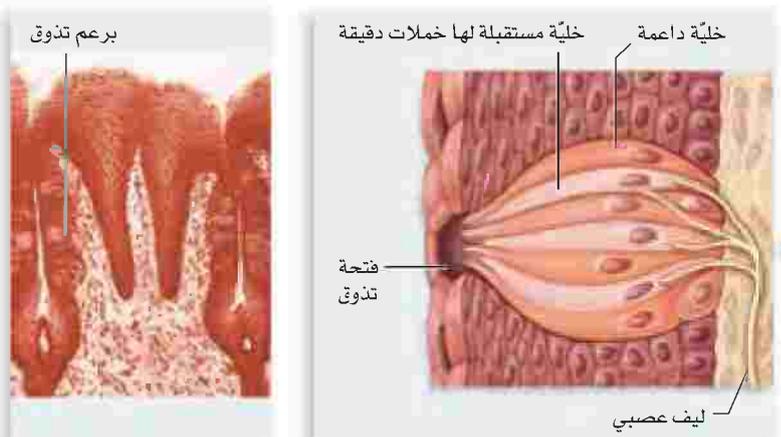
تكون آلية رصد التذوق الحلو، والمر، والشهي غير مباشرة. في هذه الحالة تستطيع المواد التي تقع ضمن هذه المجموعات الارتباط بمستقبل مرتبط ببروتين G (الفصل الـ 9) يكون نوعياً لكل مجموعة. إنّ طبيعة هذه المستقبلات وتوزيعها تشكل مساحة واسعة للاستقصاء النشط، لكن البيانات الحديثة تشير إلى أنّ الخلايا المستقبلية المفردة في براعم التذوق تترجم نوعاً واحداً 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 المستقبلية لتنشيط عصبون حسي، وإرسال سيال إلى الدماغ. هناك ستفاعل هذه السيالات مع عصبونات حسية أخرى تحمل معلومات ذات علاقة بالرائحة (سنصفها لاحقاً). في هذا النموذج، فإنّ الأذواق المختلفة تُشفر إلى الدماغ بناءً على أيّ خلية حسية جرى تنشيطها.

كثير من المفصليات لها مستقبلات كيميائية للتذوق كما للفقريات. فالذبابة مثلاً، وبسبب طريقة بحثها عن الطعام، لها مستقبلات تذوق في شعيرات حسية واقعة على أقدامها. تحتوي الشعيرات الحسّية تشكيلة من المستقبلات الكيميائية القادرة على تذوق السكر والملح، وغيرها بتكامل المُنبّهات من هذه المستقبلات الكيميائية (الشكل 45-11). فإذا ما وَطِئَت الذبابة على غذاء محتمل، فإنّ خرطومها (جهاز التغذية الأنبوبي) يمتد للتغذية.



الشكل 45-12

الشم. يرصد الإنسان الروائح عن طريق عصبونات شمّية (خلايا مستقبلية) تقع في بطانة الممرات الأنفية. تنقل محاور هذه العصبونات سيالات مباشرة إلى الدماغ عبر العصب الشمي. تجدد الخلايا القاعدية عصبونات شمّية جديدة لتحل محل الخلايا الميتة أو المتهتكة. تعيش العصبونات الشمّية نحو شهر واحد بصورة نموذجية.



د.

ج.

حساسة بشكل أساسي لدرجة حموضة البلازما، والمستقبلات الكيميائية المركزية **Central chemoreceptors** الموجودة في النخاع المستطيل في الدماغ التي هي حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي. عندما يكون معدل التنفس منخفضاً يزداد تركيز ثاني أكسيد الكربون في البلازما منتجاً المزيد من حمض الكربونيك ومسبباً انخفاضاً في درجة حموضة الدم. يستطيع ثاني أكسيد الكربون أن يدخل السائل الدماغي الشوكي، ويخفض درجة الحموضة، وبذا ينبه المستقبلات المركزية. يؤثر هذا التنبيه بشكل غير مباشر في مركز السيطرة التنفسي الموجود في جذع الدماغ، ما يسبب زيادة معدل التنفس. تستطيع الأجسام الأبهريّة أيضاً أن تستجيب لانخفاض تركيز أكسجين الدم، لكن هذا التأثير لا يكون عادة مهماً ما لم يصعد الفرد إلى ارتفاعات شاهقة، حيث يكون الضغط الجزئي للأكسجين منخفضاً.

المستقبلات التي ترصد المواد الكيميائية التي تأتي من خارج الجسم مسؤولة عن حاستي التذوق والشم. تساعد المستقبلات الكيميائية الداخلية على رصد المواد الكيميائية، وبشكل خاص توازن الأحماض داخل الجسم، وهي مطلوبة لتنظيم التنفس.

وحيث إن فقرات اليابسة محاطة بالهواء، فإن حاسة الشم لديها أصبحت متخصصة في رصد الدقائق المحمولة بالهواء، لكن هذه الدقائق يجب أن تذوب أولاً في السائل خارج الخلايا قبل أن تحفز مستقبلات الشم. يمكن أن تكون حاسة الشم حادة في كثير من الثدييات لدرجة أن جزيئاً واحداً من المادة الكيميائية هو كل ما تحتاج إليه لتحفيز المستقبل.

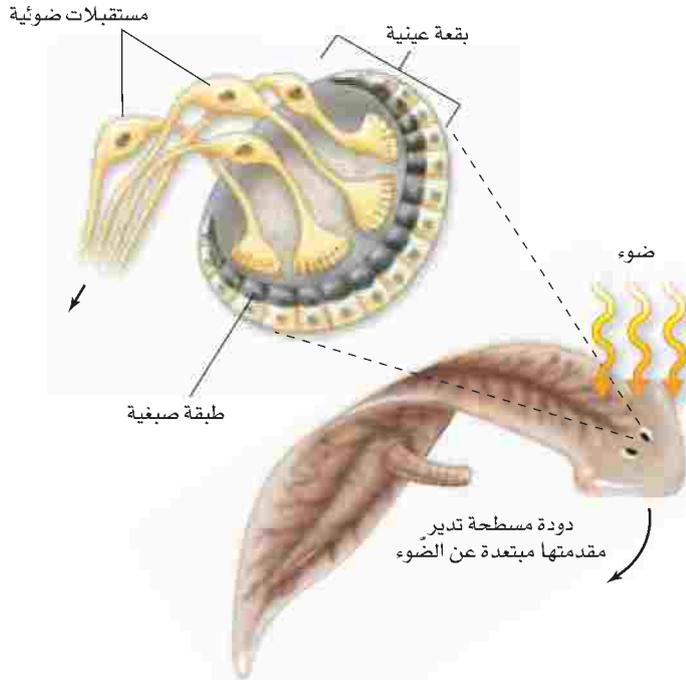
وعلى الرغم من أن الإنسان يستطيع رصد أربعة أنماط من التذوق، فإنه يستطيع أن يميز آلافاً من الروائح المختلفة. وتشير البحوث الحديثة إلى وجود نحو 1000 جين مختلف قد يشفر كل منها بروتيناً مستقبلاً مختلفاً للشم. أما مجموعة العصبونات الشمية المحدودة التي تستجيب لرائحة معينة، فإنها قد تعمل «كبصمة إصع» يستخدمها الدماغ للتعرف إلى المادة.

## ترصد المستقبلات الكيميائية الداخلية درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى

ترصد المستقبلات الحسية ضمن الجسم تشكيلةً من الخصائص الكيميائية للدم أو للسوائل المشتقة منه، بما في ذلك السائل الدماغي الشوكي. من هذه المستقبلات، **المستقبلات الكيميائية الخارجية (المحيطية) Peripheral chemoreceptors** الموجودة في الأجسام الأبهريّة والسباتية التي تكون

## الرؤية

5-45



الشكل 45-13

البقع العينية البسيطة في الديدان المسطحة. ترصد البقع العينية اتجاه الضوء؛ لأن الطبقة الصبغية على أحد جانبي البقعة العينية تحجب الضوء القادم من خلف الحيوان. ولهذا فإن الضوء يرصد بدقة أكثر إذا ما جاء من أمام الحيوان، تستجيب الدودة المسطحة بالاستدارة بعيداً عن مصدر الضوء.

إن القدرة على إدراك الأجسام من على بُعد مهمة لمعظم الحيوانات. فالمفترس يحدد موقع الفريسة، والفريسة تتجنب المفترس اعتماداً على طرق الإحساس عن بعد الثلاث: السمع والشم والإبصار. يستطيع الإبصار، من بين هذه الطرق، أن يعمل عن بعد كبير، فبالعين المجردة يستطيع الإنسان رؤية النجوم من على بُعد آلاف السنوات الضوئية، ويكفي فوتون واحد لتنبيه خلية في الشبكية لتعطي جهد فعل.

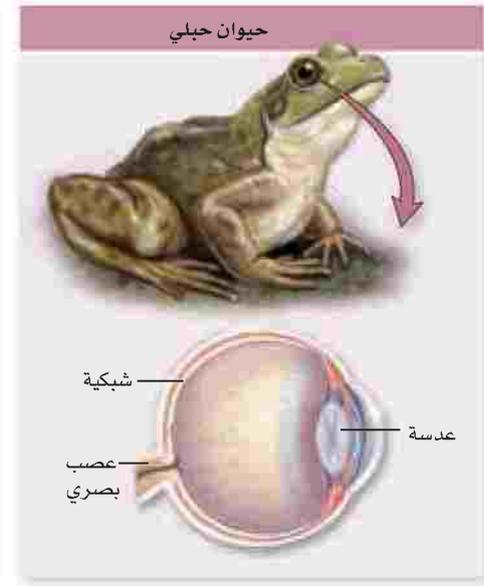
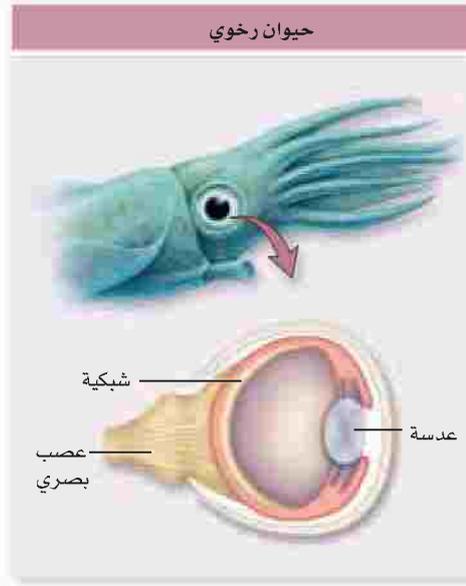
## ترصد الرؤية الضوء وتغيراته من على بُعد

تبدأ الرؤية **Vision** باقتصاص طاقة الضوء عن طريق **مستقبلات ضوئية Photoreceptors**. وحيث إن الضوء ينتقل في خطوط مستقيمة، ويصل إلى مسافات على الأرض أنبياً تقريباً، فإن المعلومات البصرية يمكن أن تُستخدم لتحديد اتجاه جسم ما وبُعده، ولا يوجد منه آخر يقدم لنا معلومات أكثر تفصيلاً.

## عيون اللافقرات

تمتلك كثير من اللافقرات أنظمة رؤية بسيطة، حيث تتجمع المستقبلات الضوئية في بقعة عينية. البقع العينية البسيطة يمكن أن تصبح حساسة لاتجاه مصدر الضوء بإضافة طبقة من الصبغة تظلل أحد جانبي العين.

فالديدان المسطحة لها طبقة ذات صبغة، وتعمل كستارة على الجوانب الداخلية 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 الضوء أقل تنبيهاً. وعلى الرغم من أن البقعة العينية تدرك اتجاه الضوء، لكنها لا تستطيع أن تُكوّن صورة بصرية.



الشكل 45-14

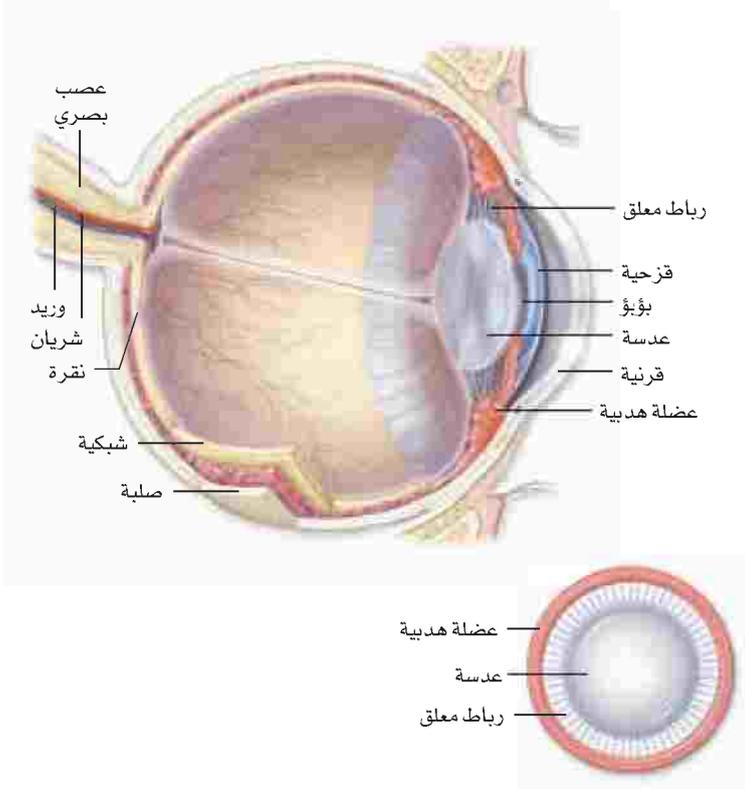
العيون في ثلاث قبائل من الحيوانات. على الرغم من أنها تتشابه ظاهرياً، إلا أن هذه العيون تختلف كثيراً في تركيبها، وهي غير متماثلة. لقد تطور كلٌ منها بشكل منفصل على الرغم من التعقيد التركيبي الظاهري، وقد تمّ هذا التطور من تراكيب أبسط.

أفراد القبائل الأربع: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات طورت عيوناً قادرة على تكوين صور بصرية. وعلى الرغم من التشابه المدهش في التركيب، فإنه يُعتقد أنّ العيون التي تُكوّن صوراً في هذه القبائل تطورت بشكل مستقل، وهذا مثال على التطور الالاقائي (الشكل 45-14). ومن المثير للاهتمام أنّ نجد المستقبلات الضوئية لهذه العيون المكونة للصور جميعاً تستخدم الجزيء نفسه القادر على اقتناص الضوء ما يقترح أنه لا يوجد الكثير من الجزيئات البديلة لتؤدي هذا الدور.

### تركيب عين الفقريّات

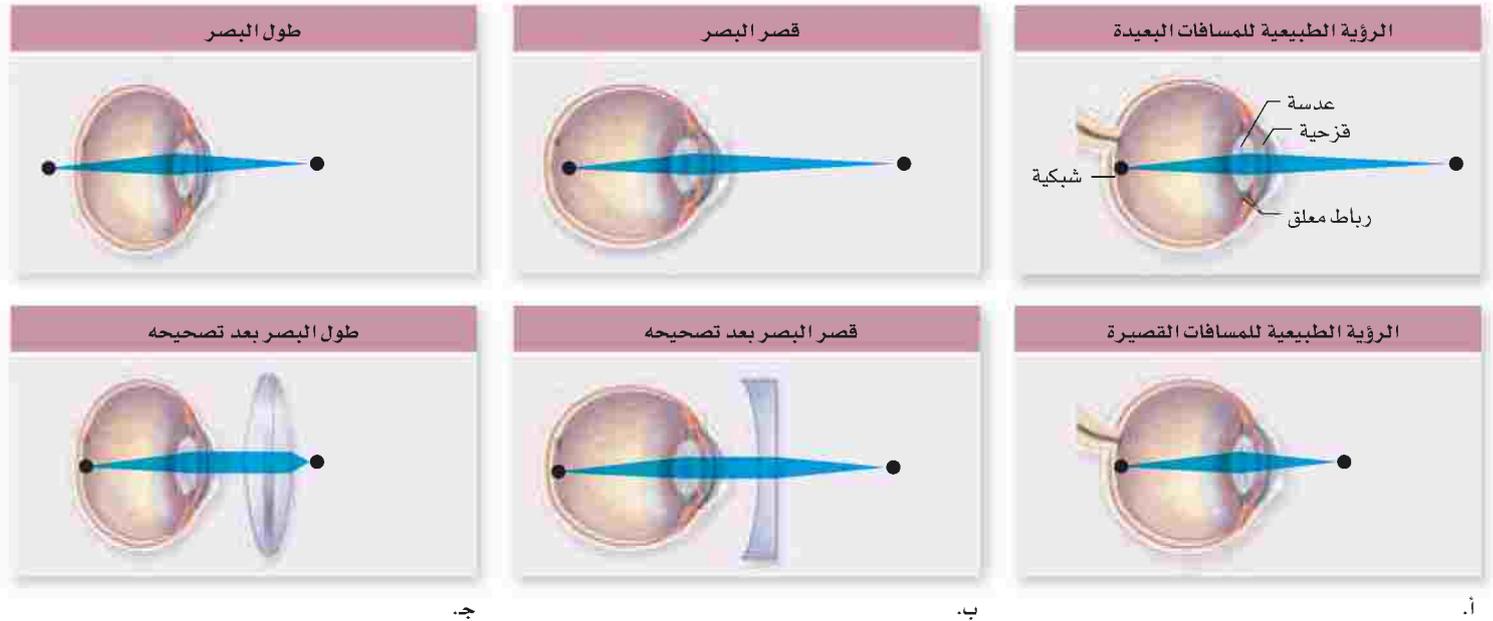
تعدّ عين الإنسان مثلاً نموذجياً لعيون الفقريّات (الشكل 45-15). فيباض العين هو الصلبة *Sclera* المكونة من نسيج ضام صلب. يدخل الضوء إلى العين من خلال القرنية *Cornea* الشفافة التي تبدأ بتجميع الضوء. يحدث تجميع الضوء بسبب انكساره عندما ينتقل إلى وسط مختلف الكثافة. الجزء الملون من العين هو *Iris* القزحية. ويؤدي انقباض عضلات القزحية في الضوء الساطع إلى تقليل حجم فتحتها، أي البؤبؤ. يمر الضوء خلال البؤبؤ إلى العدسة *Lens* وهي تركيب شفاف يكمل عملية تجميع الضوء وتركيزه في بؤرة على الشبكية الواقعة عند مؤخرة العين. ترتبط العدسة عن طريق رباط معلق *Suspensory ligament* إلى العضلات الهدبية.

يتأثر شكل العدسة بكمية التوتّر في الرّباط المعلق الذي يحيط بالعدسة، ويعلقها بالعضلة الهدبية الدائرية. عندما تتقلص العضلة الهدبية، فإنها ترخي الرّباط المعلق، وتصبح العدسة أكثر استدارة وتكوّراً، وتكسر الضوء بقوة أكبر، وهذا التكوّن مطلوب لرؤية الأشياء القريبة. ولرؤية الأشياء البعيدة، تنبسط العضلات الهدبية، وتبتعد عن العدسة، فتشد بذلك الرّباط المعلق. وهكذا تصبح العدسة أكثر تفلحطاً وانسائطاً، فتكسر الضوء 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. تُركّز القرنية الشفافة والعدسة الضوء على الشبكية الموجودة في مؤخرة العين، وتحتوي المستقبلات الضوئية (العصبي والمخاريط). يتم تركيز منتصف الحقل البصري لكل عين في النقرة. يتم تركيز الضوء وتبثيره عن طريق انقباض العضلة الهدبية وانسائها، حيث تضبط، وتعديل درجة تكوّن العدسة.



الشكل 16-45

التبشير 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 تكوُّر العدسة. فعندما يقف شخص ذو بصر طبيعي على بعد 20 قدماً أو أكثر من جسم ما، فإنَّ العدسة تكون في أقل درجة من التَّحْدُب، وتُركز الصورة على الشبكية. ب. في الأشخاص قصيري النظر، يتم تركيز الصورة أمام الشبكية؛ ولهذا تظهر الصورة مشوشة. ج. في الأشخاص طويلي النظر تكون الصورة مركزة خلف الشبكية؛ لأن المسافة بين العدسة والشبكية قصيرة جداً. تقوم عدسات بضغط زاوية دخول الضوء إلى العين، ما يركزه على الشبكية تماماً.

تُدعى الصبغة الضوئية في خلايا العِصِيّ رودوبسين Rhodopsin وهي تتكون من بروتين أوبسين مرتبط به جزيء من Cis-retinal وهو ينتج من فيتامين أ (A). يشق فيتامين أ من الكاروتين، وهو صبغة لتمثيل الضوئي في النباتات. تُدعى الصبغات الضوئية للمخاريط فوتوبسين Photopsins وهي شبيهة جداً من ناحية تركيبية برودوبسين. يمتلك الإنسان ثلاثة أنواع من المخاريط، كلٌّ منها

تركيز (تبشير) الصورة على الشبكية (الشكل 16-45). ومن المثير للاهتمام أنَّ عدسة البرمائيات أو الأسماك لا تغير شكلها، فهذه الحيوانات في المقابل تركز الصور، وتوضحها بتحريك العدسة إلى الأمام أو إلى الخلف تماماً كما تفعل عند استخدام الكاميرا.

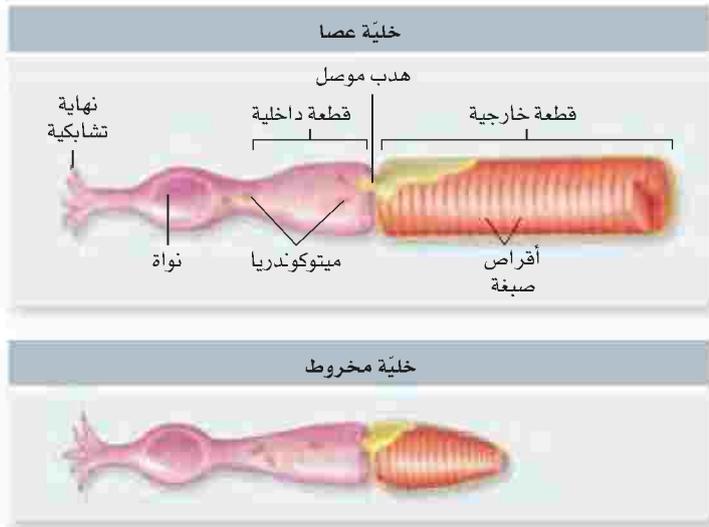
## مستقبلات الضوء في الفقريات

### هي خلايا العِصِيّ وخلايا المخاريط

تحتوي شبكية الفقريات نوعين من خلايا المستقبلات الضوئية هما: العِصِيّ والمخاريط (الشكل 17 - 45). والعِصِيّ Rods التي استمدت اسمها من شكل قطعنها الخارجيَّة مسؤولة عن الرؤية البيضاء والسوداء عندما تكون الإضاءة منخفضة. في المقابل، فإنَّ المخاريط Cones مسؤولة عن حدة الإبصار العالية وعن رؤية الألوان، ولها قطعة خارجية مخروطية الشكل. لدى الإنسان نحو 100 مليون من خلايا العِصِيّ، ونحو 3 ملايين من المخاريط في كلِّ شبكية. تتركز معظم المخاريط في المنطقة المركزية من الشبكية المسماة الحفرة Fovea حيث تشكل العيون الصور الأكثر وضوحاً للأجسام. وتخلو النقرة تقريباً تماماً من العِصِيّ.

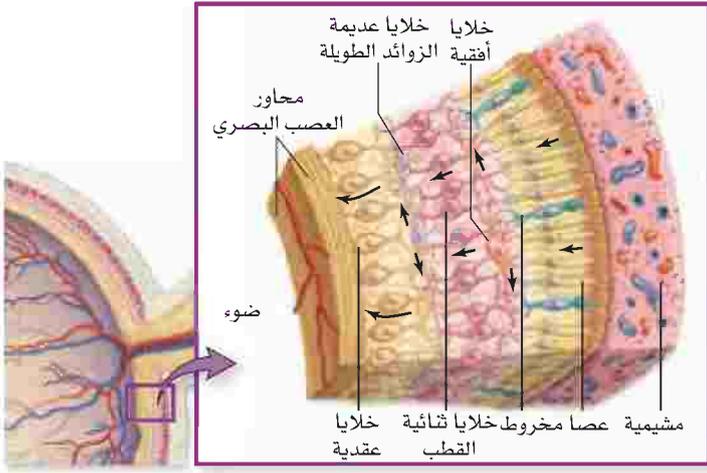
### تركيب العِصِيّ والمخاريط

للعصبي والمخاريط التركيب الخلوي الأساسي نفسه. فهناك قطعة داخلية غنية بالميتوكوندريا، وتحتوي حويصلات عدة مملوءة بجزيئات الناقل العصبي. وهذه القطعة تتصل عن طريق عنق إلى قطعة خارجية مملوءة بمئات من أقراص مسطحة مكدسة واحدها فوق الآخر. وتقع الجزيئات القابضة للضوء أو الصبغات الضوئية على أغشية هذه الأقراص (انظر الشكل 17-45).



الشكل 17-45

العِصِيّ والمخاريط. تكون القطعة الخارجيَّة المحتوية على الصبغة لكلٍّ من هذه الخلايا مفصولة عن بقية الخليَّة بحاجز يخترقه ممر ضيق فقط يُدعى الهدب الموصل.



الشكل 19-45

تركيب الشبكية. لاحظ أن العَصِيَّ والمخاريط تقع في مؤخرة الشبكية، وليس في مقدمتها. يمر الضوء خلال أربعة أنواع أخرى من الخلايا (العقدية، وعديمة الزوائد الطويلة، وثنائية القطب، والأفقية) هي الشبكية قبل أن يصل إلى العَصِيَّ والمخاريط. عندما تحفز المستقبلات الضوئية، فإنها تنبّه الخلايا ثنائية القطب التي تنبّه بدورها الخلايا العقدية. لهذا، فإن تدفق المعلومات الحسية في الشبكية معاكس لاتجاه مرور الضوء.

تمتلك معظم الفُقرِيَّات، خاصة تلك النهارية منها (التي تنشط خلال النهار) رؤية للألوان، كما هو حال كثير من الحشرات. ويستطيع نحل العسل أن يرى الضوء في مدى قرب اللون فوق البنفسجي الذي لا يكون مرئياً 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 والطيور مثلاً، لها أربعة أو خمسة أنواع من المخاريط، والمخاريط «الإضافية» هذه تمكّنها من الرؤية قرب اللون فوق البنفسجي. وكثير من الثدييات كالسنجاب مثلاً، لها نوعان من المخاريط فقط.

### تحويل الإشارة الحسية في المستقبلات الضوئية

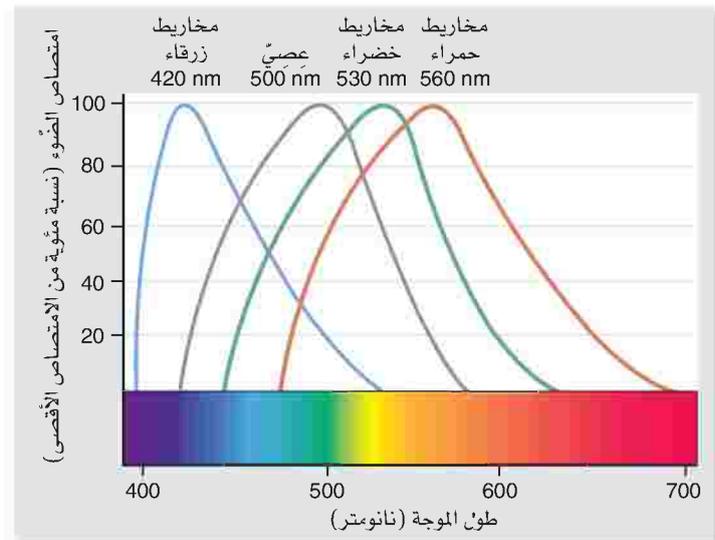
يتبع تحويل طاقة الضوء إلى سيالات عصبية تسلسلاً يعاكس الطريقة العادية التي يتم بها رصد المنبّهات الحسية. ففي الظلام تُحَرِّزُ خلايا المستقبلات الضوئية ناقلاً عصبياً مثبطاً يزيد استقطاب العصبونات ثنائية القطب. يمنع هذا العصبونات ثنائية القطب من تحرير ناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية التي ترسل الإشارات إلى الدماغ. أما بوجود الضوء، فتتوقف خلايا المستقبلات الضوئية عن إطلاق الناقل العصبي المثبط، ما يؤدي بالنتيجة إلى تنبيه الخلايا ثنائية القطب. وتنبه الخلايا ثنائية القطب بدورها الخلايا العقدية، فتنتقل جهود فعل إلى الدماغ.

يعزى إنتاج المستقبلات الضوئية للناقل العصبي المثبط إلى وجود قنوات صوديوم مُمَيَّبة بالرباط. ففي أثناء الظلام يكون كثير من هذه القنوات مفتوحاً ما يسمح بتدفق الصوديوم إلى الداخل. ويدعى تدفق الصوديوم هذا بغياب الضوء، فتغلق القنوات 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.

يملك صبغة فوتوسين مكونة من رتال مرتبط ببروتين له تعاقب مختلف قليلاً من الأحماض الأمينية. تغير هذه الاختلافات البسيطة الامتصاص الأقصى للصبغة، أي تلك المنطقة من الطيف الكهرومغناطيسي التي تمتصها الصبغة بأقصى درجة (الشكل 18-45). فالامتصاص الأقصى لرتال في رودوبسين هو عند 500 نانومتر، وفي المقابل، فالامتصاص الأقصى لصبغات الأنواع الثلاثة من المخاريط هو: 420 نانومتراً (المتص للأزرق)، 530 نانومتراً (المتص للأخضر)، 560 نانومتراً (المتص للأحمر). هذه الاختلافات في خصائص امتصاص الضوء من قبل الصبغات الضوئية مسؤولة عن الحساسية المختلفة للألوان في الأنواع الثلاثة من المخاريط، التي يشار إليها غالباً ببساطة بأنها مخاريط زرقاء، وخضراء، وحمراء.

السطح الداخلي للعين، أي الشبكية **Retina**، مكون من ثلاث طبقات من الخلايا (الشكل 19-45): وتتألف الطبقة الأقرب إلى السطح الخارجي لكرة العين من العَصِيَّ والمخاريط، وتحتوي الطبقة التي تليها **الخلايا ثنائية القطب Bipolar cells**، أما الطبقة الأقرب إلى تجويف العين فمكوّنة من **خلايا عقدية Ganglion cells**. لهذا، فإن الضوء يجب أن يمر أولاً عبر الخلايا العقدية والخلايا ثنائية القطب، من أجل الوصول إلى المستقبلات الضوئية. تتشابك العَصِيَّ والمخاريط مع الخلايا ثنائية القطب، وهذه بدورها تصنع تشابكاً عصبياً مع الخلايا العقدية التي تنقل السيالات إلى الدماغ عبر العصب البصري. الخلايا العقدية هي العصبونات الوحيدة في الشبكية القادرة على إرسال جهود فعل إلى الدماغ، ولهذا، فإن تدفق المعلومات الحسية في الشبكية معاكس لمسار الضوء خلال الشبكية.

تحتوي الشبكية نوعين إضافيين من العصبونات هما: الخلايا الأفقية **Horizontal cells** والخلايا عديمة الزوائد الطويلة **Amacrine cells**. يمكن أن يؤدي تشبيه الخلايا الأفقية عن طريق المستقبلات الضوئية الموجودة عند مركز بقعة ضوء إلى تثبيط استجابة المستقبلات الضوئية الواقعة عند محيط هذا المركز. هذا التثبيط الجانبي يُحسّن من تضارب الصورة ودرجة وضوحها.



الشكل 18-45

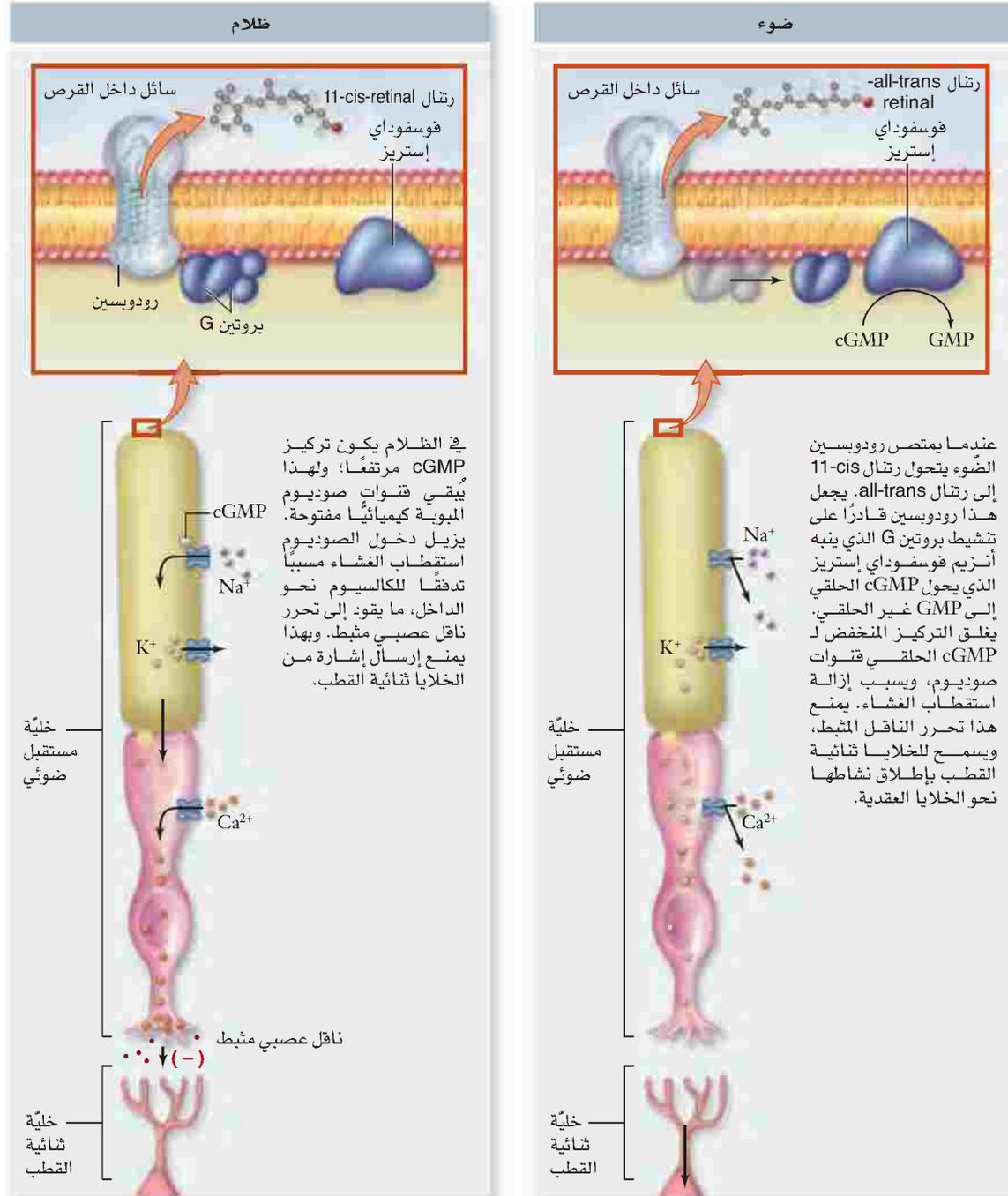
رؤية الألوان. الامتصاص الأقصى لرتال في صبغة رودوبسين في العَصِيَّ هو 500 نانومتر. امتصاص المخاريط الزرقاء الأقصى للضوء 420 نانومتراً، أما امتصاص المخاريط الخضراء الأقصى للضوء فهو 530 نانومتراً، في حين امتصاص المخاريط الحمراء 560 نانومتراً. يدرك الدماغ الألوان الأخرى جميعها من النشاط المشترك لهذه المخاريط الثلاثة.

فقدان cGMP إغلاق قنوات صوديوم الميوية بـ cGMP، ما يقلل تيار الظلام (الشكل 45-20). يرتبط كل أوبسين مع أكثر من 100 بروتين G منظم التي تطلق، عند تحفيزها، تحت وحدات تحفز مئات من جزيئات الأنزيم فوسفوداي إستريز. ويستطيع كل جزيء من الأنزيم أن يُحوّل 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 الضوء 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 الدماغ (الشكل 45 - 21).

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. فالصبغات الضوئية في العين هي مستقبلات بروتينية مزدوجة مع بروتين G يتم تحفيزها عند امتصاص الضوء. 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. يُحفز بروتين G المُحفز بروتينًا مستجيبًا هو الأنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويحوّله إلى GMP غير حلقي. بسبب

## الشكل 20-45



تحويل الإشارة في عين الفقريات. بقياب الضوء، يبقى cGMP الحلقي قنوات صوديوم مفتوحة مما يسبب دخول صوديوم، ويقود إلى تحرر ناقل عصبي مثبط. عند امتصاص الضوء من قِبَل رتنال في رودوبسين يتغير تركيبه. يجعل هذا رودوبسين يرتبط مع بروتين G ويحفزه لينبه أنزيم فوسفوداي 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.

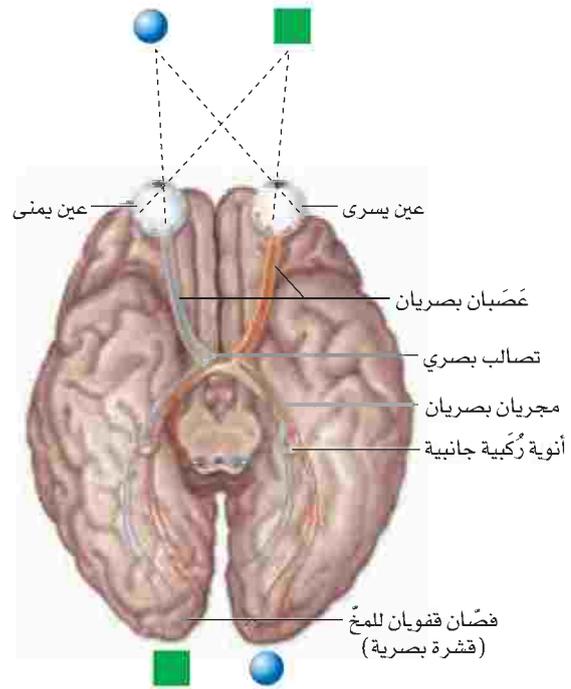
## تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية

تحط جهود الفعل المنقولة في محاور الخلايا العقدية في تراكيب تدعى **النواة الرُكبية الجانبية Lateral geniculate nucleus** في المهاد، ثم تنقل بعد ذلك إلى الفصّ القفوي للقشرة المخية (انظر الشكل 45-21). هناك يفسر الدماغ هذه المعلومات على أنها ضوء في منطقة محددة من حقل استقبال العين. إن نمط النشاط في الخلايا العقدية عبر الشبكية يشفر خريطة مفصلة لكل نقطة في حقل الاستقبال، سامحاً بذلك للشبكية وللدمغ برؤية الأجسام في الحيز البصري المتاح.

يقدم تكرار السّيالات في كلّ خلية عُقدية معلومات عن شدة الضوء عند كل نقطة. وفي الوقت نفسه، فإنّ النشاط النسبي للخلايا العقدية المرتبطة (عبر الخلايا ثنائية القطب) مع أنواع المخاريط الثلاثة يقدم معلومات عن اللون.

### حدةُ الإبصار

تختلف العلاقة بين المستقبلات والخلايا ثنائية القطب والخلايا العقدية في الأجزاء المختلفة من الشبكية. ففي النقرة يتصل كلّ مخروط مع خلية ثنائية القطب (بنسبة 1:1) وكلّ خلية ثنائية القطب تتشابك بدورها مع خلية عُقدية واحدة. وتعدّ 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 الرُكبتين الجانبيتين، ومن هناك تنقل إلى القشرة البصرية للفصين القفويين. لاحظ أنّ نصف الأعصاب البصرية (الألياف الداخليّة 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 كثيراً من العَصبيّ تلتقي مع خلية 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 جيداً، 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. فمثلاً: الأشخاص الذين لديهم عمى ألوان للونين الأحمر والأخضر قد يفقدون المخاريط الحمراء، ويكون لديهم صعوبة في تمييز الأحمر من الأخضر. يُورث عمى الألوان كصفة متنحية مرتبطة بالجنس (انظر الفصل الـ 13)، وهي غالباً ما تظهر في الذكور.

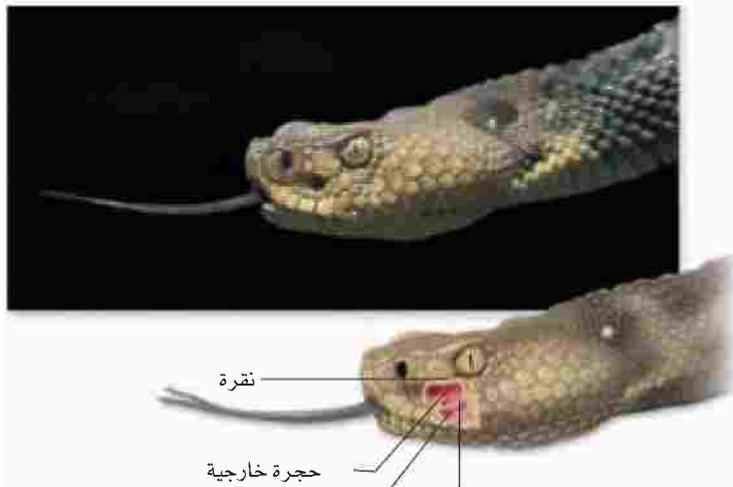
### الرؤية ثنائية العينين Binocular Vision

تمتلك الرُئيسيّات (بما فيها الإنسان) ومعظم المفترسات عيّنين تقعان على جانبي الوجه. وعندما توجه العينان على جسم واحد، فإنّ الصورة التي تراها كل عين تختلف قليلاً 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 عظم 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 حابي رصد المفترس المحتمل على عمق الإدراك في كثير من أنواع الفرائس. فعينا ديك الشجر الأمريكي *Scolopax minor* مثلاً واقعتان في موقعين متقابلين تماماً على الجمجمة، بحيث إن له حقل إبصار مقداره 360° دون أن يدير رأسه بتاتاً.

تمتلك معظم الطيور عيوناً موضوعة على الجانبين. من أجل تكيفها، فإنّ لها تقرتين في كل شبكية: النقرة الأولى، تقدم رؤية أمامية حادة كالنقرة الوحيدة الموجودة في الثدييات، أما النقرة الثانية، فتقدم رؤية جانبية حادة.

طورت الحلقيات والرخويات والمفصليات والحلبيات عيوناً تكوّن الصورة، بصورة مستقلة. تسمح عين الفقريات للضوء بالمرور من خلال البؤبؤ، ثم تقوم بتركيزه عن طريق عدسة قابلة للضبط على الشبكية في مؤخرة العين. تحتوي العَصبيّ والمخاريط صبغة ضوئية هي ريتينال، 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 حقل إبصار متداخلين تعطي إدراكاً للعمق.



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).

بشكل مستقل في منقار البط، وهو ثديي يَضَعُ بيضاً. 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.

### ترصد بعض المخلوقات الحقول المغناطيسية

يبدو أن الحنكليس، والقرش، والنحل، وكثيراً من الطيور توجه نفسها ملاحياً على طول خطوط المجال المغناطيسي للأرض. حتى إن بعض البكتيريا تستخدم هذه القوى لتوجيه نفسها.

فالطيور التي حُبست في أقفاص مغطاة، وليس لديها دليل بصري يوجهها، تنقر وتحاول أن تتحرك في الاتجاه الذي تتخذه عادة عند الهجرة في الوقت المناسب من السنة. لكنها لا تفعل ذلك عندما يعزل القفص عن الحقول المغناطيسية باستخدام الفولاذ. إضافة إلى ذلك، فإنه عندما يحرف المجال المغناطيسي للقفص بزوايا مقدارها  $120^\circ$  مع اتجاه عقارب الساعة باستخدام مغناطيس اصطناعي، فإن الطائر الذي كان يتجه بصورة طبيعية نحو الشمال سيتجه الآن نحو الشرق وجنوب الشرق.

ولا تزال طبيعة هذه المستقبلات المغناطيسية في هذه الفئريات موضوعاً للكثير من التكهّن، والآليات تبقى عسيرة الفهم.

تستطيع أفاعي النقرة السامة تحديد موقع فريستها باستخدام الأشعة تحت الحمراء (الحرارة)، وتستطيع كثير من الفئريات المائية أن تحدد موضع فريستها، وتحدد معالم بيئتها عن طريق مستقبلات كهربائية. المستقبلات المغناطيسية قد تساعد على هجرة الطيور.

الإبصار هو الحاسة الأساسية التي تستخدمها الفئريات جميعها التي تعيش في بيئة يملؤها الضوء، لكن الضوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطيف الكهرومغناطيسي الذي تستخدمه الفئريات بالضرورة لتَحُسُّسِ بيئاتها.

### بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة

#### تحت الحمراء

الإشعاعات الكهرومغناطيسية ذات طول موجي أطول من الضوء 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 منبهاً بيئياً رديئاً جداً في الماء؛ حيث إن الماء يمتص الحرارة بيسر. في المقابل، فإن الهواء له سعة حرارية منخفضة، ولهذا يمكن أن تُشكَّلَ الحرارة في الهواء منبهاً مفيداً محتملاً. والفئريات الوحيدة المعروفة بقدرتها على رصد الأشعة تحت الحمراء هي الأفاعي التي تُسمّى أفاعي النقرة الخبيثة.

تمتلك أفاعي النقرة زوجاً من أعضاء النقرة **Pit organs**، التي ترصد الحرارة، وتقع على كل من جانبي الرأس بين العين وفتحة المنخر (الشكل 45-22). تحدد هذه المستقبلات الخارجية موقع مصادر الحرارة في البيئة، وهي تمكّن الأفعى المجلجلة من أن تحدد موقع فريستها، وتنقض عليها في الظلام، كما في جحر تحت الأرض، أو في كهف، أو في الليل.

يتكون كل عضو نقرة من حجرتين مفصولتين بغشاء. تسقط الأشعة تحت الحمراء على الغشاء، وترفع درجة حرارته، فتنبه مستقبلات حرارية على هذا الغشاء. لا تُعرَفُ طبيعة هذه المستقبلات، ويُحتمَلُ أنها تتكون من عصبونات حساسة للحرارة تغذي كلتا الحجرتين. ويبدو أن وجود زوج من الأعضاء يقدم معلومات مجسمة تحدد الاتجاه بطريقة مماثلة للطريقة التي تعمل بها العيون. وفي الحقيقة، فإن المعلومات المنقولة من أعضاء النقرة في الأفاعي تُعالج في الدماغ من قِبَلِ تراكيب مماثلة للمركز البصري في فئريات أخرى.

### بعض الفئريات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية

على الرّغم من أن الهواء لا يوصل بيسر التيارات الكهربائية، فإن الماء موصل جيد. تولّد 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 تفرغ كهربائي من أعضاء كهربائية متخصصة. تستطيع هذه السمكة أن تستخدم تفرغاً كهربائياً ضعيفاً لتحديد موقع فريستها وشريك تزاوجها، وأن تبني صورة ثلاثية الأبعاد للبيئة التي تعيش فيها، حتى إن كانت عكرة وضبابية.

تمتلك الأسماك مطاطية الخياشيم (القرش، والراي، والورنك) مستقبلات كهربائية تدعى **حويصلات لورنزيني Ampullae of Lorenzini**. تقع الخلايا المستقبلية في أكياس تفتح عن طريق قنوات مملوءة بالهلام في ثقب على سطح جسم. يشكل الهلام موصلاً جيداً. وهكذا، فإن شحنة سالبة عند فتحة القناة يمكن أن تزيل استقطاب المستقبل عند قاعدته ما يسبب تحرر ناقل عصبي وزيادة في نشاط العصبونات الحسّية. يسمح هذا لسمك القرش مثلاً أن يتحرى الانقباضات العضلية لفريسته. وعلى الرّغم من أن حويصلات لورنزيني قد فقدت في أثناء تطور الأسماك العظمية (معظم الأسماك العظمية) فإن الاستقبال الكهربائي عاد للظهور مجدداً في بعض مجموعات الأسماك العظمية التي طورت تراكيب حسية مناظرة. ونشأت المستقبلات الكهربائية مرة أخرى

- براعم التذوق تجمعت من خلايا طلائية حساسة كيميائياً، وتقع على الحلقات (الشكل 45-10).
- يمكن تقسيم أنماط الذوق 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 المخية.
- ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطية الدّاخلية في الأبرح التغيرات في درجة حموضة الدم، والمستقبلات الكيميائية المركزية في النخاع المستطيل حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي.

#### 5 - 45 الرؤية

- تسمح المستقبلات التي ترصد الطاقة للحيوانات إدراك الأجسام من على مسافات بعيدة.
- يبدأ الإبصار باقتناص طاقة الضوء.
- طوّرت أربع قبائل: الحلقيات، والرّخويات، والمفصليات، والحبيّيات باستقلال عن بعضها عيوناً تشكل صوراً (الشكل 45-14).
- يدخل الضوء في عين الفقريات، خلال قرنية شفافة، وتتحكم القرنية في شدة الضوء. وتركز العدسة الضوء على شبكية موجودة في مؤخرة العين (الشكل 45-15).
- تسيطر العضلة الهدبية على شكل العدسة وتكيفها للرؤية القريبة والبعيدة.
- هناك نوعان من المستقبلات الضوئية في الفقريات هما العصبي، وترصد الأبيض والأسود، والمخاريط، وهي ضرورية لحدة الإبصار ولرؤية الألوان (الشكل 45-17).
- في الشبكية، تتشابك المستقبلات الضوئية مع الخلايا ثنائية القطب التي تتشابك بدورها مع خلايا عقدية ترسل جهود فعل إلى الدماغ (الشكل 45-19).
- في غياب الضوء، يُبقي cGMP قنوات الصوديوم مفتوحة، ما يسبب دخول الصوديوم الذي يدعى تيار الظلام، والذي يسبب تحرر ناقل عصبي مثبط.
- يحفّر الضوء الذي تمتصه المستقبلات الضوئية بروتين G الذي ينبه أنزيم فوسفودي إستريل الذي يشق cGMP ويعطل عمله.
- يمنع فقدان cGMP دخول الصوديوم وتحرر الناقل العصبي المثبط تبعاً 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 كل مخروط بخلية واحدة من ثنائية القطب / والخلايا العقدية.
- في الضوء الخافت، تتخفف حدة الإبصار بسبب التقاء عصبي عدة عند خلية ثنائية قطب واحدة، وخلايا عدة ثنائية قطب عند خلية عقدية واحدة.
- للرئيسيات ومعظم المفترسات رؤية ثنائية العينين، تتداخل الصور من كل عين لإنتاج صورة ثلاثية الأبعاد.

#### 6 - 45 تنوع الخبرات الحسية

- الضوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطيف المغناطيسي الكهربائي الذي تستخدمه الفقريات لرصد بيئتها.
- ترصد الأفاعي ذات النقرة الأشعة تحت الحمراء باستخدام أعضاء نقرة تتحرى الحرارة.
- الأسماك مطاطية الخياشيم ومنقار البطل لها مستقبلات كهربائية ترصد التيارات الكهربائية.
- كثير من مخلوقات يبدو أنها تتوجه ملاحياً مع خطوط الحقل المغناطيسي، لكن أليات عملها تبقى غير مفهومة جيداً.

#### 1 - 45 نظرة شاملة على المستقبلات الحسية

- ترصد المستقبلات الحسية بمعلومات عن البيئة الدّاخلية والخارجية التي تُعد مهمة للبقاء والنجاح (الجدول 45-1).
- ترصد المستقبلات الخارجية المُنبهات القادمة من البيئة الخارجية، في حين ترصد المستقبلات الدّاخلية المُنبهات من البيئة الدّاخلية.
- هناك ثلاث مجموعات من المستقبلات: الآلية والكيميائية والمستقبلات التي ترصد الطاقة.
- تُنقل المعلومات الحسية في خطوات أربع: التنبيه، وتحويل الإشارة، والبت، والتفسير (الشكل 45-1).
- يتضمن تحويل الإشارة الحسية قنوات أيونية مبهية بالمنبه تُنتج جهد مُستقبل 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.

#### 2 - 45 المستقبلات الآلية: اللمس والضغط

- تُنبّه المستقبلات الآلية بقوى آلية كالضغط.
- مستقبلات الألم نهايات عصبية حرة تقع في الجلد، وتستجيب للمنبهات المؤذية، وتدركها على أنها ألم.
- يمكن أن تؤثر درجات الحرارة المتطرفة في القنوات الأيونية الآلية لجهد المستقبل، وتسبب إزالة استقطاب نتيجة لتدفق الصوديوم والكالسيوم إلى الداخل.
- المستقبلات الحرارية هي نهايات شجرية عارية للعصبونات الحسية تحتوي أيضاً قنوات أيونية آلية لجهد المستقبل، وتستجيب للبرودة أو الحرارة.
- تنتج حاسة اللمس من عمل مستقبلات مختلفة موجودة في الجلد، وتستجيب للإزاحة الميكانيكية للمشاء (الشكل 45-3).
- ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة.
- ترصد مستقبلات الضغط، الواقعة في الجيب السباتي والقوس الأبرح، ضغط الدم.

#### 3 - 45 السمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم

- يعمل السمع، وهو رصد الأصوات وأمواج الضغط، بصورة أفضل في الماء، ويزودنا بمعلومات عن الاتجاه.
- تتحول أمواج الضغط إلى سيالات عصبية بانثناء الخلايا الشعرية ما ينتج جهود فعل.
- يرصد نظام الخط الجانبي في الأسماك أمواج الضغط والاهتزازات منخفضة التردد (الشكل 45-5).
- تستخدم أذن السمكة حصى أذنية، وهي بلورة من كربونات الكالسيوم تهتز فوق خلية شعرية لتحويل إشارة الصوت.
- تجمع الأذن الخارجية لفقريات اليابسة الاهتزازات في الهواء، وتوجهها نحو طبلة الأذن، أو غشاء الطبلة (الشكل 45-6).
- تنتقل أمواج الصوت من الطبلة عبر المطرقة والسندان والركاب إلى الشباك البيضي. وتحول أمواج الصوت في القوقعة عن طريق عضو كورتني.
- يتألف الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف تستجيب لترددات مختلفة من الأصوات (الشكل 45-7).
- يسمح تحديد الموقع بالصدى لبعض الأنواع بالملاحة عن طريق الصوت.
- يُحدد موضع الجسم عن طريق كيس الاتزان، وهو خلايا شعرية مهدبة مغمورة في مادة جيلاتينية تحتوي حصى التوازن (الشكل 45-8).
- تُرصد حركة الجسم عن طريق خلايا شعرية موجودة في الكيس والقربة، بحيث يمكن رصد التسارع الزاوي (الشكل 45-9).

#### 4-45 المستقبلات الكيميائية: الذوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأس الهيدروجيني)

- تحتوي المستقبلات الكيميائية بروتينات غشائية ترتبط برابط محدد ما يتوقد إلى إزالة استقطاب، وإلى تكوين جهود فعل.
- إدراك التذوق مزيج من العوامل الفيزيائية والنفسية.

10. المشترك بين الأجهزة الحسّية للحلقيات والرخويات والمفصليات والحلبيات هو:

- أ. تستخدم جميعها المنبّهات نفسها من أجل التذوّق.
- ب. تستخدم جميعها عصيونات لرصد الاهتزازات.
- ج. لديها عيون تكون صوراً، 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

التعرّف إليه سابقاً، ثم قمت بإخبار زوجتك التي كانت تستمع على مضض أن وضع العينين على الجهة نفسها من الرأس (أي على الوجه مثلاً) بحيث تتداخل حقول الرؤية هو:

- أ. موجود في الرئيسيات والمفترسات.
- ب. يدعى الرؤية ثنائية العينين.
- ج. يسمح بإدراك العمق.
- د. كل ما ذكر.

12. استيقظت على يوم جميل، وبعد فتح جفونك، فإنّ التراكيب التي تسمح للضوء بالدخول إلى العين هي:

- أ. الشبكية.
- ب. القرّة.
- ج. البؤبؤ.
- د. العدسة.

13. \_\_\_\_\_ هي الصبغة الضوئية التي تحتويها العصيّ والمخاريط في العين.

- أ. كاروتين.
- ب. رتنال Cis-retinal.
- ج. صبغة ضوئية.
- د. كلوروفيل.

14. واحد مما يأتي ليس طريقة تستخدمها الفقريّات لجمع معلومات عن بيئتها:

- أ. الأشعة تحت الحمراء.
- ب. الحقول المغناطيسية.
- ج. التيارات الكهربائية.
- د. كل هذه طرق تستخدم للاستقبال الحسّي.

15. فص الدماغ الذي يتعرف إلى المعلومات البصرية، ويفسرّها هو الفصّ:

- أ. القفوي.
- ب. الأمامي.
- ج. الجداري.
- د. الصدغي.

### أسئلة تحدّ

1. عندما تنخفض درجة الحموضة والقاعدية كثيراً، تحدث حالة قد تكون مميتة تدعى الحموضة. من بين استجابات الجسم المتعددة لهذه الحالة، تغيير الجسم لمعدل تنفسه. كيف يحس الجسم بهذا التغيّر؟ كيف يتغير معدل التنفس؟ كيف يرفع ذلك من درجة الحموضة؟

2. إن وظيفة عين الفقريّات غير عادية عند مقارنتها بالعمليات الأخرى ضمن الجسم. فالاتجاه الذي تتدفق به المعلومات الحسّية مثلاً هو عكس الاتجاه الذي يسلكه الضوء خلال الشبكية. فسر تتابع الأحداث المتعلقة بحركة الضوء وبالمعلومات خلال تراكيب العين، وشرح لماذا يتحركان في اتجاهين متعاكسين.

3. كيف يمكن أن تستجيب أعضاء حصى الأذن في رائد الفضاء، عندما تكون الجاذبية صفراً؟ هل سيستمر رائد الفضاء في تكوين انطباع غير موضوعي عن الحركة؟ هل تستطيع القنوات الهلالية رصد التسارع الزاوي بالكفاءة نفسها عند جاذبية مقدارها صفراً؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أي من الآتي لا يُعدّ طريقة تستقبل بها المستقبلات الحسّية معلومات من البيئة الدّاخلية أو الخارجيّة:

- أ. تغيرات في الضّغط.
- ب. تغيرات في الضّوء أو الحرارة.
- ج. تغيرات في تركيز الجزيئات.
- د. كل هذه تستخدمها المستقبلات الحسّية.

2. الترتيب الصحيح لخطوات الإدراك هو:

- أ. التفسير، التنبيه، التحويل، البث.
- ب. التنبيه، التحويل، البث، التفسير.
- ج. 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. رَضدُ التغيّر في ضغط الدم.
- ب. رَضدُ انقباض العضلات وحركة الأطراف.
- ج. مستقبلات خارجية.
- د. رَضدُ التغيرات في كيمياء الدم.

4. المستقبلات الحسّية جميعها قادرة على تكوين سيالات عصبية بفتح أو غلق:

- أ. قنوات أيونية مبنية بفرق الجهد.
- ب. مستقبلات خارجية.
- ج. مستقبلات داخلية.
- د. قنوات أيونية مبنية بالمنبه.

5. في حكاية «الأميرة النائمة» تستسلم الأميرة للنوم بعد وخز إصبعها. نوع المستقبلات التي تستجيب لهذا النوع من المنبّهات المؤلمة مستقبلات:

- أ. آلية.
- ب. ألم.
- ج. حرارة.
- د. لمس.

6. ترصد الأذن الأصوات عن طريق حركة:

- أ. الغشاء القاعدي.
- ب. الغشاء السقفي.
- ج. قناة أوستاكايوس.
- 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 محقاً إلى حد ما؛ لأنّ الأفاعي تستخدم:

- أ. مستقبلات ضوئية.
- ب. قوقعة.
- ج. قنوات هلالية.
- د. أعضاء القرّة.

8. الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي في فقرات الياسة:

- أ. تقيس التغيرات في درجة الحرارة ضمن الجسم.
- ب. ترصد الصّوت في مدى منخفض من السّمع.
- ج. تقدم إحساساً بالتسارع والتّوازن.
- د. تقيس التغيرات في ضغط الدم.

9. عند التفكير في وجبة الغذاء التي تناولتها، فإنّ القدرة على تذوق الطعام تعتمد على مستقبلات:

- أ. كيميائية خارجية.
- ب. كيميائية داخلية.
- ج. شمّية.
- د. ألم.

# 46 الفصل

## جهاز الغدد الصماء

### The Endocrine System

#### مقدمة

السُّكري مرض يبدو فيه المرضى ذوو التغذية الجيدة، كأنهم يعانون مجاعة مميتة. لقد كان المرض معروفاً لدى أطباء الرومان والإغريق، الذين وصفوه بأنه «ذوبان للحم» مصحوب بإنتاج فائض من البول «مثل فتح قنّاة مائية». كان تشخيص السكري في طفل يُعدّ حكماً نافذاً بالموت حتى عام 1922. في ذلك العام، استخلص كل من فردريك بانتج وتشارلز بست جزيء الأنسولين من البنكرياس. وإن حقن أنسولين في تيار الدم، يعكس بشكل درامي أعراض هذا المرض. وقد شكّل هذا تأكيداً مثيراً للإعجاب لمفهوم جديد: إن بعض الأعضاء الداخلية تُنتج مواد كيميائية مُنظمة 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 مُنظمة، تسيطر على أعضاء الجسم، بأن ترتبط بمستقبلات بروتينية موجودة على خلايا هذه الأعضاء، أو بداخل تلك الخلايا. في هذا الفصل، سندرس الجزيئات المُنظمة لجهاز الغدد الصماء، والخلايا، والأعضاء التي تنتجها، وكيف تعمل على تنظيم أنشطة الجسم.

#### 5-46 هرمونات أخرى وآثارها

- تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري.
- ميلاتونين ضروري جداً 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.



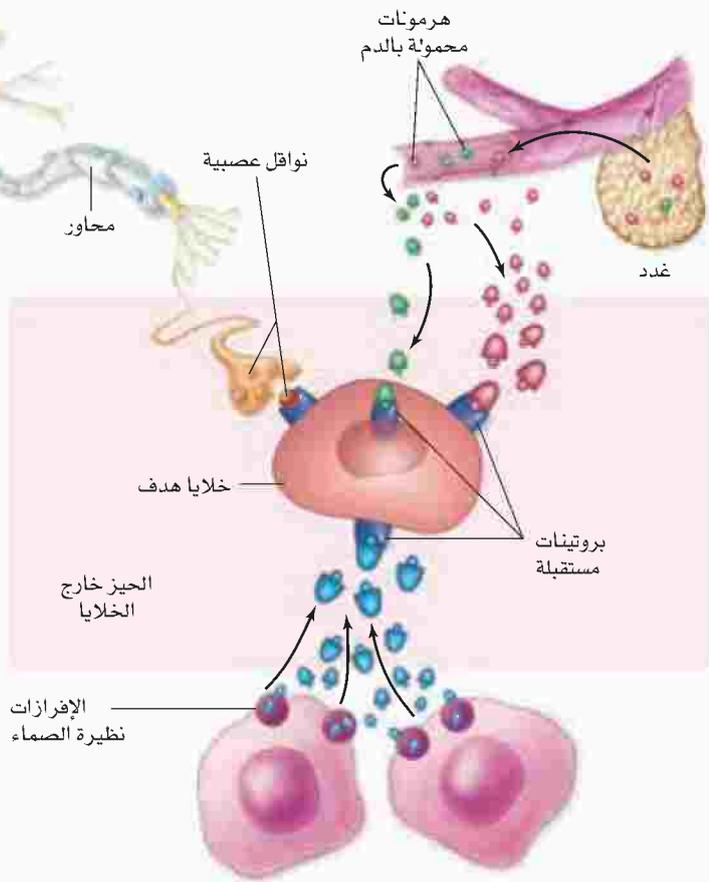
#### المفاهيم

- 1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية
  - تعمل بعض النواقل العصبية أيضاً بوصفها هرمونات تدور في الدم.
  - تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات.
  - يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء.
  - تحدث المُنظمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة.
- 2-46 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.
- 3-46 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.
- 4-46 الغدد الصماء المحيطة الرئيسية
  - تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكويني الجنيني.
  - تُنظم هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي.
  - تفرز الغدة الكظرية كاتيكولامينات وهرمونات ستيرويدية.
  - هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة لأيض الكربوهيدرات.

# تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

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 ستري، 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 بالمنظمات العصبية، والغدية الصماء، ونظيرة الصماء. يرتبط كل نوع من المنظمات الكيميائية ببروتينات مستقبلة محددة على سطح خلايا الأعضاء الهدف أو في داخلها.

عندما ناقشنا في (الفصل الـ 9) التفاعل بين الخلايا، وصفنا أنذاك 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 تتسلم الناقل العصبي فقط.

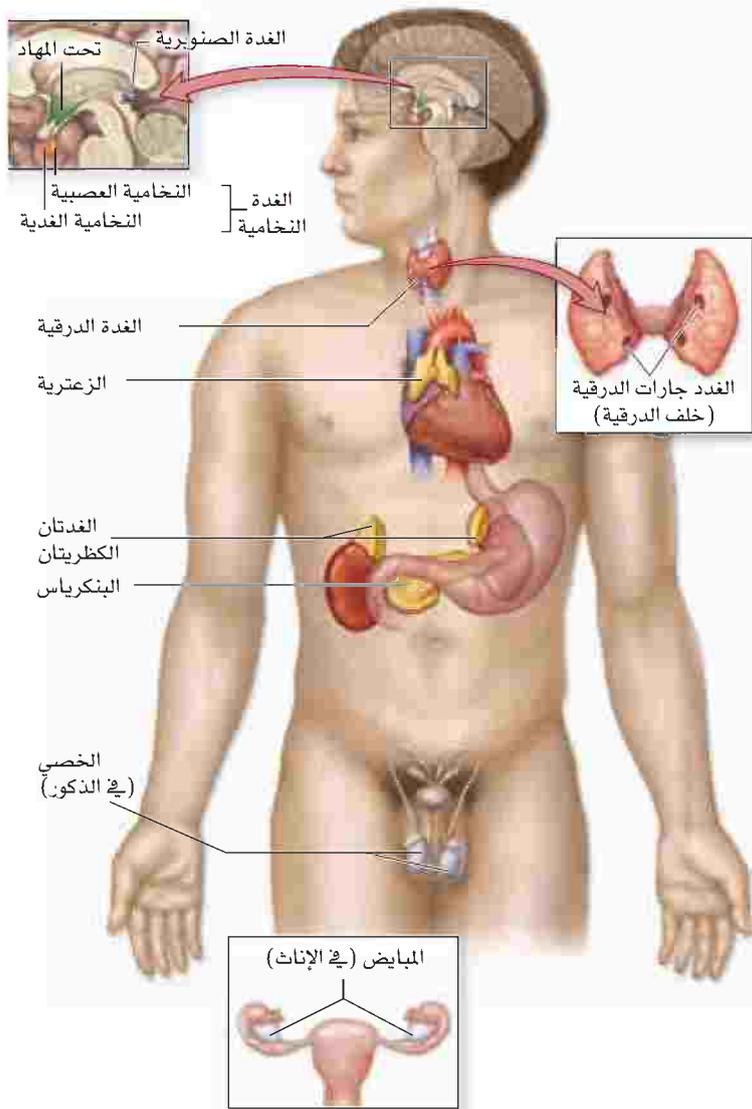
**الهرمون Hormone**، في المقابل، مادة كيميائية مُنظمة، تفرز في السائل خارج الخلايا، ويحملها الدم، ويستطيع لهذا أن يعمل على بعدٍ من مصدر إفرازه. تدعى الأعضاء المتخصصة في إفراز الهرمونات **غددًا صماء Endocrine glands**، لكن بعض الأعضاء كالكلب، والكلية يستطيع إفراز هرمونات إضافة إلى إنجازها لوظائف أخرى. 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. يُمكن 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 منظمات محلية. تدعى هذه المواد الكيميائية **المُنظمات 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 بين أنواع الرسل الكيميائية المختلفة المستخدمة في التنظيم الداخلي.

**تعمل بعض النواقل العصبية بوصفها هرمونات تدور في الدم**

يُمكن نقل الدم للهرمونات الغدد الصماء من تسييق نشاط أعداد كبيرة من الخلايا الهدف الموزعة في الجسم، فالمنظم الكيميائي المسمى نورابينفرين، مثلًا، الذي يتحرر بوصفه ناقلًا عصبيًا من النهايات العصبية الودية، تفرزه أيضًا الغدد الكظرية في الدم. ويعمل نورابينفرين بوصفه هرمونًا لتسييق نشاط القلب، والكبد، والأوعية الدموية في أثناء الاستجابة للكرب. يمكن للعصبونات أن تفرز مواد كيميائية تدعى **الهرمونات العصبية Neurohormones**، ويحملها الدم.



الشكل 46-2

جهاز الغدد الصماء في الإنسان. تظهر هنا الغدة الصماء الرئيسية، 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 الكيميائية، 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 بيسرفي الدم، ولكنها لا تستطيع أن تدخل الخلايا الهدف.

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 والكظرية، 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.

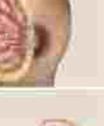
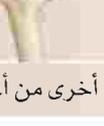
يجب أن تبدي الجزيئات التي تعمل بوصفها هرمونات صفتين رئيسيتين: أولاهما، أنها يجب أن تكون معقدة بدرجة كافية لتنتقل معلومات مُنظمة إلى أهدافها. فالجزيئات البسيطة مثل ثاني أكسيد الكربون أو الأيونات مثل أيون الكالسيوم لا تعمل بوصفها هرمونات. وثانيهما، أن الهرمونات يجب أن تكون مستقرة بدرجة كافية؛ لكي تقاوم 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 أمينيًا) وهرمون النمو (191 حمضًا أمينيًا). 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 بتحويل أنزيمي لأحماض أمينية محددة؛ تشمل هذه المجموعة الأمينات المنتجة حيويًا 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 **كاتيكولاأمينات 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 أمينيًا مختلفًا هو **ميلاتونين Melatonin** وهو مشتق من حمض تربتوفان.

**الستيرويدات Steroids** دهونٌ تصنع بتحويل أنزيمي للكوليسترول. تشمل هذه المجموعة، تستوستيرون وإسترايول، وبروجستيرون، وألدوستيرون، وكورتيزول.

يمكن تقسيم الستيرويدات إلى **ستيرويدات الجنس Sex Steroids**، وتفرز من الخصية، والمبيض، والمشيمة، وقشرة الكظرية، و**ستيرويدات قشرية corticosteroids** تفرز من قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدة الكظرية).

الغدة الصماء الرئيسية للثدييات وهرموناتها*				الجدول 46-1
الطبيعة الكيميائية	التأثيرات الرئيسية	الصورة	النسيج الهدف	الغدة الصماء والهرمون
تحت المهاد				
ببتيدات	تشط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.		النخامية الأمامية	الهرمونات المفرزة
ببتيدات (باستثناء العامل المثبط لإفراز برولاكتين، وهو دوبامين)	تثبط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.		النخامية الأمامية	الهرمونات المثبطة
النخامية الخلفية				
ببتيد (9 أحماض أمينية)	الحفاظ على الماء بتنبيه إعادة امتصاص الماء من البول.		الكلية	المانع لإدرار البول
ببتيد (9 أحماض أمينية)	ينبه الانقباض.		الرحم	أوكسيتوسين
	ينبه إدرار الحليب.		الغدة اللبنية	
النخامية الأمامية				
ببتيد (39 حمضًا أمينيًا)	ينبه إفراز هرمونات قشرة الكظرية، مثل كورتيزول.		قشرة الكظرية	المنشط لقشرة الكظرية
ببتيد (شكلان، 13، 22 حمضًا أمينيًا)	ينبه تغير اللون في الزواحف والبرمائيات، وظائف أخرى في الثدييات.		الجلد	المنبه للخلايا الصبغية
بروتين	ينبه النمو بالسماح بنمو العظم وبناء البروتين وتحطيم الدهون.		أعضاء عدة	هرمون النمو
بروتين	ينبه إنتاج الحليب.		الغدة اللبنية	برولاكتين
بروتين سكري	ينبه إفراز ثيروكسين.		الغدة الدرقية	المنبه للغدة الدرقية
بروتين سكري	ينبه الإباضة وتكوين الجسم الأصفر في الإناث، وينبه إفراز تستوستيرون في الذكور.		الغدة التناسلية	المكون للجسم الأصفر
بروتين سكري	ينبه تكوين المنى في الذكور، وتطور حويصلات المبيض في الإناث.		الغدة التناسلية	المنشط للحويصلات
الغدة الدرقية				
مشتق من الأحماض الأمينية (فيه يود)	ينبه معدل الأيض، ضروري للنمو والتطور الطبيعيين.		معظم الخلايا	هرمونات الدرقية (ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين)
ببتيد (32 حمضًا أمينيًا)	يثبط فقدان الكالسيوم من العظم.		العظم	كالسيتونين

\* هذه هي الهرمونات التي تتحرر من الغدة الصماء. تفرز هرمونات أخرى من أعضاء لها وظائف غير صماء مثل الكبد والكلية والأمعاء.

		تابع		الجدول 1-46	
الطبيعة الكيميائية	التأثيرات الرئيسية	الصورة	النسيج الهدف	الغدة الصماء والهرمون	
				الغدد جارات الدرقية	
بيتيد (34 حمضاً أمينياً)	يرفع مستوى الكالسيوم في الدم بتثبيته تحطيم العظم، ينبه إعادة امتصاص الكالسيوم في الكلى، ينشط فيتامين D.		العظم، الكلى، الجهاز الهضمي	الجار درقي	
				نخاع الكظرية	
مشتق من حمض أميني	يبدأ استجابة الكرب، يرفع معدل نبض القلب، وضغط الدم ومعدل الأيض. يوسع الأوعية الدموية، ويحرك الدهون، ويرفع مستوى جلوكوز الدم.		العضلات الملساء، العضلات القلبية، الأوعية الدموية	إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين)	
				قشرة الكظرية	
ستيرويد	التكيف للكرب طويل الأمد، يرفع مستوى جلوكوز الدم، ويحرك الدهون.		كثير من الأعضاء	قشريات سكرية (كورتيزول)	
ستيرويد	يحافظ على توازن الصوديوم، وإخراج البوتاسيوم.		أنبيبات الكلية	قشريات معدنية	
				البنكرياس	
بيتيد (51 حمضاً أمينياً).	يخفض مستوى جلوكوز الدم، ينبه بناء جليكوجين والدهون والبروتينات.		الكبد، العضلات الهيكلية، النسيج الدهني	أسولين	
بيتيد (29 حمضاً أمينياً)	يرفع مستوى جلوكوز الدم، ينبه تحطيم جليكوجين في الكبد.		الكبد، النسيج الدهني	جلوكاجون	
				المبيض	
ستيرويد	ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى.		عام	إسترايول	
	ينبه نمو أعضاء الجنس عند البلوغ، وتحضير الرحم كل شهر للحمل.		جهاز التكاثر الأنثوي		
ستيرويد	يكمل تحضير الرحم للحمل.		الرحم	بروجستيرون	
	ينبه تطورها.		الغدة اللبنية		
				الخصية	
ستيرويد	ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الذكور، ويسبب اندفاع النمو عند البلوغ.		أعضاء عدة	تستوستيرون	
	ينبه تطور أعضاء الجنس، وينبه تكوين الحيوانات المنوية.		جهاز التناسل الذكري		
				الغدة الصنوبرية	
مشتق من حمض أميني	يُنظم الإيقاع البيولوجي.		الغدة الجنسية، الدماغ، الخلايا الصبغية	ميلاتونين	



يُعدّ الإسبرين الأكثر استعمالاً 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 الحلقي 1، 2 (سايكلوأوكسجيناز Cyclooxygenase) وتعزى التأثيرات المضادة للالتهاب إلى تثبيط المؤكسج الحلقي 2 الذي يعد ضرورياً لإنتاج بروستاغلاندينات من حمض أراكيدونيك.

يخفف هذا من الالتهاب والألم المصاحب له الناتج عن فعل البروستاغلاندينات. ولسوء الحظ، فإن تثبيط المؤكسج الحلقي 1 يعطي آثاراً جانبية غير مرغوبة تشمل نزيفاً في المعدة، وإطالة زمن تخثر الدم. طُوّرت حديثاً 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 البروستاغلاندينات 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.

الجزئيات المُنظمة 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 مُنظمات نظيرة صماء. يُعدّ أي عضو يفرز الهرمونات التي تحمل في الدم جزءاً من جهاز الغدد الصماء. الجزئيات الهرمونية التي تنتمي إلى ثلاث طوائف كيميائية تعمل لتنسيق نشاط خلايا هدف معينة في الجسم.

خصب للمُنظمات نظيرة الصماء، فهي تنتج إندوثيلين *Endothelin* التي تسبب انقباض الأوعية الدموية، وبراديكينين *Bradykinin* الذي يشجع توسعها. يُكمل عمل المُنظمات نظيرة الصماء عمل الأعصاب الذاتية في تنظيم الأوعية الدموية، ما يسمح للأوعية الدموية بالاستجابة للظروف المحلية مثل زيادة الضغط أو انخفاض الأكسجين.

### البروستاغلاندينات *Prostaglandins*

تشكل البروستاغلاندينات مجموعة متباينة من المُنظمات 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 البروستاغلاندينات في كل عضو تقريباً، وتسهم في تشكيلة من الوظائف التنظيمية. تكون بعض البروستاغلاندينات 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 أيضاً في تنظيم عمل الرئة والكلية من خلال آثارها في العضلات الملساء. في الأسماك، وجد أن البروستاغلاندينات تعمل بوصفها هرمونات ومُنظمات نظيرة صماء. فالبروستاغلاندينات التي تنتج في المبيض عند الإباضة يمكن أن تنتقل إلى الدماغ لتنسيق سلوك التفرخ المرافق. تُنتج البروستاغلاندينات في مواقع تهتك الأنسجة، حيث تشجع بعض جوانب الالتهاب مثل الانتفاخ، والألم، والحمى. (لقد درس هذا التأثير للبروستاغلاندينات جيداً، حيث وجد أن الأدوية التي تثبط بناء البروستاغلاندينات كالإسبرين، تساعد على تخفيف هذه الأعراض.

2-46

## عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

الجزء الدهني من غشاء الخلية لا يشكل عائقاً لمرورها. حالما تصبح الجزئيات المُنظمة المحبة للدهون داخل الخلايا، فإنها جميعاً لها آلية العمل نفسها.

كما ذكرنا سابقاً، يمكن تقسيم الهرمونات، إلى محبة للدهون (الذائبة في الدهون) وأخرى محبة للماء (الذائبة في الماء). إن مستقبلات هاتين المجموعتين الواسعتين وتأثيراتهما تديان فروعاً ملحوظة سنستقصيها في هذا الجزء.

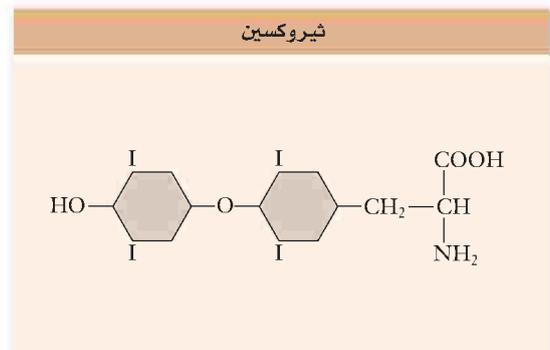
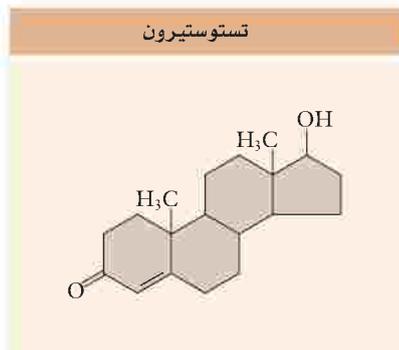
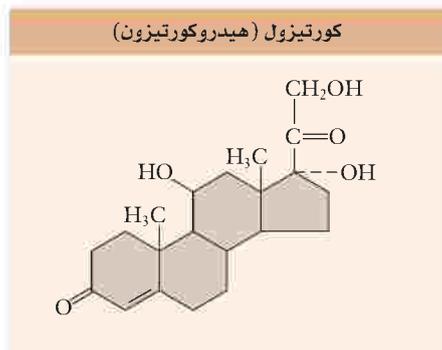
للشكل 4-46

### تنشط الهرمونات المحبة للدهون

#### مستقبلات داخل خلوية

التركيب الكيميائي للهرمونات المحبة للدهون. الهرمونات الستيرويدية مشتقة من الكوليسترول. الهرمونان الستيرويديان المبينان هنا، كورتيزول وتستوستيرون، يختلفان قليلاً في التركيب الكيميائي، ومع ذلك، فإن لهما تأثيرات مختلفة جداً في الجسم. يتكون هرمون الدرقي، ثيرونكسين بازدواج بارتباط مزدوج بين اليود والحمض الأميني تيروسين

تضم الهرمونات المحبة للدهون كل الهرمونات الستيرويدية والهرمونات الدرقيّة (الشكل 4-46)، إضافة إلى جزئيات مُنظمة محبة للدهون أخرى، مثل الرتينويدات أو فيتامين أ. يمكن أن تدخل الهرمونات المحبة للدهون الخلايا؛ لأن



## 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.

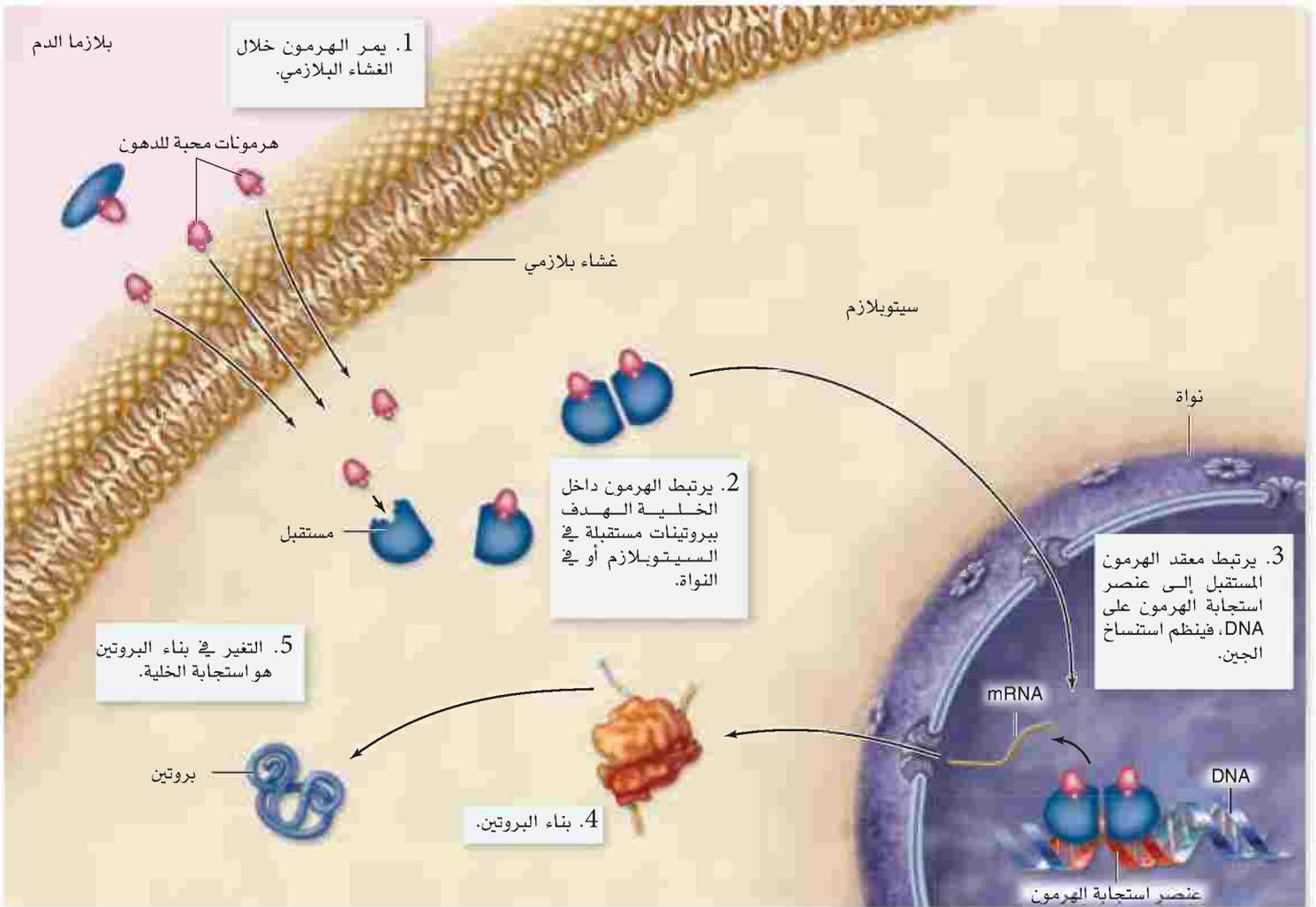
ترتبط بعض الهرمونات الستيرويدية بمستقبلاتها في السيتوبلازم، ومن ثم ينتقل معقد الهرمون - المستقبل إلى داخل النواة. تنتقل هرمونات ستيرويدية أخرى، وهرمونات الدرقية مباشرة إلى النواة، قبل أن تلتقي بمستقبلاتها البروتينية هناك. وسواء وُجدَ الهرمون مستقبلاً في النواة أم انتقل مع مستقبله إلى داخلها من السيتوبلازم، فإن بقية القصة هي نفسها في الحالتين.

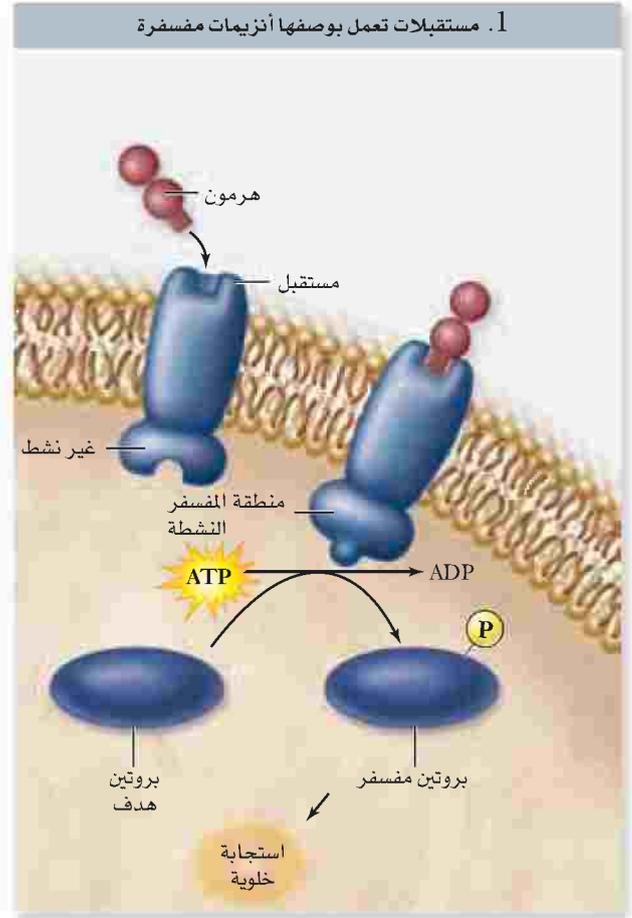
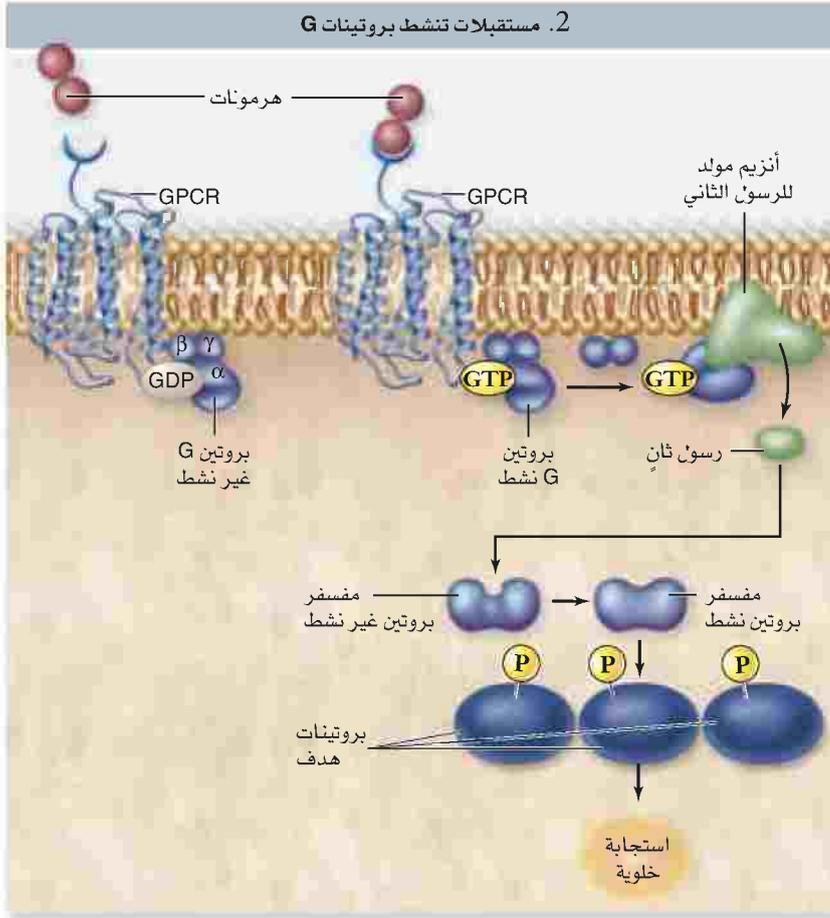
## تحفيز الاستنساخ في النواة

يصبح الآن مستقبل الهرمون الذي حُفَزَ بارتباط الهرمون قادراً على الارتباط بمنطقة محددة من DNA. إن مناطق DNA هذه، الواقعة عند مشير 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 يحفِز، وفي بعض الحالات يُثبِت استنساخ الجينات. فالمستقبلات إذاً تعمل على أنها عوامل استنساخ محفزة بالهرمونات *Hormone-activated transcription factors* (انظر الفصلين 9، 16).

## الشكل 46-5

آلية عمل الهرمونات المحبة للدهون. تنتشر الهرمونات المحبة للدهون خلال الغشاء البلازمي للخلية، وترتبط ببروتينات مستقبلة داخل الخلية. بعدئذٍ 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 واحداً ممن يرتبط بمستقبل في السيتوبلازم، عندئذٍ 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 مستقبلية عابرة للأغشية. (1) يمكن أن تعمل هذه المستقبلات بوصفها أنزيمات مفسرة، فتنشط فسفرة بروتينات أخرى داخل الخلايا. (2) بخلاف ذلك، قد تعمل من خلال بروتينات G وسيطة، حيث ينشط الهرمون المرتبط بالمستقبل إنتاج رسول ثانٍ. يحفز الرسول الثاني مفسرات بروتين تقسفر، ومن ثم تنشيط بروتينات أخرى. GPCR هو مستقبل مرتبط ببروتين G.

### المستقبلات المفسرة Receptor kinases

عند عمل بعض الهرمونات، كالأنسولين، يعمل المستقبل نفسه بوصفه أنزيمًا مفسرًا (الشكل 46-6)، ويستطيع أن يفسر بشكل مباشر بروتينات داخل الخلية تغير النشاط الخلوي. ففي حالة الأنسولين ينتج عن هذا النشاط وضع بروتينات ناقلة للجلوكوز في الغشاء الخلوي، ما يمكن الجلوكوز من دخول الخلايا. تعمل هرمونات ببتيدية أخرى، كهرمون النمو، بألية مماثلة على الرغم من أن المستقبل نفسه لا يكون أنزيمًا مفسرًا. بدلاً من ذلك، فإن المستقبل الذي يرتبط به الهرمون يستنفر أنزيمات مفسرة داخل الخلية ويحفزها، 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 رسلاً أخرى، كما رأينا في (الفصل الـ 9). يحفز التفاعل بين الهرمون ومستقبله آليات في الغشاء الخلوي، تزيد من تركيز الرسول الثاني ضمن سيتوبلازم الخلية الهدف.

لقد بين إيرل سودرلاند في مطلع الستينيات من القرن الماضي أن أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي، (Cyclic adenosine monophosphate (cAMP)، يعمل بوصفه رسولاً ثانياً عندما يرتبط إبينفرين مع مستقبلاته على الغشاء

وحيث إن التحفيز، وعملية الاستنساخ تتطلبان تغيرات في التعبير عن الجينات، فإنه غالباً ما يستدعي الأمر ساعات عدة، قبل أن تصبح الاستجابة للتنبية بالهرمونات المحبة للدهون واضحة في الخلايا الهدف.

### تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف

تشمل الهرمونات التي تكون كبيرة الحجم، أو مستقطبية جداً، بحيث لا تعبر الغشاء البلازمي لخلايا الهدف الببتيدات جميعها، والبروتينات، والهرمونات البروتينية السكرية، إضافة إلى الكايتولأمينات. 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 تنشيط معتمد على المستقبل لأنزيمات قوية داخل الخلية، تدعى مفسرات البروتين (بروتين كابينيز). وكما وصفنا في (الفصل الـ 9) فإن مفسرات البروتين هي أنزيمات منظمّة حرجة تحفز، أو توقف تحفيز بروتينات داخل خلوية بعملية الفسفرة. تستطيع مستقبلات الهرمونات المحبة للماء أن تحدث تأثيراً قوياً في عدد واسع من الوظائف داخل الخلية، عن طريق تنظيم مفسرات البروتين.

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<sub>3</sub>)** والجلسرول ثنائي الأحماض **Diacylglycerol (DAG)** وقد وُصف هذان النظامان في (الفصل الـ 9).

### عمل بروتينات G

إن المستقبلات التي تحفز 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 اختصاراً GPCR؛ انظر الفصل الـ 9). يجعل ارتباط الهرمون بمستقبلات بروتين G يتقل جيئةً وذهاباً بين المستقبل والأنزيم المولد للرسول الثاني (انظر الشكل 46-6)، وعندما يحفز بروتين G الأنزيم، فإن النتيجة هي زيادة في جزيئات الرسول الثاني داخل الخلية.

في حالة إيبينفرين، يحفز بروتين G الأنزيم محلّق الأدينين، الذي يحفز تكوين الرسول الثاني cAMP من ATP. ينتشر بعدئذ الرسول الثاني الذي تكوّن على السطح الداخلي للغشاء البلازمي ضمن السيترولازم، حيث يرتبط بمفسر البروتين، ويحفزه.

تختلف هوية البروتينات التي تتم فسفرتها لاحقاً بمفسر البروتين من نوع من الخلايا إلى النوع الآخر، ولكنها تشمل أنزيمات وبروتينات غشائية ناقلة وعوامل استنساخ. يساعد هذا التنوع الهرمونات على أن تنجز أعمالاً محددة في الأنسجة المختلفة. ففي خلايا الكبد، مثلاً، ينشط مفسر 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 inhibition*

تعتمد الاستجابة الخلوية للهرمونات على نوع بروتين G الذي يحفز 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 مفسرة للبروتين في خلاياها الهدف، في حين يثبط بعضها الآخر الخلايا الهدف. فضلاً 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 إيبينفرين في الكبد، مثلاً، تُنتج cAMP عن طريق أنزيم محلّق أدنيل الذي ذكرناه آنفاً. ويحفز cAMP الذي تولده أنزيمات مفسرة للبروتين تشجع إنتاج جلوكوز من جليكوجين. بالمقارنة، في العضلات الملساء ترتبط مستقبلات إيبينفرين عن طريق بروتين G منبّه مختلف إلى أنزيم مولد لإينوسايتول ثلاثي الفوسفات، هو محلّل الدهون المفسرة C. ونتيجة لذلك، فإن تنبيه إيبينفرين للعضلات الملساء ينجم عنه تحرر كالسيوم داخل الخلايا، الذي ينظمه إينوسايتول 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 ومفسرات 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 حديثاً أن بعض الهرمونات المحبة للدهون مثل بروجستيرون، وهو ستيرويد، هي أيضاً قادرة على تنشيط مستقبلات غشائية وأنظمة الرسول الثاني، ما يوضح أهمية هذا المسلك لنقل الإشارة في جهاز الغدد الصماء.

تُعتبر الهرمونات المحبة للدهون خلال الأغشية البلازمية لخلاياها الهدف، وترتبط بمستقبلات بروتينية داخل الخلايا. يرتبط معقد الهرمون-المستقبل إلى مناطق معينة من DNA، ما يُنظّم التعبير عن الجينات في الخلايا الهدف. أما الهرمونات المحبة للماء، فإنها لا تستطيع عبور الأغشية البلازمية، ولهذا فإنها ترتبط بمستقبلات غشائية تحفز أنزيمات مفسرة للبروتين، إما مباشرة أو عن طريق أنظمة الرسول الثاني.

## النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

3-46

Adenohypophysis. أما الجزء الآخر فيبدو ليفياً، ويدعى النخامية الخلفية Posterior pituitary 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 عصبين

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

تتعلق الغدة النخامية Pituitary gland، التي تدعى أيضاً النمو السطحي 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 معاً، لكي يحدثا الاتزان الداخلي والتغير في عمليات الجسم.

### النخامية غدة صماء مركبة

يبين النظر بالمجهر الضوئي أن الغدة مكونة من جزأين، يبدو أحدهما غذياً، ويدعى النخامية الأمامية Anterior pituitary أو النخامية الغدية

## أوكسيتوسين *Oxytocin*

تفرز النخامية الخلفية أيضاً أوكسيتوسين، وهو هرمون عصبي بيتيدي آخر مؤلف مثل المانع لإدرار البول من 9 أحماض أمينية في الثدييات. يحفز أوكسيتوسين الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب. ففي أثناء الرضاعة، ترسل 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 أرجنين فاسوتوسين *Arginine vasotocin*، وله آثار مماثلة في الأنواع الحيوانية غير الثديية. يحفز أرجنين فاسوتوسين، في الدجاج والسلاحف البحرية، انقباض قناة البيض عند وضع البيض.

لقد اكتشف حديثاً جداً أن أوكسيتوسين مُنظّم مهم لسلوك التكاثر، ففي الرجال والنساء يعتقد أن له علاقة بتشجيع رابطة الأزواج 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

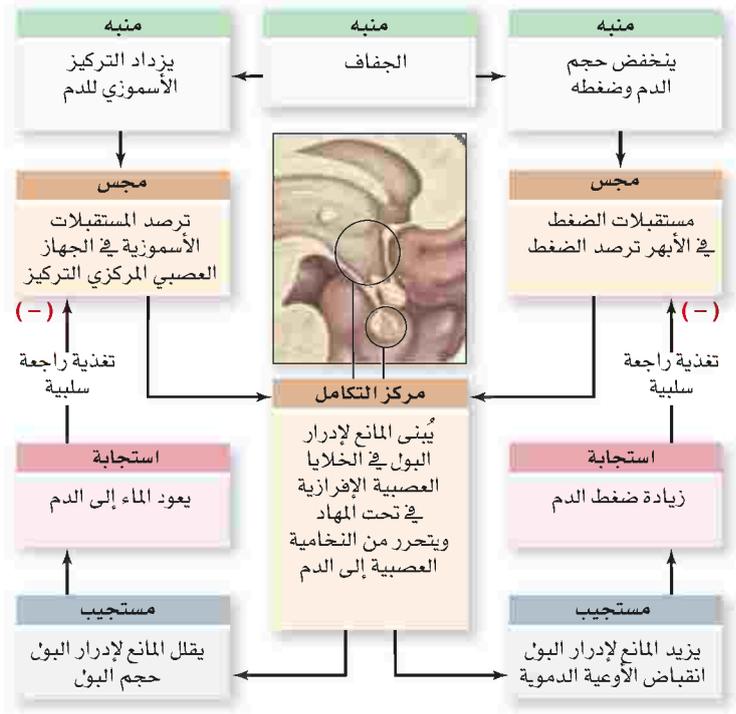
إن المانع لإدرار البول وأوكسيتوسين ينتجان بالفعل من قبل أجسام العصبونات الواقعة في تحت المهاد. يُنقل هذان الهرمونان العصبيان عن طريق مسلك المحاور الذي يمتد من تحت المهاد إلى النخامية الخلفية، حيث يخزان هناك. وبالإستجابة للتنبه المناسب - زيادة التركيز الأسموزي ليلازما الدم في حالة المانع لإدرار البول، ومص الرضيع للثدي في حالة أوكسيتوسين - فإن الهرمونات العصبية تفرز من الغدة النخامية الخلفية إلى الدم.

وحيث إن هذا الفعل الانعكاسي يتضمن كلاً من الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء، فإنه يقال: إن المانع لإدرار البول وأوكسيتوسين يفرزان عن طريق فعل انعكاسي عصبي غدي أصم *Neuroendocrine reflex*.

### تنتج 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 جزءاً 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 العضو الهدف للهرمونات المنشطة غدة صماء أخرى، فإن الغدة الأخرى ينبهها هرمون منشط لتفرز هرموناتها. يمكن تصنيف الهرمونات التي تنتجها وتفرزها أنواع الخلايا المختلفة في النخامية الأمامية في ثلاث عوائل متشابهة تركيبياً: الهرمونات البيبتيدية، والهرمونات البروتينية، والهرمونات البروتينية السكرية.



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 واضحاً عام 1912، عندما كتب تقرير عن حالة طبية مميزة: أصيب رجل بطلقة في رأسه، وأصبحت لديه الحاجة للبول كل 30 دقيقة أو ما يقاربها، وعلى مدة 24 ساعة في اليوم. لقد استقرت الرضاصة في النخامية الخلفية. وقد أثبت البحث اللاحق أن إزالة هذا الجزء من النخامية يُنتج الأعراض نفسها.

وفي مطلع الخمسينيات من القرن الماضي عزل الباحثون بيتيداً 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.

## الهرمونات اليبتيديية Peptide hormones

تُشتق الهرمونات اليبتيديية للنخامية الأمامية من بروتين سابق وحيد، ولهذا فإنها تتقاسم بعض تعاقب مشترك من الأحماض الأمينية، وكلها أقل من 40 حمضاً أمينياً في الحجم.

**الهرمون المنشط لقشرة الكظرية أو منشط القشرة Adrenocorticosteroid hormone** يحفز قشرة الكظرية لإنتاج هرمونات ستيرويدية قشرية تشمل كورتيزول (في الإنسان) وكورتيكوستيرون (في فئريات 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 دكنا 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 تشابهاً مهماً 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

تعد هذه أضخم الجزيئات الهرمونية المعروفة وأكثرها تعقيداً، وهي عادة ثنائية القطع، إذ تضم تحت وحدة  $(\alpha)$  وتحت وحدة  $(\beta)$  وكل منهما نحو 100 حمض أميني حجماً، ويرتبط بهما مخلفات سكرية برابطة تشاركية. تشترك الهرمونات الثلاث في تحت وحدة ألفا  $(\alpha)$  واحدة، في حين تختلف تحت وحدة  $(\beta)$ ، 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 والأبيض.

**الهرمون المكون للجسم الأصفر: Luteinizing hormone** ينبه إنتاج إستروجين وبروجسترون من المبايض، وهو ضروري للإباضة في الدورة التكاثرية للإناث (انظر الفصل الـ 52). في الذكور، ينبه المكون للجسم الأصفر الخصي لإنتاج تستوستيرون الضروري لإنتاج المنى، 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 معاً بأنهما منشطان للغدد الجنسية *Gonadotropins*؛ لإنهما يحفزان الغدد الجنسية لأداء وظائفها.

## تنظم الهرمونات العصبية تحت المهاد

### الغدة النخامية الأمامية

النخامية الأمامية ليست مشتقة من الدماغ، ولا تستقبل محاور من تحت المهاد خلافاً للنخامية الخلفية. ومع ذلك، فإن تحت المهاد يسيطر على إنتاج هرموناتها وعلى إفرازها. تحدث هذه السيطرة ذاتها هرمونياً، 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 سريراً شعيرياً ثانياً يقع تحت الأول؛ والمواقع الوحيدة الأخرى في الجسم التي لها نظام كهذا هي الكبد، حيث تتسلم الشعيرات الدموية الدم القادم من القناة الهضمية، والكلى، حيث توجد الشعيرات الدموية في الكبد وحول الأنبيبية موصولة على التوالي (انظر الفصل الـ 50). وحيث إن السرير الشعيري الثاني يتسلم القليل من الأكسجين من أوعية كهذه، فإن الأوعية غالباً ما تنقل شيئاً آخر ذا أهمية.

### المُفرزات Releasers

يُنظّم كل هرمون عصبي يفرزه تحت المهاد نحو النظام البابي إفراز هرمون محدد من النخامية الأمامية. الهرمونات المفرزة هي بيتيدات عصبية هرمونية تحفّز إفراز هرمونات أخرى، وتحديداً، يحفّز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية إفراز الهرمون المنبه للدرقية TRH ويحفّز الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية CRH إفراز الهرمون المنبه لقشرة الكظرية، ويحفّز 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 أيضاً 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.

## تنظّم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية

نظراً لأن هرمونات تحت المهاد تسيطر على إفرازات النخامية الأمامية، ونظراً لأن هرمونات النخامية الأمامية تسيطر بدورها على إفرازات غدد صماء أخرى،

النوع من أنظمة السيطرة يدعى التغذية الراجعة السلبية، وهي تعمل للحفاظ على مستويات ثابتة نسبياً من هرمونات الخلايا الهدف.

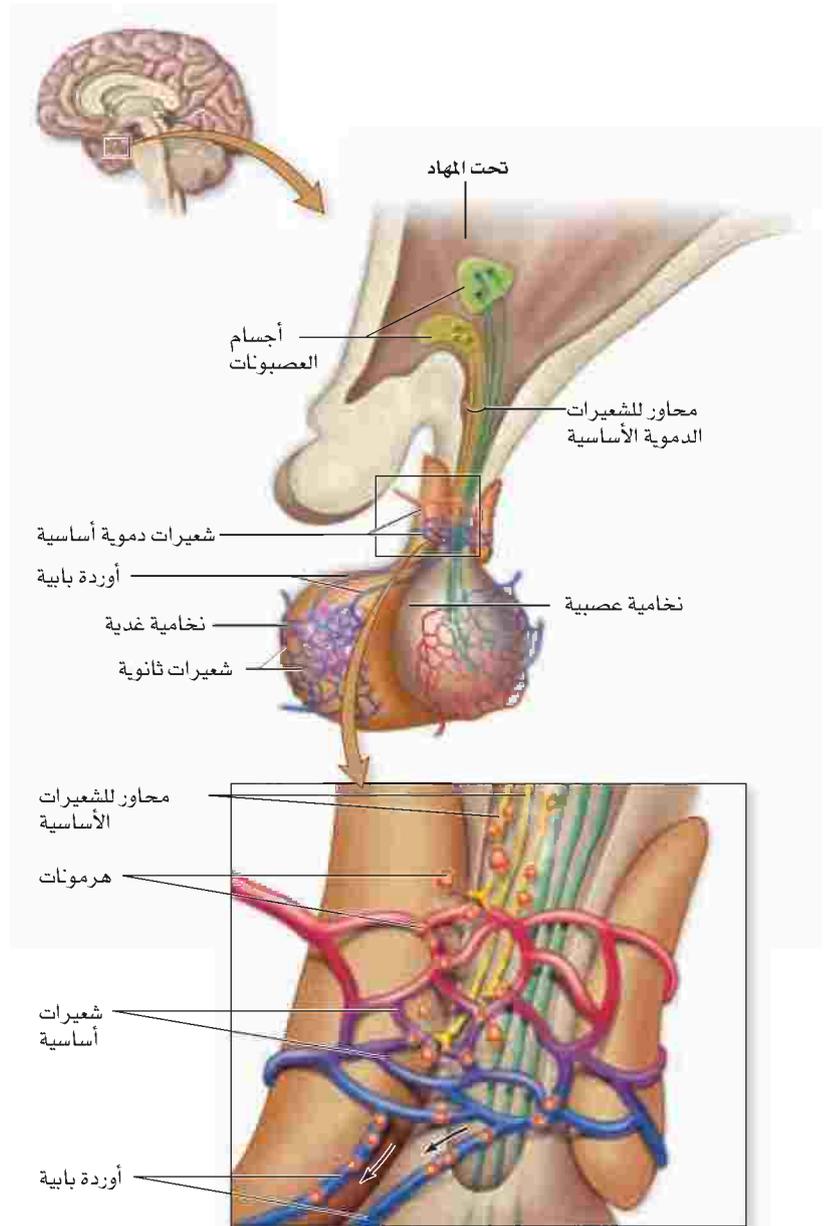
#### مثال على التغذية الراجعة السلبية: سيطرة الغدة الدرقية

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 الباطني، الذي ينبه النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. يجعل الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية تفرز هرمون **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 منكما على التوالي. إن هذه التغذية الراجعة السلبية ضرورية للاتزان الداخلي؛ لأنها تحفظ مستوى ثيروكسين ثابتاً تقريباً.

يحتوي هرمون ثيروكسين على عنصر اليود. ودون اليود، فإن الغدة الدرقية ليست قادرة على إنتاج ثيروكسين. فالأشخاص الذي يعيشون في مناطق فقيرة باليود (كالمرج الوسطى البعيدة عن السواحل) يفتقرون إلى كمية كافية من اليود لصناعة ثيروكسين. ولهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الأمامية تستقبلان مقداراً 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 بآسنة لصناعة المزيد من ثيروكسين، ولكنها لا تستطيع ذلك دون اليود. وتكون النتيجة تضخم الغدة الدرقية. وهي حالة تدعى الجويتر (الشكل

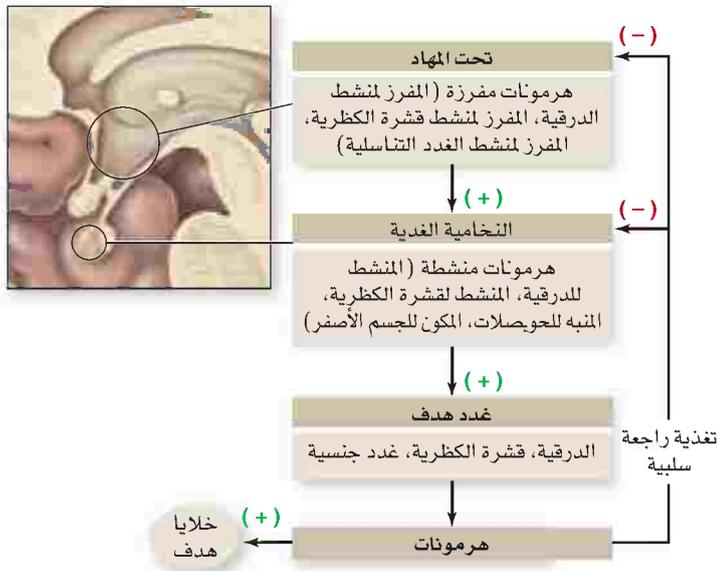


الشكل 8-46

السيطرة الهرمونية على النخامية عن طريق تحت المهاد. تفرز عصبونات في تحت المهاد هرمونات تحملها الأوعية الدموية الباطنية 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 كخناق الكظرية والبنكرياس، لا تُنظَّم بشكل مباشر بنظام السيطرة بتحت المهاد هذا. والثاني، أن تحت المهاد والنخامية الأمامية أنفسهما تحت سيطرة جزئية للهرمونات التي تحفز إفرازها. وفي معظم الحالات، فإن هذه السيطرة الأخيرة هي تثبيطية (الشكل 9-46). إن هذا



الشكل 9-46

التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية. تُشكل الهرمونات المفرزة من بعض الغدد الصماء تغذية راجعة، تثبط إفراز هرمونات تحت المهاد المفرزة، والهرمونات المنشطة للنخامية الغدية.

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 الصغوية بشكل رئيس من خلال آثار مباشرة، أما منشط قشرة الكظرية، ومنبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر، ومنبه الحويصلات، فلها غدد صماء، تعمل بوصفها هدفًا مستقلًا لها.

#### آثار هرمون النمو

تتجلى أهمية النخامية الأمامية في حالة تدعى **العملاقة Gigantism** تتصف بالنمو الزائد لكامل الجسم أو لأي من أجزائه. أطول إنسان جرى تسجيل حالته، وهو روبرت وادلو، كان يتصف بالعملاقة (الشكل 46-11). ولد عام 1928، وبلغ طوله نحو 268 سنتيمترًا 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 المفترزة لهرمون النمو عندما كان طفلًا، ولم يتوقف عن النمو خلال سني عمره الاثنتين والعشرين، حيث بلغ طوله نحو 268 سنتيمترًا.



#### الشكل 46-10

امرأة لديها جويتر. هذه الحالة سببها نقص اليود في الغذاء. نتيجة لذلك يقل إفراز ثيروكسين، ولهذا فسيكون هناك القليل من التنشيط بالتغذية الراجعة السلبية، للهرمون المنبه للدرقية. يُنبه إفراز الهرمون المنبه للدرقية بدوره الغدة الدرقية لتتضخم في محاولة منه لجعلها تنتج ثيروكسينًا إضافيًا.

10-46). يمكن إنقاص حجم الجويتر بإضافة اليود إلى الغذاء، وفي معظم الأقطار يتم الحد 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 تُقاوم التغيير، وتدفعه في اتجاه التغيير 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 مستمرًا 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 الحويصلة تتمزق، وتحرر خلية البيضة نحو قناة البيض، حيث يمكن نظريًا 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

تعرف الآن أن العملاقة 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 التشبيه 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 يحفز إنتاج عوامل نمو شبيهة بأنسولين، التي ينتجها الكبد والعظام استجابة للتشبيه 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 أيضاً في البالغين لتنظيم أيض البروتينات والدهون والكاربوهيدرات. وقد تم تشخيص هرمون بيتيدي هو **غريلين Ghrelin** حديثاً الذي تفرزه المعدة بين الوجبات، ويعمل منبهًا قويًا 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 العملاقة يُدعى **تضخم النهايات Acromegaly** يتصف بشوه الأنسجة الطرية والعظام، مثل بروز الفك، واستطالة الأصابع، وتضخم الجلد، وتراكم 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 العملاقة هي أقل شيوعًا بكثير هذه الأيام.

تمو الحيوانات التي جرت هندستها وراثيًا 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 النمو على أعضاء ليست غدداً صماء. لكن أعماله، بالمقارنة مع هرمون النمو، تبدو شديدة التباين. فإضافة إلى تحفيز إنتاج الحليب في الثدييات، جرت الإشارة ضمناً إلى برولاكتين، بأنه ينظم أنسجة مهمة في الطيور في التغذية، وحضانة الصغار مثل الحوصلة (التي تُنتج حليب الحوصلة) وهو سائل مغذٍ تتغذى عليه الصغار بعد أن تقذفه الأم نحو الفم) وبقعة الحضنة

4-46

## الغدد الصماء المحيطية الرئيسية

(منطقة وعائية في بطن الطيور تستخدم لتدفئة البيض في أثناء حضانتها). في البرمائيات، يشجع برولاكتين تحول السلمندرات من أشكال تعيش على اليابسة إلى البالغة 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 أيضاً 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 نسبياً 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 كلاً 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 لهرمون المنبه للخلايا الصبغية، تتوزع صبغة ميلانين خلال الخلايا، فيصبح لون الجلد أذكَن 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 أذكَن 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 حضرتها عن طريق التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية.

القناة الهضمية (الفصل الـ 48). هذه الغدد التي تشمل الدرقية وجارات الدرقية تنتج هرمونات، تنظم عمليات ترتبط بتناول المواد الغذائية كالكاربوهيدرات، والدهون، والبروتين، وأيض المعادن.

على الرغم من أن النخامية تنتج تشكيلة مهمة من الهرمونات، إلا أن عدداً 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 جداً من

## تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكوين الجنيني

تختلف الغدة الدرقية **Thyroid gland** في الشكل في الأنواع الفقرية المختلفة، ولكنها توجد دائماً في منطقة العنق أمام القلب. يشبه شكلها في الإنسان ربطة العنق الفراشة، وتقع تحت فتحة آدم في مقدمة العنق. تفرز الغدة الدرقية ثلاثة هرمونات: بشكل أساسي ثيروكسين، وكميات أقل من ثلاثي يود الثايرونين **Triiodothyronine** (ويدعيان معاً هرمونات الدرقية)، وكالسيستونين. وكما وصف سابقاً، فهرمونات الدرقية فريدة في أنها الجزيئات الوحيدة في الجسم المحتوية على اليود (يحتوي ثيروكسين أربع ذرات يود، ويحتوي ثلاثي يود الثايرونين ثلاثاً).

### 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 أيضاً متدناً بسبب إنتاج القليل من ثيروكسين، بما في ذلك انخفاض القدرة على استخدام الكربوهيدرات والدهون. نتيجة لذلك، فإنه غالباً ما يكون

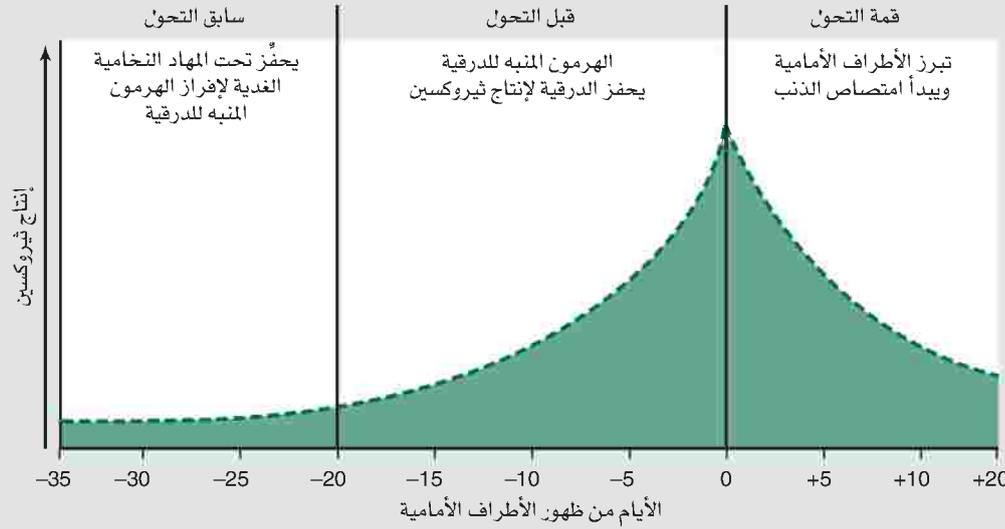
متعماً، وزائد الوزن، ويشعر بالبرودة. إن نقص إفراز الدرقية يكون مثيراً للقلق بشكل خاص في المواليد والأطفال؛ حيث يعيق النمو، وتطور الدماغ، والنضج التكاثري. ولحسن الحظ، وحيث إن هرمونات الدرقية جزيئات صغيرة وبسيطة، فإن الشخص الذي لديه نقص في إفراز الدرقية يستطيع تناول ثيروكسين أقرصاً عن طريق الفم.

في المقابل، فإن الأشخاص الذين لديهم إفراط 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 جراحياً.

### 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 غالباً 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 ذنبية، يحفّز تحت المهاد النخامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. ويحفّز 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.

	تنبه تحت المهاد	
	تنبه المستقبل	
نمو سريع	نمو منخفض وتمايز سريع	تمايز سريع

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 هبوطاً واضحاً في مستوى الكالسيوم في الدم يسبب تشنجات عضلية حادة. إن معدلاً طبيعياً من الكالسيوم في الدم مهم لعمل العضلات بما في ذلك القلب، وأنه مهم لعمل الأجهزة العصبية والغدد الصماء بشكل صحيح. يحفز الجاردرقي خلايا محطمة العظم (خلايا في العظم) لتحلل بلورات 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.

في الإنسان، حيث يكون معدل الأيض مرتفعاً نسبياً كل الوقت، يكون تركيز هرمونات الدرقية في الدم مرتفعاً 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 مثلاً، تشجع هرمونات الدرقية نمو العصبونات، وتنبه نضج الجهاز العصبي المركزي. فالأطفال المولودون ولديهم نقص في إفراز الدرقية يكون نموهم معاقاً، 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 أهمية هرمونات الدرقية في التكويني الجنيني في البرمائيات، فهرمونات الدرقية توجه تحول أبي ذنبية 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 ذنبية فلن يتحول إلى ضفدع بالغ، وبالعكس إذا عُذّي أبو ذنبية غير ناضج قطعاً من الغدة الدرقية فإنه سيدخل في تحول قبل الأوان، ويصبح ضفدعاً صغير الحجم. يوضح هذا الأمر الأعمال القوية لهرمونات الدرقية التي تنجزها بتنظيم التعبير عن جينات متعددة.

### تنظم عدة هرمونات ائزان الكالسيوم الداخلي

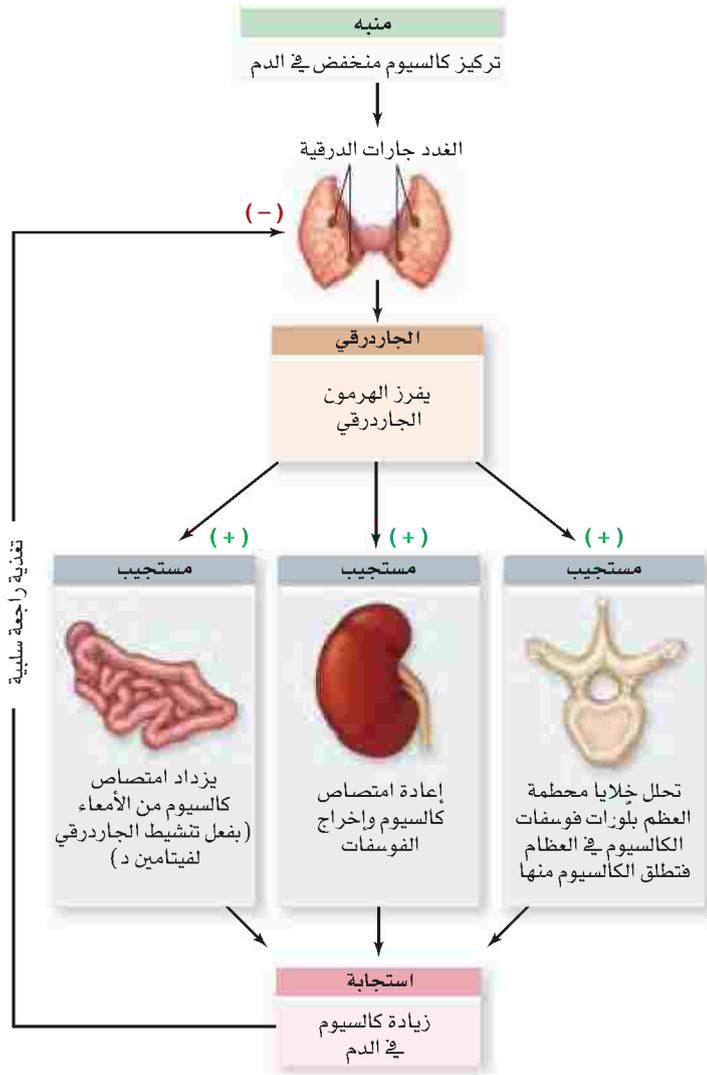
يُعد الكالسيوم مكوناً حيوياً في جسم الفقريات؛ لأنه مكون تركيبي للعظام، ولدوره في العمليات التي تتوسطها الأيونات مثل انقباض العضلات، والغدد التي تنظم الكالسيوم تشمل الدرقية، وجارات الدرقية التي تيسر آثار فيتامين D أعمالها.

### إفراز كالسيوتونين من الدرقية

إضافة إلى هرمونات الدرقية، تفرز الدرقية أيضاً **كالسيوتونين Calcitonin**، وهو هرمون ببتيدي يؤدي دوراً في الحفاظ على مستوى مناسب من الكالسيوم في الدم. فعندما يرتفع تركيز الكالسيوم في الدم كثيراً يحفز كالسيوتونين تناول الكالسيوم في العظام، ولهذا فإنه يقلل مستواه في الدم. وعلى الرغم من أن كالسيوتونين قد يكون مهماً في فيزيولوجيا بعض الفقريات، إلا أنه يبدو أقل أهمية في التنظيم اليومي لمستويات الكالسيوم في الإنسان البالغ. ومع ذلك، فإنه يؤدي دوراً مهماً في تشكيل العظام في الأطفال، حيث يكون النمو سريعاً.

### الهرمون الجاردرقي Parathyroid hormone

الغدد جارات الدرقية هي 4 غدد صغيرة تتعلق بالدرقية، وبسبب صغر حجمها، فقد أهملها الباحثون تماماً حتى القرن العشرين. وقد جاءت أولى الاقتراحات بأن لهذه الأعضاء وظيفة غذية 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 كثيراً فوق المعدل الطبيعي، في حين تبدأ بلورات فوسفات الكالسيوم في العظام في الذوبان. لذا كان واضحاً أن جارات الدرقية تنتج هرموناً يحفز تحرر الكالسيوم من العظام.



الشكل 46-13

تنظيم مستوى كالسيوم الدم عن طريق الهرمون الجاردرقي. عندما يكون الكالسيوم في الدم منخفضاً يُمرَّر 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.

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، تُفرز بكميات كبيرة استجابة للكرب. ولقد اقترح أنه في أثناء الكرب، 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 يحافظ فيها على مستويات مرتفعة من الستيرويدات القشرية السكرية فترات طويلة من الوقت (أي الكرب طويل الأمد). تعطل الستيرويدات القشرية السكرية طبيًا لتثبيط جهاز المناعة في أشخاص ذوي اضطرابات مناعية مثل التهاب المفاصل الرماتيزمي، ولمنع جهاز المناعة من رفض الأعضاء المزروعة. وتُعدّ بعض مشتقات كورتيزول، مثل برنديسولون، ذات استخدام طبي واسع بوصفها عوامل مضادة للالتهاب.

يصنّف أدوستيرون، وهو الستيرويد القشري الرئيس الآخر، على أنه ستيرويد قشري معدني؛ لأنه يساعد على تنظيم توازن المعادن. يُحفّز إفراز أدوستيرون من قشرة الكظرية عن طريق أنجيوتنسين II، وهو ناتج لنظام رنين - أنجيوتنسين الموصوف في (الفصل الـ 50)، إضافة إلى التركيز المرتفع من بوتاسيوم ( $K^+$ ). يُحفّز أنجيوتنسين II إفراز أدوستيرون عندما ينخفض ضغط الدم.

الفاعل الأساسي لأدوستيرون 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 الخلية الرئيس، وهو مطلوب للحفاظ على حجم الدم الطبيعي وضغطه، إضافة إلى توليد جهود الفعل في العصبونات والعضلات. ودون أدوستيرون، سوف تفقد الكلى كميات زائدة من صوديوم الدم في البول.

إن إعادة امتصاص  $Na^+$  التي يُحفّزها أدوستيرون تسبب كذلك إخراج الكلى للبوتاسيوم في البول. ولهذا، فإن أدوستيرون يمنع تراكم  $K^+$  في الدم، وهو أمر قد يقود إلى اضطراب وظيفة الإشارات الكهربائية في الأعصاب والعضلات. وبسبب هذه الوظائف الأساسية التي ينجزها أدوستيرون، فإن إزالة الغدد الكظرية أو حدوث أمراض تمنع إفراز أدوستيرون، تُعدّ قاتلة ما لم تتم المعالجة الهرمونية.

## هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة

### لأيض الكربوهيدرات

يقع البنكرياس مجاورًا للمعدة، وهو موصول بالاثني عشر العائد للأعضاء 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.

يُنْتَج فيتامين د في الجلد من مشتق من الكوليسترول، استجابة للضوء فوق البنفسجي، وهو يدعى فيتامينًا أساسيًا؛ لأنه في المناطق المعتدلة من العالم يحتاج المرء إلى مصدر غذائي لمساعدة 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 الكلى.

يُحفّز 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. يحفّز هذا الهرمون امتصاص الأمعاء للكاليوم، وبهذا يساعد على رفع مستويات كاليوم 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 تجاريًا 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 كاتيكولامينات 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 الكاتيكولامينات إبينفرين Epinephrine ونورإبينفرين Norepinephrine استجابة للتنبه 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.

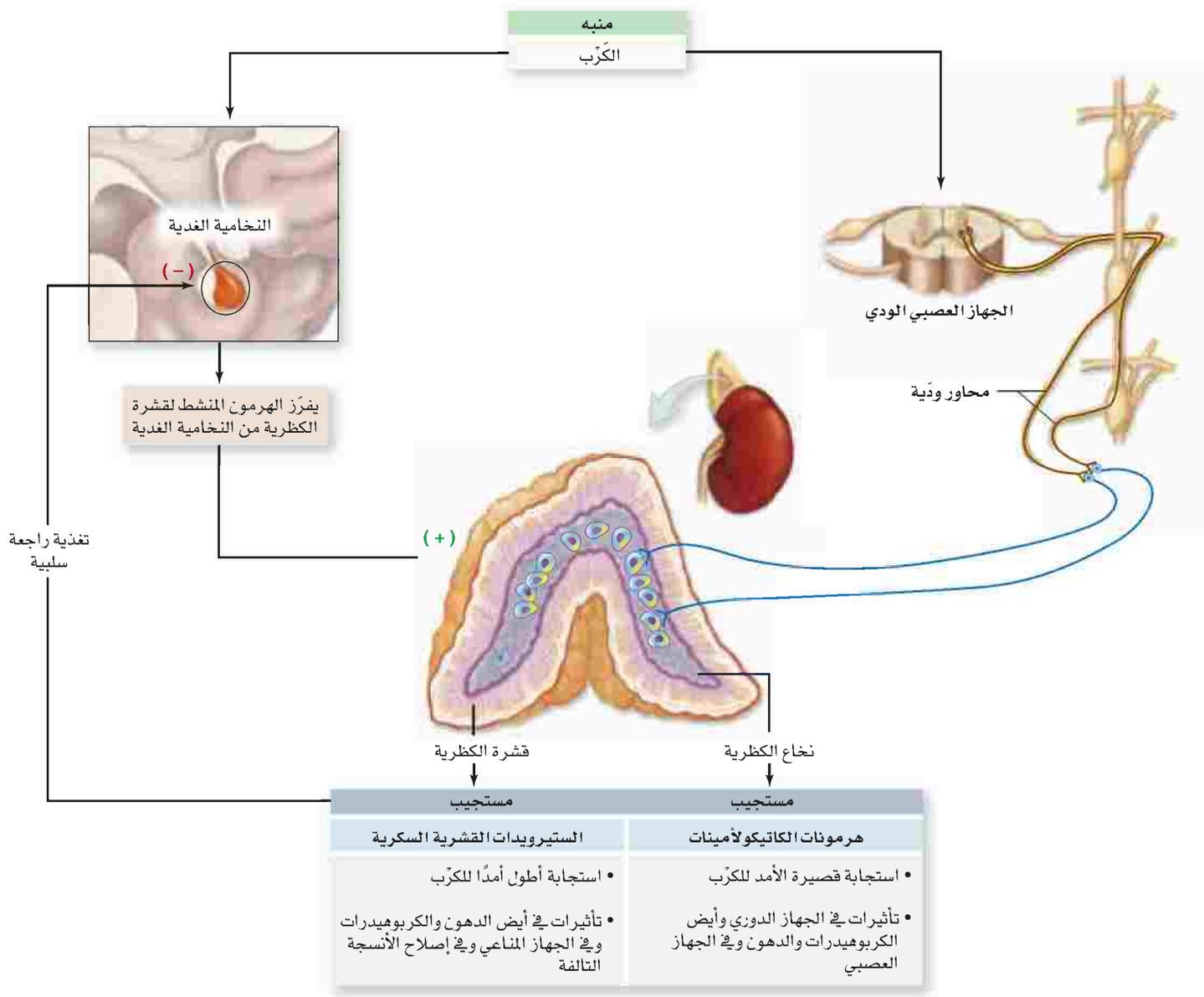
### قشرة الكظرية Adrenal cortex

هرمونات قشرة الكظرية كلها ستيرويدات، ويشار إليها معًا على أنها ستيرويدات قشرية Corticosteroids. فكورتييزول (ويدعى أيضًا هيدروكورتييزون) 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، وينظم إفرازها بشكل أساسي عن طريق هرمون منشط قشرة الكظرية المفرز من النخامية الأمامية. تنبه الستيرويدات القشرية السكرية

## الأنسولين *Insulin*

هذا الهرمون هو الأنسولين الذي تفرزه خلايا بيتا في هذه الجُزيرات. لم يتم عزل أنسولين إلا عام 1922 عندما نجح كل من بانتج وبست 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.

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.

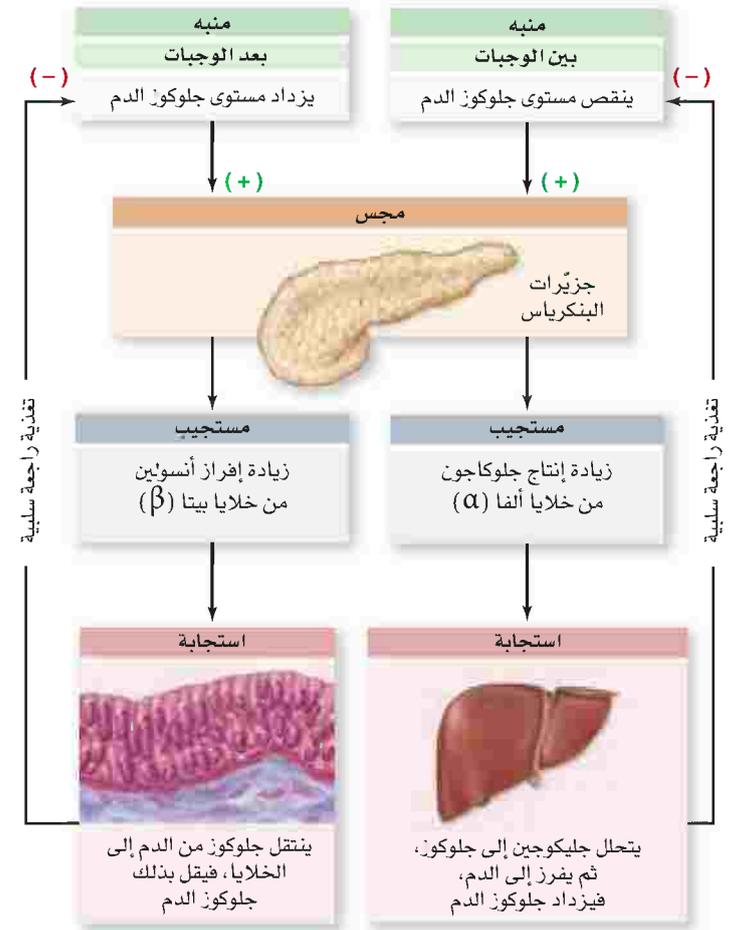


الشكل 46-14

الغدتان الكظريتان. يُنتج نخاع الكظرية الكاتيكولامينات إبينفرين ونورإبينفرين، ما يبدأ الاستجابة للكرب الآني. وتنتج قشرة الكظرية هرمونات ستيرويدية من ضمنها الستيرويد القشري السكري كورتيزول. عند الاستجابة للكرب، يزيد إفراز كورتيزول من إنتاج جلوكوز، وينبه الاستجابة المناعية.

## جلوكاجون Glucagon

تنتج جزيرات لانجرهانز هرموناً آخر؛ خلايا 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. وانه يحفز أيضاً 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 كثيراً من الهرمونات (هرمون النمو والستيرويدات القشرية السكرية وجلوكاجون مثلاً) 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 الكيمائية يمكن أن يقود إلى عواقب خطيرة، فالأشخاص الذين لديهم النوع الأول، أو المعتمد على أنسولين، من السكري يفقدون إلى خلايا بيتا المفرزة لأنسولين؛ لذا لا ينتجون الأنسولين. وتتكون معالجة هؤلاء المرضى من حقن أنسولين (وحيث إن أنسولين هو هرمون بيتيدي، فإنه سوف يهضم، إذا تم تناوله عن طريق الفم، ولهذا يجب أن يحقن في الدم حقناً).

في الماضي، لم يكن متوافراً 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 وراثياً. ويحمل البحث النشط في الوقت الحاضر حول إمكانية زراعة جزيرات لانجرهانز أملاً كبيراً 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 والتمارين. 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 عدد صماء محيطية عمليات مختلفة. فهرمونات الدرقية والستيرويدات القشرية السكرية من الكظرية، وهرمونات البنكرياس تنظم أيض الكربوهيدرات، والدهون، والبروتين. أيضاً المعادن، بما في ذلك معدل كالسيوم وصدويوم وبوتاسيوم في الدم ينظمها كالسيتونين، والهرمون الجاردرقي، وفيتامين د والستيرويدات القشرية المعدنية. إيبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية، والستيرويدات القشرية السكرية تتحرر في أثناء الكذب لتحريك المواد الغذائية لأجل البقاء.

## هرمونات أخرى وآثارها

5-46

الجنس الرئيسية في "الإناث"، في حين يشكل تستوستيرون، ومشتقاته المباشرة ستيرويدات الجنس الرئيسية في "الذكور" أو ما يدعى الأندروجينات. مع ذلك، يمكن أن يوجد كلا النوعين من الهرمونات في كلا الجنسين. يُعد إنتاج تستوستيرون في جنين الذكر مهماً لتطور أعضاء الجنس الذكرية في أثناء التكوين الجنيني.

وفي الثدييات، تكون ستيرويدات الجنس مسؤولة عن تطور الصفات الجنسية الثانوية عند البلوغ. تشمل هذه الصفات الثدي في الإناث، والشعر وزيادة كتلة

تُنظَّم تشكيلة كبيرة من عمليات الفقرات واللافقرات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى. وفي هذا الجزء سنراجع تلك العمليات الأكثر أهمية.

### تنظيم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري

إن المبايض والخصي في الفقرات هي عدد صماء مهمة تنتج هرمونات جنس ستيرويدية، بما في ذلك إستروجين، وبروجسترون، وتستوستيرون (سنصفها

## هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول

تنتج معظم مجموعات اللافقرات 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 جليدها القديم. الانسلاخ عملية تقع تحت السيطرة الهرمونية.

العضلات في الذكور. ويسبب هذا الأثر الأخير، فقد أساء بعض الرياضيين استعمال الأندروجينات لزيادة كتلة عضلاتهم. إن استخدام الستيرويدات لهذا الغرض تحاسب عليه جميع المنظمات الرياضية الرئيسية، 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 مُنظمان حرجان للدورة الشهرية والدورة المبيضية. في أثناء الحمل يحافظ إنتاج بروجستيرون في المشيمة على بطانة الرحم، ما يحمي الجنين قيد التطور، ويفغديه.

## 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. يُنظّم إفراز ميلاتونين عن طريق نشاط النواة فوق التصالبية تحت 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 تحدته النواة فوق التصالبية ينشط إفراز ميلاتونين من الغدة الصنوبرية في الظلام.

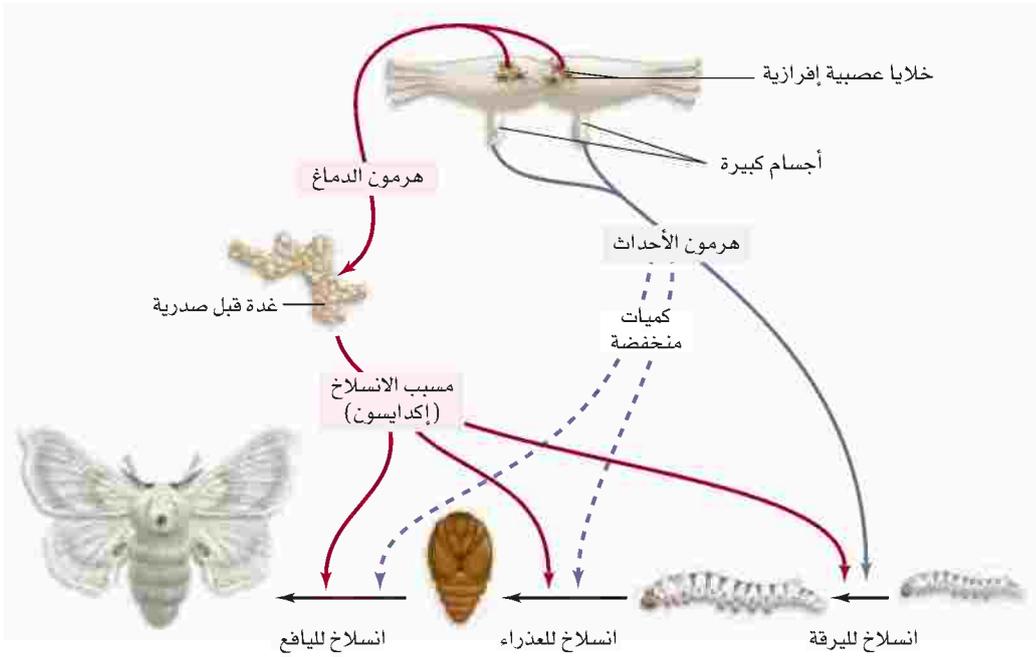
تُنظّم الدورة اليومية لتحرر ميلاتونين دورات النوم والاستيقاظ ودرجة حرارة الجسم. إن اضطراب هذه الدورات، كما قد يحدث عند الانتقال بالطائرة من الشرق إلى الغرب أو العكس (تلكو الطائرة النفاثة)، أو في أثناء مناوبات العمل الليلية، يمكن تخفيف آثاره بإعطاء ميلاتونين. يساعد ميلاتونين أيضًا على تنظيم الدورات التكاثرية في بعض أنواع الهرمونات التي تتميز بوجود فصول تكاثر محددة.

## بعض الهرمونات لا تنتجها غدة صماء

تُفرز مجموعة من الهرمونات عن طريق أعضاء لا تُعدّ غدًا 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 الكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة تفرز هرمونات، وقد أشرنا سابقًا إلى أن الجلد يفرز فيتامين د.



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.

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، مثلاً، يمكن أن تنشط الانقسام الزائد للخلايا، ما ينجم عنه تكون الأورام. بعض الأورام التي تتطور في أنسجة مستجيبة للستيرويدات كالثدي والبروستاتا تبقى حساسة للتنبه الهرموني. ويمكن أن يقلل منع إفراز الهرمون الستيرويدي من نمو الورم.

إن الآثار المهمة للهرمونات على التكوين الجنيني والتمايز موضحة في حالة ثنائي إيثيل ستلبيستروول. ثنائي إيثيل ستلبيستروول هو إستروجين مخلق أعطي للنساء الحوامل منذ 1940 وحتى 1970 لمنع الإجهاض، ولقد اكتشف لاحقاً أن الفتيات اللاتي تعرضن للهرمون عندما كنَّ أجنة طوَّرن -لاحقاً في أثناء الحياة- شكلاً نادراً من سرطان عنق الرحم باحتمال مرتفع. وهكذا، فإن التغيرات التطورية الجنينية التي تنتج من المعالجة الهرمونية قد تأخذ كثيراً من السنوات لتصبح واضحة.

تؤثر الإفرازات الهرمونية في الانسلاخ والتحول البعدي في الحشرات. قبل الانسلاخ، تفرز خلايا عصبية إفرازية على سطح الدماغ ببتيداً صغيراً 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* هرموناً يدعى **هرمون الأحداث Juvenile hormone**. تمنع مستويات عالية من هرمون الأحداث التحول إلى الياضع، 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

تنظم 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 أحياناً. يمكن أن يقود التنبه الهرموني غير المنظم إلى عواقب جسمية خطيرة.

يمكن أن تُنتج الأورام التي تتطور في الغدد الصماء، كما في النخامية الأمامية أو الدرقية، كميات زائدة من الهرمونات، ما يسبب حالات كالعلمقة، أو فرط إفراز

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.

تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

تستخدم المواد الكيميائية للتواصل بين الخلايا ضمن المخلوق الواحد أو بين الأفراد.

- الهormونات 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 قِبل الجهاز العصبي.
- يتكون جهاز الغدد الصماء من غدد صماء تفرز ثلاث طوائف من الهرمونات: ببتيدات وبروتينات، ومشتقات من الأحماض الأمينية وستيرويدات (الجدول 1-46).

- 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 مجموعة متباينة من الأحماض الدهنية ذات علاقة بالاستجابة الالتهابية.
- بناء البروستاغلاندينات هدفٌ لكثير من مسكنات الألم والأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب.

2-46 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 3-46).
- اعتمادًا على النوع، قد ترتبط الهرمونات الستيرويدية مع بروتينات مستقبلية داخل الخلايا، ثم تنتقل إلى النواة، أو قد تنتشر مباشرة إلى النواة لترتبط بمستقبل داخل النواة (الشكل 5-46).
- تعمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية بالارتباط بمنطقة مثيرة لجينات معينة، تدعى عناصر استجابة الهرمون، لتنشيط الاستساخ.
- تُنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات تقع على السطح الخارجي لأغشية الخلية الهدف. تُنشئ هذا الارتباط مسار تحويل الإشارة الذي قد ينتج رسولاً ثانيًا (الشكل 6-46).

- مفسر تيروسين المستقبل يستطيع فسفرة بروتينات أخرى عند ارتباطه.
- يمكن أن ينشط مفسر تيروسين المستقبل نقل الإشارة، خلال مسلسل مفسر MAP الذي يتضمن تنشيطًا تسلسليًا لأنزيمات مفسرة.
- عندما يرتبط هرمون بمستقبل مرتبط مع بروتين G، فإن بروتين G، يحفز أنزيمًا ينتج رسولاً ثانيًا مثل أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي.
- ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلها يكون قصير الأمد، ما يوقف عمل الهرمونات.

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

مناطق السيطرة الرئيسية 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 تبه نمو الأنسجة الهدف أو غدًا صماء أخرى (الجدول 1-46).
- الهرمونات العصبية لتحت المهاد تمر إلى النخامية الأمامية خلال نظام بابي، وتنظم النخامية الأمامية عن طريق هرمونات مفرزة، وأخرى مثبطة للإفراز محددة (الشكل 8-46).
- يُنظّم نشاط هرمونات النخامية الأمامية عن طريق التغذية الراجعة السلبية (الشكل 9-46).

4-46 الغدد الصماء المحيطة الرئيسية

الغدد الصماء المحيطة الرئيسية 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 ثيرونين وثلاثي يود الثايرونين لتنظيم الأيض القاعدي في الفقريات، ولإطلاق التحول البعدي في البرمائيات (الشكل 12-46).
- يُنظّم كالسيوم الدم عن طريق كالسيونين الذي يخفض مستوى كالسيوم الدم وعن طريق الهرمون الجاردرقي الذي يرفع مستوى كالسيوم الدم (الشكل 13-46).

الكاتيكولامينات مثل إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية تطلق استجابة الإنذار بالخطر (الشكل 14-46).

تحافظ الستيرويدات القشرية السكرية على اتزان الجلوكوز، وتحتج بعض جوانب الاستجابة المناعية.

- تنظم الستيرويدات القشرية المعدنية، مثل الألدوستيرون، توازن المعادن بتحفيز الكلى لإعادة امتصاص صوديوم، وإخراج بوتاسيوم.
- يفرز البنكرياس الأنسولين الذي يخفض مستوى جلوكوز الدم، وجلوكاجون الذي يرفع جلوكوز الدم (الشكل 15-46).

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

تنظّم مجموعة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسائل كيميائية أخرى.

- تنتج الغدة 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 والشعر 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 للألدوستيرون.
- تفرز الكلى الإريثروبويتين، وهو هرمون ينبه نخاع العظم لصناعة خلايا الدم الحمراء.
- تفرز أعضاء أخرى: كالسيوم، 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.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أفضل وصف للهرمونات هو:
    - أ. غير مستقرة نسبياً، 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 جزئياً 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. إيبينفرين.
    - ب. ألدوستيرون.
    - ج. جلوكوكور.
    - 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 هرموناً.
  5. عندما يتناول شخص ما الكحول، فإنه يحتاج إلى التبول مرات عدة. تفسيرك للأمر أن الهرمون الذي ينشط الكحول إفرازه، وينظم احتفاظ الكلية بالماء هو:
    - أ. برولاكتين.
    - ب. أوكسيتوسين.
    - ج. ثيروكسين.
    - د. فاسوبريسين (المانع لإدرار البول).
  6. يُحفز الرسول الثاني استجابة لـ:
    - أ. هرمونات ستيرويدية.
    - ب. ثيروكسين.
    - ج. هرمونات بيتيديدية.
    - د. كل ما سبق ذكره.
  7. طلب منك في بحث علمي أن تصمم مبيدًا للأفات يعيق عمل جهاز الغدد الصماء في المفصليات، دون أن يؤدي الإنسان أو الثدييات الأخرى. المادة التي ستكون هدف الاستقصاء هي:
    - أ. أنسولين.
    - ب. فاسوبريسين.
    - 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. البيتيديية.
    - ب. الستيرويدية.
    - ج. البيتيديية 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 فينيل ألانين.
  - ج. هرمونات بيتيديدية أو بروتينية.
  - د. مواد نظيرة صماء أو منظمات 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. إيبينفرين.
  - د. أوب معًا.
13. للهرمونات المتحررة من الغدة النخامية مصدران مختلفان. تلك التي تنتجها عصبونات في تحت المهاد، وتحرر 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. إيبينفرين ونورإيبينفرين والستيرويدات القشرية السكرية:
- أ. كلها هرمونات محبة للماء.
  - ب. كلها تتحرر من النخامية الأمامية.
  - ج. تُستخدم جميعها لتحريك المواد الغذائية في أثناء استجابة الكرب.
  - د. كلها مواد سابقة لهرمونات الجنس.

أسئلة تحد

1. كيف يؤدي منع إنتاج الهرمونات إلى التقليل من النمو السرطاني الورمي؟
2. افترض أن عضوين مختلفين كالكدب والقلب حساسان لهرمون معين (مثل إيبينفرين)، 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. فسّر كيف يمكن أن يحدث ذلك.
3. كثير من المؤشرات الفيزيولوجية، مثل تركيز الكالسيوم في الدم، أو مستوى جلوكوز الدم، يُسيطر عليها عن طريق هرمونين لهما تأثيرات متعاكسة. ما فائدة تحقيق التنظيم بهذه الطريقة بدلًا من استخدام هرمون واحد يغير المؤشرات في اتجاه واحد فقط؟

# 47 الفصل

## الجهاز العضلي الهيكلي The Musculoskeletal System

### مقدمة

إن القدرة على الحركة جزءٌ كبير من حياتنا اليومية، التي علينا تقبّلها بشكلٍ 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 تغيراً 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

- 4-47 انقباض العضلات
- تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معاً.
  - الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعاً للإشارة العصبية (الإثارة).
  - النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة والومضة البطيئة.
  - يتغير أيض العضلات تبعاً لنوع المجهود المطلوب منها.
  - التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية.
- 5-47 أنماط حركات الحيوان
- الحيوانات المائية تظهر عدداً من التكيفات الحركية.
  - الحركة على اليابسة عليها التعامل أولاً مع الجاذبية.
  - تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم.

- 1-47 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.
- 2-47 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.
- 3-47 حركة المفاصل والعظام
- تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها.
  - العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل.

ذلك الجزء من الدودة من الانزلاق إلى الخلف. وتستمر هذه الحركة الموسمية الناجمة عن أمواج من الانقباض للعضلات الدائرية، يتبعها انقباض العضلات الطولية، فتتحرك الدودة إلى الأمام.

### عمل الجهاز العضلي الهيكلية في اللاقريات المائية

تستخدم بعض الحيوانات البحرية طريقة للحركة معتمدة على السائل، هذه لا تنطبق بشكل مثالي مع تعريف الحركة الموسمية 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 طافيةً على سطح الماء بشكل أفقي متوازن، معتمداً 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 تُعد شيئاً 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 بدلاً 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.

تسحب العضلات ضد شيء معين لإحداث تغير ينتج الحركة. يحتاج هذا بالضرورة إلى شكل من أشكال الدعم يقوم به الجهاز الهيكلية. يميز علماء الحيوان ثلاثة أنواع من الجهاز الهيكلية لدى الحيوانات، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي، والهيكل الداخلي.

### يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء

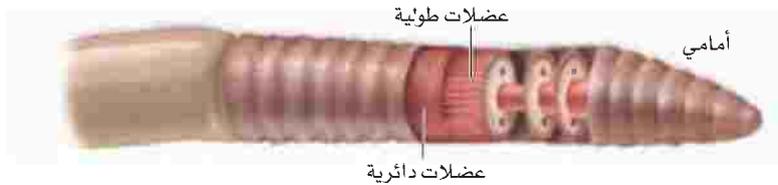
#### داخل جدار الجسم

يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي بشكل أساسي في أجسام اللاقريات الأرضية الرخوة كدودة الأرض، والبزاق، واللاقريات المائية الرخوة؛ كقنديل البحر، والحبار، والإخطبوط، وغيرها.

### عمل الجهاز العضلي الهيكلية 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 الموسمية (الشكل 47-1) تنقبض العضلات الدائرية الأمامية ضاغطة بذلك على السائل الداخلي، فنتج بذلك قوة تجعل مقدمة الجسم رقيقة. وبذلك، فإن جدار الجسم يمتد إلى الأمام.

توجد في أسفل جسم الدودة تراكيب شوكية دقيقة، تدعى الأهداب 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 موجة 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



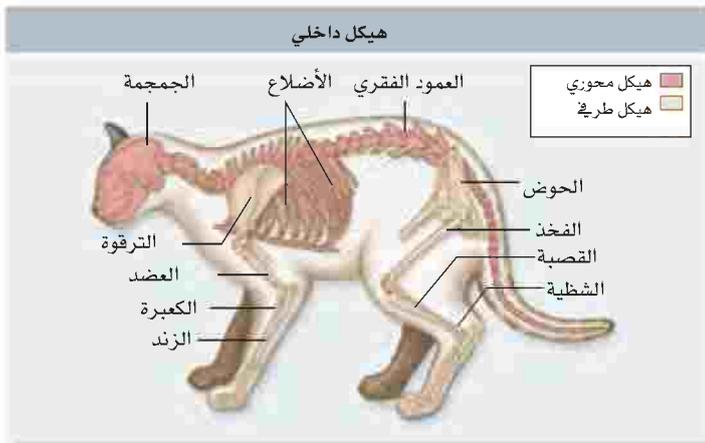
للشكل 1-47

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.

الهيكل الخارجي به. وحتى يتمكن الحيوان من النمو، لا بد له من طرح الهيكل الخارجي دورياً (انظر فصل الـ 34). ويصبح الحيوان عرضة للافتراض، ريثما يتكون هيكله الخارجي من جديد (أكبر عادةً). وتختبئ السلطعونات وجراد البحر عادة في أثناء عملية طرح الهيكل الخارجي. وإذا لم تطف هذه الحيوانات عن طريق الماء، فإن الحيوانات الأكبر والأثقل تتكسب 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 شكلاً 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. وأخيراً، 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.

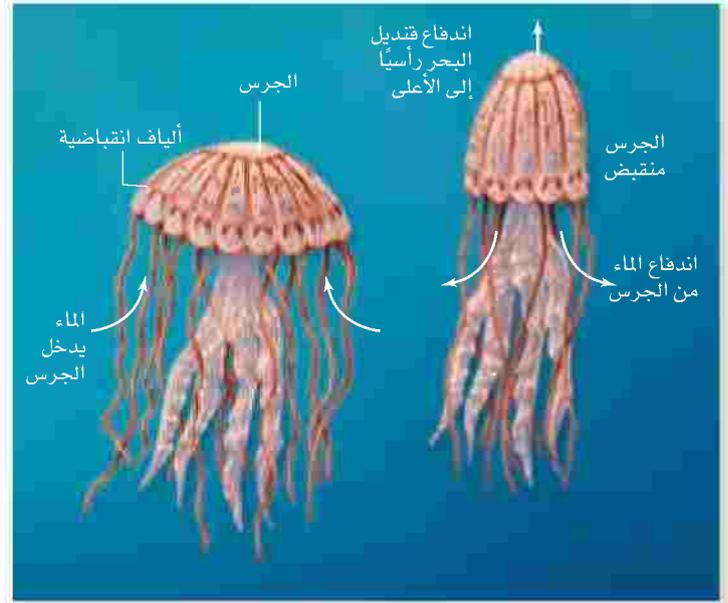
### يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة

الهيكل الداخلي **Endoskeleton** الموجود في الفقريات وشوكيات الجلد صلب، 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.



### الشكل 3-47

الجهاز الهيكل الخارجي والداخلي. أ. تمتلك المفصليات غطاء خارجياً صلباً وقوياً، مكوناً من مادة الكايتين، ويمثل هيكلها الخارجي. ب. أما الفقريات كالثقل، فعندها هيكل داخلي مكون من العظام والغضروف. بعض العظام الرئيسية معلمة بأسمائها.



### الشكل 2-47

السباحات النفاثة: قنديل البحر والحبار. أ. يسبح قنديل البحر من خلال انقباضات الجرس الذي يدفع الماء خارجاً 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 للهروب السريع، ويساعد على ذلك الانقباض السريع للعضلات الدائرية، ما يسمح للحبار بالانطلاق بسرعة تعادل سرعة أسرع الأسماك البحرية.

### يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب

يحيط الهيكل الخارجي بالجسم كعلبة صلبة قاسية. تمتلك الحيوانات المفصلية كالثقل والحشرات هيكلًا خارجياً مكوناً من مركب عديد التسكر يدعى الكايتين **chitin** (الشكل 3-47 أ). وكما تعلمت في فصول سابقة، فإن الكايتين موجود في جدار الخلايا عند الفطريات والأوليات، إضافة إلى الهيكل الخارجي عند الحيوانات المفصلية.

يقاوم الكايتين عملية الانتشاء، ويعمل من ثم كقالب هيكل للجسم، إضافة إلى وظيفته في حماية الأعضاء الداخلية، والتصاق العضلات الموجودة داخل صفائح

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 يتكوّن الهيكل الداخلي في الفقريات من نسيج ضام ليفي كثيف، هو العظم أو الغضروف، وينتظم في شقين: محوري وطرقي.

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 غضروفيًا 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

يتكوّن الهيكل الداخلي للفقريات من شقين: محوري وطرقي (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.

## نظرة فاحصة على العظم

2-47

الخلايا على طول خيوط الكولاجين، وتفرز أنزيم محلل الفوسفات القلوي، الذي يسبب تكوين أملاح فوسفات الكالسيوم على شكل بلورات تسمى **هيدروكسي أباتيت Hydroxyapatite**. وهذه البلورات 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 لبلورات 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 قنبيات صغيرة **Canaliculi**، تعطي المحفظة شكلًا نجميًا، وتوفر إمكانية اتصال كل خلية عظم بالخلايا 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، ووظيفتها تحطيم نسيج 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 المميز نكيمي Mesenchyme** الذي يملأ فراغ الجسم، وهو نسيج ضام مفكك مكون من خلايا ميزنكيمي غير متميزة، ومن غيرها من الخلايا المنبثقة عنها، إضافة إلى ألياف الكولاجين. بعض هذه الخلايا غير المتميزة تكمل نموها لتصبح خلايا متخصصة تسمى **خلايا بانية العظم Osteoblasts** (الشكل 47-4). تصطف هذه



## التكوين الغضروفي الداخلي Endochondral development

تتكون بهذه الطريقة العظام التي تكوّن 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 للمجمعة. يبدأ هذا العظم بنمو غضروفي صغير، يأخذ شكلاً بدائياً 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 قوياً، ويتكون من ألياف الكولاجين، ويحتوي أيضاً على خلايا ميزنكيمية غير متميزة. تظهر خلايا بانية العظم، وتتنظم 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 هادمة للعظم، وتنتج خلايا هادمة للعظم بطريقة مشابهة لما حصل في نوع العظم السابق.

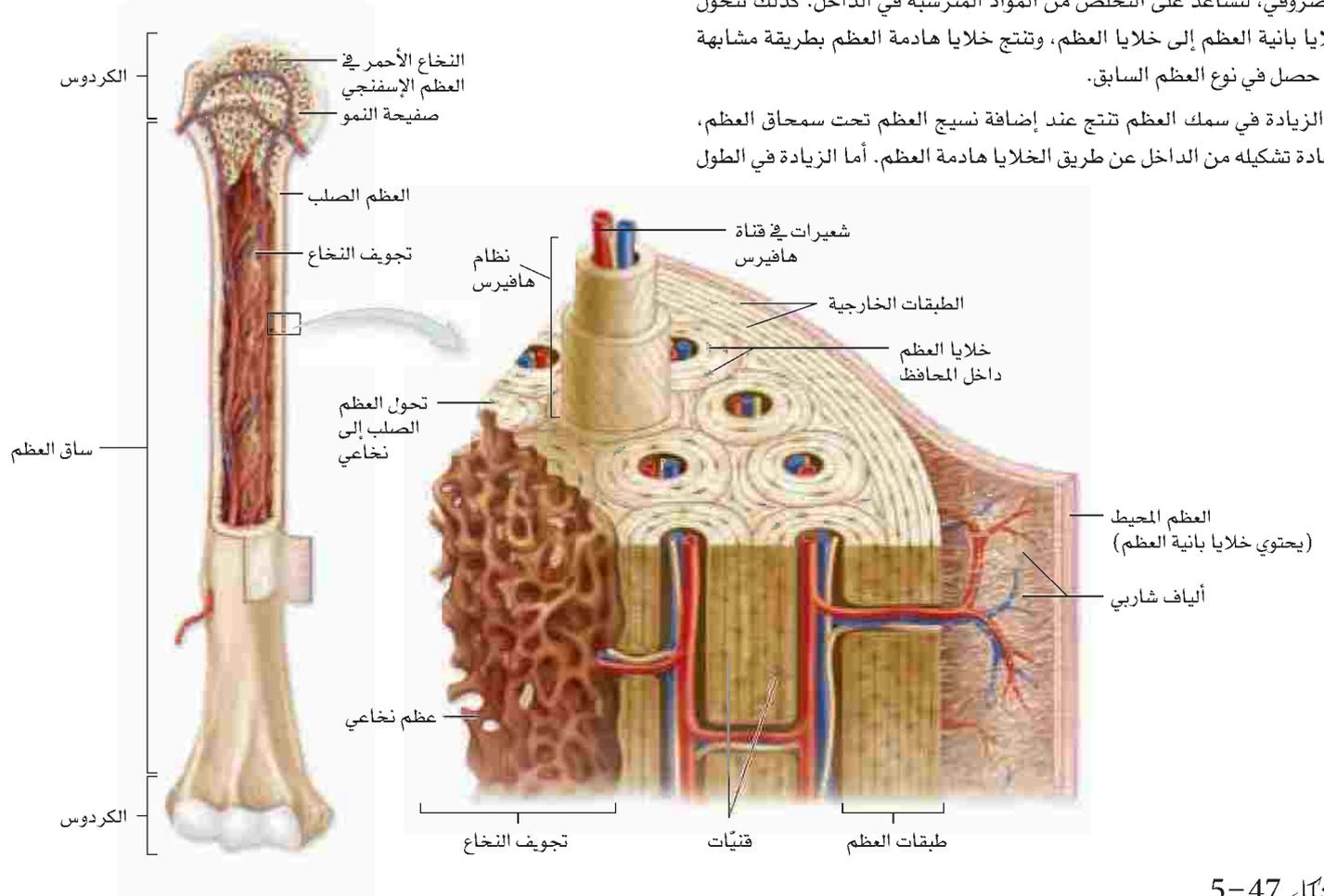
إن الزيادة في سمك العظم تنتج عند إضافة نسيج العظم تحت سمحاق العظم، وإعادة تشكيله من الداخل عن طريق الخلايا هادمة للعظم. أما الزيادة في الطول

هنا فهي أكثر تعقيداً؛ خذ مثلاً 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 ضرورياً 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 بعيداً 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 طولاً. بعد ذلك، يبطؤ نمو الغضروف، وتغلب عليه عملية التكلس التي تعمّ أجزاء العظم كله.



للشكل 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، وببطن تجويف اللب. يمكن رؤية تفاصيل الطبقات الأمامية إضافة إلى قناة هافيرس وخلايا العظم داخل المحافظ.

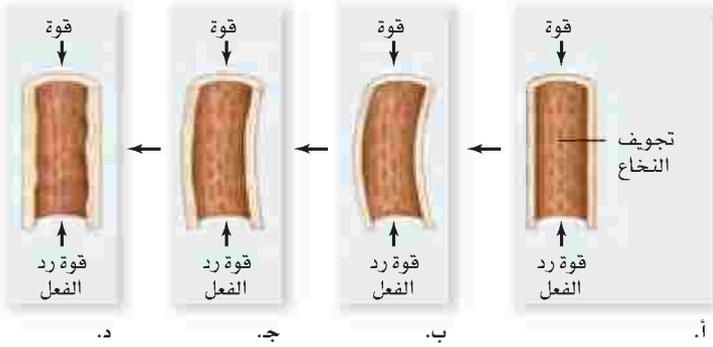
## إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال

من السهل علينا، التفكير في أن العظام خاملة، خاصة ونحن لا نراها إلا وهي على هيئة هيكل عظمي لحيوان نافق. لكنها كأى جزء آخر من الجسم، كالعضلات والجلد، قابلة للتغير بحسب الضغوط البيئية، وإن العظم نسيج ديناميكي يستطيع التغير وفق 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 أيضاً. واعتماداً على اتجاه القوى المؤثرة في العظم ومقدارها، فإن سمك العظم قد يزداد، 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 أيضاً يزيد من كمية الأوعية الدموية والأنسجة الليفية الضامة، ويصبح الهيكل العظمي أغلظ وأصلب بزيادة سمك العظم وقوته.

إن ظاهرة إعادة التشكيل **Remodeling** تحدث في العظام جميعها، ولكنها تظهر بشكل أفضل في العظام الطويلة. إن القوى الصغيرة قد لا تؤثر في العظم، ولكن القوة الكبيرة المتكررة قد تسهم في إعادة البناء (الشكل 47-6). فالقوة الكبيرة قد تعمل على ثني العظم إلى درجة لا يمكن للعين مشاهدتها دائماً. 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 بلورات هيدروكسي أباتيت نفسها. وهناك أنواع كثيرة من البلورات



الشكل 47-6

تظهر الصورة مقطعاً بيانياً 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).

ج. عند حدوث الضغط، فإن خلايا بانية العظم تحفز عند منطقة الثني لتقوم

بإنتاج عظم إضافي. ومع إضافة عظم صلب جديد، يقل مقدار الانحناء.

د. عندما تضاف كمية كافية من العظم الصلب لمنع الانحناء، يتوقف إنتاج

الخلايا بانية العظم، وتتوقف بذلك إضافة العظم الصلب.

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 أيضاً 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 تجويفاً مركزياً يسمى الفجوة النخاعية **Medullary cavity**. في كثير من الفقرات، 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. واعتماداً على الكثافة والتركيب، تم تقسيم العظام إلى ثلاث مجموعات، هي: **العظام الصلبة (المصمتة) Compact bone**، و**العظام النخاعية Medullary bone** التي تبطن الفجوة الداخلية، و**العظام الإسفنجية Spongy bone** ذات التركيب الشبيه بخلايا العسل، وتشكل الجزء الأساسي من الكردوس محاطاً 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 **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 دوماً على أوعية دموية، تبقى على خلايا العظم حية على الرغم من أنها مدفونة داخل حشوة العظم.

تتكون هذه الأوعية الدموية من شرايين وأوردة صغيرة، وغالباً شعيرات دموية، حيث ترتبط بأوعية أكبر تمتد داخلياً من السمحاق الخارجي، والسمحاق الداخلي، وتسير في قنوات عمودية بالنسبة إلى قناة هافيرس.

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 بلورات 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 بلورات من فوسفات الكالسيوم تُسمى الهيدروكسي أباتيت. يتكون العظم المتخصص من تشكيلة من الكولاجين، وبلورات هيدروكسي أباتيت. تحتوي الكثير من العظام دورة دموية داخلية، وخلايا حية ضمن مكوناتها. تتم عملية إعادة تشكيل للعظام استجابة لمؤثرات فيزيائية.

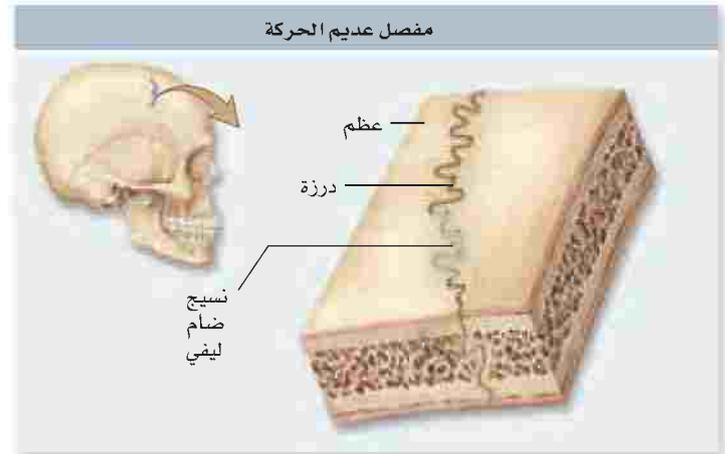
## حركة المفاصل والعظام

3-47

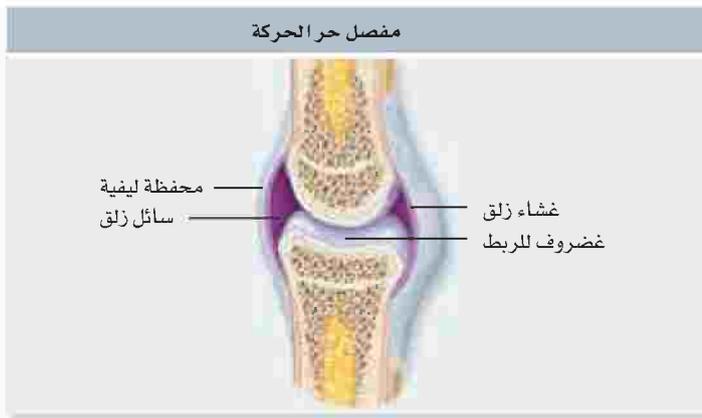
يتحرك الهيكل الداخلي بالقوة الناتجة عن الجهاز العضلي الهيكلي. ترتبط العضلات الهيكلية بالعظام بطرق عدة. فألياف العضلات ترتبط مباشرة بالسمحاق الخارجي في العظم أو النسيج الضام في العضلات الهيكلية لتشكل حبلًا ليفيًا قويًا يُسمى **الوتر Tendon** الذي يربط ألياف العضلة بسمحاق العظم. تحدث حركة الهيكل استجابة لانقباض العضلة عند **المفاصل Joints** أو أماكن الارتباط، حيث تلتقي عظمة بأخرى.

هناك ثلاثة أنواع رئيسية من المفاصل، هي:

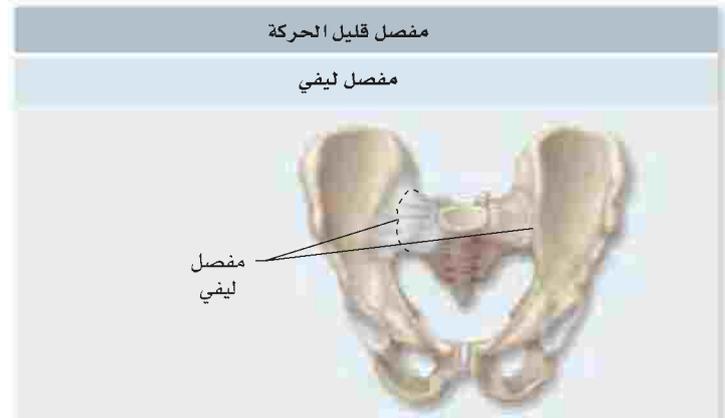
1. **المفاصل عديمة الحركة Immovable joints** التي تشمل الدرزات التي تربط عظام الجمجمة (الشكل 47-7 أ).
2. **المفاصل قليلة الحركة Slightly movable joints** التي تشمل نوعين اعتمادًا على المادة الرابطة بين العظمتين: الأولى تحتوي على نسيج



أ.



ج.



ب.

### 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).
- ج. المفاصل حرة الحركة، وهي المفاصل الزلقة كمفاصل الأصابع.

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 اللاثدية، وأيضًا بين النتوءات الجانبية للفقرات في الثدييات (الشكل 47-8 ج). النتوءات الجانبية تكون على شكل أزواج، وتمتد من الأمام والخلف في كل فقرة. والنتوءات الأمامية تكون مائلة للأسفل قليلاً، 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 رزّي (ثنائي الاتجاه). أما الثدييات، فهي مختلفة؛ لأنها تقوم بطحن الطعام في الفم إلى أجزاء صغيرة، ثم تبتلعها خلافاً 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 شكلاً قريباً من شكل المفصل الرزي ليسمح للفم بالفتح والإغلاق. وعليه، فإن مفصل الفك مزيج لصفات المفصل الرزي وحركته، والمفصل المنزلق (الشكل 47-8 د).

ضام ليفي كتلك التي في المفصل المعجزي 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 ج).

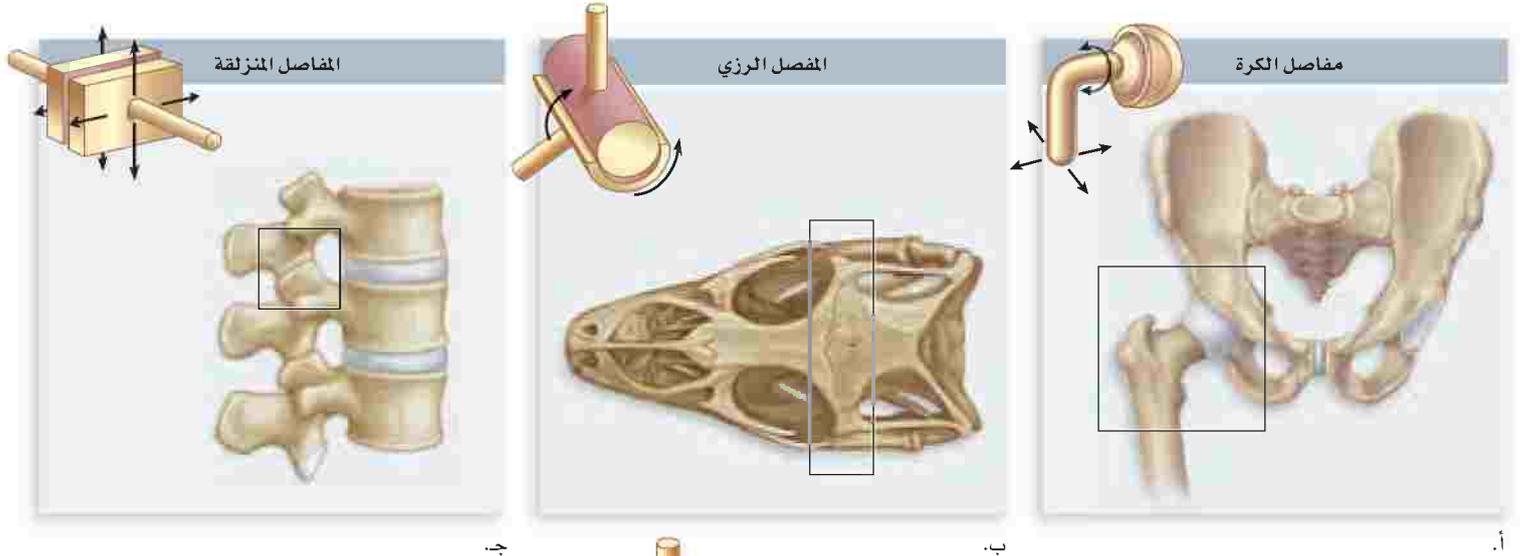
### تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة

#### بحسب نوعها

يحتوي كل مفصل في الهيكل على مدى مميز من الحركة، وأنماط الحركة الأربعة المعروفة، هي: الكرة والمحجر (الكرة والجيب)، والرزي (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



الشكل 47-8

#### أنماط حركة المفاصل:

- مفاصل الكرة-المحجر، كما في مفصل الورك: يسمح بحركة الساق والتفافها ضمن محجر (تجويف) الورك.
- المفصل الرزي (ثنائي الاتجاه): يسمح بالحركة ضمن مستوى واحد، كما في المفاصل الليفية في أعلى جمجمة السحلية، ومفصل الركبة.
- المفاصل المنزلقة، وتتمثل جيداً في المفاصل الجانبية للفقرات (ليس المركزية) التي تسمح بانزلاق سطح على آخر.
- المفاصل المركبة التي تمثل مجموعة من المفاصل تعمل معاً، 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 (المتبَت) **Origin** ويبقى في مكانه تقريباً عند الحركة والانقباض. أما مكان ارتباط النهاية الأخرى للعضلة فيسمى **المُرتَكز 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 وزناً معيناً بقبض العضلة ذات الرأسين في ذراعك، فإن القوة الناتجة عن العضلة هي أكبر من قوة الجاذبية على ذلك الوزن. في هذه الحالة يقل 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 تقريباً في أثناء عملية الانقباض.

أما إذا كان الوزن أكبر من أن تحمله العضلة، فإن العضلة تقبض دون أن ينقص طولها؛ لأنها لا تستطيع رفع الوزن. ويدعى هذا الانقباض **انقباض 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 تضم النوعين من الانقباض.

تمنح المفاصل الهيكل الصلب قدرة على الحركة، فتسمح بمجال معين من الحركة اعتماداً على نوع المفصل. أنواع المفاصل هي: الكرة-المحجر، والرزية (ثنائية الاتجاه)، والزلفة، والمركبة. تتموضع العضلات عبر المفصل، ويعمل انقباضها على حركة الجسم. العضلات المتضادة لها أعمال متعاكسة.

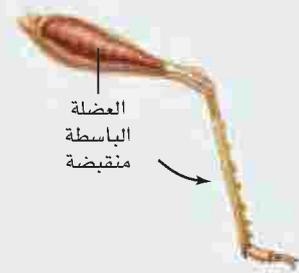
### هيكل خارجي



### ثني



### مد



أ.

### هيكل داخلي

### ثني



### مد



ب.

### (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 (التصبية) 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 فتمد الساق السفلية إلى أعلى عند انقباضها.

## انقباض العضلات

4-47

### Myofilaments رقيقة وغلظية (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 الغلظية لتعطي الشريط الغامق، وتسمى شريط A، أما الخيوط الرقيقة فتوجد في الشريط الفاتح، أو شريط I.

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 43). وتحتوي كل ليفة عضلية حزمة من الليفات العضلية **Myofibrils** يتراوح عددها بين 4-20 في كل ليفة عضلية. وتتكون كل ليفة عضلية من **خيوط عضلية**

## آلية الخيوط المنزلقة *The sliding filament hypothesis*

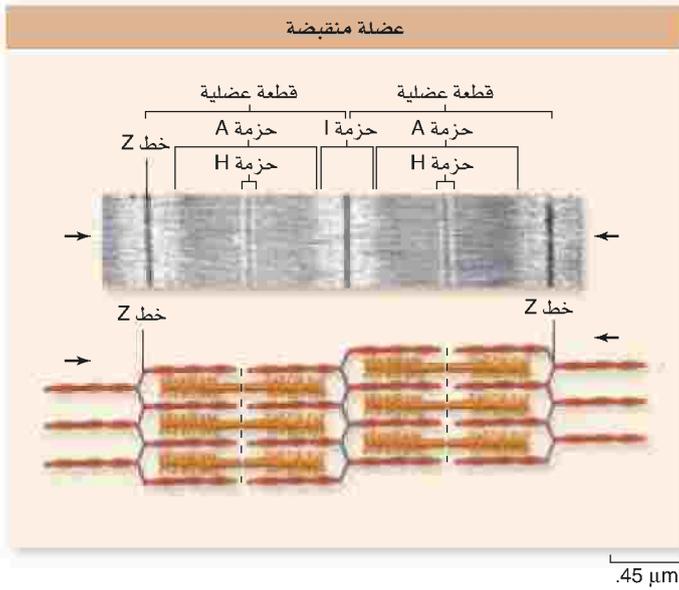
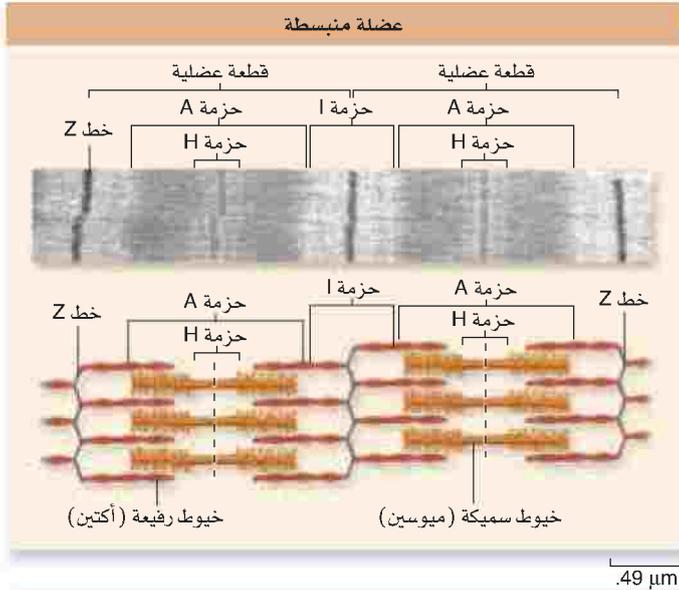
تظهر صور المجهر الإلكتروني جسورًا عرضية **Cross-bridges** تمتد من الخيوط الغليظة وحتى الرفيعة، ما يقترح آلية قد تسبب انزلاق الخيوط العضلية. إن فهم كيفية حدوث ذلك يؤكد أهمية دراسة الخيوط الغليظة والرفيعة على مستوى جزيئي. أظهرت الدراسات البيوكيميائية أن الخيوط الغليظة تتكون من جزيئات البروتين **ميوسين Myosin** المرتبطة مع بعضها، يتكون بروتين **ميوسين** من تحت

يقسم كل شريط فاتح في اللييف العضلي في المنتصف بقرص كثيف متعرج من البروتينات يسمى خط **Z** (*Z line*)، وقد سُمي هكذا بسبب مظهره في المجهر الإلكتروني. تتركز الخيوط الرفيعة إلى هذا القرص المتعرج. تظهر صورة المجهر الإلكتروني للييف العضلي (الشكل 47-11) تكرار التركيب من خط **Z** إلى آخر، هذا التركيب يُسمى **قطعة عضلية Sarcomere** وهي أصغر وحدة وظيفية في العضلة.

## تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا

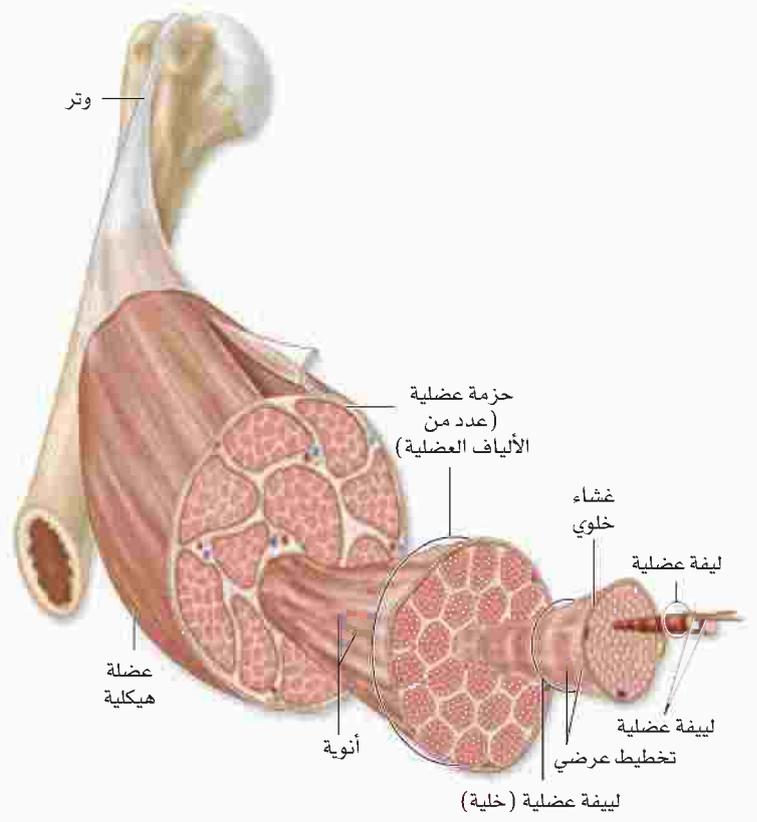
تبرز الخيوط الرفيعة، وتتداخل جزئيًا مع الخيوط الغليظة في كل جانب من جانبي حزمة **A**، ولا تصل إلى منتصف العضلة المنبسطة (المرتخية). لذا، فإن منتصف حزمة **A**، يسمى حزمة **H** (*H Band*)، يكون أفتح من أطراف حزمة **A** لأن الأطراف تحتوي على الخيوط الرفيعة والغليظة، أما حزمة **H** فيحتوي خيوطًا غليظة فقط.

تنقبض العضلة، ويقصر طولها عندما ينقبض اللييف 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 47-11

تركيب القطعة العضلية في كل 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.



الشكل 47-10

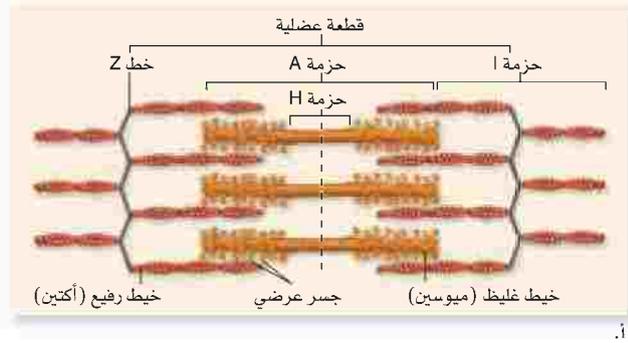
تركيب العضلات الهيكلية في الفقاريات. تتكون كل عضلة من عدد من الحزم العضلية، وكل منها مكون من حزمة ألياف أو خلايا عضلية. وتحتوي كل خلية عددًا من اللييفات التي يتكون كل منها من خيوط عضلية.

ADP+P<sub>i</sub> يتغير الشكل الفراغي لميوسين، ويصبح في الحالة النشطة استعداداً لشوط القوة اللاحق. يبقى ADP و P<sub>i</sub> 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 مشكّلة جسورًا عرضية. وعندما يرتبط رأس الميوسين بأكتين، ويشكلان جسورًا عرضيًا يتحرر ADP و P<sub>i</sub>، 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 14-47 ب، 15-47). 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 متتابعة؛ يبدأ بعد الأخرى. فرؤوس ميوسين هي الأيدي وألياف أكتين هي الحبل.

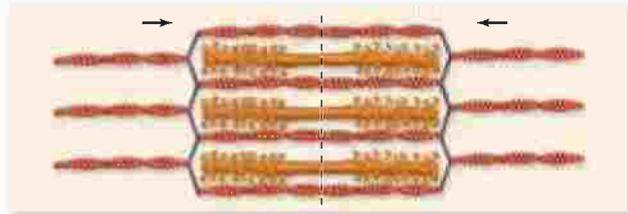
بعد موت الكائن الحي، تتوقف الخلايا عن إنتاج ATP. وبذلك، فإن الجسور العرضية لا يمكن أن تنفصل عن أكتين؛ لأن الانفصال يحتاج إلى ارتباط ATP مع رؤوس الميوسين من جديد. ويسبب هذا تصلبًا في العضلات، يتبعه الموت، ويسمى تصلب الوفاة أو التخشب الموتى *Rigor mortis*. في المقابل، فإن الخلية الحية يكون لديها رصيد من 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 ومرتبطينًا بـ ADP و P<sub>i</sub>، ولكنه لا يملك القدرة على الارتباط بأكتين. والسبب في ذلك أنه في



أ.



ب.

الشكل 14-47

تفاعل الخيوط الرفيعة مع السميكة في قطعة عضلية هيكلية.

- ترتّب رؤوس الميوسين عند نهايتي الخيط السميكة في اتجاهين متعاكسين. وهذا يسمح بسحب الخيوط الرفيعة وخطوط Z عن طريق الجسور العرضية نحو منتصف القطعة العضلية.
- يسبب انزلاق الخيوط العضلية انقباض العضلة.



أ.



ب.

الشكل 12-47

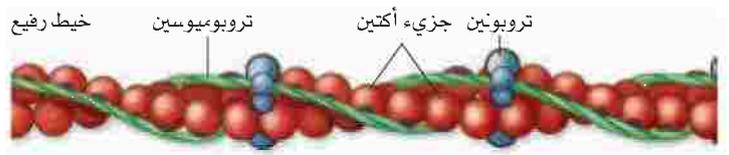
الخيوط السميكة تتكون من الميوسين.

- يتكون كل جزيء ميوسين من سلسلتين من عديد البيبتيد ملتفتين حول بعضهما. وفي نهاية كل سلسلة منطقة كروية تُسمّى الرأس.
- 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 12-47). 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 ملتفتين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج (الشكل 13-47). وإذا استطعنا رؤية القطعة العضلية على المستوى الجزيئي فسوف تكون كما تظهر في (الشكل 14-47).

يشكل الميوسين مثالاً على البروتينات المتحركة *Motor proteins* القادرة على تحويل الطاقة الكيميائية في جزيء ATP إلى طاقة حركية (انظر الفصل 4). ويحدث هذا بتسلسل من الأحداث يُسمى دورة الجسور العرضية *Cross-bridge cycle* (الشكل 15-47). عندما تحطّم رؤوس ميوسين ATP إلى



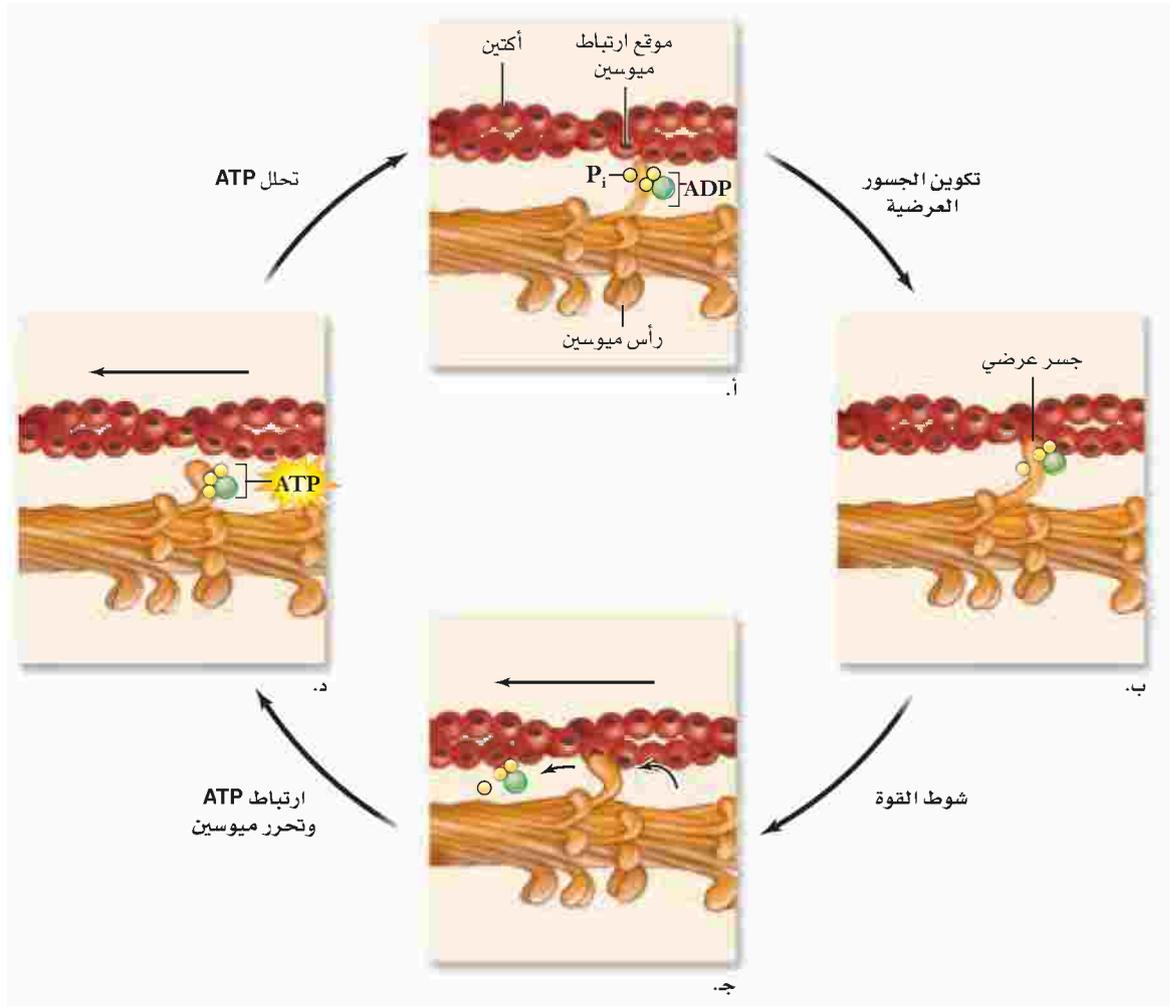
الشكل 13-47

الخيوط الرفيعة تتكون من بروتينين أكتين الكروي. يتشكل الخيط الرفيع من صفيين من جزيئات أكتين ملتفتين بشكل حلزوني. وترتبط بروتينات أخرى بخيط أكتين، وهذه هي تروبوميوسين وتروبونين التي تسهم في انقباض العضلة.

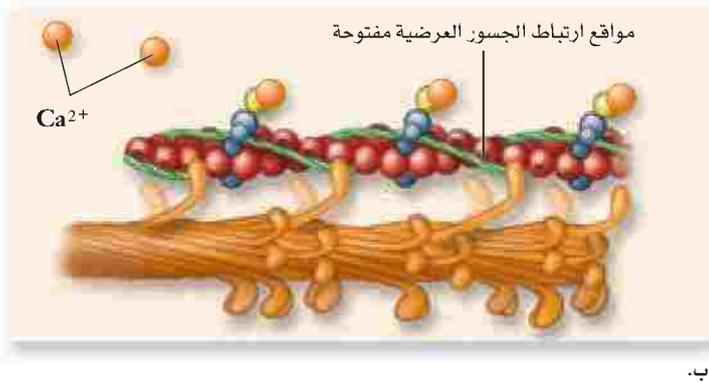
## الشكل 47-15

دورة الجسر العرضي في انقباض العضلة.

- إن تحطم ATP عن طريق ميوسين يُنتج تغيراً في شكل رأس ميوسين، ويحولته إلى الوضع النشط. ويبقى ADP و  $P_i$  ملتصقين برأس ميوسين الذي يستطيع الآن الارتباط بأكتين.
- يرتبط ميوسين بأكتين ليشكلا الجسر العرضي.
- يعود ميوسين إلى شكله الأصلي خلال شوط القوة، ويطلق ADP و  $P_i$ .
- يرتبط جزيء ATP برأس ميوسين، فيسبب انفكاك الجسر العرضي، يتبعه تحطم ATP ليعيد رأس ميوسين إلى الحالة النشطة لتبدأ الدورة من جديد.

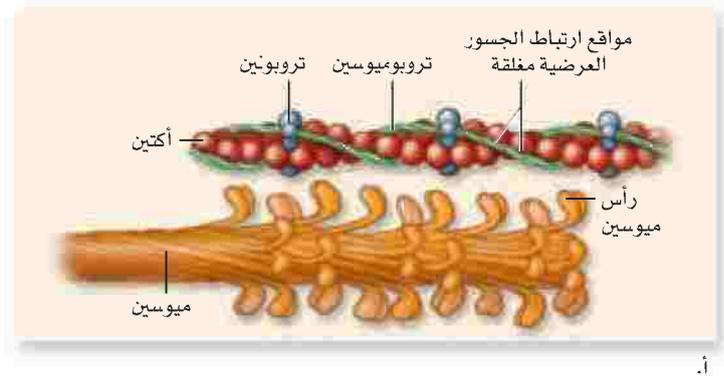


وتروبوميوسين تسيطر عليه أيونات الكالسيوم  $Ca^{2+}$  في سيتوبلازم الخلية العضلية. عندما يكون تركيز  $Ca^{2+}$  في السيتوبلازم قليلاً، يثبط تروبوميوسين تكوين الجسر العرضي بين أكتين وميوسين (الشكل 47-16). وعندما يزداد تركيز  $Ca^{2+}$ ، يرتبط  $Ca^{2+}$  بتروبونين مغيراً بذلك شكل المعقد تروبونين-تروبوميوسين، ويزيحه قليلاً 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).



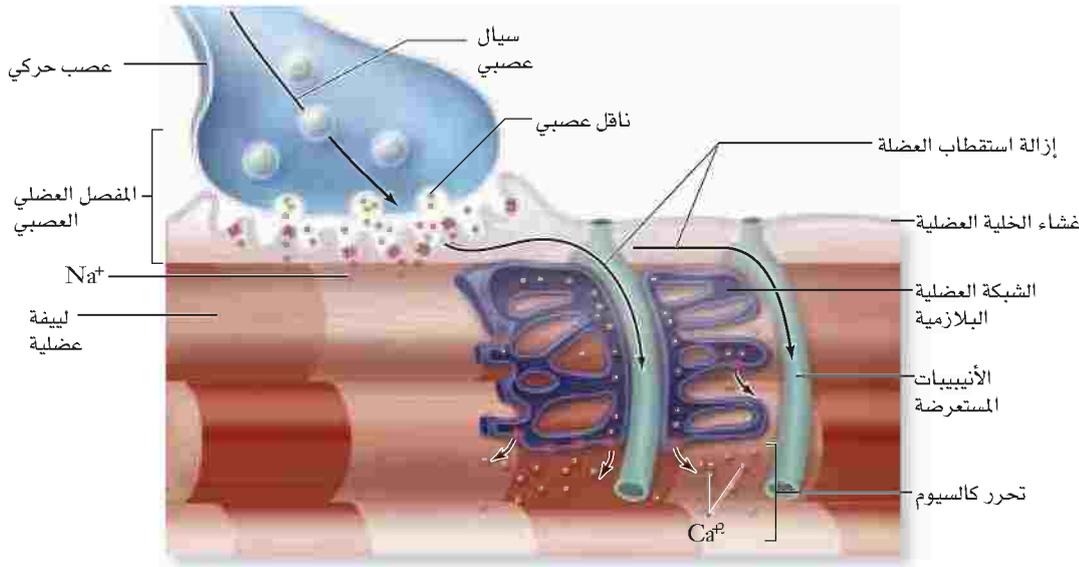
حالة الانبساط يكون مكان الارتباط مغلقاً فيزيائياً عن طريق بروتين آخر يُسمى **تروبوميوسين Tropomyosin** موجود في الخيوط الرفيعة، وبذلك لا يتكون الجسر المتداخل العرضي، ولا تنزلق الخيوط العضلية.

لحصول الانقباض، يجب إبعاد تروبوميوسين من الطريق؛ لكي يتمكن رأس الميوسين من أن يرتبط هذا باكتين في مكان الارتباط الذي أصبح مكشوفاً الآن. إن عملية إبعاد تروبوميوسين تحتاج إلى بروتين آخر يسمى **تروبونين Troponin** وهو بروتين تنظيمي يربط تروبوميوسين وأكتين معاً. إن التفاعل التنظيمي بين تروبونين



## 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.



العلاقة بين اللييف العضلي، والأنيبيبات المستعرضة والشبكة العضلية البلازمية. يطلق الناقل العصبي عند المفصل العصبي العضلي، فيرتبط بقنوات  $Na^+$  ذات المستقبلات الكيميائية فيسبب إزالة استقطاب غشاء الخلية العصبية. وتقل هذه الاستثارة على طول غشاء الخلية والى داخل الخلية عبر الأنيبيبات المستعرضة إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية. وعندما ينتشر كالسيوم خلال السيتوبلازم إلى اللييفات العضلية يحصل الانقباض.

3. تنقل القنوات المستعرضة الاستثارة (السيال) في اتجاه الشبكة العضلية البلازمية، فتفتح قنوات كالسيوم ما يؤدي إلى تحرره، حيث يرتبط كالسيوم بترابونين، ويحصل بعدها انقباض العضلة.

إن توقف السيال العصبي يؤدي إلى توقف إفراز أستيل كولين، فيتوقف بذلك إنتاج الاستثارة في اللييف العضلي. يعمل بعدها بروتين غشائي في الشبكة العضلية على ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية مستخدماً ATP بوصفه مصدرًا للطاقة، ويُسمى

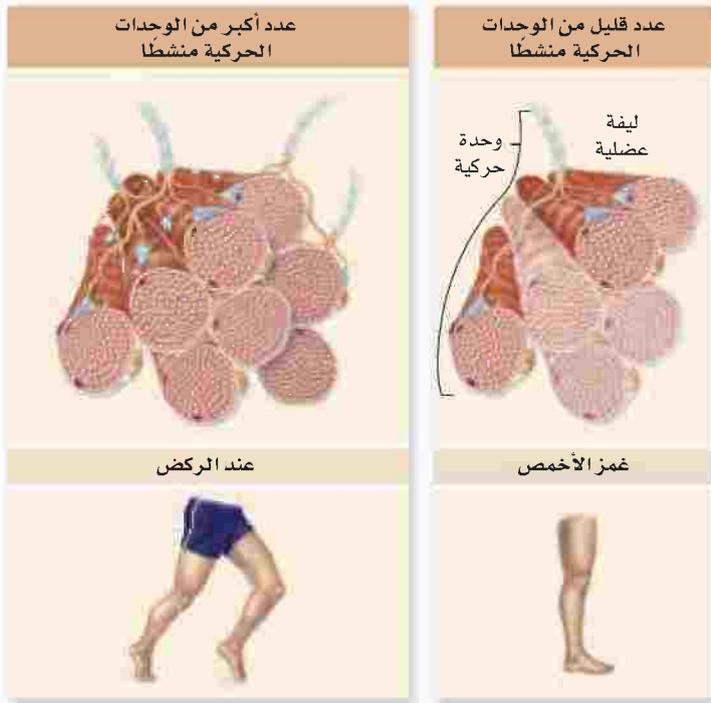
تحتاج العضلات إلى مصدر معتمد من  $Ca^{2+}$ . تحتفظ الألياف العضلية بالكالسيوم في الشبكة الأندوبلازمية المعدلة التي تُسمى الشبكة العضلية البلازمية (Sarcoplasmic reticulum (SR) (الشكل 17-47). عند استثارة اللييف العضلي للانقباض، فإن غشاء اللييف العضلي يفقد حالة الاستقطاب، فيصبح مزال الاستقطاب. وتنقل هذه الاستثارة إلى داخل اللييفة 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 اللييفات العضلية، حيث يرتبط هناك بترابونين 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. ويُسمى هذا الارتباط بين نهاية العصب والخلية العضلية المفصل العصبي العضلي Neuromuscular junction (الشكل 17-47). يمكن لمحور واحد أن يحفز عددًا كبيرًا من الألياف العضلية، وفي بعض الحيوانات يمكن للييف 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 كيميائيًا كهربائيًا، 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  $Na^+$  ليُدخل  $Na^+$  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.



الشكل 18-47

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 مرتبطاً 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 اعتماداً على تكرار التنبيه. تتمتع 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 السعال العصبي، تقبض جميع الألياف العضلية المشكلة للوحدة الحركية معاً. إن تقسيم العضلة إلى وحدات حركية يسمح بالانقباض التدريجي للعضلة، وبالتحكم في قوة انقباضها، وهو مطلب 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 استئثارها بشكل انتقائي عن طريق الجهاز العصبي. ويتضمن أضعف انقباض للعضلة استثارة عدد قليل من الوحدات الحركية الصغيرة. وعند الحاجة إلى انقباض أقوى، فإن عدداً أكبر من الوحدات الحركية يتم استئثاره. لهذا، فإن الزيادة الابتدائية من أجل زيادة القوة هي صغيرة نسبياً. 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:

#### الومضة السريعة، والومضة البطيئة

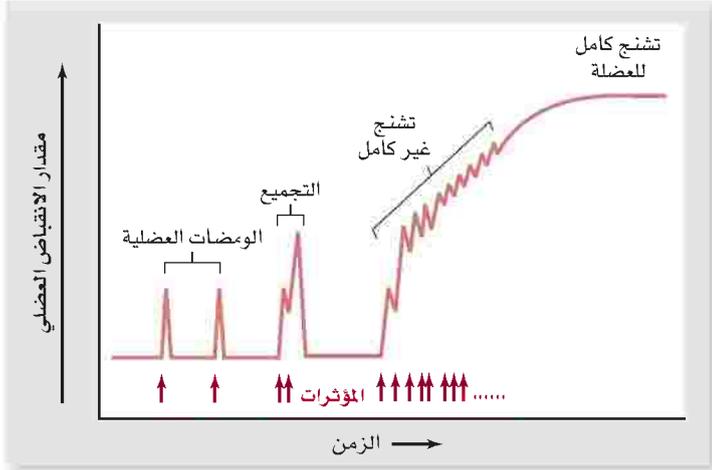
يمكن تحفيز العضلة الهيكلية المعزولة عن طريق الصدمة الكهربائية. فعند تحفيز العضلة بصدمة كهربائية واحدة، فإنها تقبض وتبسط (ترتخي) بسرعة، ويدعى ذلك الومضة العضلية Twitch. إن زيادة فرق جهد المنبه يزيد من قوة الومضة لتبلغ أقصى مدى لها. وإذا نبهت مرة ثانية بعد الأولى مباشرة، فإن العضلة ستعطي ومضة ثانية تدمج مع الومضة الأولى بشكل مترامك أو «تمطيها». ويطلق على الاستجابة التراكمية هذه التجميع Summation (الشكل 47-19).

عند زيادة تكرار التنبيه الكهربائي، يقل زمن الارتخاء بين الومضات، وتزداد قوة الانقباض. وعند تكرار معين، لا يظهر هناك أي ارتخاء في العضلة بين الومضات المتعاقبة. ويكون الانقباض مستداماً وسلساً 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 انقباضاً دائماً في عضلاته.

يمكن تقسيم العضلات الهيكلية بحسب سرعة الانقباض إلى ألياف الومضة البطيئة Slow-twitch (Type I) وألياف الومضة السريعة Fast-twitch (Type II) فالعضلات التي تحرك العين تحتوي نسبة كبيرة من ألياف الومضة السريعة، حيث تصل إلى أقصى انقباض (توتر) لها في نحو 7.3 ميلي ثانية. أما العضلة الأخرسية في الساق، فإنها تحتوي عدداً كبيراً من ألياف الومضة البطيئة، وتحتاج إلى 100 ميلي ثانية لتصل إلى أقصى توتر (الشكل 47-20).

### ألياف الومضة البطيئة

هذه الألياف غنية بالشعيرات الدموية، وتحتوي عدداً كبيراً من الميتوكوندريا وأنزيمات التنفس الخلوي إضافة إلى تركيز عالٍ من الميوجلوبين Myoglobin وهي صبغة حمراء تشبه الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء، ولكنها ذات قوة جذب أكبر للأوكسجين لضمان وصوله إلى الألياف العضلية. ولأن هذه الألياف تحتوي كمية كبيرة من الميوجلوبين فإنها تدعى أيضاً الألياف الحمراء Red

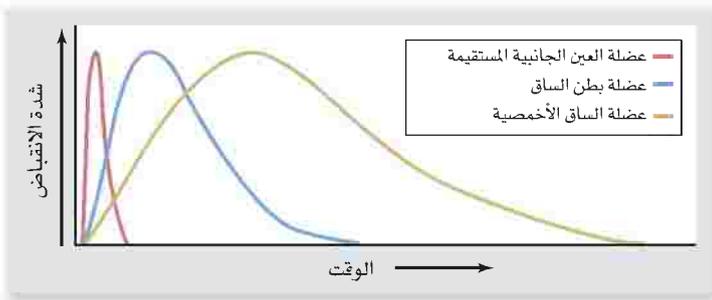


الشكل 47-19

يمكن جمع الومضات العضلية لتكوين انقباض تشنجي مستدام. ويمكن حدوث ذلك عند تحفيز العضلة كهربائياً 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 الومضة السريعة أو البطيئة. العضلة التي تحرك العين تتألف بشكل كلي من ألياف ذات ومضة سريعة، أما العضلات الداخلية في الساق فأليافها ذات ومضة بطيئة. في حين أن تركيب عضلة بطن الساق متوسط.

### استقصاء

كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت عضلة بطن الساق تحتوي على مزيج من ألياف ذات ومضة سريعة وبطيئة، أو أنها تحتوي أليافاً ذات تركيب متوسط؟

**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 والميتوكوندريا مقارنة بالألياف ذات الومضة البطيئة، وأيضًا كمية أقل من الميوجلوبين، ولهذا تُسمى أحيانًا الألياف البيضاء *White fibers*. ولقد تكيفت الألياف البيضاء لتقوم بالتنفس اللاهوائي باستخدام كميات كبيرة من الجليكوجين، وتراكم كبير من الأنزيمات المحطمة للجليكوجين. تحتوي اللحوم الداكنة والفاثحة 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 للتدريب 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 كاسيوم إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية خلال ارتخاء العضلة.
- تتنفس العضلات الهيكلية لاهوائيًا 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، سهلاً كان، أو صعباً أو متوسطاً لشخص معين، يعتمد على القدرة القصوى للتمرين الهوائية. إن أقصى معدل لاستهلاك الأكسجين من قبل الجسم يدعى السعة الهوائية *Aerobic capacity*. 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 هوائيًا أم غير هوائي. في حالة قيام العضلة بأقصى جهد مدة قصيرة يحصل تعب العضلة. وقد اعتُقد 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، يُعتقد أن التعب ينتج بسبب نقص مستوى الجليكوجين.

ولأن نقص الجليكوجين في العضلة يضع حدًا 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 يُسمى **التضخم Hypertrophy** وليس من خلال انقسام الخلايا وزيادة عددها.

تحتوي الخلايا العضلية على الليبيات 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 يخلق 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 لتشكيل انقباضًا مستدامًا.

## أنماط حركات الحيوان

5-47

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*.

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.

ومع أن الحركة عند الحيوانات تحدث بأشكال مختلفة، يبقى المبدأ العام واحدًا عند كل المجموعات. إن المعينات الفيزيائية للحركة (الجاذبية وقوة الاحتكاك) متشابهة في البيئات جميعها، ولكنها تختلف في الدرجة أو المقدار.

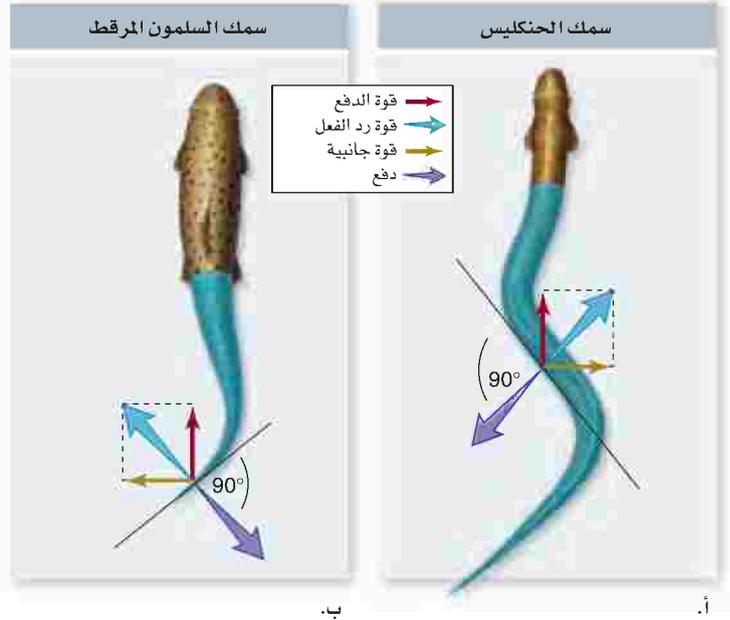
## الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية

تتحرك الكثير من اللا فقريات المائية زاحفة على قعر الماء مستخدمة طريقة الحركة الشبيهة بتلك المستخدمة عند الحيوانات البرية الزاحفة على سطح الأرض. تستخدم الديدان المفلطة النشاط الهدي لتزحف إلى الأمام. أما الديدان الأسطوانية فتستخدم الحركة الدودية، في حين يستخدم العلق الطيبي في زحفه طريقة الانقباض- والتثيت- 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 اللا فقريات البحرية باستخدام الدفع الهيدروليكي. على سبيل المثال، يشدّ المحار طرفي صدفته بقوة إلى بعضهما، في حين يدفع الحبار والأخطبوط الماء كنفات مائي، كما أوضحنا سابقًا.

إن اللا فقريات المائية جميعها سباحة. 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 خلافاً 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 تتسبب 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 السباحة كالبط والإوز تدفع أجسامها ضد الماء عن طريق أرجلها الخلفية، حيث تمتلك عادة أرجلاً 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 أولاً مع الجاذبية

تتحرك المجموعات الثلاث الأكبر من الحيوانات البرية: الرخويات، ومفصليّة الأرجل، والفقريات على سطح الأرض بطرق مختلفة. تتحرك الرخويات بكفاءة أقل من المجموعات الأخرى. تفرز الحلزونيات والبزاق ممراً من المخاط ترحف فوقه، عندما تدفع أجسامها عن طريق القدم العضلية. أما بقية الفقريات ومفصليّة الأرجل (الحشرات، والعناكب، والقشريات) فقد طورت طرقاً أسرع للحركة على السطوح. وفي كلتا المجموعتين نرى أن الجسم مرفوع عن الأرض، ويتحرك إلى الأمام عن طريق مجموعة من الزوائد المفصليّة، أو الأرجل.

من وظائف الأرجل الدعامة والدفع. لذا كان من الأهمية بمكان ألا تؤدي حركتها إلى إبعاد نقطة توازن الجسم عن محيط دعم الأرجل للجسم، إلا إذا كانت مدة عدم التوازن قصيرة. وخلافاً 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 نمطاً فطرياً لإيقاع الأرجل. إن أقصى سرعة ركض لذوات الأربع أرجل كعدو الحصان يمكن أن يشمل حالات يكون الحيوان مرتكزاً فيها على رجل واحدة، أو يكون مرتفعاً 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.



الشكل 47-23

تطورت الأجنحة ثلاث مرات عند الحيوانات الفقرية. تمتلك هذه الحيوانات الفقرية المختلفة عظاماً خفيفة وأطرافاً أمامية تحولت 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 ليلاً، فإن بإمكان الخفافيش العيش في مخازن على الوفير من الغذاء برفقة القليل من الرفقاء مثل البعوض والحشرات، والعت. تكيفت الخفافيش للنشاط الليلي بتطوير أعضاء حس مميزة تعتمد على رجع الصدى (انظر الفصل الـ 45) بدلاً 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 كاملاً 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.

إن كثيراً من الحشرات كالجراد يستخدم القفز إلى الأمام عن طريق أرجله الخلفية القوية. وإن الثدييات كالكنغر، والأرنب، والضفدع هي أيضاً من الحيوانات التي تتحرك بالقفز (الشكل 47-22). إن حيوانات المراعي المفتوحة (السفانا) كالغزلان وباقي حيوانات الرعي تستخدم طريقتي العدو، والقفز إستراتيجية فعالة للهروب 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، فلكنونها أكبر، فإنها تحتاج إلى قوة رفع أكبر تحصل عليها من الأجنحة ذات السطح العلوي الأكثر تحدياً من سطحها السفلي. إن أي سائل، كالهواء أيضاً، يقلل ضغطها الداخلي كلما زادت سرعة حركتها. لذا، فإن هناك ضغطاً 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 كلياً، 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 حاثاً إياها على الانقباض دون انتظار وصول سيال عصبي جديد.

أما في الفقريات، فقد ظهر الطيران أولاً قبل نحو مئتي مليون سنة عند الزواحف الطائرة التي تدعى الزواحف المجنحة (الشكل 47-23). ويوصفها مجموعة ناجحة ومنتوعة، تراوحت الزواحف المجنحة في حجمها من أفراد في حجم العصفور الدوري، إلى أفراد في حجم الطائرة المقاتلة. وخلال تلك الفترة اشتركت تلك

### 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 تقريباً.



## 1-47 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 1-47).
- تستخدم قوة النفث في الحركة عن طريق نفث الماء خارج الجسم، كما في قنديل البحر والحبار (الشكل 2-47).
- الهيكل الخارجي يمثل علبة صلبة وقاسية لحماية الجسم. يتخلص الحيوان من هذا الهيكل ليتمكن من النمو، واستخدام القصب الهوائية للتنفس يحد من حجم الجسم (الشكل 2-47).
- الهيكل الداخلي للفقريات أنسجة تحتوي فوسفات الكالسيوم، وهو صلب، وقاس، وداخلي. (الشكل 3-47 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 3-47 ب).

## 2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب، ولكنه مرن، وخاص بالحيوانات الفقرية.

- يتطور العظم جنينياً بطريقتين مختلفتين، هما: التطور داخل الغشائي، والتطور داخل الغضروفي الأكثر تعقيداً.
- في حالة تطور العظم داخل الغشائي، يتشكل العظم على هيئة نسيج ضام أساسي عن طريق الخلايا بانية العظم والخلايا العظمية، وهذا شائع في تكوين عظام الجمجمة (الشكل 4-47).
- في حالة تطور العظم داخل الغضروفي، تحصل عملية التكلس عميقاً في الجسم ابتداءً من الغشاء الليفي المحيط بالغضروف، الذي يدعى بعد ذلك السمحاق، ويستمر نحو الداخل.
- ينمو العظم طويلاً وعرضياً. ويبقى الغضروف بعد تطور الكردوس ليشكل طبقة عازلة بين سطوح العظم (الشكل 5-47).
- 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، ووفق القوى المؤثرة في العظم (الشكل 6-47).

## 3-47 حركة المفاصل والعظام

تحدث حركة الجهاز الهيكلي التي تستجيب لأثر العضلات عند المفاصل، حيث تتقابل العظام.

- ترتبط العضلات مباشرة بالسمحاق الخارجي، وهو نسيج ضام 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، وأخيراً المفاصل حرة الحركة أو المفاصل الزلقة المليئة بسائل يسهل الحركة (الشكل 7-47).
- تمتلك المفاصل المتحركة مجالاً مميزاً 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. وأخيراً، فإن المفاصل المركبة تسمح بالدوران والانزلاق (الشكل 8-47).
- تعمل العضلات الهيكلية ضمن أزواج متضادة، حيث يكون فعل إحدى العضلات معاكساً لفعل العضلة الأخرى (الشكل 9-47).

## 4-47 انقباض العضلات

تحتوي العضلة الهيكلية كثيراً من الألياف العضلية المكونة من ليفيات عضلية محتوية على خيوط عضلية (الشكل 10-47).

- تتميز الليفيات العضلية الموجودة في العضلات الهيكلية أو المخملطة بمورفولوجية واضحة: يتكون الشريط A من الأكتين والميوسين، في حين يحتوي الشريط I الأكتين، أما الخط Z فموجود على طرفي القطعة العضلية (الشكل 11-47).
- يحصل انقباض العضلة عندما تنزلق خيوط الأكتين والميوسين بالنسبة إلى بعضها، وتُشكّل جسور عرضية فيما بينها (الشكل 11-47).
- تتكون الخيوط السميكة من عدد من خيوط الميوسين. ويتألف جزيء الميوسين من وحدتين: منطقة الرأس، وخط طويل يلتف بشكل حلزوني مع غيره من الخيوط الطويلة (الشكل 12-47).
- الميوسين أحد البروتينات الحركية التي تحوّل الطاقة الكيميائية ATP إلى طاقة ميكانيكية عندما يتغير الشكل النهائي لجزيئات الميوسين (الشكل 13-47).
- يتكون كل خيط رفيع من سلسلتين من جزيئات الأكتين الكروية ملتفتين على شكل لولب حلزوني، ومن البروتينات تروبوميوسين وتروبونين (الشكل 13-47).
- يشكل رأس الميوسين جسراً عرضياً مع خيوط الأكتين عندما يتحلل جزيء ATP إلى  $ADP + P_i$  (الشكل 15-47).
- يمنع جزيء تروبوميوسين فيزيائياً تكوين الجسور العرضية، ويرتبط تروبوميوسين بالأكتين من خلال بروتين آخر هو تروبونين.
- ينظم عمل التروبونين عن طريق أيونات الكالسيوم. ويقوم تروبونين المرتبط بالكالسيوم بتحريك تروبوميوسين جانبياً ليُسمح بتكوين الجسور العرضية (الشكل 16-47).
- يخزن 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، فينتقل الكالسيوم إلى السيتوبلازم، وتدعى هذه العملية مزدوج الاستثارة والانقباض (الشكل 18-47).
- يستطيع الليف العضلي الواحد إنتاج توتر عضلي متغير اعتماداً 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 الاستثارة 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 19-47).
- تحتوي العضلات الهيكلية نوعين رئيسيين 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 تقتصر 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.

## 5-47 أنماط حركات الحيوان

- تُظهر الحيوانات أشكالاً عدة من آليات الدفع التي يحفزها، ويسيطر عليها الجهاز العصبي.
- في الحيوانات الكبيرة، يكون الانتقال طرفياً عن طريق تموجات الزوائد، أو محورياً عن طريق التموجات أو الأمواج الدودية (الشكل 21-47).
- 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

7. تُشغّل الخلايا العصبية الحركية انقباض العضلة من خلال تحرير:
- أيونات الكالسيوم.
  - ATP.
  - أسيتل كولين.
  - الهرمونات.
8. واحدة من الجمل الآتية حول الأيض عند العضلة غير صحيحة:
- تحصل العضلات الهيكلية على الطاقة في أثناء الارتخاء من جليكوجين العضلات وجلوكوز الدم.
  - يتكون ATP بسرعة من اتحاد ADP مع الفوسفات المستمد من فوسفات الكرياتين.
  - تناسب شدة التمرين مع المعدل الأعلى لاستهلاك الأكسجين.
  - 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:
- التجميع.
  - الومضة العضلية.
  - ظاهرة الدرج.
  - التشنج العضلي.
10. الترتيب الصحيح للأحداث الآتية:
- انسياب أيونات الكالسيوم من الشبكة العضلية البلازمية.
  - ارتباط ميوسين بأكتين.
  - وصول السيال العصبي من الخلية العصبية.
  - ارتباط أيونات الكالسيوم بتريونين هو:
- 1, 2, 3, 4.
  - 3, 1, 2, 4.
  - 1, 3, 4, 2.
  - 2, 4, 1, 3.
11. تحرك العضلات يدك في الهواء ب:
- الانقباض.
  - الارتباط بعظمتين عبر مفصل.
  - الجاذبية.
  - د. أ + ب.
12. الذي يسمح للحيوان بالطيران هو الفرق في:
- الجاذبية.
  - الرطوبة.
  - الضغط.
  - الحرارة.
13. تستمر خلايا العظم حية داخل العظم بسبب:
- تكوّن العظم من خلايا ميتة أو ساكنة فقط.
  - وجود قنوات هافيرس في العظم، التي تحتوي أوعية دموية تزود خلايا العظم بما تحتاج إليه من مواد.
  - امتداد زوائد من أغشية خلايا العظم؛ لتساعد على تبادل المواد.
  - أن العظم مجوف من الداخل، والضغط المنخفض هناك يسحب السوائل من الدم؛ ليغذي خلايا العظم.

### أسئلة تحدّد

- تريد تصميم مركبة لاستكشاف الفضاء لاستخدامها على كوكب جاذبيته أعلى من جاذبية الأرض. فإذا خيّرت بين نظام هيدروستاتيكي أو هيكل خلوي. فماذا تختار؟ لماذا؟
- تبدأ 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؟
- يعمل غاز الأعصاب مثل فسفونو حمض الفلوريديك (سارين) على تشييط الأنزيم أسيتل كولين إستيريز، الضروري لتعطيم أسيتل كولين. اعتماداً على هذه المعلومة، ما مدى أثر هذا الغاز في عمل الأعصاب؟

### اختبار ذاتي

- ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:
- يختلف الهيكل الخارجي والداخلي فيما يأتي:
    - الهيكل الخارجي صلب، أما الداخلي فهو مرن.
    - الهيكل الداخلي موجودة فقط عند الفقريات.
    - تتكون الهياكل الخارجية من الكالسيوم، أما الهياكل الداخلية فمبنية من الكايتين.
    - الهياكل الخارجية تقع خارج أسجة طرية، في حين أن الهياكل الخارجية تقع داخل الجسم.
  - تستخدم الديدان واللافقريات البحرية هيكلًا هيدروستاتيكيًا للحركة، حيث:
    - تمتليّ عظامها بالماء الذي يعطي الهيكل وزنه.
    - ينتج التغير في تركيب الجسم عن انقباض العضلات التي تضغط على سائل الجسم.
    - تحتوي العضلات فجوات مائية تعطي تركيبًا داخليًا قاسيًا عندما تمتليّ بالماء.
    - يشير المصطلح هيدروستاتيكي إلى الوسط الرطب. وتنتج الحركة بطريقة تشبه مفصليات الأرجل.
  - لديك صورة أشعة X لشخصين. ربيع، حامل أقال وكمال أجسام مدة 30 عامًا، أما بشير فعاش معظم حياته جالسًا. تتوقع الفرق بين صورتَي X لكليهما:
    - لا فرق؛ يمتلك الاثنان عظامًا أسمك من الأشخاص الأصغر سنًا بسبب النمو الطبيعي مع الزمن.
    - لا فرق؛ فطريقة المعيشة لا تؤثر في كثافة العظم.
    - ربيع، سيكون لديه عظام أسمك بسبب إعادة التشكيل الناتجة عن الضغط الفيزيائي.
    - عظام بشير أكثر سماكة؛ لأن العظم يتراكم مثل الدهن بسبب بقائه جالسًا.
  - ينتج العظم عن طريق واحدة من طريقتين اعتماداً على الهيكل الأساسي. الزوج الذي يصف هذه الميكانيكية بشكل صحيح مما يأتي هو:
    - داخل غشائي، وخارج غشائي.
    - داخلي غضروفي، وخارجي غضروفي.
    - خارج غشائي، وخارج غضروفي.
    - داخلي غضروفي، وداخلي غشائي.
  - الجملة التي تمثل أفضل وصف لميكانيكية الخيوط المنزلفة في انقباض العضلة هي:
    - لا تقصر خيوط الأكتين والميوسين، ولكنها تنزلق خلف بعضها.
    - تقصر خيوط الأكتين والميوسين، وتنزلق خلف بعضها.
    - عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الأكتين دون خيوط الميوسين.
    - عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الميوسين دون خيوط الأكتين.
  - تم التعرف إلى مرض يتعلق بتخزين أيونات الكالسيوم في الجرد. يؤثر عدم المقدرة على تخزين الكالسيوم في انقباض العضلة، حيث:
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوموسين، وهذا يسمح لتريونين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريونين، وهذا يسمح لتريوموسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريوموسين، وهذا يسمح لتريونين بتحرير ATP.
    - لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتريونين، وهذا يسمح لتريوموسين بتحرير ATP.

## الجهاز الهضمي

### The Digestive System

#### مقدمة

تستطيع النباتات والمخلوقات الحية الأخرى القدرة على عمل البناء الضوئي إنتاج الجزيئات العضوية التي تحتاج إليها من مركبات غير عضوية. لهذا، تُدعى مخلوقات ذاتية التغذية، أو ذاتية الإمداد. تُعدّ الحيوانات، مثل السنجاب الأمريكي الظاهر في الصورة، مخلوقات غير ذاتية التغذية: يجب على هذه المخلوقات أن تستهلك الجزيئات العضوية الموجودة في مخلوقات حية أخرى. ويجب على الجزيئات التي تتغذى عليها المخلوقات غير ذاتية التغذية 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 التنفس الخلوي، أو تُستخدم لبناء جزيئات كبيرة تُشكل أنسجته. في هذا الفصل، سيتمُّ التركيز على عملية الهضم في الحيوانات.



#### موجز المفاهيم

##### 1-48 أنواع أجهزة الهضم

- الأجهزة الهضمية في اللاقريات هي أكياس أو أنابيب.
- الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب مُتخصصة بحسب طبيعة الغذاء.

##### 2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

- تكيفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها.
- الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم.

##### 3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

- الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة.
- المعدة هي "محلّة تجميع وتخزين" تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض.

##### 4-48 الأمعاء الدقيقة: التّحطيم (الهضم) والامتصاص

- تركيب الأمعاء الدقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها.
- تُفرز الأعضاء المُساعدة (العُدّة المُلحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدقيقة.
- تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشعيرات الدّموية أو الشعيرات الليمفية.

##### 5-48 الأمعاء الغليظة: التّخلّص من الفضلات

##### 6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

- المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر.
- تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلة للهضم.

##### 7-48 التّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

##### 8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (العُدّة المُلحقة)

- يُعدّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الداخلي.
- المُحافظة على تركيز جلوكوز الدّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون.

##### 9-48 طاقة الغذاء، وانفاق الطّاقة، والمواد الغذائية الضرورية

- الإجهاد يزيد من مُعدّل الأيض.
- تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والعُدّة الصّماء.
- المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها.

هذه الحالة، تُطلق الأنزيمات الهاضمة إلى داخل تجويف يمتد إلى البيئة الخارجية للحيوان. في اللواسع والديدان المُفلطحة مثل البلاناريا، يمتلك التَّجْويف الهضمي فتحة واحدة فقط تعمل عمل الفم والشرج (انظر الفصل الـ 33). لا يوجد تخصص في هذا النوع من الجهاز الهضمي، الذي يُسمى التَّجْويف المعدي الوعائي *Gastrovascular cavity*، حيث إن كل خلية مُعرَّضة لمرحل هضم الغذاء جميعها (الشكل 1-48).

يحدث التخصص فقط عندما تمتلك القناة الهضمية فماً وفتحة شرح مُنفصلتين، ولهذا يتحرك الغذاء في اتجاه واحد. إن أكثر القنوات الهضمية بدائية تُلاحظ في الديدان الأسطوانية (شعبة الديدان الأسطوانية)، حيث تكون القناة الهضمية على شكل أنبوب مُحاط بغشاء طلائي. تمتلك ديدان الأرض (شعبة الديدان الحلقيّة) قناة هضمية مُتخصّصة في مناطق مُختلفة لابتلاع الغذاء، وتخزينه، وتجزئته، وهضمه، وامتصاصه. مُعظم المجموعات الحيوانية الأكثر تعقيداً ومن ضمنها الفقريات جميعها، لها تخصصات مُماثلة (الشكل 2-48).

إنّ الغذاء المهضوم يُمكن أن يُخزّن في أماكن مُتخصّصة في القناة الهضمية، أو أن يتعرّض في البداية إلى تجزئة فيزيائية. تحصل عملية التَّجَزئة من خلال عملية المضغ باستخدام الأسنان (تُوجد في فم كثير من الفقريات) أو يطحن الغذاء عن طريق الحصى (في القانصة لديدان الأرض والطيور). بعد ذلك، يتمّ الهضم الكيميائي، بحيث تُحطّم جزيئات الغذاء الكبيرة مثل السكريات المُتعدّدة وثنائية السُّكر، والدهون، والبروتينات إلى تحت وحدات بنائية صغيرة.

يتضمّن الهضم الكيميائي تفاعلات التَّحلُّل المائي التي تُحرر تحت الوحدات البنائية- في المقام الأول إلى سكريات أحادية السُّكر، وأحماض أمينية، وأحماض دُهنية - من الغذاء. تمرّ نواتج الهضم الكيميائي هذه عبر النسيج الطلائي المُبطّن للقناة الهضمية إلى الدَّم، في عملية تُسمى الامتصاص *Absorption*. لا يستطيع الحيوان استخدام ما تبقى من جزيئات الغذاء التي لم يحدث لها امتصاص. فهذه الفضلات يتمّ إخراجها على شكل براز من خلال فتحة الشَّرج.

### الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي

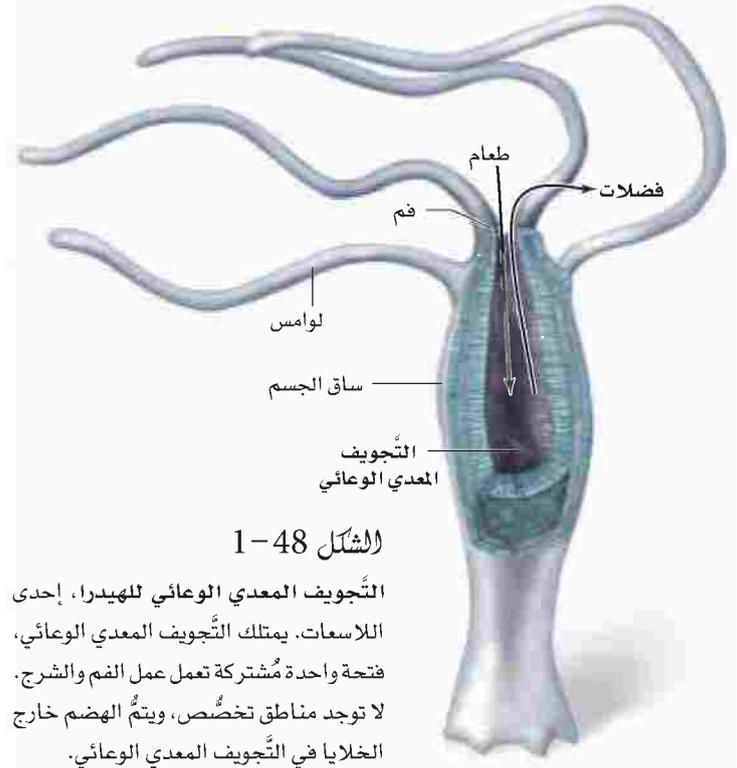
#### على تراكيب متخصصة بحسب طبيعة الغذاء

يتكوّن الجهاز الهضمي في الإنسان والفقريات الأخرى من قناة معدية معوية أنبوبية، وأعضاء هضمية مُساعدة (الشكل 3-48).

تُقسّم المخلوقات غير ذاتية التَّغذية إلى ثلاث مجموعات اعتماداً على مصدر غذائها. تُسمى الحيوانات التي تعتمد في غذائها على النباتات عاشبة التَّغذية أو عواشب **Herbivores**؛ ومن الأمثلة الشائعة عليها الحزونات الآكلة للطحالب، والحشرات الماصّة للعُصارة النَّباتية، والفقريات مثل الأبقار، والخيول، والأرانب، وعصافير الدَّوري. الحيوانات التي تعتمد في غذائها على حيوانات أخرى، مثل السُّلّطعونان، والحبار، وكثير من الحشرات، والقمل، والنسور، وسمك السلمون المرقط، والضفادع، تُسمى لاحمة التَّغذية أو لواحم **Carnivores**. أما الحيوانات التي تعتمد في غذائها على نباتات وحيوانات أخرى، فتعد خليطة التَّغذية **Omnivores**. ومن الأمثلة عليها: الإنسان، والخنزير، والذبّية، والغربان.

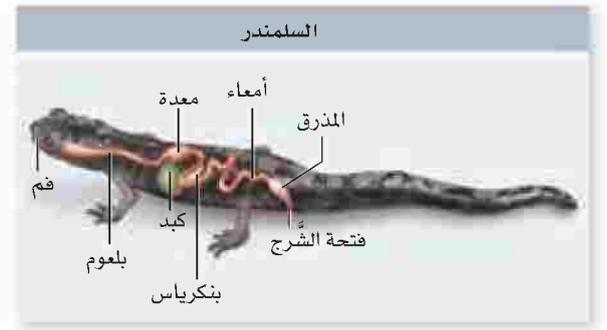
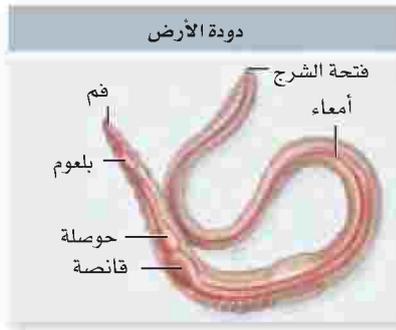
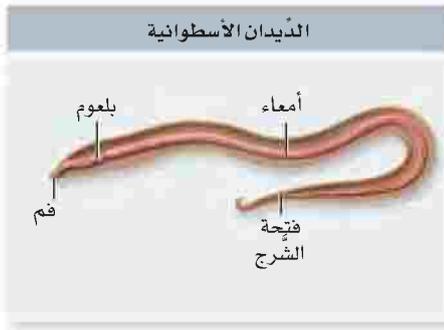
### الأجهزة الهضمية في اللاقريات هي أكياس أو أنابيب

تهضم المخلوقات وحيدة الخلية والإسفنجيات طعامها داخل الخلايا. وتهضم حيوانات أخرى متعددة الخلايا طعامها خارج الخلايا داخل تجويف هضمي. في



(الشكل 1-48)

التَّجْويف المعدي الوعائي للهيدرا، إحدى اللاسعات. يمتلك التَّجْويف المعدي الوعائي، فتحة واحدة مُشتركة تعمل عمل الفم والشرج. لا توجد مناطق تخصص، ويتمّ الهضم خارج الخلايا في التَّجْويف المعدي الوعائي.



(الشكل 2-48)

الجهاز الهضمي أحادي الاتجاه في الديدان الأسطوانية، وديدان الأرض، والفقريات. إنّ الحركة في اتجاه واحد في القناة الهضمية يسمح لمناطق مُختلفة من القناة أن تكون مُتخصّصة لتقوم بوظائف مُختلفة.

والبيكربونات المنظمة لدرجة الأحماض. تُفرز العصارة الهاضمة البنكرياسية والعصارة الصفراء في الجزء الأول من الأمعاء الدقيقة، الذي يُدعى (الاثنا عشر) حيث تقوم بالمساعدة في عملية الهضم.

#### الأنسجة المكونة للقناة الهضمية

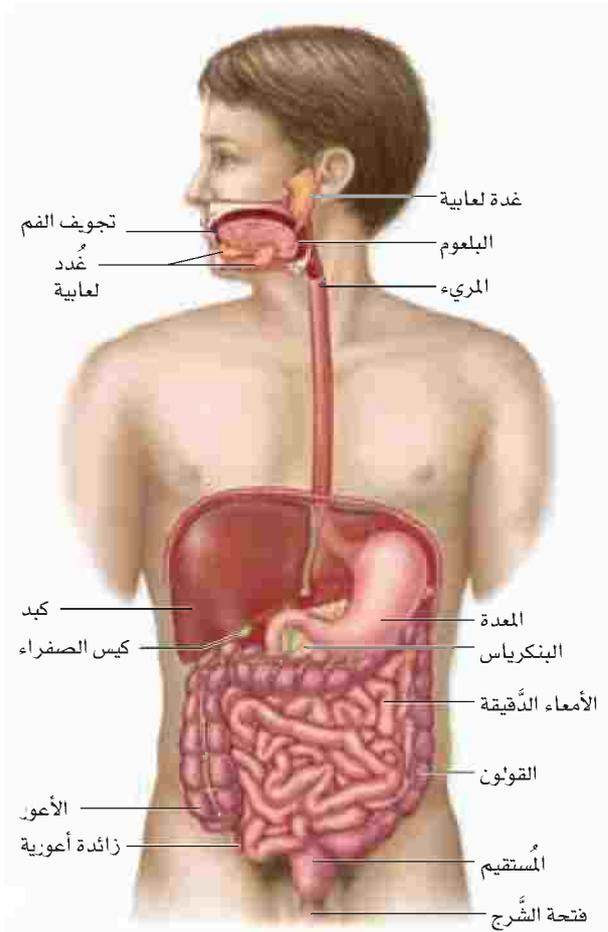
تتكوّن القناة المعدية المعوية الأنبوبية في الفقرات من تركيب مميز ذي طبقات (الشكل 4-48). الطبقة الداخليّة هي الطبقة المخاطية *Mucosa*، وهي طبقة من النسيج الطلائي تُبطن القناة من الداخل، أو التجويف الداخلي *Lumen*. للقناة الطبقة التي تليها، وتُصنع من النسيج الضام، تُسمى الطبقة تحت المخاطية *Submucosa*.

توجد الطبقة العضلية *Muscularis* إلى الخارج من الطبقة تحت المخاطية، وهي تتكوّن من طبقتين من العضلات الملساء. تترتب الطبقة الداخليّة بشكل دائري، والخارجية بشكل طولي. يُغطي السطح الخارجي للقناة طبقة طلائية أخرى تُدعى الطبقة المصلية *Serosa*. وتندس شبكات عصبية على شكل ظفائر *Plexuses* بين الخلايا العضلية، وفي الطبقة تحت المخاطية لتقوم بتنظيم نشاط القناة المعدية المعوية.

#### الاختلافات في تركيب القناة الهضمية

بشكل عام، تمتلك آكلات اللحوم أمعاء أقصر بالنسبة إلى أحجامها من آكلات الأعشاب. إن قصر الأمعاء في آكلات اللحوم مُلائم لها، لكن آكلات الأعشاب تبتلع كميات كبيرة من السيلولوز النباتي 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، حيث يتم فيها هضم السيلولوز باستخدام البكتيريا. تمتلك آكلات أعشاب أخرى، مثل



الشكل 48-3

الجهاز الهضمي في الإنسان. يتكوّن الجهاز الهضمي في الإنسان من: تجويف الفم، والمرئ، والمعدة، والأمعاء الدقيقة، والأمعاء الغليظة، والمُستقيم، وفتحة الشرج؛ وتساعد الأعضاء المُساعدة.

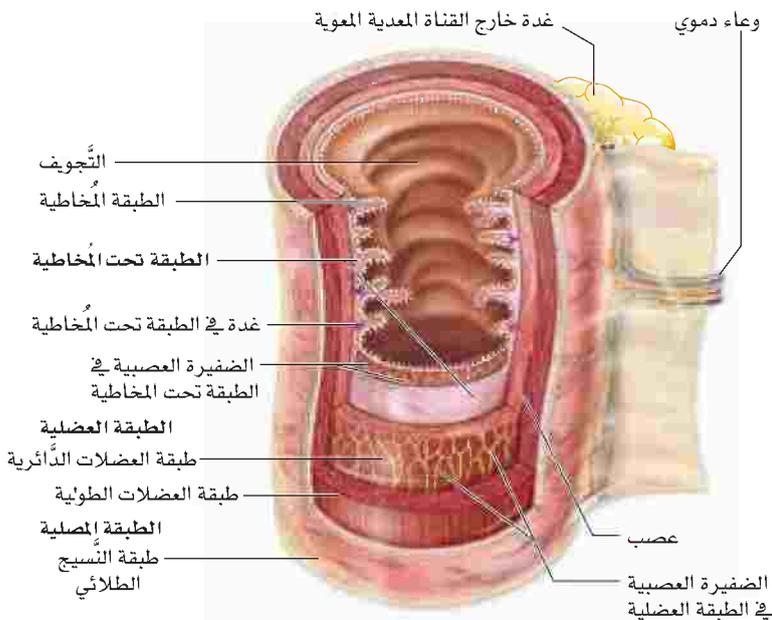
#### نظرة شاملة للقناة الهضمية

تبدأ القناة المعدية المعوية بالفم والبلعوم، الذي يعدّ ممراً مُشترِكاً لتجويف الفم والتجويف التنفسي. يُؤدّي البلعوم إلى المرئ، وهو أنبوب عضلي يُوصل الغذاء إلى المعدة التي يحدث بها هضم تمهيدي.

ينتقل الغذاء من المعدة إلى الأمعاء الدقيقة، وهناك تقوم مجموعة من الأنزيمات الهاضمة بإكمال عملية الهضم. يتمّ في الأمعاء الدقيقة امتصاص نواتج الهضم، والمعادن، ومُعظم الماء إلى مجرى الدّم. وما تبقى يُفرغ في الأمعاء الغليظة، حيث يُمتصّ ما تبقى من الماء والمعادن.

في معظم الفقرات من غير الثدييات، تخرج الفضلات من الأمعاء الغليظة إلى تجويف يُدعى المذرق (المجمع) (انظر الشكل 2-48)، الذي يستقبل أيضاً نواتج الجهاز البولي والتناسلي. في الثدييات، تنفصل نواتج الجهازين التناسلي والبولي عن المادة البرازية الموجودة في الأمعاء الغليظة؛ تدخل المادة البرازية إلى المُستقيم، ثم تُطرد من خلال فتحة الشرج.

تتضمّن الأعضاء الهضمية المُساعدة الكبد الذي يُفرز العصارة الصفراء *Bile* (محلول اللون يعمل على استحلاب الدهون)، وكيس الصفراء أو المرارة التي تُخزّن، وتُرَكّز العصارة الصفراء، والبنكرياس. يُفرز البنكرياس العصارة الهاضمة البنكرياسية *Pancreatic juice*، التي تحتوي على الأنزيمات الهاضمة



الشكل 48-4

طبقات القناة المعدية المعوية. تحتوي الطبقة المخاطية على البطانة الطلائية؛ وتتكوّن الطبقة تحت المخاطية من نسيج ضام؛ وتتكوّن الطبقة العضلية من عضلات ملساء. تُفرز الغُدّة المواد عن طريق قنوات مُباشرة إلى مناطق مُختلفة من القناة.

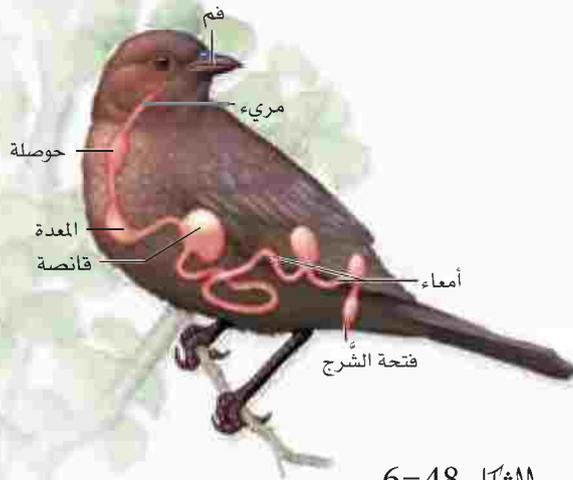
تهضم معظم الحيوانات الغذاء خارج خلاياها. تسمح القناة الهضمية، التي تنقل الغذاء في اتجاه واحد، وتمتلك مناطق مُتخصّصة لوظائف مُختلفة، بابتلاع الغذاء، وبتجزئته فيزيائياً، وبالتهضم الكيميائي، والامتصاص. يتكوّن الجهاز الهضمي في الفقريات من قناة معدية معوية مُكوّنة من عدد من الطبقات النسيجية، ويحتوي على مجموعة من الأعضاء المُساعدة. تمتلك الفقريات تكيفات في القناة الهضمية تهيئها لنوع الغذاء المُتناول، وتُساعد على هضمه.

الأرانب والخيول، بكتيريا هاضمة لسليولوز في كيس يُدعى **الأعور Cecum** يقع عند التقاء الأمعاء الدقيقة 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 بمناقشة المواد الغذائية الضرورية للفقريات.

## الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

2-48



الشكل 48-6

القناة الهضمية لدى الطيور. لا تمتلك الطيور أسناناً إلا أنها تمتلك قائصة تعمل على تكسير الغذاء وتحطيمه. تتلع الطيور حبيبات حصى قاسية تستقر في القائصة التي تطحن الغذاء قبل أن يمر في الأمعاء. يُخزّن الغذاء في الحوصلة.

20 سنّاً من الأسنان المُساقطة، لكنها تُفقد في مرحلة الطُفولة، ويُستبدل بها 32 من أسنان البلوغ.

### الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم

يمزج اللسان في داخل الفم الغذاء بمحلول مخاطي يُسمى اللعاب **Saliva**. عند الإنسان، هناك ثلاثة أزواج من الغدد اللعابية تفرز اللعاب في الفم من خلال قنوات موجودة في البطانة المُخاطية للفم. يرطب اللعاب الغذاء، ويُساعد على مروره، بحيث يكون أسهل ابتلاعاً، ولا يخدش الأنسجة التي يمر بها في طريقه خلال المريء.

تمكس تخصصات الجهاز الهضمي في الفقريات المُختلفة طريقة معيشتها. فالأسماك مثلاً تمتلك بلعوماً **Pharynx** كبيراً يحتوي على فتحات خيشومية، في حين تحتوي الفقريات التي تتنفس الهواء مباشرةً بلعوماً أصغر بكثير. تمتلك كثير من الفقريات الأسنان (الشكل 48-5)، التي تستخدمها لعملية المضغ **Mastication**، التي تُحطّم الغذاء إلى جزيئات صغيرة، وتمزجه مع إفرازات سائلة. تُحطّم الطيور، وهي عديمة الأسنان، الغذاء في معدتها المُكوّنة من حجرتين (الشكل 48-6). واحدة من هذه الحجرات، تُسمى القائصة **Gizzard**، حيث تمتزج مجموعة من الحصى يبتلعها الطائر، مع الغذاء بقوة عن طريق فعل عضلي. يُساعد هذا على طحن البذور وكثير من المواد النباتية الصلبة إلى قطع صغيرة يستطيع الطائر هضمها بسهولة.

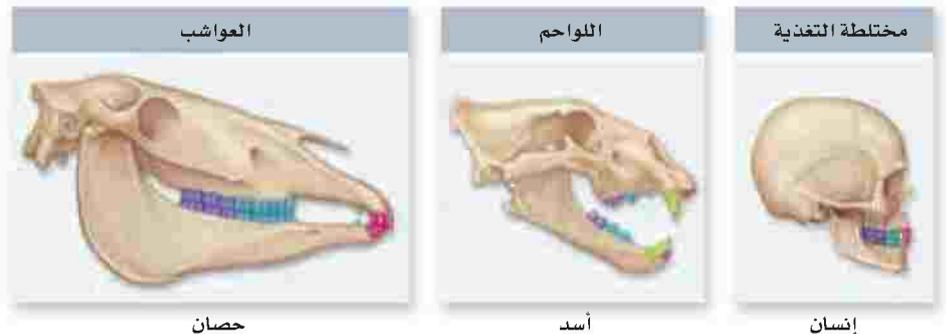
### تكيّف أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها

تمتلك الثدييات آكلة اللحوم أسناناً حادة تقتدر إلى السطوح المستوية الطّاحنة. إنّ مثل هذه الأسنان قد تكيّف لتقطيع الغذاء وتمزيقه، حيث عادةً ما تقوم آكلات اللحوم بتمزيق الفريسة إلى قطع، ولا تحتاج إلى مضغها؛ لأنها تمتلك أنزيمات هاضمة قادرة على العمل بشكل مباشر على الخلايا الحيوانية. بالمقارنة، تمتلك آكلة الأعشاب أسناناً كبيرة مسطّحة مُلائمة لعملية طحن الأنسجة النباتية، بحيث تُساعد على سحق السليولوز المُكوّن للجدران الخلوية في الأنسجة النباتية، قبل أن تقوم البكتيريا الموجودة في المعدة الأولى أو في الأعور بهضمها. هذه الحيوانات لها أسنان مسطحة كبيرة وذات نتوءات معقدة مناسبة تماماً للطحن.

تخصّصت أسنان الإنسان في تناول الغذاء الحيواني والنباتي. حيث يُعدّ الإنسان بشكل بسيط، آكل لحوم في الناحية 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 والتقطيع. على كل جانب من جانبي القواطع هناك أسنان مُدبّبة، تُسمى الأنياب، تُستخدم لتمزيق الغذاء. خلف الأنياب، هناك اثنان من الأضراس الأمامية وثلاثة من الأضراس الخلفية، تمتلك جميعها سطوحاً مُستوية لتكسير الغذاء وطحنه (الشكل 48-7). يمتلك الأطفال

الشكل 48-5

شكل الأسنان وتوزيعها يعتمد على طبيعة الغذاء. طوّرت الفقريات المُختلفة (آكلات الأعشاب، وآكلات اللحوم، أو مختلطة التغذية) تنوعاً في شكل أسنانها وتوزيعها اعتماداً على طبيعة غذائها.



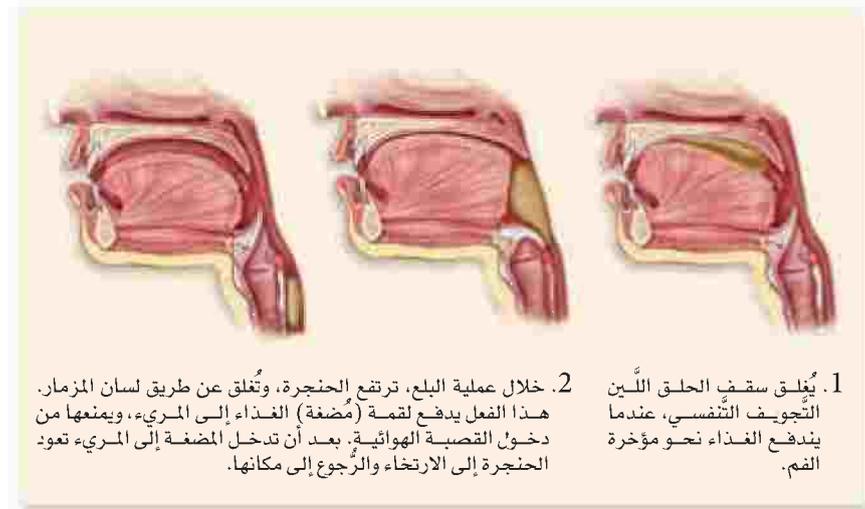
يُحفز وجود الغذاء في الفم على زيادة الإفراز من الغُدَّة اللعابية. تُرسل براعم الذُّوق والأعصاب الشَّمية إشارات عصبية إلى الدِّماغ، فيستجيب لها بدوره بتبنيه الغُدَّة اللعابية للإفراز (انظر الفصل الـ 45). تُعدُّ المحاليل الحمضية أكثر المؤثرات قوَّة لزيادة مُعدَّل الإفراز؛ فمثلاً، تقوم عصارة الليمون بزيادة مُعدَّل الإفراز ثمانية أضعاف. إن رؤية الطعام أو سماعه، أو شمُّه تحفز إفرازات الغُدَّة اللعابية في الكلاب بشكل كبير، لكن مجرد التَّفكير أو التَّحدث عن الطعام عند الإنسان قد يسبب زيادة إفرازات الغُدَّة اللعابية.

### البلع

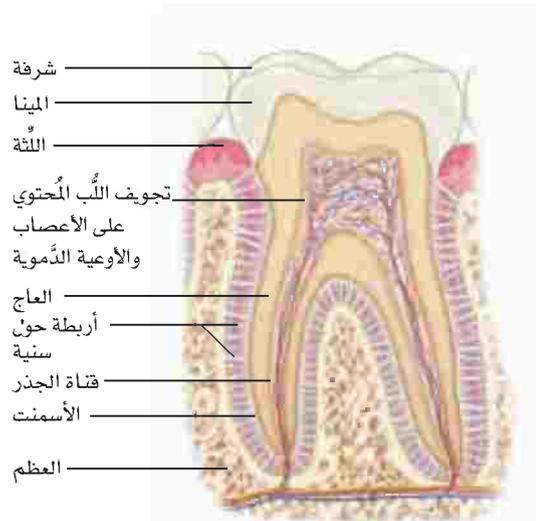
يبدأ البلع بحركات إرادية، ويستمر بعد ذلك تحت سيطرة غير إرادية. عندما يصبح الطعام جاهزاً للبلع، يدفعه اللسان إلى المنطقة الخلفية من الفم. في الثدييات، تبدأ عملية البلع عندما يقوم سقف الحلق بالارتفاع إلى الأعلى، ضاغطاً على الجدار الخلفي للبلعوم (الشكل 48-8). يعمل ارتفاع سقف الحلق على إغلاق تام للتجويف الأنفي، ومن ثم يمنع الغذاء من المرور فيه. إنَّ الضغط على البلعوم يُؤدِّد 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 تُسمى لسان المزمار **Epiglottis**. يدفع هذا الفعل الغذاء في اتجاه المريء، بدلاً من الممر التنفسي.

في كثير من الفقريات، يتجزأ الغذاء المُبتلع من خلال تمزيقه وطحنه باستخدام الأسنان. في الطيور، يتم ذلك من خلال طحن الغذاء في القانصة باستخدام الحصى. يُحفز طعم الغذاء ورائحته إفراز اللعاب الذي يُسهل انزلاق الغذاء. يُحفز هذا أيضاً استجابة ابتلاع الغذاء، حيث يبتلع الغذاء الممزوج مع اللعاب، ويدخل المريء.



1. يُغلق سقف الحلق اللِّين التجويف التنفسي، عندما يندفع الغذاء نحو مؤخرة الفم.
2. خلال عملية البلع، ترتفع الحنجرة، وتُغلق عن طريق لسان المزمار. هذا الفعل يدفع لقمعة (مُضغَّة) الغذاء إلى المريء، ويمنعها من دخول القصبة الهوائية. بعد أن تدخل المضغفة إلى المريء تعود الحنجرة إلى الارتخاء والرُّجوع إلى مكانها.



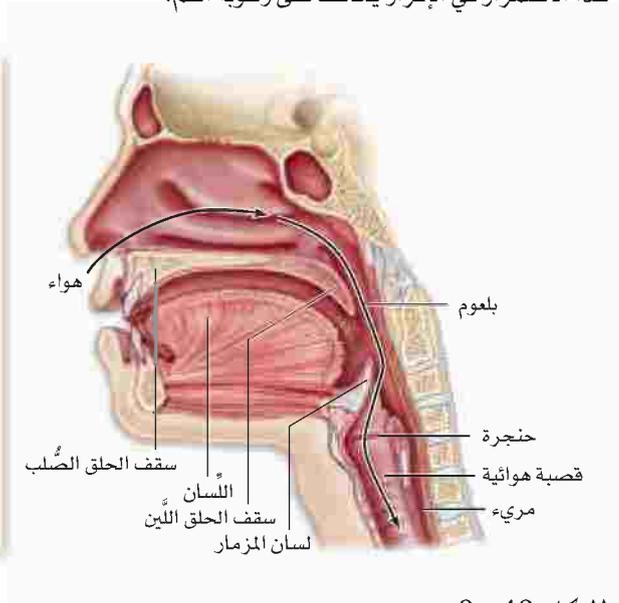
الشكل 48-7

تركيب السِّن في الإنسان. يمتلك الإنسان أسناناً تُشبه أسنان آكلات اللحوم في مقدمة الفم، وأسناناً تُشبه أسنان آكلات الأعشاب في مؤخرته. تحتوي كل سن على أعصاب وأوعية دموية في تجويف اللب، ولهذا، فإنَّه يتَّصف بالحياة. يُعدُّ المينا الصُّلب السُّطح الحقيقي للهضم، وهو يغطِّي العاج اللين الذي يُشكِّل جسم السِّن.

يحتوي اللعاب أيضاً على أنزيم مُحلِّل هو أنزيم أميليز اللعابي **Salivary amylase**، الذي يبدأ عملية تحطيم النُّشا عديد التُّسكر إلى المالتوز ثنائي التُّسكر. عادةً ما يكون هذا الهضم محدوداً في الإنسان؛ لأنَّ مُعظم الأشخاص لا يعضون الطعام ساعات طويلة.

### تنبيه إفراز اللعاب

يتحكم الجهاز العصبي في إفراز الغُدَّة اللعابية، حيث يحافظ في الإنسان على إفراز ما يُقارب نصف مليلتر في كل دقيقة، عندما يكون الفم خاليًا من الغذاء. هذا الاستمرار في الإفراز يُحافظ على رطوبة الفم.



الشكل 48-8

آليات البلع. مقطع عرضي خلال الرَّأس والحلق يُبيِّن الأجزاء التي تُشارك في عملية البلع (يسار). خلال عملية البلع (اليمين)، يدفع اللسان سقف الحلق الصُّلب إلى الأعلى، فيُغلق سقف الحلق اللين للتجويف التنفسي (الأنفي). يُؤدِّي ارتفاع الحنجرة إلى إغلاق القصبة الهوائية عن طريق لسان المزمار، وهذا يمنع مرور الغذاء إلى الممرات الهوائية.

## المرىء والمعدة: بداية الهضم

لاحتواء لترين إلى أربعة لترات تقريباً من الغذاء، عندما تكون مُمتلئة. تمتلك الحيوانات آكلة اللحوم، التي يعتمد غذاؤها على التهام الغذاء في فترات مُتقطعة، معدة قادرة على التمدد أكثر من ذلك، وتعد هذه إستراتيجية مهمة للبقاء في هذه الحيوانات.

### أجهزة الإفراز

تحتوي المعدة على طبقة ثالثة من العضلات الملساء لتحطيم الغذاء وخلطه مع **العصارة المعدية Gastric juice**، وهي إفرازات حمضية من الغُدِّ المعدية الأنبوبية الموجودة في الطبقة المُخاطية (انظر الشكل 48-10). تمتلك الغُدِّ خارجية الإفراز هذه نوعين من الخلايا الإفرازية، هما: الخلايا الجدارية **Parietal cells**، التي تُفرز حمض الهيدروكلوريك، والخلايا الرئسية **Chief cells** التي تُفرز أنزيم **مُولد الببسين Pepsinogen**، وهو الشكل غير الفعّال من أنزيم **الببسين Pepsin** الهاضم للبروتين.

يملك مُولد الببسين 44 حمضاً أمينياً إضافياً تحجب الموقع النشط منه. يعمل حمض الهيدروكلوريك على فرد طية مُولد الببسين، كاشفاً بذلك الموقع النشط، الذي يعمل بدوره على إزالة 44 حمضاً أمينياً. يُنتج هذا بدوره أنزيمًا فعّالاً هاضماً للبروتين هو الببسين. إنَّ إفراز شكل غير فعّال من الأنزيم وتحويله إلى شكل فعّال خارج الخلايا يحمي الخلايا الرئسية من هضم نفسها.

في الإنسان البالغ، يتم هضم جزئي للبروتينات في المعدة - ولا تُهضم الكربوهيدرات والدهون بشكل ملموس.

إضافة إلى حمض الهيدروكلوريك، تقوم الخلايا الجدارية بإفراز عامل داخلي **Intrinsic Factor**، وهو عديد بيتيد نحتاج إليه لامتصاص فيتامين ب12. وحيث إنَّ هذا الفيتامين ضروري لإنتاج خلايا الدم الحمراء، والأشخاص المُصابون بنقص العامل الداخلي يتولّد لديهم نوع من أنواع فقر الدم (عدد قليل من خلايا الدم الحمراء) يُسمى فقر الدم الوبيل (الخبيث) **Pernicious anemia**.

### فعل الأحماض

تُفرز معدة الإنسان لترين تقريباً من حمض الهيدروكلوريك، وإفرازات معدية أخرى كل يوم، مُشكلةً بذلك محلولاً حمضياً قوياً في المعدة. يبلغ تركيز حمض الهيدروكلوريك في هذا المحلول 10 (مليجزيئي)، أي ما يُقارب درجتي أحماضه (pH=2). لهذا، تُعدّ العصارة المعدية أكثر حمضية من الدم الذي يملك 7.4 درجة أحماضه، أي 250 ألف مرة تقريباً.

يُساعد انخفاض درجة الأحماض في المعدة على إزالة طبيعة بروتينات الغذاء، وبذلك يُسهّل عملية هضمها، ويُحافظ على نشاط أنزيم الببسين عند درجته القصوى. يحلّل الببسين الفعّال البروتين إلى سلاسل قصيرة من عديدات الببتيدات التي لا تُهضم بشكل كامل، وستُهضم لاحقاً في الأمعاء الدقيقة. إنَّ مزيج الغذاء المهضوم بشكل جزئي والعصارة المعدية يُدعى **الكايوس Chyme**.

تقتل البيئة الحمضية في المعدة معظم 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 الفقرات على مُستعمرات مُزدهرة من البكتيريا في أمعائها، وتُعدّ البكتيريا جزءاً رئيساً من البُراز. وكما سنتحدث لاحقاً، فإنَّ البكتيريا التي تعيش في القناة الهضمية تؤدي دوراً مهمّاً في قدرة هذه الثدييات على هضم السليلوز.

يدخل الغذاء المُبتلع إلى داخل أنبوب عضلي يُسمّى المرىء، يربط بين البلعوم والمعدة. يدفع نشاط المرىء مُضغّة الغذاء، أو **اللُقمة الغذائية Bolus**، إلى الأمام باستخدام العضلات. يُخزّن الغذاء في المعدة، وتبدأ عملية الهضم الأولية.

### الانقباضات العضلية في المرىء تدفع الغذاء إلى المعدة

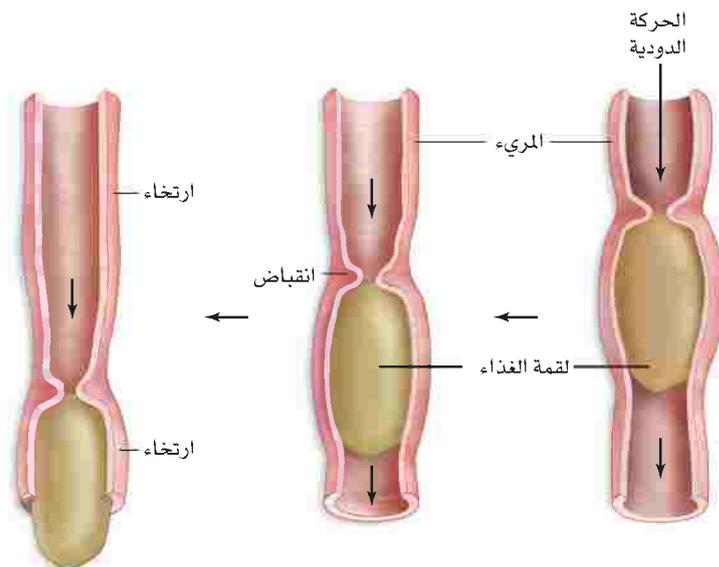
في الإنسان البالغ، يبلغ طول المرىء **Esophagus** نحو 25 سم؛ يتضمّن الثلث الأول منه عضلات هيكلية إرادية تتحكّم في عملية البلع، في حين يحتوي الثلثان المُتبقيان على عضلات ملساء غير إرادية. يُنبه مركز البلع أمواجاً مُتعاكبة من الانقباضات تتم في اتجاه واحد، وتدفع بدورها الغذاء على طول المرىء إلى المعدة. تُسمّى هذه الأمواج المُنتظمة من الانقباضات العضلية **الحركة الدودية Peristalsis** (الشكل 48-9)؛ تُمكن هذه الحركة الإنسان والفقرات الأخرى من ابتلاع الغذاء، حتى لو كان الرأس إلى الأسفل، والأرجل إلى الأعلى.

في كثير من الفقرات، يتحكّم في حركة الغذاء من المرىء إلى المعدة حلقة من العضلات الملساء الدائرية، تُسمّى عاصرة **Sphincter**، التي تفتح استجابة لضغط الغذاء عليها. يمنع انقباض هذا الصمام أو العاصرة الغذاء من الرجوع من المعدة إلى المرىء. تمتلك القوارض والخيول صمامات حقيقية، ومن ثم لا تستطيع التقيؤ؛ الإنسان يفتقد إلى هذا الصمام الحقيقي ومن ثم يستطيع التقيؤ. ويكون المرىء عادةً مُغلّقاً في أثناء عملية الابتلاع.

### المعدة هي "محطة تجميع وتخزين"

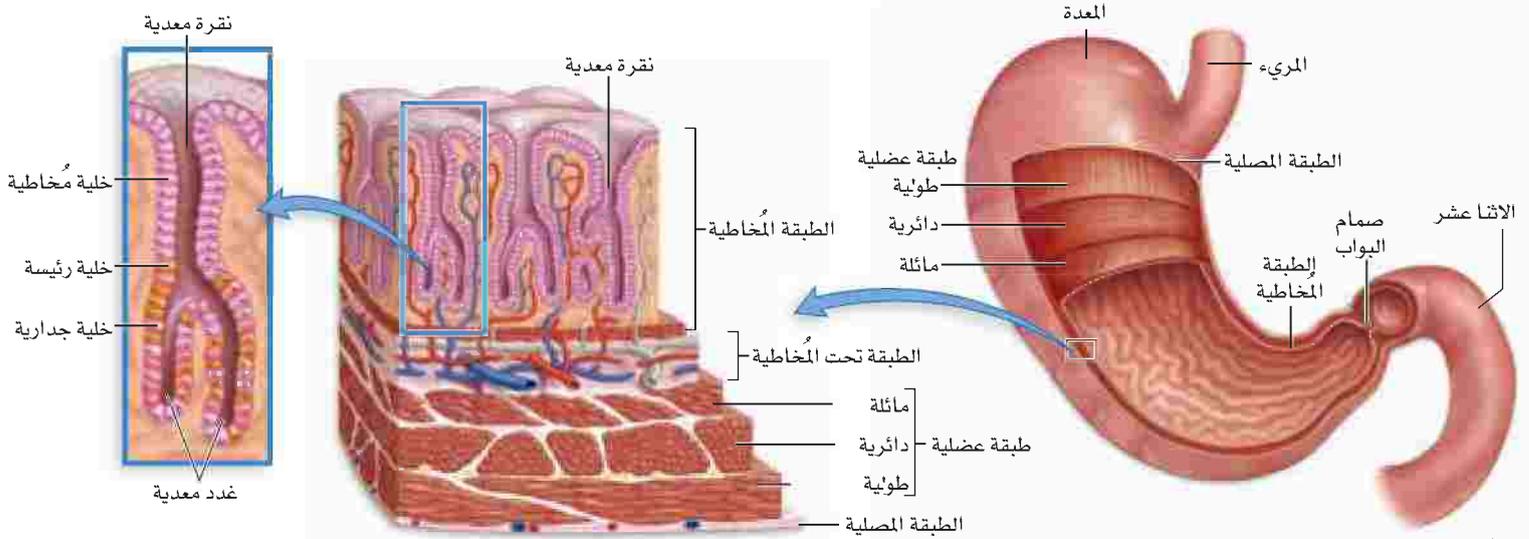
#### تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض

المعدة **Stomach** (الشكل 48-10) جزء شبيه بالكيس تابع للقناة الهضمية. يُعدّ السطح الداخلي للمعدة كثير التعرُّج، وتُساعد هذه التعرجات على انطواء المعدة عندما تكون مُفرّغة، وعلى تمددها عندما تكون مُمتلئة بالغذاء. فمثلاً، يكون حجم المعدة في الإنسان 50 مليتراً تقريباً عندما تكون فارغة، لكنّها، قادرة على التمدد



الشكل 48-9

المرىء والحركة الدودية. بعد دخول الغذاء إلى المرىء، يتحرّك الغذاء إلى المعدة، عن طريق أمواج عضلية انقباضية مُنتظمة تُدعى الحركة الدودية.



الشكل 10-48

المعدة والاثنا عشر. يدخل الغذاء إلى المعدة من المريء. تتحكم حلقة من العضلات الملساء تُدعى صمام البواب في دخول الغذاء من المعدة إلى الاثنا عشر، وهو الجزء العلوي من الأمعاء الدقيقة. الجدار الطلائي للمعدة منقر بانغمادات عميقة تحتوي على الغدد المعدية، وتسمى النقر المعدية. تتكون الغدد المعدية من خلايا مخاطية، وخلايا رئيسة تُفرز مُولّد الببسين، وخلايا جدارية تُفرز حمض الهيدروكلوريك. تعدّ النقر المعدية فتحات للغدد المعدية.

#### مُغادرة المعدة

يُغادر الكايموس المعدة من خلال عاصرة البواب (*Pyloric sphincter*) (انظر الشكل 10-48) ليدخل إلى الأمعاء الدقيقة، حيث يكتمل هضم الكربوهيدرات، والدهون، والبروتينات إلى نواتجها -أحماض أمينية، جلوكوز،... إلخ- وهناك يتم امتصاصها إلى الدم، ويمتص جزء قليل جداً من الماء الموجود في الكايموس، وبعض المواد مثل الأسبرين والكحول، خلال جدار المعدة.

#### المُقرحات Ulcers

يمكن للإفراز الزائد من العصارة المعدية الحمضية أن يحدث تآكلاً في جدار المعدة والاثنا عشر، مُسبباً القرحة المعدية، وعلى الرغم من أن معظم السبب يعود إلى الغذاء الحار في تكوين القرحة المعدية، إلا أن الاعتقاد السائد هذه الأيام أن السبب الرئيس هو إصابة المعدة بنوع من البكتيريا التي تسمى هيلوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori*.

تموهذه البكتيريا على البطانة الداخلية لمعدة الإنسان، وتكون قادرة على تحمل درجة الحموضة في المعدة عن طريق إفراز مواد تنظم درجة الحموضة في البيئة المحيطة بها مباشرة، وعلى الرغم من أن الإصابة بهذه البكتيريا شائعة في الولايات المتحدة (20% ممن هم أقل من 40 عاماً و50% ممن هم أكبر من 60 عاماً)، فإن معظم الناس لا يُظهرون أعراضاً للإصابة. إن الإصابة بهذه البكتيريا، في بعض الحالات، يُمكن أن تُسبب اختزال أو ضعف البطانة المخاطية في المعدة أو الاثنا عشر، سامحاً للإفرازات الحمضية بمهاجمة النسيج الطلائي. ويُمكن أن يُقلل العلاج بالمضادات الحيوية من أعراض قرحة المعدة أو يشفيها.

تسحب الحركة الدودية الغذاء إلى المعدة. تحتوي العصارة 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 الدقيقة.

## الأمعاء الدقيقة: التخطيطيم (الهضم) والامتصاص

4-48

### تركيب الأمعاء الدقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها

يبلغ طول الأمعاء الدقيقة *Small intestine* 4.5 أمتار تقريباً في الإنسان الحي، ويُمكن أن يمتد إلى 6 أمتار عندما تكون عضلاتها جميعها مُرتخية. يُدعى الجزء الأول (وطوله 25 سم) من الأمعاء الدقيقة الاثنا عشر *Duodenum*؛ ويقسم ما تبقى من الأمعاء إلى الصائم *Jejunum* واللفائفي *Ileum*.

إن سعة الأمعاء الدقيقة مُحددة، وعملية الهضم فيها لا تحتاج إلى وقت طويل. لذلك، فإن عملية الهضم الفعال تحتاج إلى أن يكون الكايموس القادم من المعدة ذا حجم صغير. إن ذلك يتطلب تسيقاً بين نشاط المعدة والأمعاء، ويتم ذلك من خلال الإشارات العصبية والهرمونية، التي سنناقشها في الجزء 7-48.

## إفرازات البنكرياس

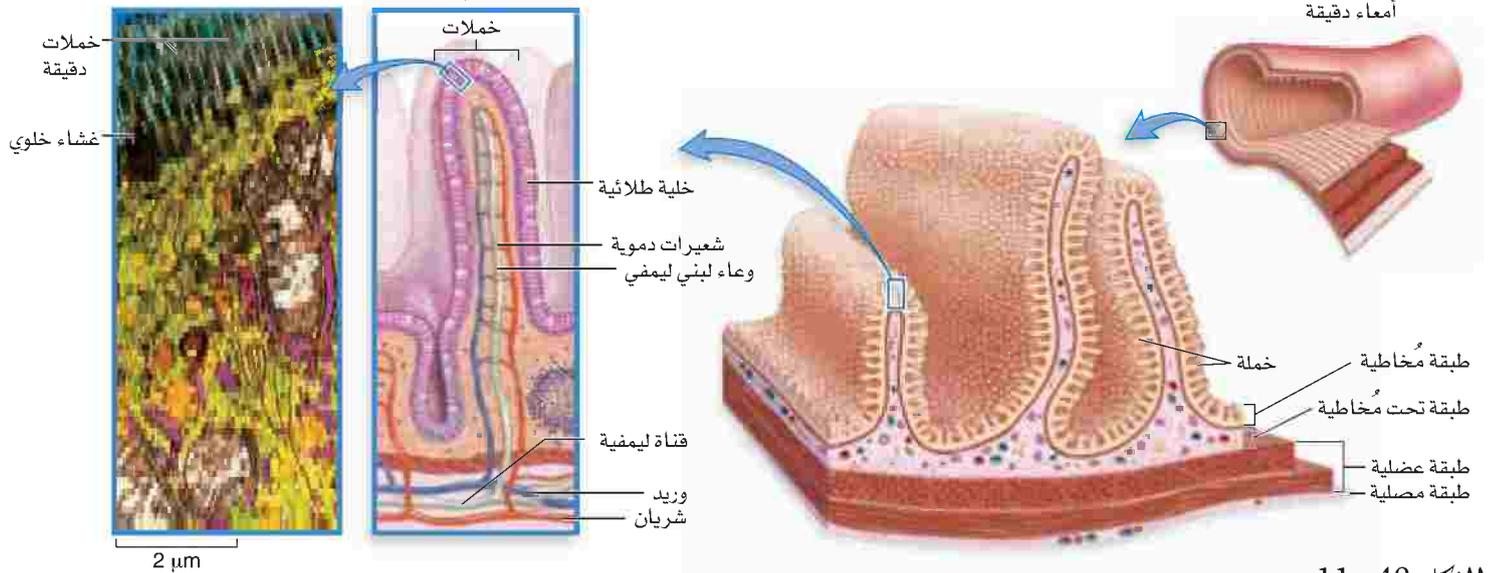
البنكرياس **Pancreas** (الشكل 48-12)، غدة كبيرة تقع بالقرب من التقاء المعدة والأمعاء الدقيقة، حيث تُفرز العصارة البنكرياسية في الاثنا عشر عبر القناة البنكرياسية **Pancreatic duct**؛ ولهذا، يُعد البنكرياس غدة قنوية خارجية الإفراز. تحتوي هذه العصارة الهاضمة على أنزيمات التريبسين **Trypsin** والكيموتريبسين **Chymotrypsin**، التي تقوم بهضم البروتينات؛ وتحتوي على الأميليز البنكرياسي **Pancreatic amylase**، الذي يهضم النشا؛ وتحتوي أيضاً **التليباز** (محلل الدهون) **Lipase**، الذي يهضم الدهون. تُفرز هذه الأنزيمات عادةً في الاثنا عشر على أشكال غير فعالة، تُدعى مولدات الأنزيم، وينشطها أنزيم التريبسين، الذي يُنشط أولاً باستخدام أنزيمات حافة الفرشاة الموجودة في الأمعاء.

تقوم الأنزيمات البنكرياسية بهضم البروتين إلى عديدات بيتيد الصغيرة، وبهضم السكريات متعددة التسكر إلى سلاسل قصيرة من السكر، وبهضم الدهون إلى أحماض دهنية حرة وجزيئات أحادية الجليسول. يكتمل هضم البروتينات والكاربوهيدرات بعد ذلك عن طريق أنزيمات حافة الفرشاة في الأمعاء. تحتوي العصارة البنكرياسية على البيكربونات، التي تقوم بمعادلة العصارة المعديّة الحمضية، وتجعل الكايموس الموجود في الاثنا عشر قاعدياً بدرجة بسيطة. تُفرز الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من تجمعات من الخلايا الإفرازية تدعى **العُنبيات Acini**.

إضافة إلى أن البنكرياس غدة قنوية تؤدي دوراً في الهضم، فإنه يُعد أيضاً غدة صماء، حيث يُفرز مجموعة من الهرمونات في الدم التي تُنظّم مستوى الجلوكوز ومواد غذائية أخرى فيه. تنتج هذه الهرمونات من **جزر لانجرهانز Islets of langerhans**، وهي تجمعات من الخلايا الصماء موزعة على طول البنكرياس. إن أهم هرمونين يُفرزان من البنكرياس هما الأنسولين والجلوكاجون، وقد وصفا في (الفصل الـ 46)؛ وستناقش تأثيراتهما لاحقاً.

## الكبد والمرارة (الحويصلة الصفراء)

**الكبد Liver** من أكبر الأعضاء الداخليّة في الجسم (انظر الشكل 48-3). حيث يبلغ وزنه في الإنسان البالغ 1.5 كجم تقريباً، وحجمه حجم كرة القدم. يُفرز الكبد بشكل رئيس عصارة خاصة تُسمى العصارة الصفراوية، وهي مزيج مُكوّن من أصباغ صفراوية وأملاح صفراوية **Bile pigments and bile salts** وتُطرح في الاثنا عشر خلال عملية هضم الغذاء.



للشكل 48-11

**الأمعاء الدقيقة.** تكبيرات متتالية تُبيّن انشاءات الطبقة الطلائية مُرصّعة بالخملات التي تزيد من مساحة السطح. تُظهر الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني خلايا طلائية تمتلك كثيراً من الخملات الدقيقة.

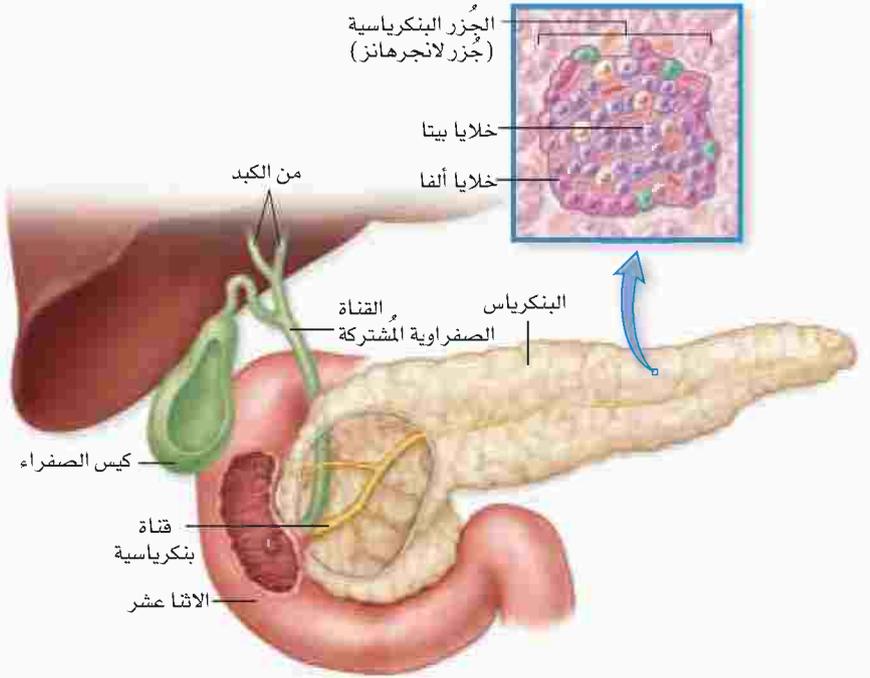
إنَّ الأصباغ الصفراء في العَصارة الصفراوية لا تُشارك في عملية الهضم؛ وتعدّ نواتج فضلات ناتجة عن تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء الهزّمة في الكبد، ويتخلَّص الجسم من هذه الأصباغ عن طريق البُرَّاز (الغائط). وإذا لم يستطع الكبد التخلُّص من هذه الأصباغ بسبب انسدادها، فإنَّ هذه الأصباغ تتجمَّع في الدَّم مُسبِّبةً اصفرار الأنسجة المعروف باليرقان *Jaundice*.

بالمقارنة، تؤدي الأملاح الصفراوية دورًا مهمًّا في تحضير الدُّهون للهضم الأنزيمي المُستقبلي. وحيث إنَّ الدهون لا تذوب في الماء، فإنَّها تدخل الأمعاء على شكل كرات داخل كايروس مائي. تقوم الأملاح الصفراوية، التي تستطيع الذوبان بشكل جزئي في الدُّهون والماء، بتفكيك هذه الكرات الكبيرة إلى كرات صغيرة. يُنتج هذا العمل الاستحلابي مساحةً أكبر للدُّهون ليعمل عليها أنزيم اللابيز، فيسمح من ثم بهضم الدُّهون بشكلٍ أسرع.

بعد أن يتم تصنيع العصارة الصفراوية في الكبد، تُخزَّن وتركَّز في كيس الصفراء (المرارة). يُحدث وصول الغذاء الدهني 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 ليشكِّل 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.

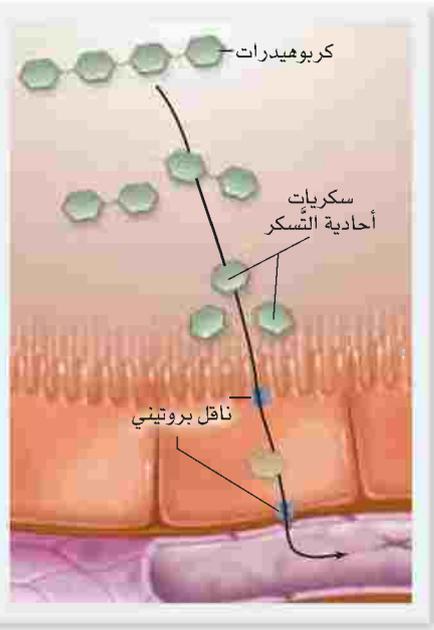
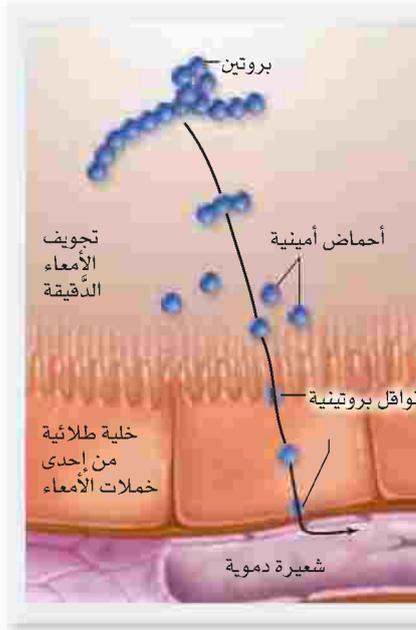
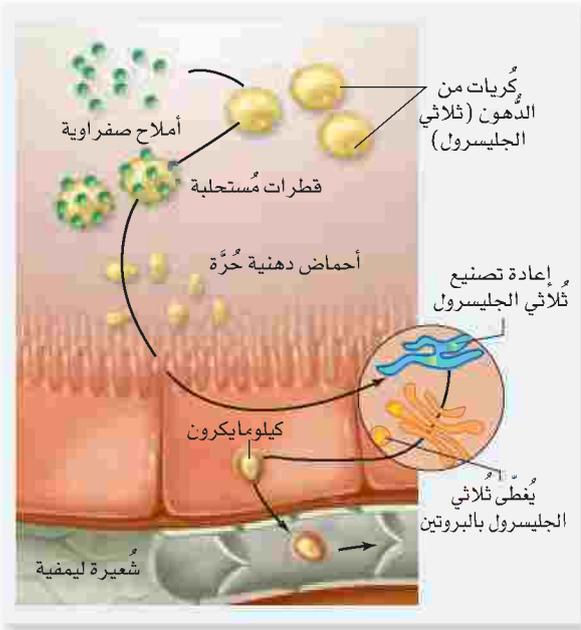
## تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشعيرات الدموية أو الشعيرات الليمفية

بعد أن يتمَّ تحطيم البروتينات والكربوهيدرات بفعل الأنزيمات تُمتص على شكل أحماض أمينية أو سكريات أحادية التُّسكر، على التوالي. تُنقل هذه المواد عبر الخلايا الطلائية التي تُبطِّن الأمعاء الدَّقيقة عن طريق النُقل النشط والانتشار.



الشكل 12-48

البكرياس. 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 العصارة الصفراوية في داخل كيس الصفراء لحين استخدامها في الاثنا عشر عند قدوم الغذاء.



ب.

أ.

الشكل 13-48

امتصاص نواتج الهضم. أ. تُنقل السُّكريات أحادية التُّسكر والأحماض الأمينية إلى الشعيرات الدموية. ب. تُنقل الأحماض الدهنية والجليسرول الأحادي من تجويف الأمعاء الدَّقيقة إلى داخل الخلايا الطلائية، وهناك تتحوَّل إلى ثلاثي الجليسرول. تُغلَّف هذه الجزيئات بالبروتينات لتشكِّل ما يُسمَّى كيلومايكرونات تدخل بعد ذلك إلى الشعيرات الليمفية.

الكيلومايكرونات **Chylomicrons**، التي تمتلك حجمًا كبيرًا لا يُسمح لها بالمرور إلى الشعيرات الدموية في الأمعاء. وبدلاً من أن تدخل هذه الجزيئات الكبيرة الدورة الكبدية البابية، فإنها تُمتص من قبل الشعيرات الليمفية (الفصل المقبل)، التي تلحظ بدورها محتوياتها إلى الدم عن طريق الأوردة القريبة من العنق. تستطيع الكيلومايكرونات أن تجعل من بلازما الدم ذات طبيعة عكرة إذا تمَّ سحب الدم مباشرة بعد وجبة غنية بالمواد الدهنية.

تقدَّر كمية السوائل التي تمرُّ من خلال الأمعاء الدقيقة في اليوم الواحد 9 لترات تقريباً. وعلى الرغم من ذلك، فإن معظم هذه السوائل يتمُّ امتصاصها، ولا تخرج مع البراز؛ إذ يتمُّ امتصاص 8.5 لترات تقريباً في الأمعاء الدقيقة، وما يقارب 350 مللترًا إضافية في الأمعاء الغليظة. يُغادر الجسم فقط 50 جرامًا من المواد الصلبة تقريباً و100 مللتر من السوائل على شكل براز. وتصل نسبة كفاءة امتصاص السوائل في القناة الهضمية للإنسان إلى 99% تقريباً، وهي تعدُّ كبيرة جداً.

يحدث الهضم بشكل أولي في الاثنا عشر بمُساعدة إفرازات البنكرياس والكبد. تُوفَّر الأمعاء الدقيقة مساحةً سطحية كبيرة لعملية الامتصاص. يتمُّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية عن طريق النقل النشط والميسر. بعد أن يتمُّ امتصاص هذه الجزيئات تدخل إلى مجرى الدم عن طريق الوريد الكبدى البابى، وتذهب مباشرة إلى الكبد. يتمُّ امتصاص الدهون مباشرة من خلال خلايا مُبطَّنة للأمعاء عن طريق الانتشار البسيط، ثمَّ تدخل هذه الدهون إلى الجهاز الليمفي على شكل كيلومايكرونات.

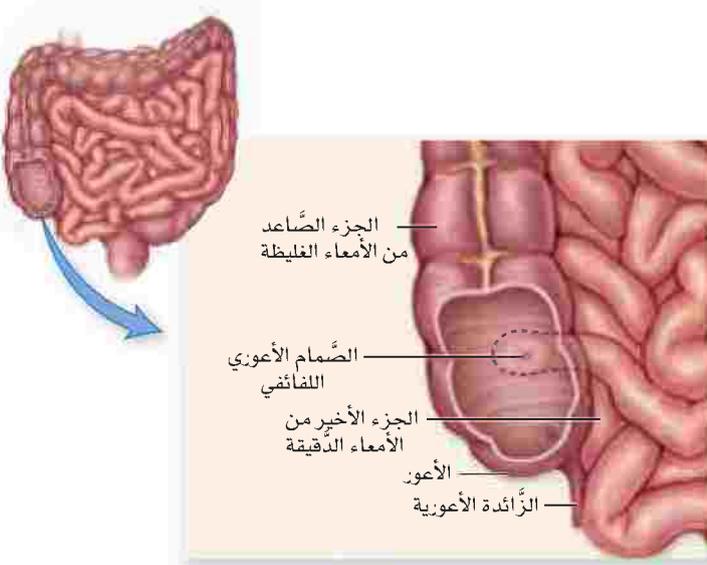
الميسر (الشكل 48-113). ينتقل الجلوكوز عن طريق النقل المُشترك مع أيون الصوديوم (النقل النشط الثانوي). وينتقل الفركتوز، الموجود في معظم الفاكهة، عن طريق الانتشار الميسر. وتنتقل الأحماض الأمينية عن طريق النقل النشط باستخدام نواقل مُتنوعة. بعض هذه النواقل تستخدم النقل المُشترك مع الصوديوم؛ وبعضها الآخر ينقل الأحماض الأمينية فقط. بعد أن تعبر السكريات والأحماض الأمينية الممتصة الخلايا الطلائية عبر الغشاء، تنتقل من خلال السيتوبلازم، وتعبّر الغشاء الجانبي القاعدي، ومن ثمَّ إلى الشعيرات في الخملات.

ينقل الدم نواتج عملية الهضم من الأمعاء إلى الكبد عن طريق الوريد الكبدى البابى **Hepatic portal vein**. يصل الوريد البابى بين مجموعتين من الشعيرات الدموية بدلاً من أن يعود إلى القلب. في هذه الحالة، تتصل الأمعاء مع الكبد عن طريق الوريد البابى. ولهذا، فإنَّ الكبد يستقبل الدم المُحمَّل بالمواد الغذائية القادمة من الأمعاء. وبسبب وجود الوريد الكبدى البابى، يعدُّ الكبد أول عضو يستقبل نواتج الهضم باستثناء الدهون.

يتمُّ امتصاص نواتج هضم الدهون بطريقةً مُختلفة (الشكل 48-13 ب). تتحلَّل الدهون (ثلاثيات الجليسرول) إلى أحماض دهنية وجزيئات أحادية الجليسرول عن طريق الهضم. هذه الأحماض الدهنية 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 لتكوِّن ثلاثي الجليسرول. يتحدُّ ثلاثي الجليسرول مع بروتينات أخرى ليُشكِّل ما يُدعى

## الأمعاء الغليظة: التخلُّص من الفضلات

5-48



(الشكل 48-14)

التقاء الأمعاء الدقيقة والغليظة في الإنسان. تبدأ الأمعاء الغليظة بالأعور، وهو صغير الحجم في الإنسان مقارنةً مع الثدييات الأخرى. يمتد من الأعور تركيب يُدعى الرَّائدة الأعورية.

الأمعاء الغليظة **Large intestine**، أو القولون **Colon**، أقصر بكثير من الأمعاء الدقيقة، وتُشكِّل الجزء الأخير من القناة الهضمية (آخر متر من القناة الهضمية)؛ وتُدعى "بالغليظة" نسبةً إلى قطرها. تلحظ الأمعاء الدقيقة محتوياتها مباشرة في الأمعاء الغليظة عند نقطة التقائهما، حيث توجد هناك تراكيب ليس لها أي وظيفة، وهي الأعور **Cecum** والرَّائدة الدودية **Appendix**، (الشكل 48-14). لا يحدث الهضم في الأمعاء الغليظة، ويتمُّ امتصاص 4% فقط من السوائل هنا.

لا تلتف الأمعاء الغليظة مثل الأمعاء الدقيقة، ولا تمتلك سطوحها الدَّاخلية خملات. لذلك، فإنَّ الأمعاء الغليظة تمتلك مساحةً سطحية أقل من ثلث التي تمتلكها الأمعاء الدقيقة. إنَّ أهمَّ وظائف الأمعاء الغليظة امتصاص الماء، وما تبقى من الأملاح، ونواتج الأيض في البكتيريا (فيتامين ك). تُحضَّر الأمعاء الغليظة الفضلات ليتم إخراجها من الجسم.

كثير من البكتيريا تعيش، وتتكاثر في الأمعاء الغليظة، والرَّائد منها يدخل في تركيب المواد المطروحة التي تُدعى البراز **Feces**. يُنتج التخمر البكتيري للفضلات غازات داخل القولون بمعدَّل 500 مل لكل يوم. ويزداد هذا المعدَّل 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 التخمر.

يُعتقد أن الأمعاء الغليظة (القولون) في الإنسان قد تطورت لمعالجة الغذاء الذي يحتوي على نسبة عالية من الألياف. تعدُّ الأطعمة قليلة الألياف، والمُنشرة بشكل كبير في الولايات المتحدة والدُّول المُتقدمة، سبباً في تقليل مرور الغذاء خلال

في مُعظم الفقرات، يشترك الجهازان التَّناسلي والبولي مع القناة الهضمية في تجويف يُدعى المذرق. في بعض الزَّواحف والطيور، يتمُّ امتصاص الماء من البراز أو البول في هذا المذرق قبل أن يتم إخراجهما إلى خارج الجسم. الاستثناء لذلك، هو مُعظم الثدييات التي لا تمتلك مذرقاً، 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.

الأمعاء الغليظة. ويُعتقد أن الأطعمة قليلة الألياف تُساعد على زيادة مُستوى سرطانات الأمعاء الغليظة (سرطان القولون) في الولايات المُتحدة، الذي يعدُّ من أكثر السرطانات انتشاراً في العالم.

يمرُّ البراز، مدفوعاً بانقباضات الحركة الدودية من الأمعاء الغليظة، إلى أنبوب قصير يُسمى المُستقيم. يخرج البراز من المُستقيم إلى خارج الجسم عن طريق فتحة الشرج. يتحكَّم صمَّامان في مرور البراز خلال فتحة الشرج: الأول يتكوَّن من عضلات لمساء، ويفتح بطريقة غير إرادية استجابة للضغط في المُستقيم والثاني مُكوَّن من عضلات مُخططة، ويُمكن التَّحكم فيه عن طريق الدِّماغ بشكل إرادي، ومن ثمَّ يسمح بتأخير عملية التبرُّز في الإنسان الواعي.

## الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقرات

6-48

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 دوراً صغيراً نسبياً 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 الدقيقة والحيوانات العائلة لها هي علاقة تبادل للمنفعة، وتُشكل مثلاً مناسباً على التَّعايش (انظر الفصل الـ 56).

### المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر

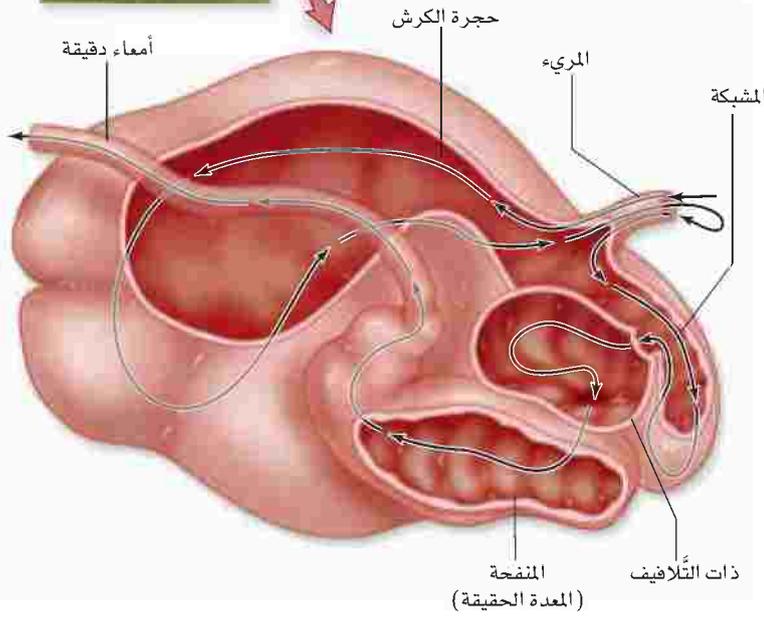
تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات (الشكل 48-15). أول ثلاثة أجزاء تضمُّ المُشبَّكة، والكرش، وذات التَّلَافيف. وبلي هذه الحجرات المعدة الحقيقية، أو المنفحة.

الكرش، الذي يتَّسع إلى خمسين جالوناً تقريباً، يعمل بوصفه وعاء تخمير، حيثُ تقوم البكتيريا والأوليات بتحويل السليلوز وجزيئات أخرى إلى أنواع مُتعدِّدة من المُركبات البسيطة. إنَّ موقع الكرش في بداية المعدة الرَّباعية ذو أهمية كبيرة، حيثُ يسمح للحيوانات بإعادة مضغ مُحتويات الكرش، ويُسمى هذا الشَّاطُ الاجترار *Rumination*، أو "مضغ قطع الغذاء الرَّاجعة من المعدة". يُحطَّم الاجترار الألياف الصلبة في الغذاء إلى جزيئات صغيرة، ومن ثمَّ يزيد من مساحة السطح الذي تعمل عليه المخلوقات الدقيقة.

بعد مضغ المُضغفة الغذائيَّة للمرة الثانية، يتمُّ ابتلاعها لتعمل عليها البكتيريا مرة أخرى في الكرش. بعد ذلك، تذهب المُضغفة إلى ذات التَّلَافيف، 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، والأرانب (الأرانب والأرانب البرية)، يتمُّ هضم السليلوز عن طريق مخلوقات دقيقة تُوجد في الأعور؛ إذ تمتلك هذه المخلوقات أعور كبيراً (الشكل 48-16). وحيثُ إنَّ الأعور يقع خلف المعدة، فإنَّ إعادة محتوياته إلى الفم وإعادة مضغها أمر مُستحيل.



الشكل 48-15

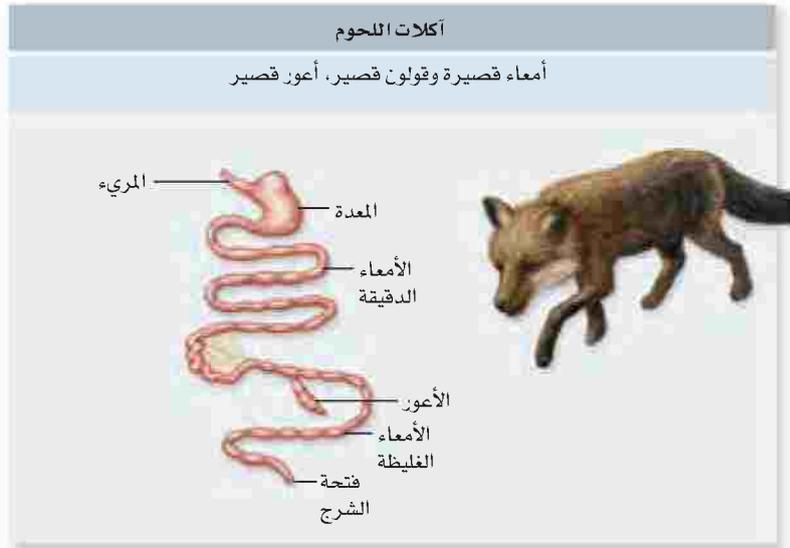
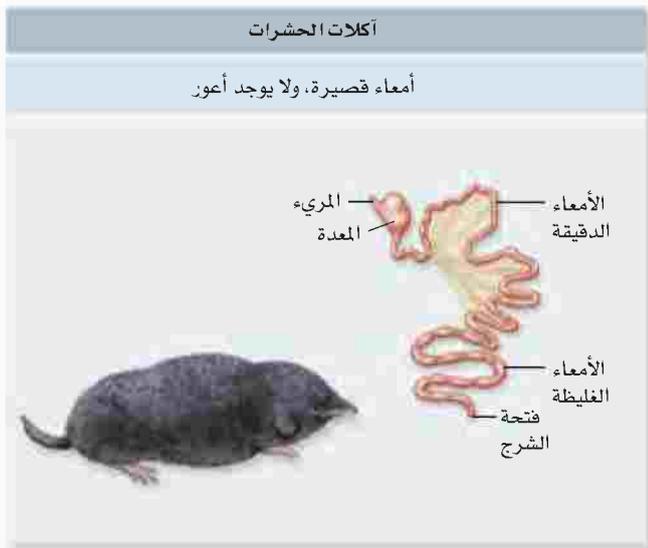
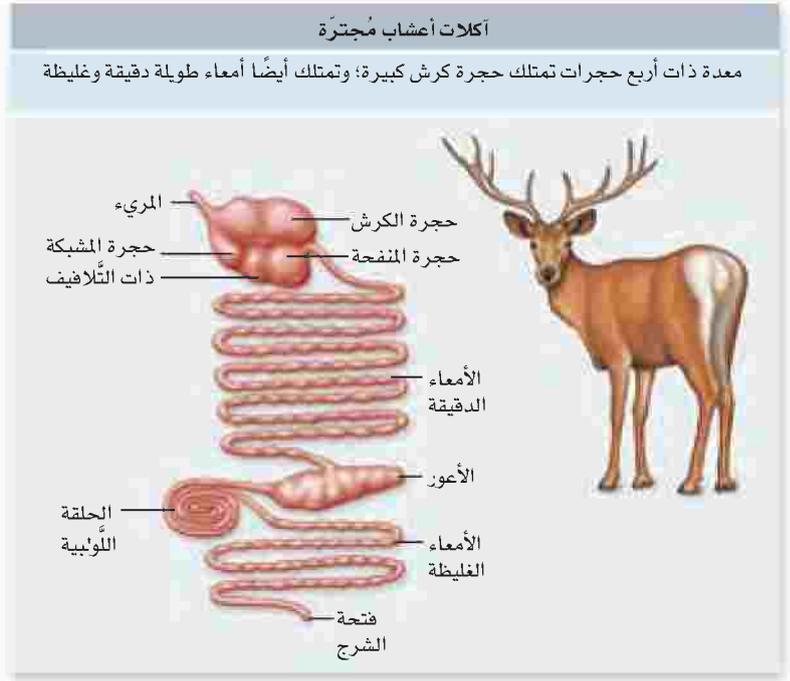
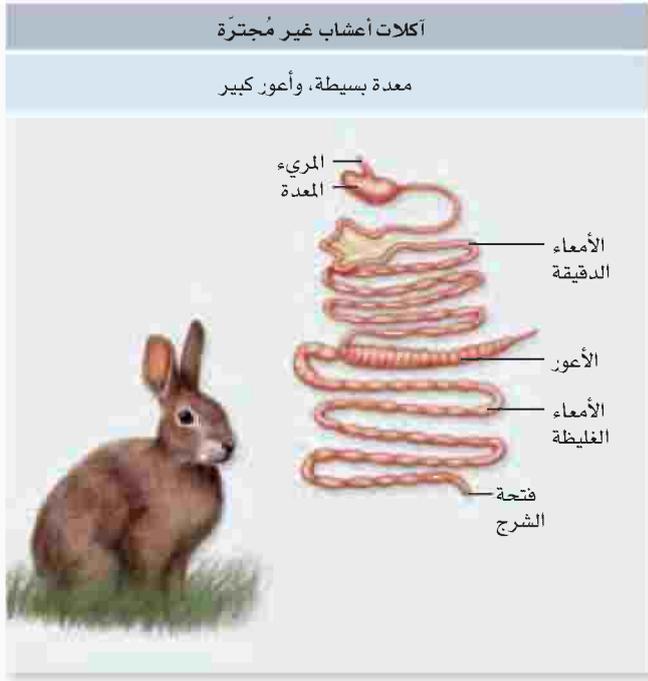
المعدة ذات الأربع حجرات في المُجترات. تدخل الحشائش والنباتات الأخرى التي تتناولها الحيوانات المُجترَّة إلى حجر الكرش، حيث يحدث لها هضم جُزئي. يمتلك هذا الجزء البكتيريا القادرة على تحطيم السليلوز الموجود في الجدار الخلوي للخلايا النباتية. قبل أن ينتقل الغذاء إلى الحجر المقبل، المشبَّكة، يعود إلى الفم ليُضغ من جديد. بعد ذلك، ينتقل الغذاء إلى الحجرتين الخلفيتين: ذات التَّلَافيف والمنفحة. تقوم المنفحة بإفراز العُصارة المعدية فقط كما هو الحال في معدة الإنسان.

الحيوانات الأخرى التي لا تتغذى على أطعمة تحتوي على السليلوز، مثل آكلات الحشرات واللحوم، لا تمتلك الأعور، وإذا امتلكتها، فإنه يكون مختزلاً بشكل كبير.

### هضم الشَّمع

السليلوز ليس الناتج النباتي الوحيد الذي تستخدمه الفقريات بوصفه غذاء، بفضل المخلوقات الحية الدقيقة، إذ يمكن هضم الشَّمع، وهو مادة غير قابلة للهضم لدى معظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة، بفعل بعض أنواع البكتيريا التَّعايشية التي تعيش في أمعاء بعض الطيور، مثل دليل العسل الإفريقي، *Prodotiscus insignis*، الذي يتغذى على الشمع الموجود في خلايا النحل.

لقد طُوِّرت 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 تُمرّر 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 الدقيقة في الأعور. هذه الحيوانات لا تبقى بصحة جيدة إذا مُنعت من تناول برازها (روثها).



### للشكل 48-16

الأجهزة الهضمية للتدييات المختلفة تعكس طبيعة غذائها. آكلات الأعشاب، مثل الأرانب والغزلان، تحتاج إلى قناة هضمية طويلة مع أجزاء مُتخصّصة لتحطيم النباتات. الأطعمة البروتينية سهلة الهضم مقارنة مع النباتات؛ ولهذا، فإنَّ آكلات الحشرات واللحوم من التدييات، مثل الخلد والثعالب على التوالي، تمتلك قناة هضمية قصيرة مع جيوب مُتخصّصة قليلة.

في الإنسان، تُقلل كثرة استخدام المُضادات الحيوية من عدد هذه البكتيريا في الأمعاء، وفي هذه الظروف، يجب تناول هذا الفيتامين بوصفه مضافاً غذائياً. إن إعادة هذه البكتيريا إلى الجهاز الهضمي قد يُساعد على التوقف عن تناول هذا الفيتامين.

مُعظم القيمة الغذائية في النباتات مُرتبطة بالسليولوز، ولهذا فإنَّ الجهاز الهضمي لعدد من الحيوانات يستضيف مُستعمرات من المخلوقات الدقيقة الهاضمة للسليولوز. تقوم المخلوقات الدقيقة الموجودة في الأمعاء بإنتاج جزيئات مثل فيتامين (ك) الذي يُعد ضرورياً للعائل الفقري الذي يستضيف هذه المخلوقات الدقيقة.

في السلسلة الغذائية البحرية، يُعدّ الشمع من أهم مكونات مجدافية الأرجل (وهي قشريات توجد في العوالق)، وتُبدي بعض الأسماك البحرية والطيور قدرة على هضم الشمع الموجود في هذه القشريات بمُساعدة البكتيريا التعايشية.

## 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 الطيور التي لا تمتلك هذه البكتيريا على الغذاء بوصفه مصدرًا لهذا الفيتامين.

# التنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

7-48

تضم هذه الهرمونات كوليسيستوكاينين (CCK) وCholecystokinin (CCK) وسكرتين Secretin، والبيبتيد المُثبِّط المعدي Gastric inhibitory peptide (GIP). يُعدّ الكايموس المُحتوي على نسبة دهون عالية مُحفِّزاً قوياً لإفراز كوليسيستوكاينين والبيبتيد المُثبِّط المعدي، في حين تؤثر زيادة أحماض الكايموس في إفراز سكرتين. تعمل هذه الهرمونات الثلاثة على تقليل حركة المعدة وإفراز العصارة المعدية؛ ولهذا فإنَّ الوجبات الدهنية عادةً ما تبقى في المعدة فترات أطول مُقارنة مع الوجبات التي لا تحتوي على دهون.

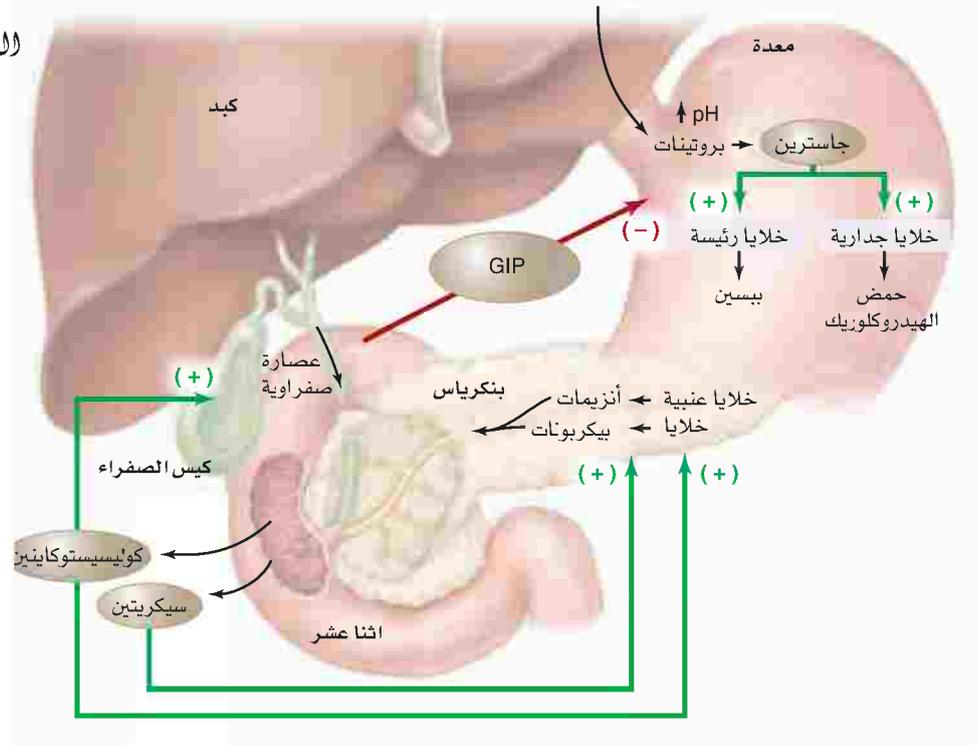
إضافة إلى تثبيط المعدة، يمتلك هرمونا كوليسيستوكاينين وسكرتين وظائف تنظيمية مهمة في عملية الهضم، حيث يُحفِّز هرمون كوليسيستوكاينين الإفرازات البنكرياسية المُحتوية على الأنزيمات الهاضمة، ويُحفِّز أيضاً كيس الصفراء. يحقن انقباض كيس الصفراء المزيد من الصفراء في الاثنا عشر، فتعمل بدورها على زيادة استحلاب الدهون، ومن ثم تزيد من فعالية هضم الدهون. يقوم هرمون

تنظم أنشطة القناة المعدية المعوية عن طريق الجهاز العصبي وجهاز الغدد الصماء. فمثلاً، 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 يُنبه بدوره إفراز مولد الببسين وحمض الهيدروكلوريك من الغُدِّ المعدية (الشكل 17-48). يقوم حمض الهيدروكلوريك بزيادة درجة أحماض العصارة الهاضمة التي تعمل على تثبيط إفراز المزيد من جاسترين بألية حلقة التغذية الرَّاجعة السالبة. بهذه الطريقة، يبقى إفراز الحمض المعوي تحت سيطرة مُحكمة.

يؤدي دخول الكايموس من المعدة إلى الاثنا عشر إلى تثبيط انقباضات المعدة، ومن ثم لا يمر كايموس إضافي إلى الاثنا عشر إلى أن تتم معالجة الكايموس الذي دخل. يتم هذا التثبيط عن طريق رد فعل عصبي، وعن طريق الهرمونات التي يُفرزها الاثنا عشر إلى الدَّم. تدعى هذه الهرمونات مُجمعة إنتروجاسترون Enterogastrons (المعدي المعوي).

الشكل 17-48

الهرمونات المُتحمَّكة في القناة المعدية المعوية. يُحفِّز الجاسترين، المُفرز من الطبقة 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، والبيبتيد المُثبِّط المعدي؛ الذي يُثبِّط طرح مُحتويات المعدة إلى الاثنا عشر.



سكرتين بتشبيه البنكرياس لإفراز البيكربونات، التي تعمل على مقاومة أحماض الكايموس. ويتميز هذا الهرمون بكونه أول هرمون تم اكتشافه. ويُخص (الجدول 1-48) عمل الأنزيمات والهرمونات الهاضمة.

إن ردود الأفعال العصبية والهرمونية تُنظّم نشاط الجهاز الهضمي. تُنظّم إفرازات المعدة عن طريق الغذاء وهرمون جاسترين. يعمل إنتيروجاسترون المُفرز من الاثنا عشر على تثبيط الهضم المعدي وتحفيز الهضم في الاثنا عشر.

## الجدول 1-48 هرمونات وأنزيمات الهضم

### الهرمونات

الهرمون	الصف	المصدر	المُحفز	الوظيفة	ملاحظات
الجاسترين	عديد الببتيد	الجزء البوابي من المعدة	دخول الغذاء للمعدة	يُحفز إفراز حمض الهيدروكلوريك وموئد الببسين من المعدة.	يعمل على العضو المُفرز له.
الكوليسيستوكاينين (CCK)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدهني في الاثنا عشر.	يُحفز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات الهاضمة من البنكرياس.	يُشبه من الناحية التركيبية الجاسترين.
الببتيد المُثبط المعدي (GIP)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدهني في الاثنا عشر.	يمنع طرح مُحثويات المعدة في الاثنا عشر.	يُحفز إفراز الأنسولين أيضًا.
السيكرتين	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الحمضي في الاثنا عشر.	يُحفز إفراز البيكربونات من البنكرياس.	أول هرمون تم اكتشافه (1902)

### الأنزيمات

الموقع	الأنزيم	المادة التي يعمل عليها	نواتج الهضم
الغدة اللعابية	الأميليز	النشا، الجلايكوچين	سكريات ثنائية السُكر.
المعدة	الببسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
البنكرياس	اللايبيز (مُحلّل الدهون)	الدهون ثلاثية الجليسرول	أحماض دهنية، جليسرول أحادي
	تريبسين، كيموتربسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
	DNase (مُحلّل DNA)	DNA (الحمض النووي الرابوزي منقوص الأكسجين)	نيوكليوتيدات
	RNase (مُحلّل RNA)	RNA (الحمض النووي الرابوزي)	نيوكليوتيدات
الأمعاء الدقيقة (الحافة الفرشاة)	ببتيداز (مُحللات الببتيد)	ببتيدات قصيرة	أحماض أمينية
	نيوكلياز (محللات الأحماض النووية)	DNA و RNA	سكر، القواعد النتروجينية للأحماض النووية.
	لاكتيز، مالتيز، سكريز	السكريات ثنائية السُكر	سكريات أحادية السُكر

## وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

8-48

بشكل مُشابه، يعمل الكبد على تنظيم عدد من المواد التي يُنتجها الجسم. فمثلًا، يتم تحويل الهرمونات الستيرويدية، إلى مواد أقل فاعلية وأكثر ذائبية في الماء عن طريق الكبد. يتم دمج هذه المواد بعد ذلك مع عُصارة الصفراء، ويتم التخلّص منها عن طريق البراز، أو تُنقل عن طريق الدّم إلى الكليتين، ويتم التخلّص منها عن طريق البول.

يُنتج الكبد أيضًا مُعظم بروتينات بلازما الدّم. ويُعدّ مجموع تركيز بروتينات بلازما الدّم مهمًا، حيث إنه يُحافظ على التوازن الأسموزي ضمن مدى مُعيّن بين الدّم والسائل بين الخلوي. فإذا انخفض تركيز بروتينات بلازما الدّم بشكل كبير، كما يحدث عند الإصابة بمرض تشمّع الكبد، فإنّ السوائل تتجمّع في الأنسجة، مُسببة ما يُدعى الاستسقاء *Edema*.

### المُحافظة على تركيز جلوكوز الدّم

#### بفضل الأنسولين والجلوكاجون

تحصل العصبونات في الدّماع على طاقتها من تحطيم الجلوكوز القادم من بلازما الدّم، بعملية التّنفس الهوائي. ولهذا، من المُهم جدًا عدم انخفاض تركيز الجلوكوز كثيرًا في الدّم، كما يحدث خلال عملية الصوم، أو إجراء التمارين الرياضيّة مدة

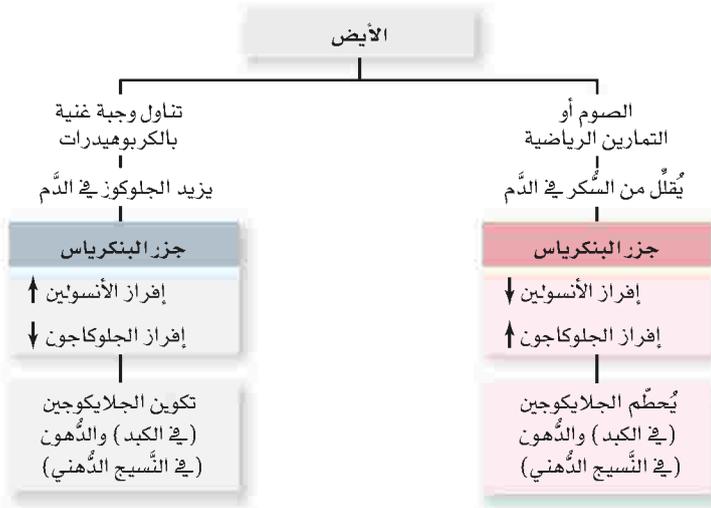
يؤدي كل من الكبد والبنكرياس أدوارًا مهمة أخرى غير إنتاج الأنزيمات الهاضمة. ويُعدّ الكبد من أهم الأعضاء التي تؤدي دورًا في تحطيم المواد السامة. كذلك يقوم البنكرياس بإفراز هرمونات تُنظّم مستوى الجلوكوز في الدّم عن طريق تأثيره جزيئيًا في خلايا الكبد.

### يُعدّل الكبد بعض المواد الكيميائية

#### للمحافظة على الاتزان الداخلي

حيث إنّ المواد الغذائية تنتقل من المعدة والأمعاء مباشرة 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 تُسبب تلفًا للكبد نتيجة الإدمان على الكحول والأدوية.

يعمل الكبد أيضًا على إزالة السُمووم، والمُبيدات، والمواد المُسرطنة، وسموم أخرى، عن طريق تحويلها إلى مواد أقل سمية. من أهم الأمثلة على ذلك، تحويل الكبد مادة الأمونيا السامة التي تُنتجها البكتيريا الموجودة في الأمعاء إلى بولينا، حيث يستطيع الجسم احتواء البولينا بشكل آمن وحملها في الدّم بتراكيز مُرتفعة.



للشكل 18-48

عمل الأنسولين والجلوكاجون. بعد تناول الوجبة، تُحفَّز زيادة إفراز الأنسولين من خلايا بيتا في جزر البنكرياس تكوين الجلايكوجين والدهون. في أثناء الصوم أو أداء التمارين الرياضية، تُحفَّز زيادة إفراز الجلوكاجون من خلايا ألفا في جزر البنكرياس، وانخفاض إفراز الأنسولين تحطُّم الجلايكوجين والدهون (من خلال تفاعلات التحلل المائي).

يُعدُّ الكبد مسؤولاً عن تعديل الجزيئات الكيميائية، مثل السموم والهرمونات الستيرويدية. يتمُّ تنظيم تركيز الجلوكوز في الدم عن طريق هرمونات البنكرياس، والكبد. يُحفَّز الأنسولين تكوين الجلايكوجين والدهون في الكبد. ويُحفَّز الجلوكاجون تحطُّم الجلايكوجين في الكبد، الذي يُطلق بدوره الجلوكوز إلى الدم.

طويلة. وإن من المهم أيضاً عدم ارتفاع تركيز الجلوكوز في الدم إلى مستويات عالية، كما يحدث عند الأشخاص المُصابين بمرض السكري عند عدم تناولهم العلاج، حيث يُسبب ارتفاع السكر في الدم إلى مستويات عالية تلفاً للأوعية.

بعد تناول وجبة غنية بالكربوهيدرات، يقوم الكبد والعضلات الهيكلية بإزالة معظم الجلوكوز الزائد من الدم وخرزته على شكل جلايكوجين Glycogen. تُحفَّز هذه العملية عن طريق هرمون الأنسولين، الذي يُفرز من خلايا بيتا في جزر لانجرهانز البنكرياسية (الشكل 18-48).

عندما يقلُّ تركيز الجلوكوز في الدم، كما هو الحال بين الوجبات، أو خلال الصوم، أو في أثناء التمارين الرياضية، يقوم الكبد بإطلاق الجلوكوز إلى الدم. يتم الحصول على هذا الجلوكوز من تحطيم الجلايكوجين المُخزون في الكبد إلى جلوكوز -6- فوسفات، وتُسمَّى هذه العملية تحلل الجلايكوجين Glycogenolysis. يقوم الكبد بعد ذلك بإزالة مجموعة الفوسفات مُطلقاً جزيء الجلوكوز الحر في الدم. تستقر العضلات الهيكلية إلى الأنزيم الذي نحتاج إليه لإزالة مجموعة الفوسفات هذه، ومع أنَّ العضلات تُعدُّ مخازن للجلايكوجين، إلا أنَّها غير قادرة على إطلاق الجلوكوز إلى الدم. على الرَّغم من ذلك، تستطيع الخلايا العضلية استخدام هذا الجلوكوز مباشرة في عملية إنتاج الطاقة، حيث إنَّ الجلوكوز -6- فوسفات هو ناتج أول تفاعل في عملية تحلل الجلوكوز. إنَّ تحطُّم الجلايكوجين الموجود في الكبد يتمُّ تحفيزه عن طريق هرمون آخر، هو الجلوكاجون، الذي يفرز من خلايا ألفا التابعة لجزر لانجرهانز في البنكرياس (انظر الشكل 18-48).

إذا استمرت عملية الصوم أو إجراء التمارين الرياضية، 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 مدداً طويلة.

## طاقة الغذاء، وإنفاق الطاقة، والمواد الغذائية الضرورية

9-48

”حرق الغذاء“، إما في جهاز يُدعى المُسعَّر الحراري، أو في الجسم، حيث يتمُّ أخذ الغذاء وأكسدهته خلال عملية التَّنفس الخلوي. تتغير كمية السُّعرات المأخوذة بتغيُّر الغذاء، وإنَّ كمية الطَّاقة التي ننفقها تتغيُّر بحسب نمط حياة الفرد.

إنَّ كمية الإنفاق اليومية من الطاقة تتراوح بين 1300 إلى 5000 كيلوسُعر في اليوم اعتماداً على مُعدَّل الأيض القاعدي ومُستوى النُّشاط البدني. وعندما يكون مجموع الكيلوسُعرات المأخوذة أكبر من مُعدَّل الأيض مدةً طويلة، فإنَّ الشَّخص يُراكم كمية من الدهون تكون ضارة لصحته، وتُعرف هذه الحالة بالسُّمنة Obesity. تُوصف السُّمنة في هذه الأيام باستخدام ما يُسمَّى مُؤشِّر كتلة الجسم المتري (Metric body mass index (BMI)). المؤشِّر هو نسبة الطُّول إلى الوزن، التي تُعطي تقديراً لكمية الدهون دون قياسها بشكل مباشر. يُحسب مُؤشِّر كتلة الجسم بقسمة الوزن بالكيلوجرام على مُربَّع الطُّول بالمتر. فإذا كان الرُّقم الناتج أكثر من 30 يعدُّ الشَّخص سميناً. في الولايات المُتحدة، يعاني نحو 34% من الأشخاص البالغين الذين أعمارهم بين 40 و 59 سنة من السُّمنة. ومن بين الرُّجال الذين تبلغ أعمارهم ما بين 40 إلى 59 سنة، فإنَّ 31% تقريباً يصنفون بأنهم سمان. ومن بين النساء اللواتي تبلغ أعمارهنَّ بين 40 إلى 59 سنة فإنَّ 37% تقريباً يُوصفن بالسُّمنة. إذا تمَّ إضافة من هم في أعمار من 20 إلى 40 سنة، فإنَّ نسبة السُّمنة تنخفض قليلاً، لكنها تبقى قريبة من 30%.

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 يُسمَّى مُعدَّل الأيض القاعدي (Basal metabolic rate (BMR)). هذا المعدل ثابت للفرد تقريباً، 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 أيضاً بمستوى النُّشاط 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 الزَّيادة في الطَّاقة المأخوذة ستُسبِّب تراكم الدهون.

إنَّ كمية الطَّاقة الموجودة في الغذاء والمأخوذة تُقاس بالكيلو سعر Kilocalories (واحد كيلوسُعر = 1000 سُعر؛ إنَّ اختصاصيي التَّغذية يستخدمون كلمة سُعر بدلاً من كيلوسُعر). إنَّ كمية الكيلوسُعرات في الغذاء تُحدَّد بكمية الحرارة النَّاتجة عند

## تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغدد الصماء

منذ سنوات عدة، كان الأساس الهرموني والعصبي للشهية لغزاً. بينت التجارب التي مُنعت فيها الفئران من تناول الغذاء (الصوم) أوزيدت تغذيتها أن كمية الغذاء المأخوذة تزيد بعد انتهاء عملية الصوم. وهذا يزيد من سرعة استرجاع الوزن المفقود للحيوانات لتعود إلى القيمة التي كانت تمتلكها قبل الصوم. بعد ذلك يبدأ تناول الغذاء في الانخفاض. يدل هذا على وجود آلية تحكم تربط بين تناول الغذاء والتوازن في الطاقة. تمّ افتراض وجود عامل الشبع *Satiety factor* الهرموني الذي يُنتج من النسيج الدهني، لتفسير هذه الملاحظات. وتمّ أيضاً إثبات أن مناطق في تحت المهاد تتدخل في السلوك الغذائي. وقد عرفت دراسات أجريت على القوارض عدداً من الجينات التي تُسبب السمنة. لقد سمح علم الوراثة الجزيئية باستساخ عدد من هذه الجينات، فأدى هذا إلى رسم نموذج يربط بين تناول الغذاء والتوازن في الطاقة. يتضمّن هذا النموذج إشارات قادمة مُرتبطة بالنسيج الدهني والسلوك الغذائي، وإشارات مُغادرة مُرتبطة بإنفاق الطاقة، وتخزينها، والتكاثر والسلوك الغذائي. وسوف نناقش في البداية الهرمونات التي لها علاقة بذلك، ومن ثمّ نبيّن كيف تعمل هذه الهرمونات في دائرة التحكم سابقة الذكر.

### هرمون ليبتين

إنّ أحد نماذج السمنة عند القوارض، هو الفأر السمين، الذي تسببه طفرة في جين يُسمى *Ob*. فالفئران التي تمتلك أليلات هذا الجين بصفة نقية ومُنتجحة تُصبح سميكة مقارنةً مع الفئران البرية (الشكل 48-19). بعد عزل الجين المسؤول عن هذا الطراز الشكلي أثبتت التجارب أنّ هذا الجين يشفر معلومات لهرمون يُدعى ليبتين *Leptin*. عندما يُحقن هرمون ليبتين في حيوانات تمتلك *ob/ob*، فإنّها تتوقف عن النهم في تناول الغذاء، ولا تُصبح سميكة (انظر الشكل 48-19). لقد بينت هذه التجارب أيضاً أنّ ليبتين هو عامل الشبع، وهو عامل مُهم في عملية التحكم في الشهية. وتمّ عزل جين مُستقبلات ليبتين (*db*) وتبيّن أنّ عملية تصنيع هذه المُستقبلات تحدث في خلايا الدّماغ في تحت المهاد التي لها علاقة بعملية تناول الطاقة.



الشكل 48-19

تأثيرات هرمون ليبتين. كلا الفأرين هنا نقيا الصفة للطفرة المُنتجحة *ob*، التي تُسبب السمنة. يحتوي الجين *ob* على المعلومات اللازمة لإنتاج الهرمون الببتيدي ليبتين. فأر على اليمين تمّ حقنه بليبتين، وخلال أسبوعين، تمّ فقدان 30% تقريباً من وزنه، من دون ظهور أعراض جانبية.

يعتقد الباحثون أنّ ليبتين هو أهم إشارة ترميز في الجزء الوارد من دائرة التحكم لرصد الطاقة، وتناول الغذاء، وإنفاق الطاقة. يُعزى ليبتين من النسيج الدهني استجابة للتغذية، ويتناسب تركيزه طردياً مع السلوك الغذائي وكمية الدهون في الجسم. إنّ قلة تناول الغذاء تقلل من مستوى ليبتين، هذا بدوره يُعطي إشارة للدماغ إلى أن تناول الغذاء أصبح ضرورياً. إنّ تناول الغذاء بعد الصوم يُسبب زيادة سريعة في مستوى ليبتين. إما الجزء المُغادر من هذه الدائرة فهو مُعقّد، ويضمّ التحكم في الطاقة المُنفقة، وتخزين الطاقة، والسلوك الغذائي. ويمكن للتكاثر أن يتأثر كذلك، حيث إنّ التكاثر يُبطل في ظروف المجاعة.

لقد تمّ عزل جين ليبتين من الإنسان، ويبدو أنه يعمل مثل عمله في الفئران. تبيّن الدّراسات الحديثة على الإنسان أنّ نشاط الجين *ob* وتركيز ليبتين في الدّم عالٍ في الأشخاص السمان مقارنةً مع الأشخاص النحاف، وأنّ ليبتين الذي يُفرز من الأشخاص السمان هو طبيعي في معظم حالات السمنة. وقد اقترح أن السمنة في الإنسان تنتج من انخفاض الحساسية لهرمون ليبتين في الدّماغ، لا من انخفاض إنتاجه عن طريق الخلايا الدهنية. إن الأبحاث على ليبتين في الإنسان مُستمرة، حيث يهتم به العلماء الأكاديميون، كما تهتم به الصناعات الدوائية.

### الأنسولين

على الرّغم من أنّ السمنة المُفرطة المرتبطة بطفرة تؤدي إلى فقدان وظيفة جين *ob* تدلّ على أنّ إشارات هرمونية أخرى لا تستطيع التعويض عن ليبتين، إلا أنّ هرمونات أخرى لها دور في السمنة. يدخل الأنسولين في إشارة الشبع، إضافة إلى الليبتين، وينخفض مستوى هذا الهرمون مع الصوم، ويرتفع مع السمنة. وحيث إنّ الأنسولين يؤدي دوراً مُهماً في الحفاظ على تركيز الجلوكوز في الدّم ثابتاً، كما ذكر سابقاً، فإنّ دوره في الدائرة المُتحمكة بتنظيم الطاقة مُعقّد.

### هرمونات القناة الهضمية

تُفرز المعدة مجموعة من الهرمونات التي تتحكم في فسيولوجية الهضم، كما تحدّثنا سابقاً. بعض هذه الهرمونات تدخل في عملية تنظيم تناول الغذاء، حيث إنّها تُفرز بشكل مباشر استجابة لتناول الغذاء، وهو أمر ضروري لدورها في الهضم. يمتلك هرمونا الببتيد المُثبّط المعدي وكوليسيستوكاينين مُستقبلات في تحت المهاد، ويقومان بإرسال إشارات مُثبّطة للدماغ، مثل ليبتين وأنسولين. تتغيّر مُستويات هذين الهرمونين بحسب السلوك الغذائي بطريقة تُشبه ما يحدث لكل من ليبتين وأنسولين.

يملك هرمون المعدة جريلين *Ghrelin* تأثيراً مُضاداً للهرمونات السابقة المُثبّطة للشهية. يمتلك هذا الهرمون مُستقبلات في تحت المهاد، لكنّه يُحفّز تناول الغذاء. هذا الدور تمّ إثباته بدراسات على الجرذان، حيث تبيّن أنّ إعطاء هذه الحيوانات هرمون جريلين مدة زمنية طويلة يؤدي إلى السمنة. يرتفع مستوى هرمون جريلين قبل تناول الغذاء، ويُعتقد أنه يؤدي دوراً عند بداية تناول الغذاء. إنّ أحد علاجات السمنة المُفرطة، هو تخطي المعدة جراحياً، هذا يؤدي إلى نقص مُستوى هذا الهرمون. ويُعتقد أن هذا النقص أحد الأسباب وراء تثبيط الشهية التي نراها مباشرة بعد هذه العملية.

### الببتيدات العصبية

إنّ السيطرة المُغادرة على تناول الغذاء والتوازن في الطاقة هي أقل وضوحاً من السيطرة القادمة التي نُوقشت سابقاً. إنّ المُنظّم المركزي هو تحت المهاد، واثنان من الببتيدات العصبية الدماغية: الببتيد العصبي *Y (Neuropeptide Y)* والهرمون المُحفّز للخلايا الصبغية. هذه الهرمونات هي مُضادة في عملها، حيث يعمل الهرمون الأول على تحفيز تناول الغذاء، أما الثاني فيقلّل منه.

## اضطرابات ناجمة عن تناول الغذاء

أصبحت الاضطرابات الناتجة عن تناول الغذاء في الولايات المتحدة، أكثر شيوعاً في السبعينيات من القرن السابق. إن أكثر هذه الاضطرابات شيوعاً هو فقدان الشهية العصبي Anorexia nervosa، وهي حالة يقوم الأشخاص المتأثرون بها بتجوع أنفسهم بشدة، والشهية الكلبية Bulimia، التي فيها يقوم الأشخاص بعمل استقراغ بعد الأكل، ولهذا يبقى وزنهم ثابتاً. إن 90% إلى 95% ممن يعانون هذه الاضطرابات هم من النساء؛ حيث قدر الباحثون أن 2% إلى 5% من الإناث البالغات، والنساء صغيرات السن في الولايات المتحدة لديهن اضطرابات ناتجة عن تناول الغذاء.

## المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية

### التي لا يستطيع الجسم تصنيعها

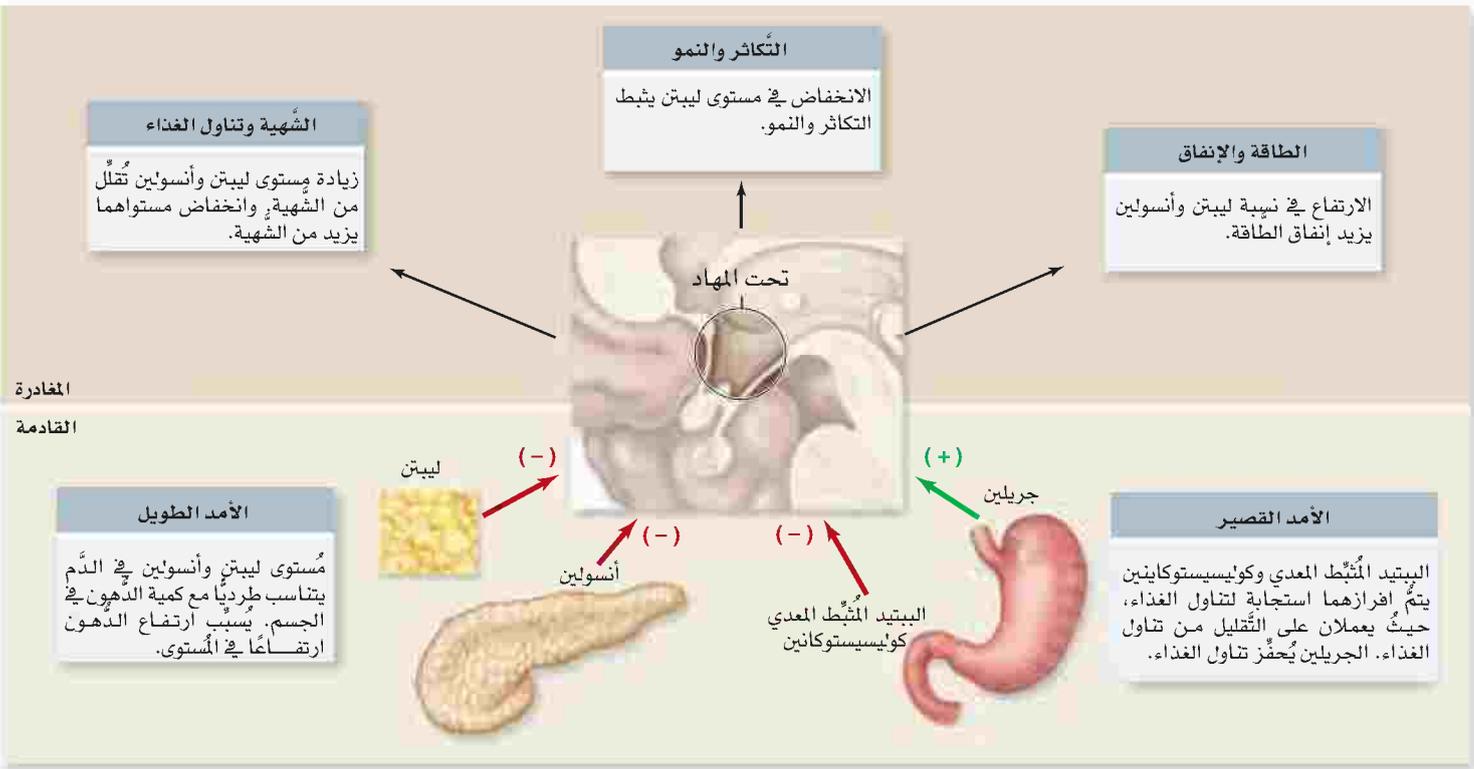
عبر مراحل التطور، فقدت كثير من الحيوانات القدرة على تصنيع بعض المواد التي تؤدي دوراً مهماً في عمليات الأيض لديها. هذه المواد التي لا يستطيع الحيوان تصنيعها، ولكنها ضرورية له، ويجب أن يحصل عليها من غذائه تسمى **المواد الغذائية الأساسية Essential nutrients**.

من هذه المواد الغذائية الأساسية الفيتامينات **Vitamins**، وهي مواد عضوية نحتاج إليها بكميات قليلة جداً. فمثلاً، 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 الشديدة بمرض الأسقربوط، وهو مرض خطير يُسبب تآكل الأنسجة الضامة. ويحتاج الإنسان إلى 13 فيتاميناً مختلفاً على الأقل (الجدول 48-2).

إن الأدلة على ذلك تم الحصول عليها من تجارب أوضحت أن إنتاج الهرمون المحفز للخلايا الصبغية وإفرازه يحفزها ليبتن، وأن حقن الهرمون المحفز للخلايا الصبغية يُثبط تناول الغذاء. وإن فقدان وظيفة مستقبلات الهرمون المحفز للخلايا الصبغية يُسبب السمنة. في المقابل، فإن التعبير عن الببتيد العصبي Y يُنظم سلبياً عن طريق ليبتن، وحقنه يُحفز سلوك تناول الغذاء.

## نموذج لتوازن الطاقة

إن النموذج الحالي لتوازن الطاقة والسلوك الغذائي مُلخص في (الشكل 48-20). يوجه ليبتن وأنسولين تنظيمًا طويل الأمد للجزء القدام من هذه الشبكة من الإشارات. يُفرز ليبتن وأنسولين من النسيج الدهني والبنكرياس على التوالي استجابةً لتأثيرات السلوك الغذائي، وليس استجابةً مباشرة لعملية التغذية نفسها. يؤدي هذا إلى ارتفاع مستوى ليبتن في الدم بنسبة تتناسب طردياً مع كمية النسيج الدهني. المثال الواضح لذلك هو الارتفاع الكبير في مستوى ليبتن في حالة السمنة. يعمل ليبتن وأنسولين على تحت المهاد لتزويد من مستوى الهرمون المحفز للخلايا الصبغية، وتقلل من مستوى الببتيد العصبي Y. يؤدي هذا إلى تقليل الشهية، وزيادة إنفاق الطاقة، ويسمح كذلك بالتكاثر والنمو. يعمل المستوى المنخفض لليبتن وأنسولين على تحت المهاد ليقول من الهرمون المحفز للخلايا الصبغية، ويزيد من مستوى الببتيد العصبي Y. يؤدي هذا إلى زيادة في الشهية وتقليل إنفاق الطاقة. وإذا استمر توفر تركيز قليل من ليبتن، فإن ذلك يؤدي إلى تثبيط التكاثر والنمو. تُفرز هرمونات كوليبيستوكاينين والببتيد المثبط المعدي استجابةً لتناول الغذاء، وتعدّ منظمات قصيرة الأجل للجزء القدام من دائرة التحكم في توازن الطاقة. إن تأثيرها هو مثل ليبتن وأنسولين. يُعدّ هرمون المعدة جريلين أيضاً منظمًا لأمد قصير، حيث يُحفز تناول الغذاء.



الشكل 48-20

التحكم الهرموني في السلوك الغذائي. يقع التحكم الهرموني في السلوك الغذائي تحت سيطرة التحكم طويل الأمد المرتبط بكمية النسيج الدهني، وتحت سيطرة التحكم قصير الأمد المرتبط بفعل التغذية. يتم هذا التحكم عن طريق الجهاز العصبي المركزي. إن أهم منطقة في الدماغ تجز هذا العمل هي تحت المهاد.

يُزوّدنا الغذاء أيضًا بالمعادن الأساسية **Essential minerals** مثل الكالسيوم، والمغنسيوم، والفوسفور، ومواد غير عضوية أخرى، مثل العناصر النادرة *Trace elements* كالخارصين والموليبديوم، التي نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. تحصل الحيوانات على هذه العناصر الضئيلة مباشرة من النباتات أو من الحيوانات التي تتغذى على النباتات.

تعتمد كمية السُعرات المُستهلكة من قبل الجسم على مُعدّل الأيض القاعدي والسُعرات الإضافية المُستهلكة في أثناء التمارين الرياضية. تحدث السمنة 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 ليبتين. يرتبط مُستوى ليبتين 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 يُزوّد الجسم بالأحماض الأمينية والأحماض الدهنية الأساسية التي لا يستطيع تصنيعها.

بعض المواد الغذائية الأساسية نحتاج إليها بكميات أكبر مما نحتاج إليه في حالة الفيتامينات. فمثلًا، الكثير من الفقرات، لا تستطيع تصنيع واحد أو أكثر من العشرين حمضًا أمينيًا. يجب أن يتمَّ الحصول على هذه الأحماض الأمينية الأساسية *Essential amino acids* عن طريق الفم. ويحتاج الجسم إلى 9 أحماض أمينية. فبالنسبة إلى الأشخاص الذين يأكلون الخضراوات فقط يجب أن يختاروا طعامهم بعناية ليحصلوا على الأحماض الأمينية الأساسية. هؤلاء الأشخاص يحتاجون إلى مُضافات غذائية تزوّدهم ببعض الفيتامينات غير الموجودة بكميات كبيرة في النباتات، مثل فيتامين ب.

إضافة إلى ذلك، فقدت الفقرات كلها قدرتها على تصنيع بعض الأحماض الدهنية غير المُشبعة طويلة السلسلة، ولهذا يجب أن يتم الحصول عليها من الغذاء. بالمقارنة، فإنَّ بعض المواد الغذائية الأساسية التي تستطيع الفقرات تصنيعها لا يُمكن أن تصنعها حيوانات أخرى. فمثلًا، تستطيع الفقرات تصنيع الكوليسترول، وهو جزء مهم في تركيب الهرمونات الستيرويدية، ولا تستطيع تصنيعه الحشرات آكلة اللحوم.

الفيتامينات الرئيسية التي يحتاج إليها الإنسان			الجدول 2-48
أعراض العوز	المصدر	الوظيفة	الفيتامين
الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)، وجفاف الجلد.	الخضراوات، مُشتقات الحليب، الكبد.	يدخل في تركيب صبغات العين، ويحافظ على النسيج الطَّلائي.	فيتامين أ (ريتينول)
			مجموعة ب
البري بري، ضعف القلب، الاستسقاء.	الحبوب، اللحوم، البقوليات.	مُرافق أنزيم في إزالة ثاني أكسيد الكربون خلال عملية التَّنفس الخلوي.	ب1
التهاب الجلد وتحطّمه (قروح)، وتهيج العين.	أنواع عدة من الغذاء.	يُشكل جزءًا من مُرافقات الأنزيمات وحاملات الطَّاقة التي تعمل في التَّنفس الخلوي FAD و FMN، والتي تؤدي دورًا في العمليات الأيضية.	ب2 (رايبوفلافين)
البلاجرا (الجلد الخشن)، التهاب الأعصاب، أمراض عصبية.	الكبد، اللحوم، الحبوب.	يُشكل جزءًا من تركيب $NAD^+$ و $NADP^+$	ب3 (نياسين)
نادرة: التَّعب، فقدان التَّناسق الحركي العصبي.	أنواع عدة من الغذاء.	يُشكل جزءًا من تركيب مُرافق الأنزيم-أ، الرابط الأساسي بين تفاعلات أيض الدُّهون والكربوهيدرات.	ب5 (حمض البانتوثينيك)
فقر الدَّم، تشنُّج العضلات، تهيج.	الحبوب، الخضراوات، اللحوم.	مُرافق أنزيمي في كثير من مراحل الأيض للأحماض الأمينية.	ب6 (البريدوكسين)
فقر الدَّم الوبيل (فقر الدم الخبيث).	اللحوم الحمراء، الألبان.	مُرافق أنزيم في إنتاج الأحماض الأمينية.	ب12 (سيانوكوبالامين)
نادرة: الاكتئاب، الغثيان.	اللحوم، الخضراوات.	مرافق أنزيم في صناعة الدُّهون وأيض الأحماض الأمينية	البيوتين
فقر الدَّم، الإسهال.	الخضراوات الخضراء.	مرافق أنزيم في أيض الأحماض الأمينية والأحماض النووية	حمض الفوليك
الإسقربوط، تشنُّج الجلد، الأوعية الدموية.	الفواكه، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء.	أساسي لتكوين الكولاجين، المادة الأسمنتية في العظام، الأسنان، النسيج الضام في الأوعية الدموية؛ يزيد المُقاومة ضد العدوى	فيتامين ج
الكساح، تشوه العظام وتغيُّر شكلها.	مشتقات الألبان، زيت كبد الكود	يزيد من امتصاص الكالسيوم، ويحفِّز تكوُّن العظام	فيتامين د (كالسيفيرول)
نادرة	المارجرين، الحبوب، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	حماية الأحماض الدهنية والغشاء الخلوي من الأكسدة	فيتامين هـ (توكوفيرول)
إمالة زمن تخثُّر الدَّم وحصول نزيف شديد في حالات العوز الشديد	الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	ضروري لتخثُّر الدَّم	فيتامين ك

## 1-48 أنواع أجهزة الهضم

- تُقسّم الحيوانات بحسب مصادر غذائها إلى حيوانات: عاشبة، ولحمة، وخليطة التغذية.
- في اللواسع والديدان المُفلطحة يمتلك التّجويّف الهضمي أو المعدي الوعائي فتحة واحدة (الشكل 1-48).
- سمح الجهاز الهضمي ذو الاتجاه الواحد بوجود مناطق مُتخصّصة ل: البلع، والتجزئة، والهضم الكيميائي، والامتصاص.
- الهضم الكيميائي هو تحطيم جزيئات الغذاء إلى وحدات بنائية صغيرة.
- تتكون القناة المعدية المعوية من: الفم، والبلعوم، والمرىء، والمعدة، والأمعاء الدقيقة والغليظة، والمذرق أو المُستقيم (الشكل 3-48).
- تمتلك القناة المعدية المعوية أربع طبقات (الشكل 4-48).

## 2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

- يعكس التّخصّص في الأجهزة الهضمية طبيعة معيشة المخلوق الحي.
- تمتلك الكثير من الفقريات أسناناً لتحطيم الغذاء. وتمتلك الطيور قانصةً تحتوي حصى تساعد على طحن الغذاء إلى جزيئات صغيرة.
- أسنان الثدييات تعكس عاداتها الغذائية (الشكل 5-48).
- عندما يدخل الغذاء إلى الفم، تبدأ الغدد اللعابية بإفراز اللعاب الذي يعمل على ترطيب الغذاء، ويسهّل من انزلاقه، ويحتوي اللعاب على أنزيم الأميليز.
- تبدأ عملية البلع إرادياً، وتستمر بشكل غير إرادي (الشكل 8-48).

## 3-48 المرىء والمعدة: بداية الهضم

- يُغادر الغذاء المُبتلع البلعوم، ويدخل إلى المرىء ومن ثم يكمل طريقه إلى المعدة، حيث يُخزّن، وتبدأ عملية الهضم هناك.
- تدفع الحركة الناتجة عن الانقباضات العضلية المُتأخمة، أو الحركة الدودية، لقمة الغذاء إلى المعدة.
- في المعدة، يُمزج الغذاء مع حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين غير النشط، الذي يُنشط عند انخفاض درجة الأحماض (الشكل 10-48).
- يتحوّل مُولد الببسين إلى الببسين، وهو أنزيم فعّال يُحطّم البروتينات.
- تُقرز الخلايا الجدارية العامل الداخلي الذي يُحفّز امتصاص فيتامين B<sub>12</sub>.
- تعمل درجة الأحماض المُنخفضة للمعدة على تغيير شكل البروتينات وطبيعتها في الغذاء.
- إنّ الغذاء المهضوم جزئياً والممزوج مع العصارة المعدية، المسمى الكايموس، ينتقل عبر صمام البواب إلى الأمعاء الدقيقة.
- إنّ الإصابة ببكتيريا هيليكوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori* تُضعف بطانة المعدة، وتسمح للمعدة بتكوين القرحة.

## 4-48 الأمعاء الدقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

- يحدث الهضم النهائي للكربوهيدرات، والدهون، والبروتينات ومُعظم الامتصاص في الأمعاء الدقيقة.
- 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 الدقيقة (الشكل 11-48).
- تتضمن الأعضاء المُساعدة للهضم البنكرياس، والكبد، وكيس الصفراء (الشكل 12-48).
- يُمرز البنكرياس الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات.
- تشتت أملاح الصفراء الدهون إلى كرات صغيرة.
- يُمرز الكبد العصارة الصفراوية، ويخزنها في كيس الصفراء.
- تنتقل الأحماض الأمينية والسكريات أحادية التسكر إلى الخلايا الطلائية عن طريق النّقل النّشط، والنّقل المُيسّر (الشكل 13-48).

- تتحطّم الدهون إلى أحماض دهنية وجليسرول أحادي، وتنتشر إلى داخل الخلايا الطلائية، ثم تتجمّع على شكل كيلومايكرونات.
- تدخل الكيلومايكرونات إلى الجهاز الليمفي، ومن ثمّ تنتقل إلى الجهاز الدّوري (الشكل 13-48).
- تنتقل المواد الغذائية المُمتصة إلى الكبد من خلال الوريد البابي الكبدي.

## 5-48 الأمعاء الغليظة: التخلّص من الفضلات

- تلتقي الأمعاء الدقيقة مع الغليظة عند نقطة التقاء تركيبين مختزلين: الأعور والزائدة الأعورية (الشكل 14-48).
- يتّم امتصاص القليل من الماء، وفيتامين ك، والأيونات في الأمعاء الغليظة.
- الوظيفة الرّئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات.
- يُخزّن البراز في المُستقيم حتى يُطرح إلى خارج الجسم.
- تمتلك مُعظم الثدييات المُستقيم، في حين تمتلك مُعظم الفقريات تجويّفاً يُدعى المذرق، تلتقي فيه قنوات الجهاز: البولي، والتناسلي، والهضمي.

## 6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

- لا تستطيع مُعظم الحيوانات هضم السليلوز، لكن بعض أنواع البكتيريا والأوليات التي تعيش في القناة الهضمية تُساعد على هضم السليلوز (الشكل 16-48)
- تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات مُقسمة بشكل متسلسل إلى: الكرش، والشبكة، وذات التلافيف، والمنفحة.
- يُعالج الغذاء في النّهاية في الكرش، وهو غرفة النّخمر التي تحتوي على البكتيريا والأوليات (الشكل 15-48).
- في بعض الحيوانات آكلة النباتات، يتّم هضم السليلوز باستخدام المخلوقات الدقيقة في الأعور الذي يقع بعد المعدة.
- للاستفادة القصوى من المواد الغذائية التي تنتج عن نشاط المخلوقات الدقيقة في الأعور، تقوم القوارض والأرنبات بإعادة ابتلاع برازها.
- تقوم بعض الحيوانات بهضم الشمع بمُساعدة المخلوقات الدقيقة.

## 7-48 التّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

- تُنسق أنشطة القناة الهضمية عن طريق الجهاز العصبي، وجهاز الغُد الصماء (الشكل 17-48 والجدول 1-48).
- في المعدة، يُحفّز البروتين إفراز هرمون جاسترين، الذي يقوم بدوره بتحفيز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين.
- تقوم هرمونات الاثنا عشر بتثبيط انقباضات المعدة، وتمنع الكايموس من الدّخول إلى الاثنا عشر.
- يُحفّز الكايموس ذو المحتوى الدّهني العالي إفراز كوليستيرستوكاينين والببتيد المُثبّط المعدي، ويحفّز الكايموس الحمضي إفراز سكرتين.
- يُحفّز الكوليستيرستوكاينين إفراز أنزيمات البنكرياس وانقباض كيس الصفراء. في حين يُحفّز سكرتين إفراز البيكربونات.

## 8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

- يؤدّي البنكرياس والكبد دوراً أكبر من إفراز الأنزيمات الهاضمة.
- يعمل الكبد على إزالة السُّمية، وتنظيم مستوى الهرمونات الستيرويدية، وإنتاج بروتينات بلازما الدّم.
- تُنظّم الهرمونات البنكرياسية، أنسولين وجلوكاجون، مستوى الجلوكوز في الدّم، وتصنع الجلايكوجين، الذي يُخزّن في الكبد.

## 9-48 طاقة الغذاء، إنفاق الطّاقة والمواد الغذائية الضرورية

- يُزوّد تناول الغذاء الجسم بمصدر الطّاقة والمواد الأولية.
- مُعَدّل الأيض القاعدي هو أقل كمية طاقة تُستهلك في ظروف الرّاحة.
- يُنظّم تناول الغذاء عن طريق هرمونات، ليبتن وأنسولين، وهرمونات المعدة، والبيبتيدات العصبية (الشكل 20-48).
- المواد الغذائية الأساسية لا يُمكن تصنيعها في جسم الإنسان (الجدول 2-48).

## أسئلة مراجعة

9. الوظيفة الرئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات على شكل مواد صلبة

(البراز) لإخراجها من الجسم. يتم ذلك:

أ. بإضافة خلايا أخرى من الطبقة المخاطية.

ب. بامتصاص الماء.

ج. بإفراز الأملاح.

د. كل هذه طرق تستخدمها الأمعاء الغليظة لتقوم بهذا العمل.

10. الطريقة التي لا تستخدمها الفئريات لزيادة القيمة الغذائية للغذاء الذي تتناوله

هي:

أ. اجتراره وإعادة هضمه.

ب. تناول البراز مرة أخرى.

ج. إضافة المعادن من الدم إلى الغذاء.

د. زيادة طول سطح القناة الهضمية ومساحتها.

11. تساعد المخلوقات الدقيقة على الهضم والامتصاص عن طريق:

أ. هضم السليلوز.

ب. إنتاج الجلوكوز.

ج. تصنيع فيتامين ك.

د. (أ) و (ج).

12. افترض أنك التحقت بمديرية الشرطة بعد تخرُّجك في كلية الطب. وكان عملك

هو دراسة التأثير المحتمل لتعرُّض الجهاز الهضمي للسموم. العضو الذي يعدُّ

مكانًا لتعديل السموم ومعالجتها هو:

أ. الاثنا عشر.

ب. الكبد.

ج. البنكرياس.

د. كيس الصفراء.

13. يؤدي \_\_\_\_\_ و \_\_\_\_\_ أدوارًا

مهمة في عملية الهضم عن طريق إنتاج مواد كيميائية نحتاج إليها لهضم

البروتينات، والدهون، والكربوهيدرات.

أ. الكبد؛ البنكرياس.

ب. الكبد؛ كيس الصفراء.

ج. الكليتان؛ الرائدة الأعورية.

د. البنكرياس؛ كيس الصفراء.

14. عمل الأنسولين هو زيادة مستوى الجلوكوز في الدم عن طريق:

أ. تحلل الجلايكوجين.

ب. تحفيز إنتاج الجلايكوجين.

ج. تكوين الجلايكوجين.

د. تحفيز أخذ الخلايا للجلوكوز.

15. في إحدى حلقات الثَّلَافِزِ الطبية، سمعت عن شخص يتناول الغذاء دون توقف.

أشار البرنامج إلى وجود سرطان في الدماغ وراء هذا السلوك. الجزء من الدماغ

المسؤول عن التحكم في السلوك الغذائي، ويمكن أن يكون مكان السرطان لدى هذا

الشخص هو:

أ. قشرة المخ.

ب. المخيخ.

ج. الفص الخلفي من الدماغ.

د. تحت المهادر.

### أسئلة تحدُّ

1. تمتلك كثير من الطيور حوصلة، وعلى الرغم من ذلك عدد قليل من الثدييات

يملك ذلك. اقترح سببًا لهذا الاختلاف بين الطيور والثدييات.

2. افترض أنك تريد أن تطور دواء لعلاج السمنة اعتمادًا على هرمون ليبتين. أي

جزء من جسم الإنسان يُفرز ليبتين؟ ماذا يعمل هذا الهرمون؟ هل الدواء الذي

تريد تطويره يجب أن يزيد أو يُقلل مستوى ليبتين في الدم؟ هل يمكن أن يكون لهذا

الدواء أثر في أجهزة الجسم الأخرى؟

3. كيف تربط بين الإدمان على الكحول والمُخدِّرات، وانخفاض تركيز البروتينات

في البلازما، وانخفاض إنتاج العصارة الصفراوية؟

### اختيار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تُعدُّ الأمعاء في العواشب \_\_\_\_\_ مُقارنَةً بأمعاء

باللواحم.

أ. أطول.

ب. أقصر.

ج. مُمتلئة من ناحية الطول.

د. أقل النفاثًا.

2. واحدة من الوظائف الآتية لا تُعدُّ من وظائف الجهاز الهضمي:

أ. البلع.

ب. الهضم (ميكانيكي وكيميائي).

ج. الامتصاص.

د. كل ما ذكر 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.

ج. المريء كثير العضلات.

د. طعام الطيور لا يحتاج إلى طحن لهضمه.

4. يختلف هضم الدهون عن هضم الكربوهيدرات والبروتينات في:

أ. يحدث هضم الدهون في الأمعاء الدقيقة، في حين يحدث هضم البروتينات

والكربوهيدرات في المعدة.

ب. يتم امتصاص الدهون إلى الخلايا على شكل أحماض دهنية وجليسرول

أحادي، ومن ثمَّ يُعدَّل ليتمَّ امتصاصه؛ أما الأحماض الأمينية والجلوكوز فلا

يُحدث لها تعديل إضافي بعد هضم الكربوهيدرات والبروتينات.

ج. تدخل الدهون إلى الدَّورة الكبدية البابية، في حين تدخل البروتينات

والكربوهيدرات المهضومة إلى الجهاز الليمفي.

د. يتمَّ امتصاص الدهون المهضومة في الأمعاء الغليظة، في حين يتمَّ امتصاص

البروتينات والكربوهيدرات المهضومة في الأمعاء الدقيقة.

5. على الرغم من الاعتقاد السائد أن المعدة هي اللاعب الرئيس في عملية الهضم،

فإنَّ معظم الهضم الكيميائي يتمُّ في:

أ. الفم.

ب. الرائدة الأعورية.

ج. الاثنا عشر.

د. الأمعاء الغليظة.

6. بعد أن يتمَّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية من خلال الطبقة المخاطية

في الأمعاء، الجلوكوز والأحماض الأمينية:

أ. تُمتصُّ مباشرة إلى الدَّورة الجهازية.

ب. يُبنى الجلايكوجين والبيبتيدات قبل أن تنطلق إلى خلايا الجسم.

ج. تُنقل مباشرة إلى الكبد عبر الوريد الكبدية البابية.

د. تُحطَّم مرة أخرى عن طريق العصارة الصفراوية قبل إطلاقها إلى الدم.

7. تتخصَّص الأمعاء الدقيقة في الامتصاص؛ لأنها:

أ. آخر جزء من القناة الهضمية، وتحفظ بالغذاء مدة طويلة.

ب. تمتلك امتدادات تُشبه الأكياس على طولها، وتقوم هذه الامتدادات بجمع

الغذاء.

ج. لا تمتلك مخرجًا لتصريف محتوياتها، 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 الدهون / الجهاز الليمفي.

ب. نقل الجلوكوز / الجهاز الليمفي.

ج. نقل الأحماض الأمينية / الجهاز الدوري.

د. جميع ما ذكر صحيح.



## الجهازان: الدوري والتنفسي

### The Circulatory and Respiratory Systems

#### مقدمة

كل خلية في جسم الحيوان يجب أن تتبادل المواد الغذائية مع البيئة المحيطة. في المخلوقات أحادية الخلية، يحدث هذا التبادل مباشرة عبر الغشاء الخلوي مع البيئة الخارجية. أما في المخلوقات الحية متعددة الخلايا، فتكون معظم الخلايا غير متصلة مع البيئة الخارجية. ولهذا، يجب أن تعتمد على أجهزة متخصصة للنقل والتبادل. وعلى الرغم من أن هذه الأجهزة تساعد على نقل كميات كبيرة، فإن خصائص النقل عبر الغشاء تبقى كما هي. كثير من التكيفات البنائية والتشريحية زادت مساحة السطح المستخدم في عملية النقل في المملكة الحيوانية. ولهذا، يتم إشباع حاجات الخلايا جميعها. إن السطح البيئي الواقع بين الهواء من البيئة الخارجية والدم في رئة الثدييات يعطي مثلاً جيداً على زيادة الفعالية مع زيادة مساحة السطح. عند حدوث التنفس، تنتقل بلايين جزيئات الأكسجين عبر 80 متراً مربعاً من أغشية الحويصلات إلى الشعيرات الدموية. في هذا الفصل، سنناقش الجهازين الدوري والتنفسي، وهما الجهازان اللذان يعملان على الدعم المباشر لأجهزة الجسم الأخرى وأنسجته.

- الرئتان في الثدييات زادت مساحة السطح بشكل كبير.
- جهاز التنفس في الطيور جهاز تدفق عالي الكفاءة.

#### 10-49 تراكيب التهوية وآلياتها

- تركيب الرئة ووظيفتها تدعم الدورة التنفسية.
- تعتمد فعالية التهوية على السعة الرئوية ومعدل التنفس.
- التهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي.
- الأمراض التنفسية التي تعيق تبادل الغازات.

#### 11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

- الصبغات التنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله.
- يُشكّل الهيموجلوبين احتياطياً جيداً من الأكسجين.
- يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة.
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات.

#### سوجز المفاهيم

#### 1-49 الأجهزة الدورية في اللاقريات

- الأجهزة الدورية المفتوحة تُحرّك السوائل في اتجاه واحد.
- الأجهزة الدورية المغلقة تدفع السوائل أو تحركها في دورة مغلقة.

#### 2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- طُوّرت الأسماك جهازاً دورياً فعّالاً بالتزامن مع وجود الخياشيم.
- في البرمائيات ومعظم الزواحف، احتاجت الرئة إلى دورة دموية منفصلة.
- تمتلك الثدييات، والطيور، والثماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تماماً.

#### 3-49 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدموية

- تقود الدورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي.
- تتشعب الشرايين والأوردة من مناطق الجسم المختلفة وإليها.
- يمكن قياس ضغط الدم الشرياني.
- انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذات إثارة ذاتية الإيقاع.

#### 4-49 خصائص الأوعية الدموية

- الأوعية الدموية الكبيرة مكونة من أربع طبقات.
- الشرايين والشريينات تطورت لتحمل الضغط.
- تُشكّل الشعيرات الدموية شبكة ضخمة لتبادل المواد.
- تمتلك الأوردة والوريدات عضلات أقل في جدرانها.
- الجهاز الليمفاوي مفتوح في اتجاه واحد.
- الأمراض القلبية الوعائية تؤثر في جهاز النقل.

#### 5-49 تنظيم تدفق الدم وضغطه

- الجهاز العصبي يسرّع أو يبطئ معدل ضربات القلب.
- يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد.
- منعكس مستقبلات الضغط يحافظ على الاتزان الداخلي لضغط الدم.
- تنظيم حجم الدم عن طريق الهرمونات.

#### 6-49 أجزاء الدم (مكونات الدم)

- بلازما الدم هي السائل بين الخلوي.
- تتضمن العناصر المُشكّلة للخلايا والصفائح الدموية.
- العناصر المُشكّلة تُنتج من خلايا جذعية.
- تخثر الدم مثال على سلسلة من التفاعلات الأنزيمية (الشلال الأنزيمي).

#### 7-49 تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

- يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأغشية.
- عظمت إستراتيجيات تطويرية انتشار الغازات.

#### 8-49 الخياشيم، والتنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

- الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير الناضجة.
- الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللاقريات.
- خياشيم الأسماك العظمية مغطاة بالغطاء الخيشومي.
- يحتاج التنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر.
- نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل.

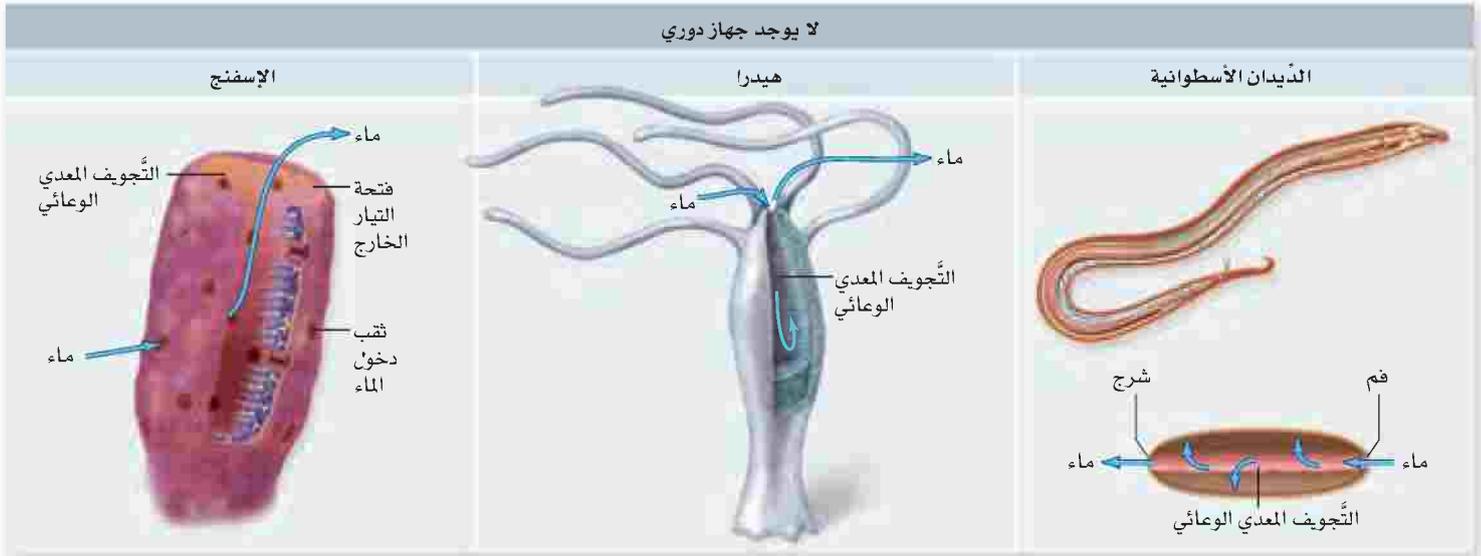
#### 9-49 الرئتان

- التنفس بالهواء يستفيد من الضغط الجزئي للغازات.
- رئت البرمائيات والزواحف امتدادات مُخصصة من القناة الهضمية.

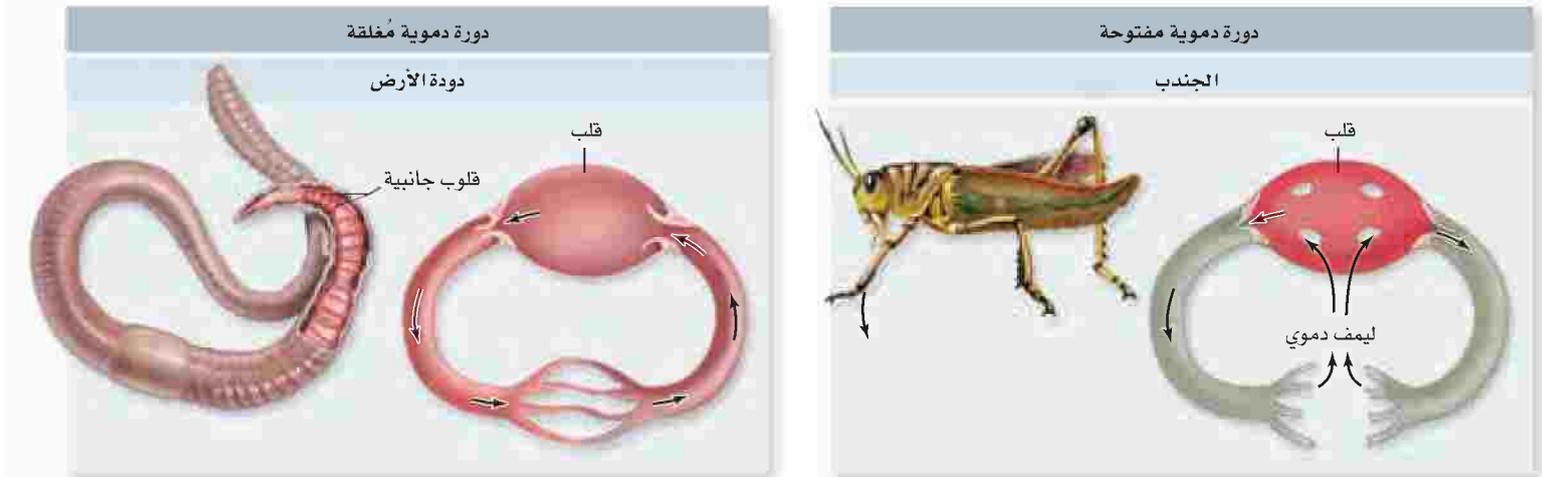
## الأجهزة الدورية في اللافقرات

السوائل الموجودة في تجويف الجسم للنقل. إن معظم هذه اللافقرات صغيرة، أو طويلة ونحيفة. ولهذا، تحدث عندها عملية دوران جيدة عن طريق حركة أجسامها ضد هذه السوائل، التي تكون على اتصال مباشر مع الأنسجة والأعضاء الداخلية. أما الحيوانات الكبيرة التي تمتلك أنسجة يبلغ سمكها عدداً من الطبقات، فإن كثيراً من هذه الخلايا تكون بعيدة عن السطح أو التجويف الهضمي، لتستطيع عمل تبادل للمواد بشكل مباشر. بدلاً من ذلك، فقد طوّرت هذه الحيوانات جهازاً دورياً يحتوي على سائل داخلي ينقل الأكسجين والمواد الغذائية من البيئة الخارجية والتجويف الهضمي إلى خلايا الجسم المختلفة.

تعتمد طبيعة الجهاز الدوري في اللافقرات على حجم المخلوق وتعقيده وطبيعته. في الإسفنجيات ومعظم اللاسعات، يُستخدم الماء من البيئة الخارجية بوصفه سائلاً دورياً، حيث تمرر الإسفنجيات الماء عبر مجموعة من القنوات في أجسامها، وتقوم الهيدرا واللاسعات الأخرى بتدوير الماء من خلال التجويف المعوي الوعائي Gastrovascular cavity (الشكل 49-11). وحيث إن الجدار المُكوّن لجسم الهيدرا يتكون من طبقتين من الخلايا، فإن كل طبقة تكون على اتصال إما مع البيئة الخارجية، أو مع التجويف المعوي الوعائي. تستخدم الحيوانات اللافقرية كاذبة السيلوم (الديدان الأسطوانية، والعجليات)



أ.



ج.

ب.

الشكل 49-1

الأجهزة الدورية في المملكة الحيوانية. أ. الإسفنجيات (الجزء الأيسر) لا تمتلك جهازاً دورياً منفصلاً. تستخدم المياه الدائرة عدداً من الثقوب لدخول الماء وتقباً واحداً لخروج الماء. التجويف المعوي الوعائي للهيدرا (الجزء الأوسط) يُستخدم بوصفه جهازاً هضمياً ودورياً، يوصل هذا التجويف المواد الغذائية مباشرة إلى الخلايا النسيجية عن طريق الانتشار من التجويف الهضمي. الديدان الأسطوانية (الجزء الأيمن) رفيعة بما يكفي لتجعل القناة الهضمية تُستخدم أيضاً بوصفها جهازاً دورياً. تحتاج الحيوانات الكبيرة إلى جهاز منفصل لنقل المواد الغذائية إلى الأنسجة والفضلات بعيداً عنها. ب. في الدورة الدموية المفتوحة للحشرات، يُضخ الليمف الدموي من القلب الأنبوبي إلى تجاويف في جسم الحشرة؛ ثم يعود الليمف الدموي إلى الأوعية الدموية ليُعاد ضخه. ج. في الدورة الدموية المغلقة لدودة الأرض، يبقى الدم الذي يضخه القلب داخل مجموعة من الأوعية التي تُعيد إلى القلب. تمتلك اللافقرات كلها جهازاً دورياً مغلقاً.

بعض اللاقريات، مثل رأسيات القدم الرخوية والديدان (انظر الفصل الـ34)، ومُعظم الفقريات تمتلك جهازًا دوريًا مغلَقًا.

في الديدان الحلقية مثل دودة الأرض، ينقبض الوعاء الظهري بشكل مُتتابع ومُستمر، ليعمل عمل مضخة، فيُدفع الدَّم من خلال خمسة شُرَيَّات صغيرة، التي تعمل أيضًا بوصفها مضخات، إلى الوعاء البطني الذي ينقل بدوره الدَّم إلى النّاحية الخلفية حتى يعود في النّهاية إلى الوعاء الظهري. يتفرع من كلّ شريان أوعية صغيرة تُزوّد أنسجة دودة الأرض بالأكسجين والمواد الغذائية، وتخلصها من نواتج الفضلات.

لقد أدت حاجات المخلوقات الكبيرة والمُعقّدة إلى نقل المواد الغذائية والفضلات من الخلايا جميعها وإليها، إلى تطور أجهزة دورية. في اللاقريات، تُضخّ الأجهزة الدورية المفتوحة الليمف الدموي إلى الأنسجة، حيث يصبّ بعد ذلك في تجويف مركزي. تقوم أجهزة الدوران المغلقة بتحرك السائل الدوّري في حلقة مغلقة من المنطقة الضّيقة وإليها، مثل القلب.

## الأجهزة الدورية المفتوحة تحرك السوائل في اتجاه واحد

يُقسم الجهاز الدوّري إلى جهازين دوريين: مفتوح، ومغلَق. في الجهاز الدوّري المفتوح **Open circulatory system** مثل الأجهزة الموجودة في الرّخويات، ومفصليات الأرجل (49-1ب)، لا فرق بين السائل الدوّري والسائل خارج الخلوي في الأنسجة. هذا السائل يُطلق عليه الليمف الدموي (هيموليمف) **Hemolymph**.

في الحشرات، يُضخّ أنبوب عضلي، أو القلب **Heart**، الليمف الدموي خلال شبكة من القنوات والتجاويف في الجسم. يُصبّ هذا السائل بعد ذلك في التجويف المركزي.

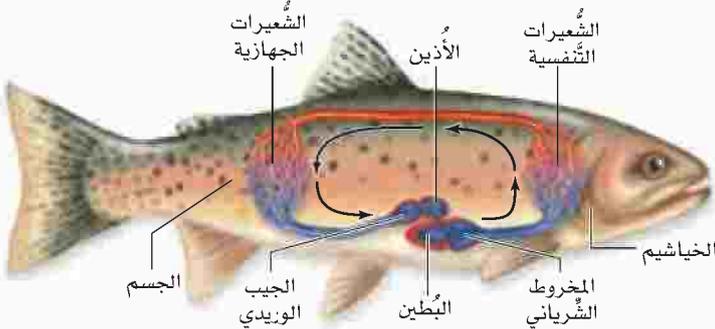
## الأجهزة الدورية المغلقة تدفع السوائل

### أو تحركها في دورة مغلقة

في الجهاز الدوّري المغلَق **Closed circulatory system**، يوجد الدَّم، أو السائل الدوّري، دائمًا في أوعية دموية تنقله من القلب وإليه (الشكل 49-1ج).

## الأجهزة الدورية في الفقريات

2-49



الشكل 49-2

القلب والدورة الدموية للأسماك. رسم تخطيطي لقلب السمكة، يبيّن التراكيب على التوالي: (جيب وريدي؛ أذنين؛ بطين؛ مخروط شرياني) التي تُشكّل حجرتي ضخ. يُضخّ الدَّم عن طريق البطين إلى الخياشيم، ومن ثمّ إلى الجسم. الدَّم الفني بالأكسجين يظهر باللون الأحمر؛ والدَّم قليل الأكسجين يظهر باللون الأزرق.

يؤدي هذا إلى بقاء اندفاع الدَّم من الخياشيم إلى بقية أجزاء الجسم، ومن ثم يُقلّل من توصيل الأكسجين إلى الأنسجة.

## في البرمائيات ومعظم الزواحف، احتاجت الرئة

### إلى دورة دموية مُنفصلة

إنّ وجود الرئة في البرمائيات تطلّب وجود تغيّر في طبيعة الدورة الدموية فيها، حيث طوّرت هذه المخلوقات دورة أخرى. بعد أن يتم ضخّ الدَّم من القلب خلال الشرايين الرئوية إلى الرئة، فإنها لا تذهب مباشرة إلى أنسجة الجسم المُختلفة، ولكنها تعود عن طريق الأوردة الرئوية إلى القلب. يُغادر الدَّم القلب مرة أخرى ليذهب إلى الأنسجة المُختلفة. يُدعى هذا النظام الدورة المُزدوجة **Double circulation**: حيث تضم الدورة الرئوية **Pulmonary circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب والرئة، والدورة الجهازية **Systemic circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب وبقية أجهزة الجسم.

أدت زيادة حجم الجسم وتعقيد الفسيولوجي في الحيوانات، إلى الحاجة لزيادة مساحة السطح لاستقبال المواد الغذائية والأكسجين، وإزالة الفضلات وثاني أكسيد الكربون من الأنسجة ذات الكتلة المتزايدة. لقد طوّرت الفقريات تكيفات كبيرة، حيث ربطت ما بين الجهازين الدوّري والتنفسي، وبذلك سمحت بتطور أجسام كبيرة قادرة على العيش على اليابسة.

## طورت الأسماك جهازًا دوريًا فعالًا بالتزامن

### مع وجود الخياشيم

يُعتقد أنّ أصول الفقريات من الحليات كانت تمتلك قلبًا أنبوبيًا كبيرًا، مُشابهًا لذلك الموجود الآن في السُّهيم (انظر الفصل الـ35). لقد كان القلب عبارة عن منطقة مُتخصّصة من الشريان البطني تحتوي على عضلات أكثر من بقية الشرايين؛ وتنقبض هذه المنطقة بشكل أمواج انقباضية دودية بسيطة.

إنّ تطور الخياشيم لدى الأسماك يحتاج إلى مضخة أكثر فعالية. ولهذا، فإنّ الأسماك طوّرت قلبًا ذا عُرف حقيقية قابلة للانقباض. يتكوّن قلب السمكة بشكل رئيس من أنبوب يحتوي على أربعة تراكيب مُرتبة واحدة تلو الأخرى، تُشكّل هذه التراكيب غرفتين أو حجرتين (الشكل 49-2). إنّ التراكيبين الأوليين - الجيب الوريدي **Sinus venosus** والأذنين **Atrium** - شكّلا الحجرة الأولى؛ في حين شكّلا الاثنان المُتبقيان، البطين **Ventricle** والمخروط الشرياني **Conus arteriosus**، الحجرة الثّانية. يبدأ الانقباض بداية بالجيب الوريدي، ثم الأذنين، ثم البطين، ثم المخروط الشرياني.

على الرغم من تغيّر مواقع هذه التراكيب في الفقريات، فإن تسلسل الانقباضات يبقى ثابتًا. في الأسماك، تبدأ السيالات الكهربائية الانقباض في الجيب الوريدي؛ في الفقريات الأخرى. وتبدأ السيالات الكهربائية في تركيب مُشابه له يُدعى العقدة الجيبية الأذينية **(SA) Sinoatrial node**.

بعد انتقال الدَّم من المخروط الشرياني 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 مُحدّدًا واحدًا هو هبوط ضغط الدَّم بشكل كبير عند مروره في الشعيرات الدموية في الخياشيم.

## الدورة الدموية في البرمائيات

إن أفضل تصميم، هو انتقال الدم المحمل بالأكسجين من الرئة مباشرة إلى الأنسجة، بدلاً من أن يتم خلطه في القلب مع الدم غير المحمل بالأكسجين العائد من الجسم. للتقليل من هذا الخلط؛ طُوِّرت البرمائيات تركيباً للحد من ذلك (الشكل 49-3). أولاً، لقد تم فصل الأذنين إلى حجرتين: الأذين الأيمن يستقبل الدم غير المحمل بالأكسجين من الدورة الدموية الجهازية، والأذين الأيسر يستقبل الدم المحمل بالأكسجين من الرئة. ومن ثم، فإن هذين النوعين من الدم لا يتم اختلاطهما.

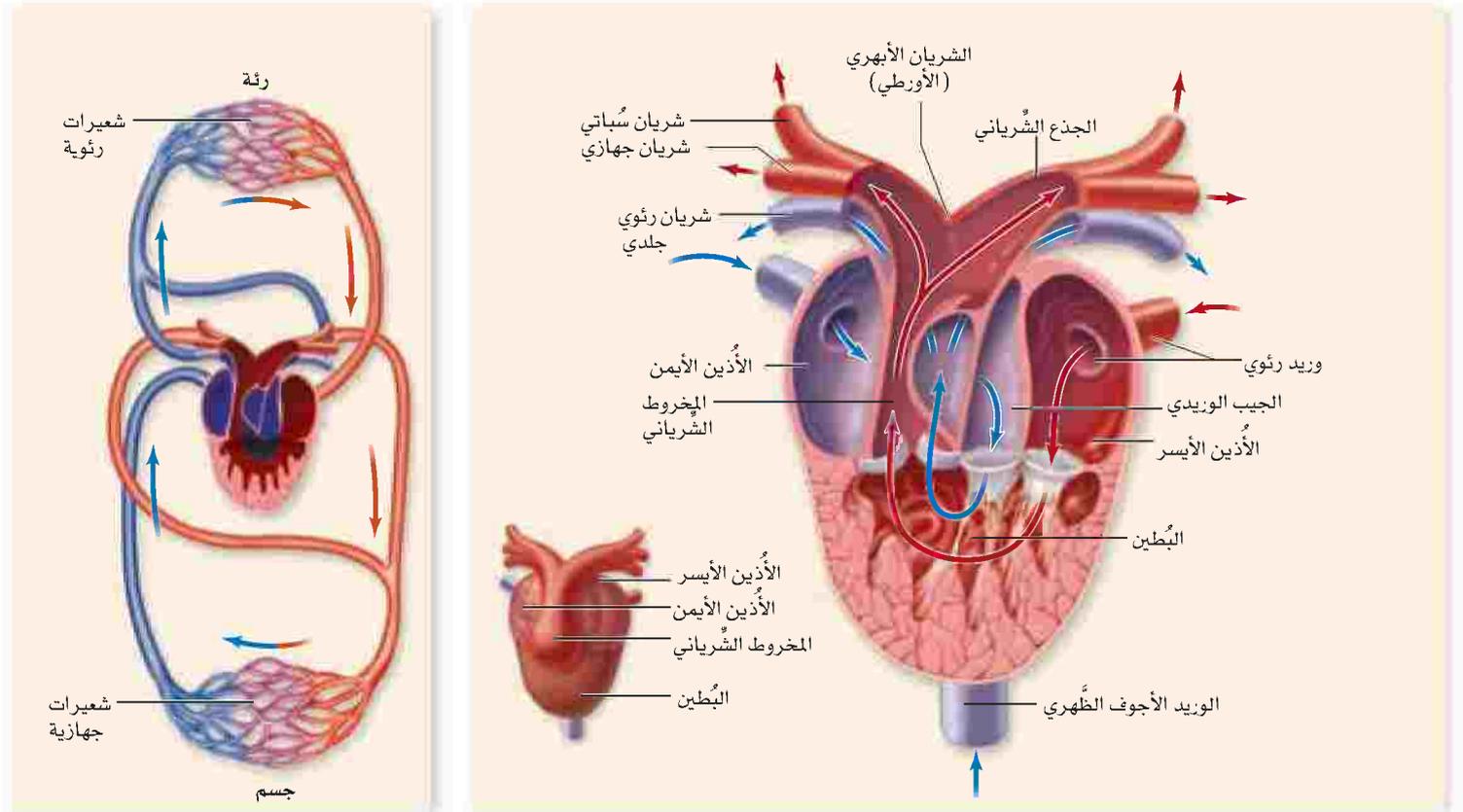
ولأن قلب البرمائيات يحتوي على بطين واحد، فإن فصل الدورة الرئوية عن الدورة الجهازية يكون غير كامل. يقلل من هذا الاختلاط في البطين قنوات داخلية تصنعها نتوءات في جدار البطين. لقد تم فصل المخروط الشرياني جزئياً عن طريق حاجز يوجه الدم غير المحمل بالأكسجين إلى الشريان الرئوي، والدم المحمل بالأكسجين إلى الشريان الأبهر، أي الشريان الرئيس في الدورة الجهازية. تستطيع البرمائيات التي تعيش في الماء الحصول على أكسجين إضافي عن طريق الجلد. ومن ثم، تمتلك هذه البرمائيات دورة رئوية-جلدية *Pulmocutaneous* تُرسل الدم إلى الرئة والجلد. يوجد التنفس الجلدي أيضاً في الكثير من الزواحف المائية، مثل السُلحفا المائية.

## الدورة الدموية في الزواحف

لقد أُضيفت تعديلات أخرى إلى القلب للتقليل من خلط الدم المحمل بالأكسجين، وغير المحمل بالأكسجين في الزواحف. إضافة إلى احتواء الزواحف على أذنين مُنفصلين، فإنها تمتلك حاجزاً يقسم البطين جزئياً إلى قسمين. يكون هذا الفصل كاملاً في واحدة من رتب الزواحف، التماسيح، التي تمتلك بطينين مُنفصلين تماماً (انظر الجزء اللاحق). ومن التغيرات الأخرى على الدورة الدموية في الزواحف، اندماج المخروط الشرياني في جذوع الشرايين الكبيرة المغادرة من القلب.

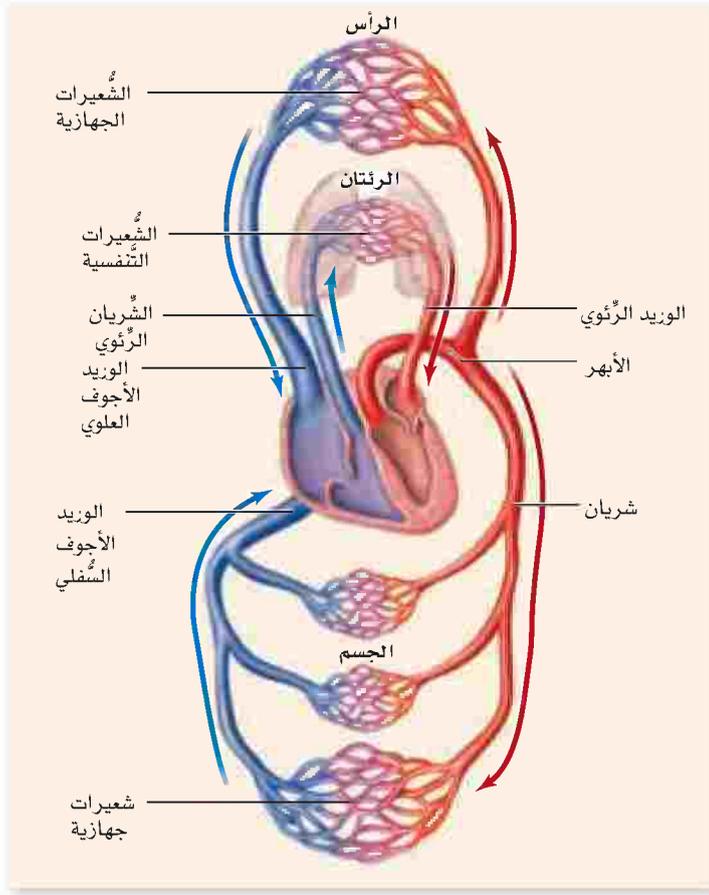
## تمتلك الثدييات والطيور والتماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تماماً

تمتلك الثدييات، والطيور، والتماسيح قلباً بأربع حجرات، يكون فيها كل من الأذنين والبطينين مُنفصلين تماماً (الشكل 49-4). يستقبل الأذين الأيمن الدم غير المحمل بالأكسجين من أنحاء الجسم المختلفة، ويصبه في البطين الأيمن، حيث يضخه البطين الأيمن إلى الرئة. يستقبل الأذين الأيسر الدم المحمل بالأكسجين من الرئة، ويصبه في البطين الأيسر، الذي يضخه بدوره إلى بقية الجسم.

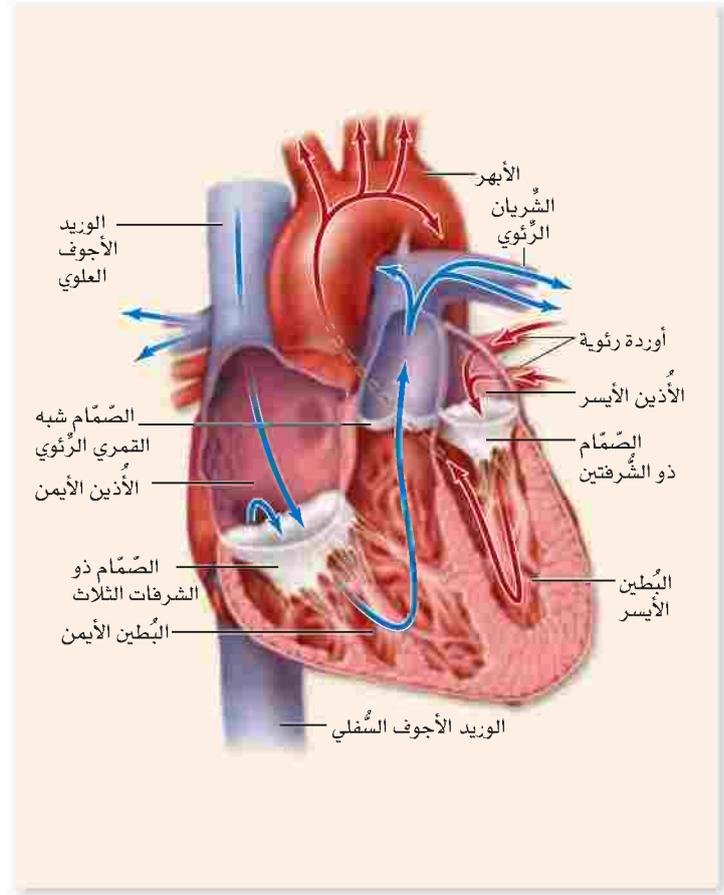


## الشكل 49-3

القلب والدورة الدموية للبرمائيات. أ. يمتلك الضفدع قلباً ذا ثلاث حجرات: أذنين وبطين واحد، وهو يضخ الدم إلى الرئتين والجسم. ب. على الرغم من احتمالية الخلط، فالدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين (الخطوط الحمراء والزرقاء، على التوالي) يختلط بشكل قليل عند ضخه إلى الرئتين والجسم. يحدث تزويد الدم بالأكسجين أيضاً عن طريق تبادل الغازات عبر الجلد.



ب.



أ.

#### الشكل 49-4

القلب والدورة الدموية في الثدييات والطيور. أ. طريق مرور الدم خلال القلب ذي الأربع حجرات. ب. يستقبل الجزء الأيمن من القلب الدم منزوع الأكسجين، ويضخه إلى الرئتين؛ في حين يستقبل الجزء الأيسر من القلب الدم المحمل بالأكسجين، ويضخه إلى الجسم. بهذه الطريقة، تبقى الدورة الدموية الرئوية منفصلة بشكل كامل عن الدورة الجهازية.

منفصلة في الطيور والثدييات، على الرغم من بقاء أجزاء من أنسجته في جدار الأذين الأيمن. هذه الأنسجة، أي العقدة الجيبية الأذينية، لا تزال المكان الذي تنشأ منه نبضات القلب، كما سيوضح هذا لاحقاً.

تمتلك معظم الفقريات جهازاً دورياً مغلقاً. يُعد قلب السمكة أنبوباً مُعدلاً، يتكون من حجرتين، حيث يُضخ الدم من القلب إلى الخياشيم، ثم يُوزع إلى بقية الجسم. تمتلك البرمائيات والزواحف دورتين - دورة رئوية وأخرى جهازية - تُرسل الأولى الدم إلى الرئة، في حين تُرسل الأخرى الدم إلى بقية أنحاء الجسم. وحيث إن هذه الفقريات تمتلك بطيناً واحداً، فإن بعض الخلط يحدث بين الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين. في الطيور والثدييات والثماسيح، يتم فصل البطينين بشكل كامل، ولا يحدث خلط بين الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.

القلب في هذه الفقريات ذات الدورتين. يمتلئ الأذنان بالدم، وينقبضان معاً في وقت واحد، طارحين ما يملكانه من الدم إلى البطينين. ينقبض أيضاً البطينان في الوقت نفسه دافعين الدم إلى الدورة الرئوية والدورة الجهازية.

يُعتقد أن وجود جهاز دوري يمتلك دورتين دمويتين في الثدييات والطيور مهم لتطور الحيوانات ذات الدم الحار، حيث تحتاج إلى دورات ذات كفاءة عالية لدعم مُعدلات الأيض المرتفعة التي تحتاج إليها هذه الحيوانات للحفاظ على درجة حرارة أجسامها الداخلية ثابتة حول نقطة معينة.

بقي الجيب الوريدي، خلال عملية تطور قلب الفقريات، يعمل بوصفه صانع خطو، وهو مكان تكوّن السيالات العصبية التي تُسبب نبضات القلب. وعلى الرغم من أن الجيب الوريدي شكّل حجرة رئيسة بقلب الأسماك، فقد اختزل من ناحية الحجم في البرمائيات، واختزل أكثر في الزواحف. لا يوجد الجيب الوريدي على شكل حجرة

## القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدُموية

بما يقارب 80%. إنَّ انقباض الأذنين بعد ذلك يُكَمِّل الـ 20% المُتبقية من الثمانين مللترًا، في المُعدَّل، التي يستطيع كلُّ من البطينين استقبالها في حالة الرَّاحة للشَّخص. تتم هذه الأحداث عندما يكون البطينان في حالة الانبساط، وتُسمَّى هذه الفترة من الرَّاحة الانبساط البطيني Diastole.

بعد فترة تلكؤ قليلة، ينقبض البطينان، وتُسمَّى هذه الفترة من الانقباض الانقباض البطيني Systole. إنَّ الانقباض في كلِّ بطين يزيد من الضَّغط الدَّاخلي في كلِّ حجرة، مُسبِّبًا إغلاقًا قويًّا للصَّمامات الأذينية البطينية (صوت «لَب»)، مانعًا الدَّم من الرَّجوع إلى الأذنين. بعد إغلاق الصَّمامات الأذينية البطينية مباشرةً، يرتفع الضَّغط في البطينين مُسبِّبًا فتح الصَّمامات نصف القمرية ليخرج الدَّم إلى الأنظمة الشَّرْيانية. بعد ارتخاء البطينين، يمنع إغلاق الصَّمامات نصف القمرية رجوع الدَّم إلى البطينين (صوت «دَب»).

### تتشعب الشرايين والأوردة

#### من مناطق الجسم المُختلفة وإليها

تتقلُّ الشَّرْيان الرُّئوية Pulmonary arteries اليمنى واليسرى الدَّم غير المحمل بالأكسجين من البطين الأيمن إلى الرئتين اليسرى واليمنى. وكما ذكرنا سابقًا، فإنَّ الأوردة الرُّئوية Pulmonary veins تعيد الدَّم المحمل بالأكسجين من الرئتين إلى الأذين اليسر من القلب.

الأبهر Aorta وتشعباته جميعها شرايين جهازية، تحمل الدَّم المحمل بالأكسجين من البطين اليسر إلى أجزاء الجسم كله. الشَّرْيان التَّاجية Coronary arteries هي أول التفرعات من الأبهر؛ حيث تزوِّد هذه الشَّرْيان عضلات القلب بالدَّم المحمل بالأكسجين (الشكل 49-5 ب). تتفرَّع الشَّرْيان الجهازية الأخرى من القوس الأبهرى فوق القلب والجزء الهابط والعابر لتُجوِّف الصُّدري والبطني.

يعود الدَّم قليل الأكسجين، من أعضاء الجسم المُختلفة إلى القلب عن طريق الأوردة الجهازية. تُصب هذه الأوردة في النَّهاية في وريدين رئيسين: وريد أجوف علوي Superior vena cava، ووريد أجوف سفلي يجمع الدَّم من الأجزاء العلوية، ووريد أجوف سفلي

كما ذكرنا سابقًا، يمر القلب في التَّدبيات، والطُّيور، والثَّماسيح بدورتين انقباضيتين: انقباض أحد الأذنين لإرسال الدَّم إلى البطين، وانقباض أحد البطينين لإرسال الدَّم إلى الدُّورة الرُّئوية أو الجهازية. هذان الانقباضان، إضافة إلى فترة الرَّاحة بينهما، يُشكِّلان الدُّورة القلبية Cardiac cycle التي تُشكِّل النَّبضة القلبية.

### تقود الدُّورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي

يمتلك القلب زوجين من الصمامات (الشكل 49-5). أحد هذه الأزواج، الصمامات الأذينية البطينية Atrioventricular (AV) valves، تُحافظ على اتجاه تدفق الدَّم من الأذنين إلى البطينين. يُدعى الصَّمام الأذيني البطيني الموجود على الجهة اليمنى من القلب الصَّمام ثلاثي الشُّرفات Tricuspid valve، والصَّمام الموجود على الجهة اليسرى الصَّمام ثنائي الشُّرفات Bicuspid or Mitral valve. الرُّوج الآخر من الصمامات، يُسمَّى الصمامات نصف القمرية (أو نصف هلالية) Semilunar valves، تسمح بمرور الدَّم من البطينين إلى الأنظمة الشَّرْيانية. الصَّمام الرُّئوي Pulmonary valve يقع عند مخرج البطين الأيمن، أما الصَّمام الأبهرى Aortic valve فيقع عند مخرج البطين الأيسر. تُفتح هذه الصَّمامات، وتُغلق عند مرور القلب بالدُّورة القلبية. يُسبب إغلاق هذه الصَّمامات صوت القلب "لَب دَب" الذي يُسمع باستخدام سماعة الطبيب.

يعود الدَّم إلى القلب المُستريح من خلال أوردة تُصب في الأذنين الأيمن والأيسر. عندما يمتلئ الأذنين، يرتفع الضَّغط الدَّاخلي، ويُسبب ذلك فتح الصَّمامات الأذينية البطينية، ويتدفق الدَّم إلى البطينين. يؤدي هذا إلى امتلاء البطينين

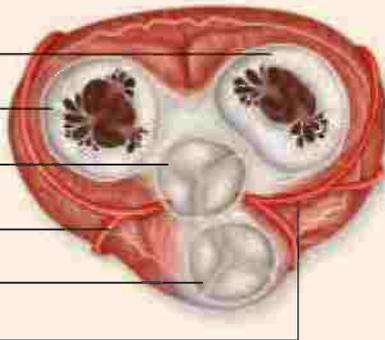
### الشكل 49-5

صمامات القلب والدُّورة التَّاجية. أ. الصَّمامات الأربعة للقلب مُوضَّحة في هذا الشَّكل، وتبدو الصمامات الأذينية -البطينية مفتوحة (اليسر)، وكذلك الصَّمام الأبهرى والرُّئوي مفتوحان (الأيمن). تمنع هذه الصَّمامات عودة الدَّم إلى الخلف (رجوع الدَّم) في أثناء عمل القلب. ب. أول التفرعات من الشريان الأبهر هو الشَّرْيان التَّاجية التي تمد القلب بالدَّم. يعود الدَّم مباشرة إلى القلب عبر الأوردة التَّاجية.



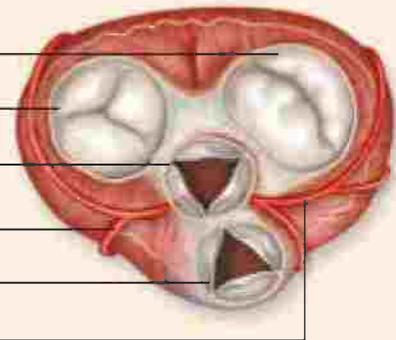
الخلفي

الصَّمام الأذيني البطيني  
اليسر (مفتوح)  
الصَّمام الأذيني البطيني  
الأيمن (مفتوح)  
الصَّمام الأبهرى  
(مُغلق)  
الشَّرْيان التَّاجي  
الأيمن  
الصَّمام الرُّئوي  
(مُغلق)  
الشَّرْيان التَّاجي  
اليسر



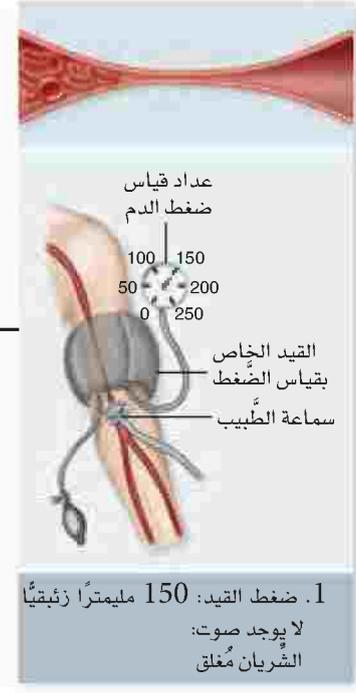
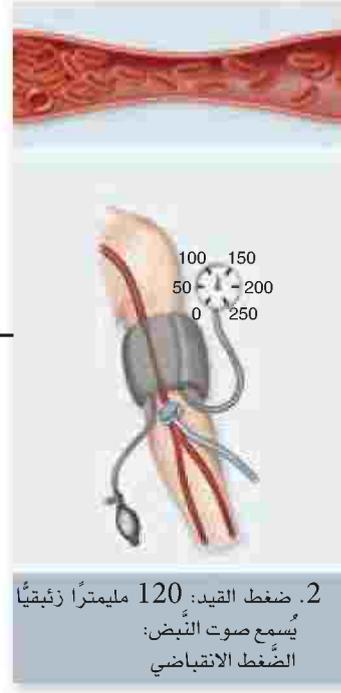
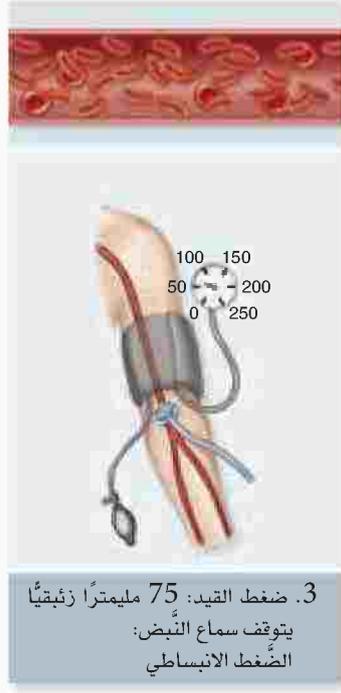
الأمامي

الصَّمام الأذيني البطيني  
اليسر (مُغلق)  
الصَّمام الأذيني البطيني  
الأيمن (مُغلق)  
الصَّمام الأبهرى  
(مفتوح)  
الشَّرْيان التَّاجي  
الأيمن  
الصَّمام الرُّئوي  
(مفتوح)  
الشَّرْيان التَّاجي  
اليسر



## الشكل 49-6

قياس ضغط الدم. يتم ربط القيد الخاص بقياس ضغط الدم بشكل مُحكم؛ لكي يُمنع تدفق الدم عبر الشريان العضدي. بعد تقليل الضغط في هذا القيد، يُصبح ضغط الدم الانقباضي أكبر من ضغط القيد، ولهذا يُسمع النبض باستخدام سماعة الطبيب. يُسجل الضغط عند هذه النقطة بوصفه ضغطاً انقباضياً، تخفيض الضغط في القيد تدريجياً، يقل تشوّه الأوعية الدموية، فيختفي الصوت، ويعود تدفق الدم الصامت. الضغط الانبساطي هو الضغط الذي يتوقف عنده سماع الصوت.



يُقاس ضغط الدم بجهاز، يُسمى المضغاط (جهاز قياس ضغط الدم) *Sphygmomanometer*، عن طريق الشريان العضدي الموجود في الجزء الداخلي للذراع، فوق الكوع (الشكل 49-6). تُلف قطعة قماش تشبه القيد على الجزء العلوي للذراع بشكل جيد، وتنفخ لمنع تدفق الدم إلى الجزء السفلي للذراع. عند تخفيف الضغط تدريجياً في قطعة القماش (القيد)، نبدأ سماع نبضات بسماعة الطبيب، وهذا بسبب مرور الدم في الشرايين. في اللحظة التي يبدأ فيها سماع الصوت، تُؤخذ القراءة، ويدل ذلك على قمة الضغط في الشريان، أو **ضغط الانقباض Systolic pressure**، وهو ناتج عن انقباض البطينين. عند زيادة ارتخاء القيد، لا يكون هناك عائق لتدفق الدم، لهذا يتوقف سماع النبضات. وتُشير هذه النقطة إلى أقل ضغط أو **ضغط الانبساط Diastolic pressure**. عندها، يكون البطينان في حالة ارتخاء.

يكتب ضغط الدم بوصفه نسبة الضغط الانقباضي إلى الضغط الانبساطي، وللشخص الطبيعي في العشرينيات من عمره، يكون ضغط الدم تقريباً 120 / 75 (تُقاس بالمليمتري الزئبقي، mmHg). إذا زاد هذا الرقم على 150 ملليمتراً زئبقياً بالنسبة إلى الضغط الانقباضي، أو زاد على 90 ملليمتراً للضغط الانبساطي، فإن هذا يشير إلى ارتفاع ضغط الدم **Hypertension**.

### انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذاتية الإيقاع

تحفز إزالة الاستقطاب الغشائي انقباض الخلايا القلبية، كما يحدث في الخلايا العضلية الأخرى (انظر الفصل الـ 44 و 47). تقوم الخلايا العصبية القادمة من العصبونات الحركية بإزالة الاستقطاب، في العضلات الهيكلية. يمتلك القلب، بالمقارنة مع الخلايا العضلية الهيكلية، خلايا عضلية متخصصة لديها قابلية "الإثارة الذاتية" تدعى أليافاً ذاتية الإيقاع **Autorhythmic fiber**، وتستطيع تكوين خلايا عصبية على فترات منتظمة دون الحاجة إلى تنشيط عصبي.

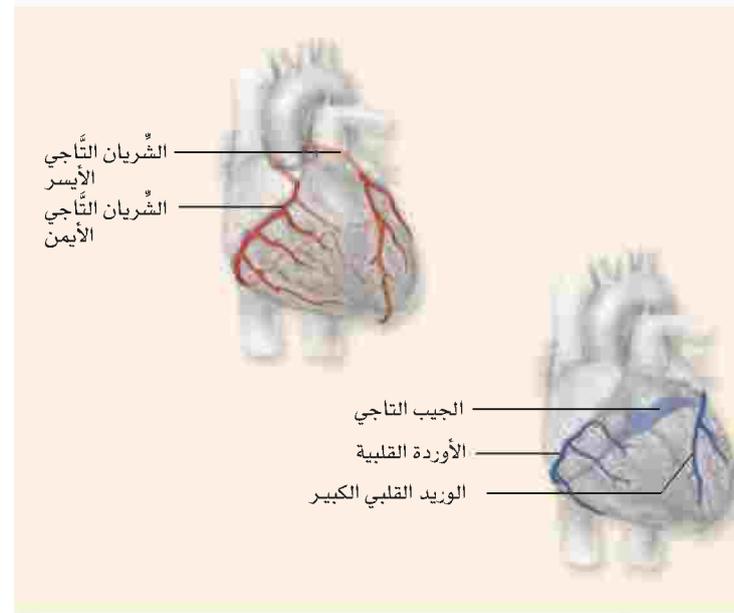
المُعدة الجيبية الأذينية أهم مجموعة من الخلايا ذاتية الإيقاع، وقد تم وصفها في السابق (الشكل 49-7). تقع هذه المُعدة في جدار الأذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوّن خلايا عصبية تلقائية بمعدل عالٍ مقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأخرى. سبب الخلايا العصبية التلقائية هو التدفق

**Inferior vena cava**، يجمع الدم من الأجزاء السفلية. تصب هذه الأوردة في الأذين الأيمن، فتكتمل بذلك الدورة الدموية الجهازية.

يتسبب الضغط المتولد عن الانقباض البطني في تدفق الدم في الشرايين، والشعيرات الدموية، والأوردة. ويجب على البطينين الانقباض بقوة كافية لتحريك الدم عبر الجهاز الدوري كاملاً.

### يمكن قياس ضغط الدم الشرياني

ينتقل الضغط المتولد بعد انقباض البطينين إلى الشرايين بعد أن يفتح الصمام الأبهر. إن النبض المحسوس عند معصم اليد أو الرقبة سببه تغيرات في الضغط، حيث تتمدد الشرايين المرنة أو تتقلص مع تدفق الدم فيها. يستخدم الأطباء عادةً ضغط الدم مؤشراً عاماً يدل على سلامة الجهاز القلبي الوعائي، حيث إن ظروفاً متنوعة تُسبب زيادة أو نقصاً في ضغط الدم.



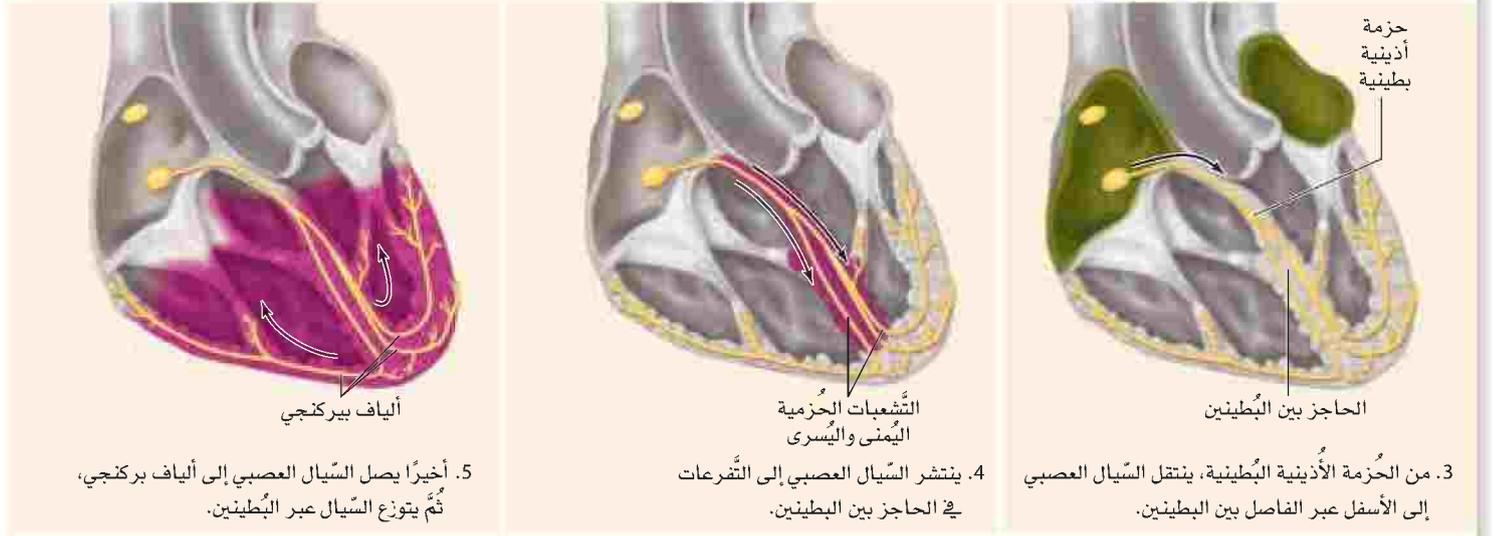
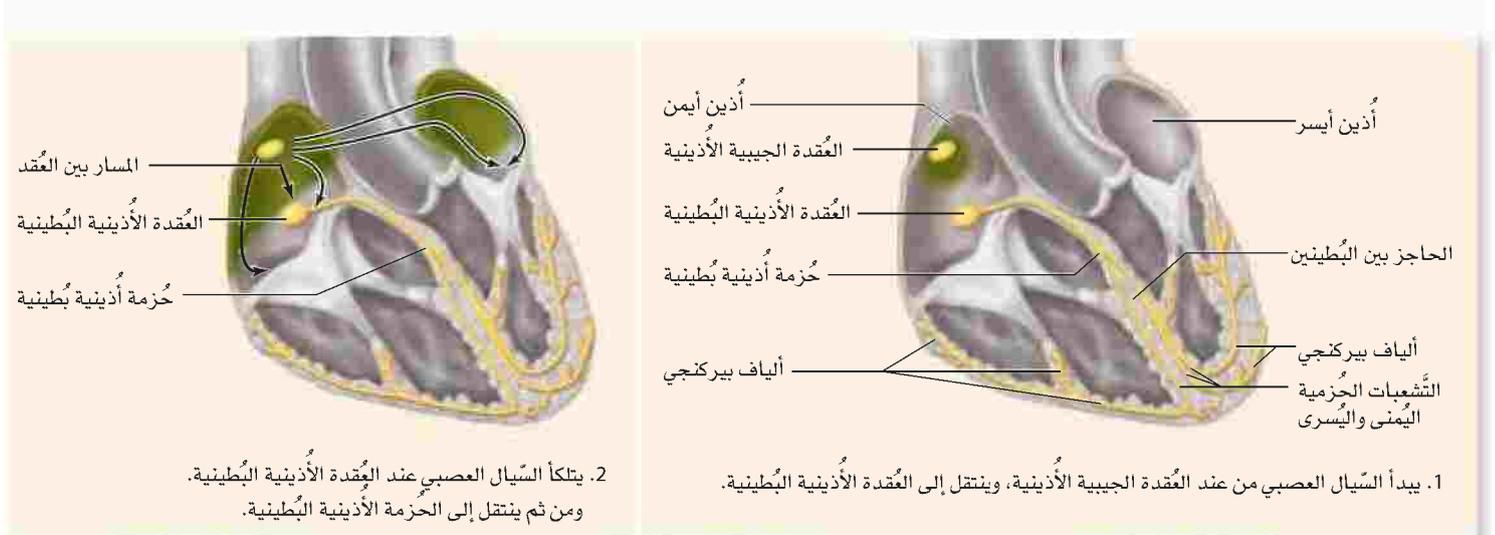
ب. الدورة التاجية في القلب.

تنتشر بسرعة من خلية عضلية إلى أخرى على شكل موجة تُغلف كلاً من الأذنين؛ الأيمن والأيسر في الوقت نفسه تقريباً. إن هذا الانتقال السريع لإزالة الاستقطاب ممكن الحدوث بسبب وجود ألياف توصيل مُتخصّصة، وبسبب اتصال الخلايا العضلية مع بعضها من خلال الأقراص البينية *Intercalated disks* (انظر الفصل الـ 43).

تفصل صفيحة من النسيج الضام الأذنين عن البطينين، وتمنع انتشار السيالات العصبية عبر الألياف العضلية من الأذنين إلى البطين. تعمل العقدة الأذينية البطينية بوصفها طريقاً وحيداً لمرور إزالة الاستقطاب وتوصيله من الأذنين إلى البطينين. تقلل الألياف المكوّنة للعقدة الأذينية البطينية سرعة توصيل إزالة الاستقطاب،

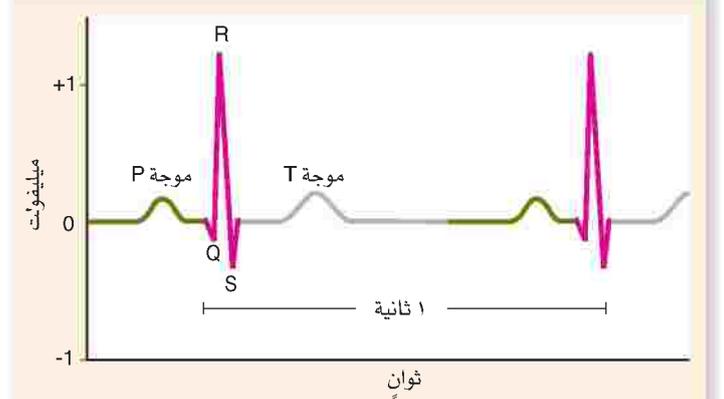
المُستمر لأيونات الصوديوم إلى داخل الخلية الذي يعمل على إزالة الاستقطاب. عند وصول جهد العتبة، يحدث السيال العصبي. عند انتهاء السيال العصبي، يكون الكميون الغشائي (جهد الغشاء) أقل من شدة العتبة، وتعود العملية لتبدأ من جديد. تُكوّن العقدة الجيبية الأذينية سيالاً عصبياً كل 0.6 ثانية، وهذا يعادل ما يقارب 100 نبضة في الدقيقة. وكما سنرى لاحقاً في هذا الفصل، فإن الجهاز العصبي الذاتي يستطيع تغيير هذا المعدل.

تنتقل إزالة الاستقطاب من هذه العقدة عبر طريقين: الأول إلى الألياف العضلية القلبية للأذنين الأيسر. والثاني إلى الأذنين الأيمن، ومن ثم إلى العقدة الأذينية البطينية (AV) *Atrioventricular (AV) node*. عندما تنشأ إزالة الاستقطاب،



### الشكل 49-7

مسار التهيّج الكهربائي في القلب. الأحداث التي تتم في أثناء انقباض القلب تتماشى مع قياسات النشاط الكهربائي في التخطيط الكهربائي للقلب (ECG). إزالة الاستقطاب/ انقباض الأذنين يظهران باللون الأخضر في الأعلى، ويقابلان الموجة P من مخطط القلب الكهربائي (وهي أيضاً باللون الأخضر). إزالة الاستقطاب/ انقباض البطينين يظهران باللون الأحمر، ويقابلان الموجة QRS من المخطط الكهربائي للقلب (باللون الأحمر أيضاً). الموجة T في المخطط الكهربائي للقلب تقابل إعادة استقطاب البطينين. تُعطى إعادة استقطاب الأذنين بالموجة QRS ومن ثم، فهي لا تظهر.



مُقلَّلةً بذلك انقباض البطين بمقدار 0.1 ثانية. ويسمح هذا التأثير للأذين بإتمام عملية الانقباض وطرح ما يحويه من دم قبل أن يبدأ البطين بالانقباض.

بعد ذلك، تنتقل إزالة الاستقطاب بشكل سريع إلى البطين عبر شبكة من الألياف تُسمى الحزمة الأذينية البطينية **Atrioventricular bundle**، أو حزمة هس **Bundle of His**. تنتقل إزالة الاستقطاب بعد ذلك من هذه الألياف إلى **ألياف بيركنجي Purkinje fibers**، التي تحفز انقباض الخلايا العضلية القلبية في كل من البطينين الأيمن والأيسر بشكل مباشر، مسببة انقباضها في الوقت نفسه.

إن تحفيز الخلايا العضلية القلبية يُسبب تكوين جهد الفعل بها، الذي يؤدي بدوره إلى انقباض هذه الخلايا. يتم التحكم في عملية الانقباض هذه عن طريق الكالسيوم ونظام تروبونين/ تروبوميوسين بشكل مشابه لما يحدث في العضلة الهيكلية (انظر الفصل الـ 47)، لكن شكل جهد الفعل في الخلايا العضلية القلبية مختلف عنه في خلايا العضلة الهيكلية. يتبع فترة الصعود التي يُسببها تدفق أيونات الصوديوم عبر قنوات، تفتح وتُغلق مُعتمدة على التغير في فرق الجهد حول الغشاء، فترة ثبات في إزالة الاستقطاب التي تسمح بحدوث انقباض دائم. إن سبب هذه الفترة يعود إلى فتح قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها وإغلاقها على التغير في فرق الجهد حول الغشاء. يُسبب استمرار تدفق الكالسيوم من الخارج استمراراً 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 تدفق الكالسيوم نحو السيتوبلازم، وهذا يُسبب انقباضاً مُستديماً. يُزال الكالسيوم من السيتوبلازم عن طريق مضخة في الشبكة الأندوبلازمية تُشبه تلك الموجودة في العضلات الهيكلية، وعن طريق نواقل إضافية

على غشاء الخلية، تقوم بضخ الكالسيوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلوي. يُمكن تسجيل النشاط الكهربائي للقلب من السطح الخارجي للجسم عن طريق أقطاب توضع على الأطراف والصدر. يُسمى هذا التسجيل **التخطيط الكهربائي للقلب Electrocardiogram (ECG)**، الذي يُبين إزالة الاستقطاب أو إعادته لخلايا القلب خلال الدورة القلبية (انظر الشكل 49-7). تُسبب إزالة الاستقطاب انقباض القلب، وتُسبب إعادة الاستقطاب ارتخاءه.

تنتج القمة الأولى في التخطيط، P، من إزالة الاستقطاب الحاصلة في الأذينين، وترتبط هذه القمة بانقباضهما، وتُعبّر القمة الثانية، QRS عن إزالة الاستقطاب في البطينين؛ في خلال هذه الفترة، ينقبض البطينان (الانقباض البطيني). القمة الأخيرة، T، تُعبّر عن إعادة استقطاب البطينين؛ وفي هذه الفترة يحدث ارتخاء البطينين.

تتكوّن الدورة القلبية من مرحلتين: مرحلة انقباضية وأخرى انبساطية؛ ينقبض البطين عند المرحلة الانقباضية، ويرتخي عند المرحلة الانبساطية. تنشأ أمواج إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية في الأذين الأيمن، وتُحفز هذه الأمواج انقباض الأذينين في البداية، ومن ثم البطينين. يستمر الانقباض مدة أطول في العضلات القلبية منها في العضلات الهيكلية بسبب وجود قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها على التغير في فرق الجهد حول الغشاء، التي تضيف المزيد من الكالسيوم إلى السيتوبلازم، ومن ثم تجعل الانقباض يستمر مدة طويلة. التخطيط الكهربائي للقلب يتبع إزالة الاستقطاب الذي يحدث خلال الدورة القلبية.

## خصائص الأوعية الدموية

4-49

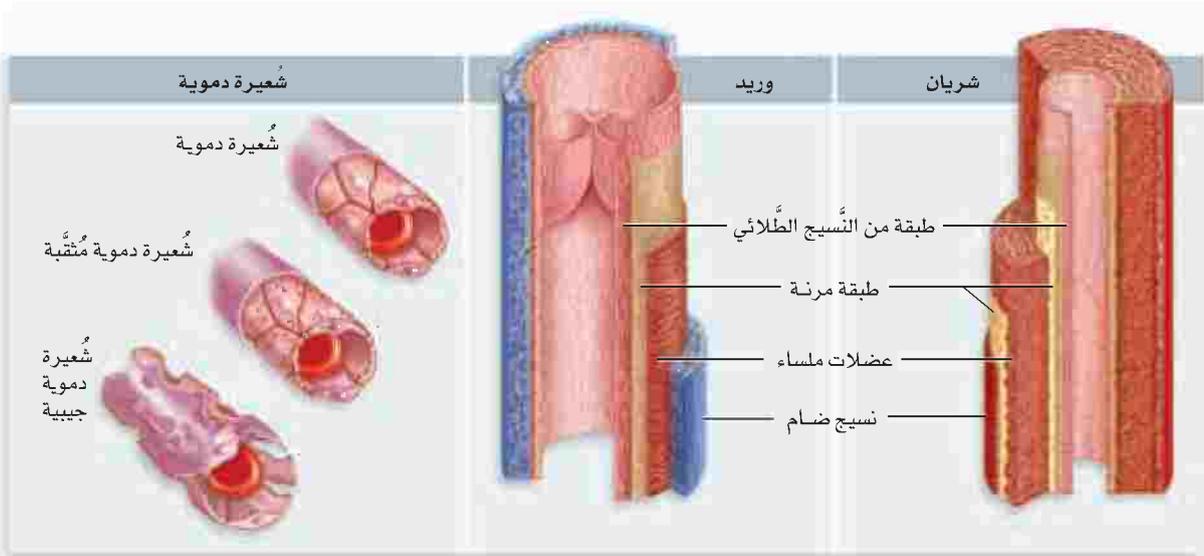
### الأوعية الدموية الكبيرة مُكوّنة من أربع طبقات

تمتلك الشرايين، والشُرَيَّات، والأوردة، والوريدات تركيباً مُتشابهاً (الشكل 49-8). الطبقة الدّاخلية للأوعية الدموية هي طبقة طلائية حرشفية داخلية تُسمى إندوثيليوم **Endothelium**. تُغطّي هذه الطبقة طبقة رقيقة من الألياف المرنة، وطبقة ثانية من العضلات الملساء، وطبقة ثالثة من النسيج الضام. تتميز جدران هذه الأوعية الدموية، بأنها سميكة، بحيث لا تسمح بعملية تبادل المواد بين الدّم والأنسجة المُحيطة بالأوعية الدموية.

عرفت أن الدّم يُعادر القلب من خلال أوعية دموية تُدعى الشرايين **Arteries**. تتفرع هذه الأوعية، لتُشكّل "شجرة" مُتفرعة تصل إلى أعضاء الجسم كله. إن أدق هذه التَشعِبات هي الشُرَيَّات **Arterioles**. ينتقل الدّم من الشُرَيَّات إلى الشُعيرات الدموية **Capillaries**، وهي شبكة من الأنابيب الضيقة، ذات جدار رقيق. بعد أن يعبر الدّم الشُعيرات الدموية، يتجمّع في الوردِيَّات **Venules**، التي تنقل الدّم إلى أوعية دموية أكبر تُسمى الأوردة **Vein**، تُرجع الدّم إلى القلب.

### الشكل 49-8

تركيب الأوعية الدموية. الشرايين (أ) والأوردة (ب) تمتلك طبقات نسيجية مُتشابهة، لكن طبقة العضلات الملساء في الشرايين أكثر سُمكاً. وهناك طبقتان مرنتان. (ج) الشُعيرات الدموية تتكون من طبقة واحدة من النسيج الطلائي. (أبعاد القياس غير حقيقية).

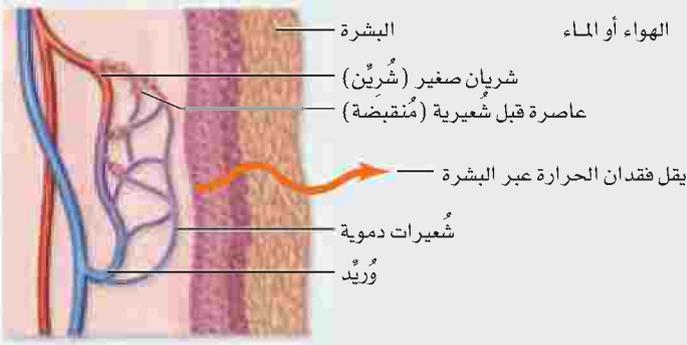


جـ.

ب.

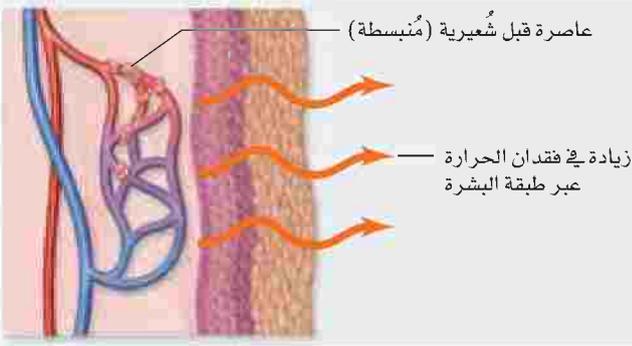
أ.

### انقباض الأوعية الدموية



أ.

### توسع الأوعية الدموية



ب.

### الشكل 49-9

تنظيم فقدان الحرارة. يمكن تنظيم كمية الحرارة المفقودة من سطح الجسم عن طريق التحكم في تدفق الدم إليه. أ. انقباض الأوعية الدموية السطحية يُقلل من تدفق الدم وفقدان الحرارة. ب. توسع الأوعية الدموية يزيد من تدفق الدم وفقدان الحرارة.

### تمتلك الأوردة والوريدات كمية أقل من العضلات

#### في جدرانها

تمتلك الأوردة والوريدات الطبقات النسيجية نفسها التي للشرايين، إلا أنها تمتلك طبقة أقل سمكاً من العضلات الملساء. يعزى سبب قلة العضلات في الأوردة والوريدات إلى أن ضغط الدم عادةً يكون عُشر مقدار الضغط في الشرايين. تحتوي الأوردة على معظم الدم الموجود في الجهاز القلبي الوعائي، وهذه الأوردة لديها القدرة على التمدد لاستيعاب كميات إضافية من الدم. تستطيع رؤية هذا التمدد في قدميك عندما تقف مدة طويلة من الزمن.

إنَّ الضغط الوريدي ليس كافيًا لإرجاع الدم إلى القلب من القدمين والرجلين، ولكن هناك عدد من مصادر الضغط التي تساعد على ذلك. أكثر هذه المصادر تأثيرًا هو العضلات الهيكلية المحيطة بالأوردة، حيث لديها القدرة على دفع الدم إلى الأمام عند انقباضها، وتُعرف هذه الآلية **بالمضخة الوريدية Venous pump**. ينتقل الدم في اتجاه واحد في الأوردة راجعًا إلى القلب بمساعدة **الصمامات الوريدية Venous valves** (الشكل 49-10). عندما تتمدد هذه الأوردة كثيرًا نتيجة تراكم الدم فيها، تفقد الصمامات الوريدية عملها، وهذا يؤدي إلى تجمع الدم بكثرة في الأوردة. تُعرف هذه الحالة بدوالي الأوردة.

في المقابل، تتميز جدران الشُعيرات الدموية، بأنها تتكوّن من طبقة واحدة من الطلائية الداخلية، ولهذا تستطيع الجزيئات والأيونات مُعادرة بلازما الدم عن طريق الانتشار، والمرور من خلال الثقوب الموجودة بين الخلايا المُكوّنة لجدر الشُعيرات الدموية، ومن خلال النقل عبر الخلايا الطلائية نفسها. لهذا، يمكننا القول: إن تبادل الغازات والمواد الأيضية بين الدم والسائل بين الخلوي وخلايا الجسم تحدث من خلال الشُعيرات الدموية.

### الشرايين والشريينات تطورت لتحمل الضغط

تمتلك الشرايين الكبيرة أليافًا مرنة في جدارها أكثر من الأوعية الدموية الأخرى، تسمح لها هذه الخاصية بأن ترتد بعد أن تتمدد في كل مرة تستقبل فيها كمية من الدم تُضخ إليها من القلب. الشرايين الصغيرة والشريينات أقل مرونة، لكنها تمتلك طبقة سميكة تقريبًا من العضلات الملساء، وهذا يُساعد على عدم الانفجار عند استقبالها للدم.

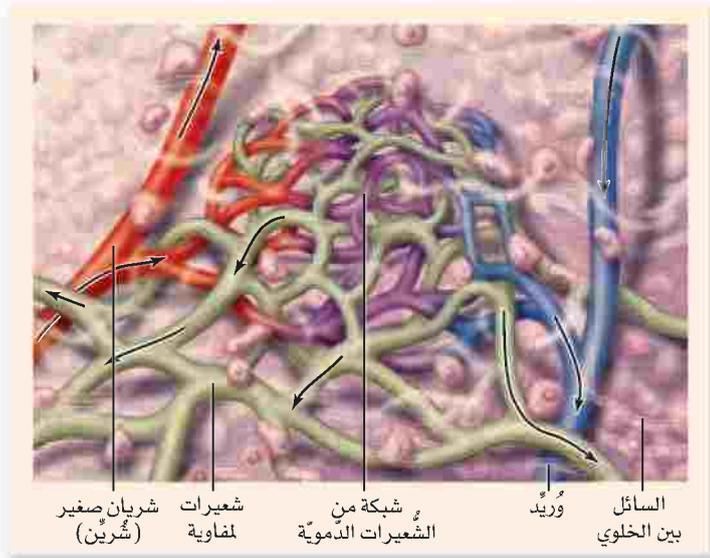
وكما ضاقت الأوعية، زادت المقاومة لتدفق الدم من خلالها. فمثلًا، إذا قلَّ قطر وعاء دموي ما إلى النصف، فإنَّ المقاومة تزداد بمقدار 16 مرة عما كانت عليه سابقًا. تتناسب مقاومة التدفق عكسيًا مع قطر الوعاء الدموي مرفوعًا للقوة الرابعة. ولهذا، فإنَّ الشرايين الصغيرة والشريينات تُشكّل مقاومة كبيرة لتدفق الدم في الشجرة الشريانية.

إنَّ انقباض طبقة العضلات الملساء في الشريينات يُسبب تضيق الأوعية الدموية **Vasoconstriction** الذي يزيد بدوره المقاومة، ويُقلل من التدفق. أما ارتخاء العضلات فيُسبب توسع الأوعية **Vasodilation**، وهذا يُقلل من المقاومة، ويزيد من تدفق الدم إلى الأعضاء (الشكل 49-9). إنَّ تضيق الشريينات يُسبب ارتفاعًا في ضغط الدم.

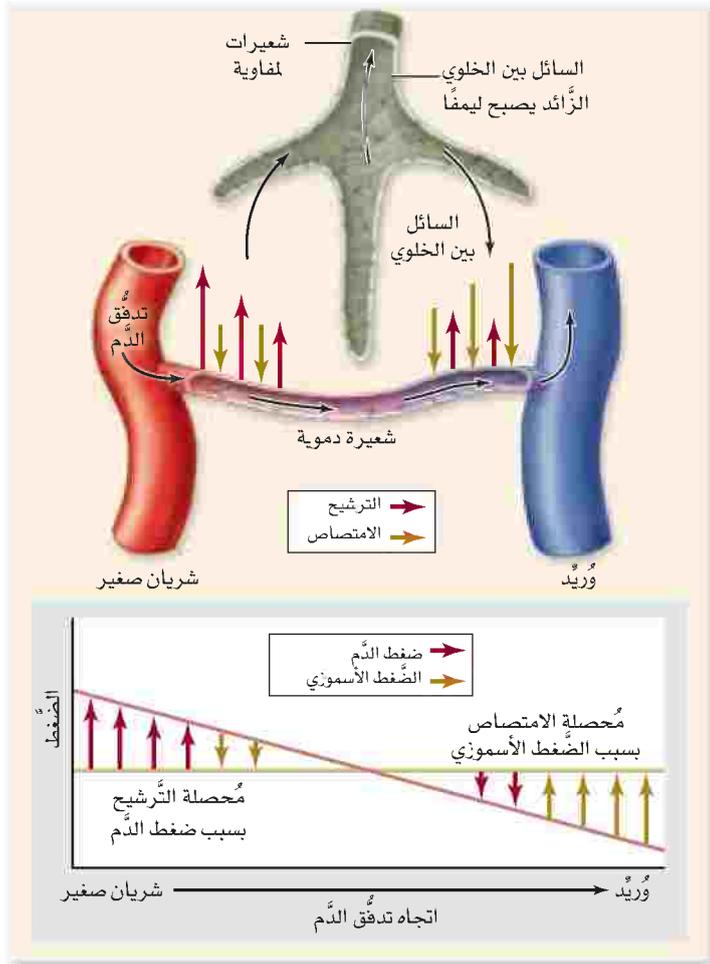
### تُشكّل الشُعيرات الدموية شبكة واسعة لتبادل المواد

إنَّ العدد الكبير من تفرعات الشُعيرات الدموية يؤكد أن كل خلية في الجسم تكون على بعد 10 ميكرومترات من الشُعيرات الدموية. وفي المعدل العام، فإنَّ طول الأوعية الدموية ميليمتر واحد وقطرها 80 ميكرومترًا تقريبًا، وهذا القطر أكبر بقليل من قطر خلايا الدم الحمراء (5 - 7 ميكرومترات). على الرغم من قرب قطر خلايا الدم الحمراء من قطر الشُعيرات الدموية، فإنها قادرة على المرور دون مشكلات، بسبب مرونة خلايا الدم الحمراء.

إنَّ معدل تدفق الدم خلال الأوعية الدموية يتحكم فيها قوانين علم الموائع. فكلما قلت مساحة المقطع العرضي للوعاء الدموي، زادت سرعة التدفق به. بناءً على ذلك، يُتوقّع أن التدفق في الشُعيرات الدموية يكون الأسرع مُقارنة مع بقية أجزاء الجهاز القلبي الوعائي. إنَّ السرعة الكبيرة هذه ليست جيدة لإتمام عملية الانتشار، وحقائق هذا لا يحدث في الشُعيرات الدموية. وعلى الرغم من أن الشُعيرات الدموية ضيقة جدًا، فإن مجموع مساحات المقطع العرضي للشُعيرات الدموية هو أكبر من مساحة المقطع العرضي لأي وعاء دموي. ومن ثم، فإنَّ الدم يمر عبر الشُعيرات الدموية ببطء، وهذا يجعله يمتلك الوقت الكافي ليقوم بتبادل المواد مع السائل خارج الخلوي المُحيط بالشُعيرات الدموية. بعد أن يصل الدم إلى نهاية الشُعيرات الدموية، يكون قد تخلص من الأوكسجين والمواد الغذائية الموجودة به، والتقط ثاني أكسيد الكربون والفضلات الأخرى. يقل ضغط الدم وسرعته عندما ينتقل الدم من الشرايين إلى الشريينات، ثم إلى الشُعيرات الدموية. ولكن كلما صُغرت مساحة المقطع العرضي مع السير في الجانب الوريدي، زادت سرعة الدم.



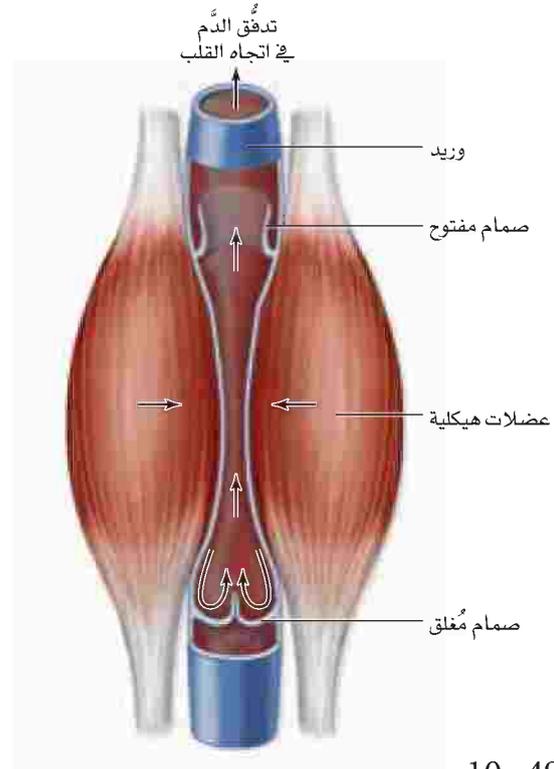
أ.



ب.

الشكل 11-49

العلاقة بين الدم والليمف والسائل بين الخلوي. أ. يُبين الشكل الأوعية في الجهاز الدوري والليمفاوي مع وجود أسهم تشير إلى اتجاه تدفق السائل في الأوعية. ب. السائل البلازما، دون البروتينات، يخرج خارج الشعيرات، مُكوِّناً السائل بين الخلوي الذي يغمر الأنسجة. يعود الكثير من هذا السائل إلى الشعيرات الدموية عن طريق الخاصية الأسموزية بسبب التركيز العالي للبروتينات في البلازما. يُصب الزائد من السائل بين الخلوي في الشعيرات الليمفاوية، ذات الطرف المفتوح، التي في النهاية تصب هذا السائل في الجهاز القلبي الوعائي.



الشكل 10-49

تدفق الدم خلال الأوردة في اتجاه واحد. تضمن صمامات الأوردة حركة الدم في اتجاه واحد، أي إنه عائد إلى القلب.

### الجهاز الليمفاوي مفتوح في اتجاه واحد

الجهاز القلبي الوعائي مغلق، حيث ترتبط الأوعية جميعها ببعضها، ولا يوجد من هذه الأوعية ما يملك طرفاً مغلقاً. ترشح كمية جيدة من الماء والمواد المذابة في بلازما الدم من جدار الشعيرات الدموية لتشكل السائل بين الخلوي (السائل النسيجي). معظم السائل الذي يُغادر الشعيرات الدموية يُغادرها بالقرب من الطرف الشرياني، حيث يكون ضغط الدم هناك مرتفعاً؛ ويعود إلى الشعيرات بالقرب من الطرف الوريدي (الشكل 11-49).

إن رجوع السائل يحدث عن طريق الخاصية الأسموزية (انظر الفصل الـ 5). لا تُغادر معظم بروتينات البلازما الشعيرات الدموية لكبر حجمها، وهذا يؤدي إلى ارتفاع تركيزها في البلازما أكثر من تركيز البروتينات في السائل بين الخلوي. هذا الاختلاف في التركيز، يُسبب فرقاً في الضغط الأسموزي، ويُسبب اندفاع الماء إلى الشعيرات الدموية من الفراغ بين الخلوي.

يُسبب ارتفاع ضغط الدم في الشعيرات الدموية تراكمًا كبيرًا للمحلول بين الخلوي. في النساء الحوامل، مثلاً، نجد أن كبر حجم الرحم، الذي يحمل الجنين، وضغطه على الأوردة في التجويف البطني يزيد من ضغط الدم في الشعيرات الدموية في الأطراف السفلية للمرأة. إن زيادة المحلول بين الخلوي يُسبب انتفاخ أنسجة القدمين، أو ما يُدعى بالاستسقاء Edema الذي قد يسببه نقص تركيز بروتينات البلازما، حيث يبقى السائل بين الخلوي في الخارج، ولا يعود إلى الشعيرات الدموية.

إن نقص تركيز البروتينات في البلازما قد يُسببه مرض الكبد؛ لأن الكبد يُنتج معظم بروتينات البلازما، أو قد يسببه قلة تناول الوجبات البروتينية، كما يحدث في حالات الجوع الشديد.

الوريدية التي تدفع الدَّم في الأوردة. في بعض الحالات، تنقبض الأوعية الليمفاوية بشكل مُنظم. ففي مُعظم الأسماك، وكلّ البرمائيات والزواحف، وأجنة الطيور، وبعض الطيور البالغة، يُدفع الليمف عن طريق القلوب الليمفاوية **Lymph hearts** (الشكل 49-12).

يتم تحويل الليمف في أثناء مروره بالعقد الليمفاوية والأعضاء الليمفاوية عن طريق خلايا بلعمية تُبطن قنوات هذه الأعضاء. تحتوي العقد الليمفاوية والأعضاء الليمفاوية على المراكز الجرثومية *Germinal centers*، حيث يتم بها تنشيط الخلايا الليمفاوية وتكاثرها.

### الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل

الأمراض القلبية الوعائية من أهم الأسباب المؤدية للموت في الولايات المتحدة؛ فأكثر من 42 مليون شخص يعانون أنواعاً من الأمراض القلبية الوعائية. كثيرٌ من هذه الأمراض ناجم عن مشكلات في الشرايين، مثل انسدادها أو تمزقها.

**الجلطات القلبية Heart attacks** هي المُسبب الرئيس للموت الناجم عن الأمراض القلبية الوعائية في الولايات المتحدة، حيث يُشكّل ما يُقارب خمس الوفيات نتيجة هذا المرض. يؤدي نقص التروية إلى جزء أو أكثر من القلب إلى موت الخلايا العضلية القلبية في هذه الأجزاء. تنتج الجلطة القلبية عن انسداد أحد الشرايين التاجية نتيجة لتخثر الدَّم بها، أو نتيجة للتصلب الدهني للشرايين. إنَّ الشفاء من هذا المرض ممكن إذا كان الجزء المُصاب من القلب صغيراً، ولا يُؤثر في انقباض القلب بوصفه وحدة وظيفية واحدة.

تحدث **الدبحة الصدرية Angina pectoris**، التي تعني حرفياً "ألم الصدر"، لأسباب مُشابهة لأسباب الجلطة القلبية، ولكنها ليست بشدتها. يحدث الألم عادةً في القلب، والكتف والذراع اليسرى. تُعدُّ الدبحة الصدرية إشارة تحذير إلى أن تروية عضلة القلب غير كافية، لكنها غير كافية لموت الخلايا العضلية.

تحدث **الجلطة الدماغية Strokes** نتيجة التمدد في تروية الدماغ بالدَّم. يمكن أن تتجم عن تمزق الأوعية بالدماغ (جلطة دماغية نزيفية)، أو عند انسداد شريان الدماغ عن طريق خثرة دموية، أو عن طريق التصلب الدهني للشرايين (الجلطة الناجمة عن نقص الأكسجين). تعتمد تأثيرات الجلطة الدماغية على شدة التلف الناتج، ومكان حدوثه.

**التصلب الدهني Atherosclerosis** هو تجمُّع المواد الدهنية في داخل الشرايين، وكمية غير طبيعية من العضلات الملساء، وترسبات الكوليسترول



100 μm

### الشكل 49-12

قلب ليمفاوي.

في الوضع الطبيعي، تكون كمية السائل الرَّاشح من الشعيرات الليمفاوية أكثر من كمية السائل العائد إليها عن طريق الخاصية الأسموزية. يعود ما تبقى إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الدوري المفتوح المُسمى **الجهاز الليمفاوي Lymphatic system**.

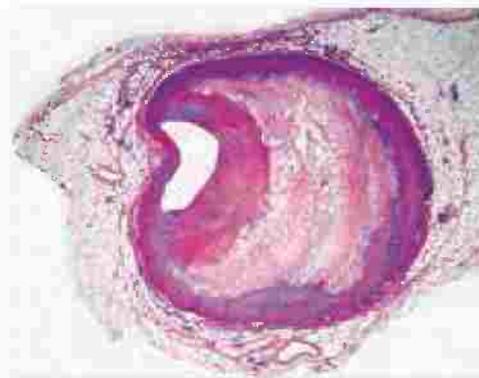
يتكون الجهاز الليمفاوي من الشعيرات الليمفاوية، والأوعية الليمفاوية، والعقد الليمفاوية، والأعضاء الليمفاوية، مثل الطحال والغدة الزعترية. يدخل السائل الزائد في الأنسجة إلى الشعيرات الليمفاوية ذات الطرف المغلق والتفافية العالية. يُدعى هذا السائل بعد دخوله الجهاز الليمفاوي، الليمف **Lymph**، يُمر الليمف بعد ذلك إلى الأوعية الليمفاوية الأكبر التي تمتلك تركيباً شبيهاً بالأوردة، وتمتلك صمامات تُمرر الليمف في اتجاه واحد (مُشابه للشكل 49-10). يدخل الليمف في النهاية إلى وعاءين لمفاويين رئيسيين، يصبان بعد ذلك في الوريد تحت الترقوي الأيمن والأيسر اللذين يقعان تحت عظام الترقوة.

يتحرك الليمف في الثدييات عن طريق دفعه بفعل انقباض العضلات الهيكلية التي تضغط على الأوعية الليمفاوية، لتدفع الليمف إلى الأمام بألية تُشبه عمل المضخة



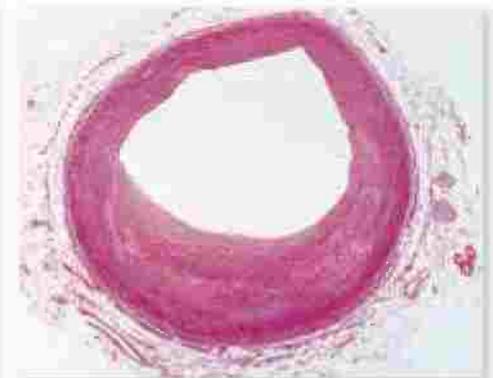
1000 μm

ج.



2500 μm

ب.



2000 μm

أ.

### الشكل 49-13

التصلب الدهني. أ. شريان تاجي به انسداد صغير. ب. شريان يمتلك تصلباً دهنياً حاداً - مُعظم الممر تمَّ إغلاقه ببناء مواد على الجدار الداخلي للشريان. ج. شريان تاجي مُغلق تماماً.

أو الفايبرين، أو أي نوع من الحُطام الخلوي. هذه التجمُّعات تزيد من المقاومة الوعائية، ومن ثم تُقلل من تدفق الدَّم (49-13). يمكن أن يقل تضيق تجويف الشريان أكثر عن طريق تكوُّن الخثرات التي تنتج من التصلُّب الدهني. في الحالات الشديدة، قد يتم إغلاق الشريان بشكل كامل.

إن تراكم الكوليسترول في الأوعية الدَّمويَّة يتأثر بعوامل عدة، مثل مجموع تركيز الكوليسترول في المصل، ومستوى البروتينات المُختلفة النَّاقلة للكوليسترول. وبسبب عدم ذوبان الكوليسترول في الماء، فإنَّه يُنقل في الدَّم على شكل مُعقدات بروتينية دهنية. وهناك شكلان من هذه البروتينات الدهنية 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 "بالكوليسترول الجيد"، وتُدعى البروتينات الدهنية قليلة الكثافة "بالكوليسترول السيئ". إن سبب هذه التسمية هو قيام البروتينات الدهنية عالية الكثافة بنقل الكوليسترول خارج الدَّورة الدَّمويَّة إلى الكبد للتخلص منه. أما البروتينات الدهنية قليلة الكثافة فهي تنقل الكوليسترول إلى خلايا الجسم جميعها. تنشأ المُشكلة عندما تمتلك الخلايا كفايتها من الكوليسترول. هذا الشيء يُقلل من كمية مُستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة، ما يؤدي إلى ارتفاع مستوى هذه البروتينات الدهنية في الدَّم، التي ينتهي بها المطاف بالتَّرسُّب على الأوعية الدَّمويَّة.

هناك عوامل عدة تُشجِّع على حدوث التصلُّب الدهني مثل العوامل الوراثية، والتدخين، وارتفاع ضغط الدَّم، وتأثيرات الكوليسترول التي نوقشت سابقاً. إن التوقُّف عن التدخين أحد أفضل الإجراءات التي يأخذها المُدخِّن لِيُقلل من خطورة هذا المرض.

يحدث تصلُّب الشرايين Arteriosclerosis، عندما يترسَّب الكالسيوم على جُدر الشرايين، وهو يحدث عادةً بوصفه مرحلة مُتقدِّمة من التصلُّب الدهني. يعمل هذا المرض على إعاقة تدفق الدَّم، ويمنع توسُّع الشرايين. يجبر هذا النقص في مرونة الأوعية الدَّمويَّة القلب على العمل بشكل أكبر؛ حتى يزيد من ضغط الدَّم للمحافظة على تدفق الدَّم بشكل ثابت.

يضخ القلب الدَّم إلى الجهاز الشرياني، الذي يتشعب إلى شُرَيْنات دقيقة. تصب هذه الشُرَيْنات الدَّم في الشُعيرات الدَّمويَّة ذات الجدار الرقيق، وهناك تتم عملية تبادل المواد مع الأنسجة. يعود الدَّم إلى القلب عبر الوريدات والأوردة. يدفع ضغط الدَّم السوائل خارج الشرايين، وتعود معظم هذه السوائل إلى الأوردة بفعل الخاصية الأسموزية. إن ما تبقى من هذه السوائل بين الخلوية، ويُدعى اللِّيمف، يعود إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الليمفاوي. يُسبب نقص التروية مجموعة من الأمراض القلبية الوعائية، وهذه الأمراض تشمل الجلطة القلبية، والجلطة الدماغية، والتصلُّب الدهني، وتصلُّب الشرايين.

## تنظيم تدفق الدَّم وضغطه

5-49

يزيد الناتج القلبي في أثناء الإجهاد، حيث يزيد مُعدَّل ضربات القلب، ويزيد حجم الضربة. عند بداية الإجهاد، مثل ما يحدث عند الرُّكض، 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 البطينين، ومن ثم تُفَرِّغ المُحتويات بشكل كامل مع كلِّ ضربة قلب.

خلال التمرين، 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 تدفق الدَّم؛ بعضها يستقبل أكثر، وبعضها أقل. الشُرَيْنات في بعض الأعضاء، كالجهاز الهضمي، تضيق، في حين تتوسع الشُرَيْنات في العضلات العاملة والقلب.

### منعكس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الداخلي لضغط الدم

يعتمد ضغط الدَّم الشرياني على عاملين: الناتج القلبي والمقاومة لتدفق الدَّم في الجهاز الوعائي. هذه العلاقة يُعبَّر عنها كما يأتي:

ضغط الدَّم الشرياني (BP) = الناتج القلبي (CO) × مقاومة تدفق الدم (R)   
 يزداد ضغط الدَّم، في حالة زيادة مُعدَّل ضربات القلب، أو حجم الضربة (حيث يعمل الاثنان على زيادة الناتج القلبي)، أو عن طريق تضيق الأوعية، التي تزيد بدورها من مقاومة تدفق الدَّم. وعلى العكس من ذلك، يقلُّ ضغط الدَّم إذا انخفض معدل ضربات القلب، أو قلَّ حجم الضربة - مثلاً، في حالة الجفاف أو النَّزيف الشَّدِيد (نزف الدَّم).

على الرغم من أنَّ الجهاز العصبي الذاتي 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 يُبطئ مُعدَّل ضربات القلب

يتحكم الجهازُ العصبيُّ الذاتيُّ في مُعدَّل ضربات القلب. يتكون مركز القلب في النخاع المستطيل (جزء من الدماغ الخلفي؛ الفصل الـ 44) من مركزين عصبيين يعملان على تعديل عدد ضربات القلب، إذ يرسل المركز المُسرِّع للقلب Cardioacceleratory center إشارات عصبية عن طريق الأعصاب الودية المُسرَّعة للقلب إلى العقدة الجيبية الأذينية، والعقدة الأذينية البطينية، والعضلات القلبية. تُفرِّز هذه الأعصاب نورإبينفرين، الذي يزيد من مُعدَّل ضربات القلب. إنَّ تنبيه الجهاز العصبي الودي يزيد أيضاً من قوة انقباض القلب، ولهذا فالقلب يقذف كمية أكبر من الدم مع كل انقباض (حجم الضربة).

يقوم المركز المُبطئ Cardioinhibitory center بإرسال إشارات عصبية عن طريق ألياف نظير ودية موجودة في العصب الحائر إلى العقدة الجيبية الأذينية، والعقدة الأذينية البطينية. يُفرِّز العصب الحائر مادة أستيل كولين، التي تمنع تكوُّن السيالات العصبية في القلب وتُقلل بذلك ضرباته.

### يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد

يُعرَّف الناتج القلبي Cardiac output بأنه كمية الدَّم التي يضخها القلب من كلِّ بطين في الدقيقة. يُحسب الناتج القلبي بضرب مُعدَّل ضربات القلب بحجم الضربة Stroke volume، الذي يمثل كمية الدَّم التي يقذفها كلُّ بطين في الانقباض الواحد (الضربة الواحدة). فمثلاً، إذا كان عدد ضربات القلب 72 في الدقيقة، وحجم الضربة 70 مللترًا، فإنَّ الناتج القلبي يساوي 5 لترات/دقيقة، التي تُقارب المُعدَّل الطبيعي في الإنسان في أثناء الرَّاحة.

(2) أدوستيرون. (3) الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم. (4) أكسيد النتريك.

الهرمون المانع لإدرار البول **Antidiuretic hormone**، ويُسمى الهرمون الفايض للأوعية الدموية **Vasopressin**، يُمرز من الفص الخلفي للغدة النخامية استجابةً لزيادة أسموزية بلازما الدم (انظر الفصل الـ 46). فمثلاً، في حالة العطش الشديد، يحدث نقص في حجم الدم. تفسرُ المُستقبلات الأسموزية الموجودة في تحت المهاد ذلك على شكل إحساس بالعطش، وتُحفز إفراز الهرمون. يعمل هذا الهرمون، بدوره، على تنشيط الكليتين لزيادة إعادة امتصاص الماء، مُخرجاً بولاً مُركّزاً. لهذا، فالشخص العطش يشرب ماءً أكثر، ويخرج بولاً أقل، وهذا يزيد حجم الدم، ويحافظ على الاتزان الداخلي (البيئة الداخلية ثابتة).

عندما يقل حجم الدم المُتدفق للكليتين، فإن مجموعة من الخلايا تبدأ بإفراز أنزيم يسمى رنين **Renin** في الدم. يعمل رنين على تنشيط بروتين الدم، أنجيوتنسين، الذي يُحفز انقباض الأوعية الدموية في أجزاء مُختلفة من الجسم، ويُحفز أيضاً إفراز هرمون أدوستيرون من القشرة الكظرية. يعمل هذا الهرمون على الكلية، ويُحفزها على إعادة امتصاص الصوديوم والماء إلى الدم (انظر الفصل الـ 46).

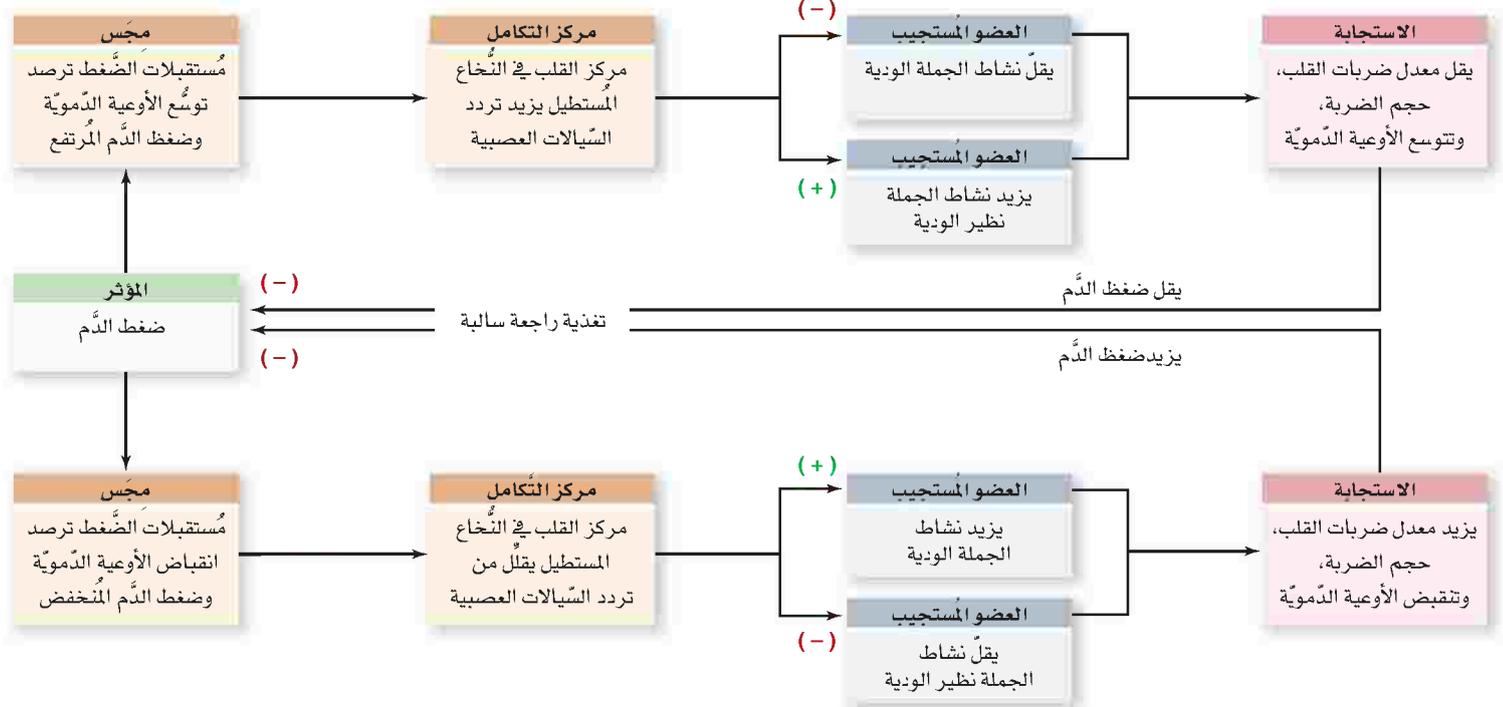
عند زيادة تركيز الصوديوم في الدم، تقل كمية أدوستيرون المُفرزة من القشرة الكظرية، ولهذا يقل رجوع الصوديوم والماء إلى الدم عن طريق الكليتين. حديثاً، استطاع العلماء اكتشاف زيادة إفراز الصوديوم في البول تحت تأثير هرمون آخر، هو الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم **Atrial natriuretic hormone**. يُفرز هذا الهرمون من الأذين بسبب زيادة حجم الدم. إن عمل هذا الهرمون يكمل دائرة التغذية الراجعة السلبية، مُقللاً بذلك حجم الدم وضغطه.

يُجسّ ضغط الدم الشرياني عن طريق مُستقبلات الضَّغط **Baroreceptors** الموجودة في القوس الأبهرى والشرايين السباتية (انظر الفصل الـ 45). هذه المُستقبلات مُستقبلات حساسة للشد، والتمدد، وانقباض الشرايين. عندما تشعر هذه المُستقبلات بهبوط ضغط الدم، يقل عدد السيالات العصبية الصادرة منها والمتجهة إلى مركز القلب في الدماغ، هذا يؤدي إلى زيادة تنبيه الأعصاب الودية، ويقلل تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب والأعضاء الأخرى. وهذا يزيد معدل ضربات القلب، وحجم الضربة، وبذلك يزيد الناتج القلبي. ويُسبب هذا انقباض الأوعية الدموية في الجلد والأمعاء، مُسبباً زيادة في مقاومة التدفق. تؤدي هذه مجتمعة لزيادة ضغط الدم، فتغلق دائرة التغذية الراجعة في هذا الاتجاه (الشكل 49-14 الأعلى).

عند إحساس مُستقبلات الضَّغط بارتفاع ضغط الدم، يزيد عدد السيالات العصبية المُرسلة منها إلى مركز القلب. هذا يعطي تأثيراً معاكساً، حيث يُقلل من تنبيه الأعصاب الودية، ويزيد تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب. يؤدي هذا إلى نقص مُعدل ضربات القلب وحجم الضربة ليُقلل بذلك من الناتج القلبي. يرسل مركز القلب أيضاً إشارات عصبية مُسبباً توسع (انبساط) الأوعية الدموية في الجلد والأمعاء، مُقللاً بذلك من مقاومة تدفق الدم. تؤدي هذه مجتمعة إلى تقليل ضغط الدم، فتغلق بذلك دائرة التغذية الراجعة في هذا الاتجاه. لهذا، يمكن القول: إن رد فعل مُستقبلات الضَّغط يُشكلُ تغذية راجعة سلبية استجابةً للتغير في ضغط الدم (الشكل 49-14، الأسفل).

### تنظيم حجم الدم عن طريق الهرمونات

يعتمد ضغط الدم جزئياً على حجم الدم الكلي؛ لأن ذلك يؤثر في الناتج القلبي. يسبب نقصان حجم الدم انخفاضاً في ضغط الدم، إذا كان هناك ثبات في العوامل الأخرى. يتأثر حجم الدم بالهرمونات الأربعة الآتية: (1) الهرمون المانع لإدرار البول.



الشكل 49-14

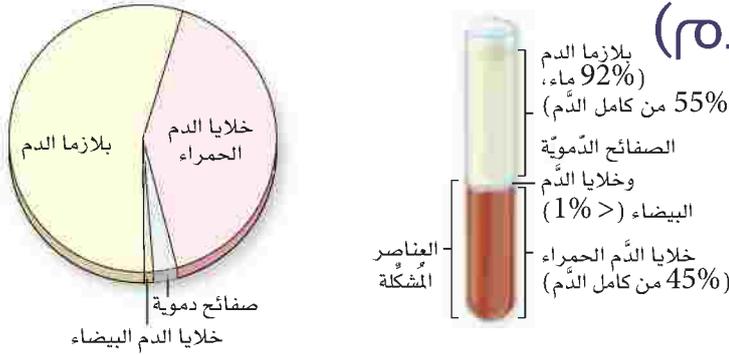
تتحكم دورات التغذية الراجعة السالبة لمُستقبلات الضَّغط بضغط الدم. تتحكم مُستقبلات الضَّغط العائدة للجزء الوارد من دورة التغذية الراجعة في ضغط الدم. يتناسب تردد السيالات العصبية من مُستقبلات الشد (التمدد) تناسباً طردياً مع ضغط الدم. تُعالج هذه المعلومات في مركز القلب الموجود في النخاع المستطيل. الجزء الصادر من هذه الدورة يتضمن الأعصاب الودية، ونظير الودية التي تغذي القلب. تستطيع هذه السيطرة زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، أو حجم الضربة، لزيادة أو تقليل ضغط الدم استجابةً إلى إشارات عصبية قادمة من مُستقبلات الضَّغط، بلازما الدم.

يعتمد الناتج القلبي على مُعدّل ضربات القلب، وكمية الدّم التي تُضخ في كلّ ضربة (انقباض). يُنظّم تدفق الدّم عن طريق انقباض الشرايين، التي تُؤثّر بدورها في مقاومة تدفق الدّم. يتأثر ضغط الدّم بحجم الدّم؛ إن كمية الماء المُعادة للجهاز الوعائي تعتمد على الهرمونات التي تعمل على الكليتين والأوعية الدّموية.

أكسيد النترريك Nitric Oxide هو غاز تفرزه الخلايا الطلائية المُبطّنة للأوعية الدّموية. وكما تم ذكره في الفصل الـ 46، يُعدّ أكسيد النترريك واحدًا من كثير من المُنظّمات التي تُفرز على الخلايا المُجاورة. في المحاليل، ينتقل أكسيد النترريك في اتجاه الخارج من خلال طبقات الأوعية الدّموية، مُسببًا استرخاء العضلات الملساء المُغلّفة للأوعية الدّموية، وتوسّعًا في قطرها. لأكثر من قرن، وصِف النيتروجلسرين للمُصابين بالأمراض القلبية للتقليل من آلام الصّدر، وقد أصبح واضحًا في الوقت الحالي فقط أنّ هذه المادّة تُطلق غاز أكسيد النترريك.

## أجزاء الدّم (مكوّنات الدّم)

6-49



الدّم نسيجٌ ضام يتكون من مادة سائلة بين خلوية، تُدعى **البلازما Plasma**، وأنواع مُختلفة من الخلايا والعناصر المشكّلة الأخرى **Formed elements** التي تسبح في المادة السائلة بين الخلوية (الشكل 49-15). **الصفائح الدّمويّة Platelets**، على الرغم من ضُمّها في الشّكل 49-15، فإنها ليست خلايا كاملة؛ بل هي أجزاء من خلايا تُنتج في نخاع العظم. (سُناقش دور الصفائح الدّمويّة في تخثر الدّم لاحقًا).

يمكن تلخيص وظائف الدّم بما يأتي:

- 1. النّقل Transport.** ينقل الدّم المواد الضّرورية جميعها واللازمة لعمليات الأيض الخلوية. تنقل خلايا الدّم الحمراء الأكسجين مُرتبطًا مع الهيموجلوبين، وتُنقل المواد الغذائية في البلازما، وفي بعض الأحيان مُرتبطة مع نواقل، يتمّ التخلّص من الفضلات الأيضيّة، عندما يمرّ الدّم المُحمّل بها في الكبد والكليتين.
- 2. التّنظيم Regulation.** ينقل الجهاز القلبي الوعائي الهرمونات المُفرزة من الغدد الصّماء، وكذلك يُسهّم في التّنظيم الحراري. تضيق أو تتوسّع الأوعية الدّمويّة بالقرب من السّطح، 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 السّامة الدّاخلة إليه. ويعمل تخثر الدّم على منع فقدان الدّم عند تلف الأوعية. تتخلّص خلايا الدّم البيضاء من الأجسام الغريبة المُهاجمة للجسم، مثل الفيروسات والبكتيريا (انظر الشكل 51).

### بلازما الدّم هي السائل بين الخلوي

بلازما الدّم هي السائل بين الخلوي الذي تسبح فيه خلايا الدّم والصفائح الدّمويّة. ينشأ السائل بين الخلوي (خارج الخلوي) في أنسجة الجسم المُختلفة من السائل الموجود في بلازما الدّم.

وعلى الرغم من أنّ بلازما الدّم تحتوي على 92% ماء، فهي تحتوي على المواد المُذابّة الآتية:

- 1. المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، والعناصر الغذائية، and hormones.** يذاب في بلازما الدّم المواد الغذائية جميعها الناتجة عن عملية الهضم التي تستطيع الخليّة استخدامها، وتشمل هذه المواد الجلوكوز، والأحماض الأمينيّة، والفيتامينات. وتذوب الفضلات في البلازما مثل المُركبات النيتروجينية وثاني أكسيد الكربون اللّذين تنتجها الخلايا بعد القيام بالعمليات الأيضية. يحمل الدّم أيضًا الهرمونات المُفرزة من الغدد الصّماء إلى الخلايا التي تعمل عليها، أو الخلايا الهدف.
- 2. الأيونات Ions.** البلازما محلول ملحيّ مُخفّف. أكثر الأيونات الموجودة في بلازما الدّم هي الصوديوم، والكلور، وأيونات البيكربونات ( $\text{HCO}_3^-$ ).

بلازما الدّم	خلايا الدّم الحمراء	الصفائح الدّمويّة
بروتينات البلازما (7%) الألبومين (54%) جلوبيولين (38%) مولد فايبرين (7%) بروتينات أخرى (1%) ماء (91.5%) مواد ذائبة أخرى (1.5%) مواد إلكترولايتية مواد غذائية غازات مواد مُنظمة نواتج الفضلات	300.000 - 150.000 / ملم <sup>3</sup> دم 4 ملايين - 6 ملايين / ملم <sup>3</sup> دم	300.000 - 150.000 / ملم <sup>3</sup> دم
	خلايا مُتعادلة	خلايا حمضية
	60 - 70%	2 - 4%
	خلايا قاعدية	خلايا ليمفاوية
	0.5 - 1%	20 - 25%
خلايا وحيدة النواة		
3 - 8%		

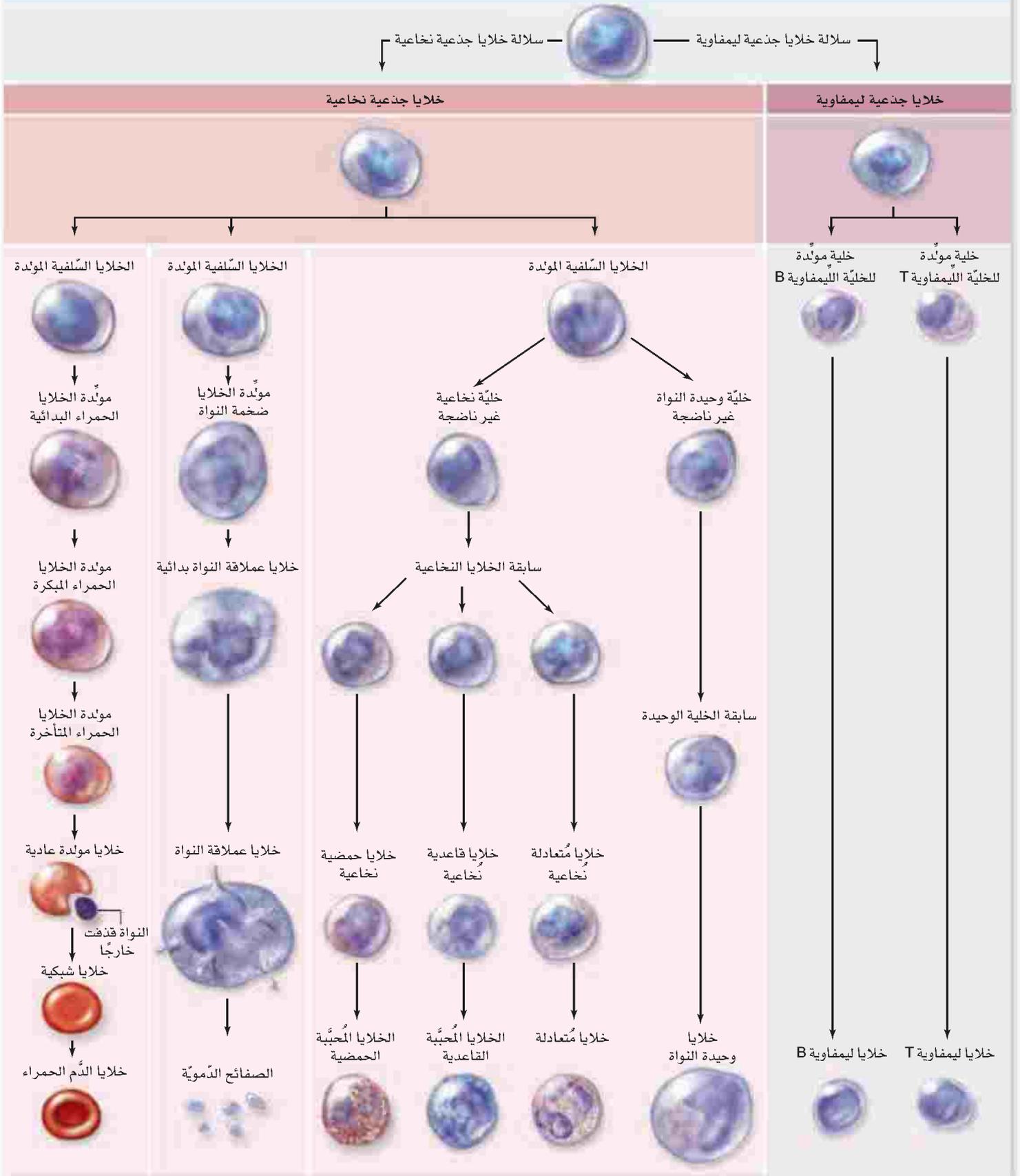
الشكل 49-15

تركيب الدّم.

إضافة إلى ذلك، تحتوي البلازما على كميات قليلة جدًّا من أيونات أخرى مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والنّحاس، والبوتاسيوم، والزنك.

- 3. البروتينات Proteins.** كما ذكرنا سابقًا، فإنّ الكبد يُنتج مُعظم بروتينات بلازما الدّم، تتضمن هذه البروتينات **الألبومين Albumin**، الذي يُشكّل الجزء الأكبر من بروتينات البلازما؛ و**ألفا** و**بيتا جلوبيولين Globulins**، التي تعمل على نقل الدّهون والهرمونات الستيرويدية؛ و**مولد الفايبرين Fibrinogen**، الذي يُستخدم في عملية تخثر الدّم. بعد نزع الفايبرينوجين من بلازما الدّم، يسمّى بلازما الدّم **المصل Serum**.

خلايا جذعية مُتعددة القدرات



الشكل 49-16

الخلايا الجذعية وإنتاج العناصر المشكلية.

## تَتَضَمَّنُ العنصرُ المُشكَّلَةُ الخِلايا وَالصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ

تتضمنُ العنصرُ المُشكَّلَةُ Formed elements في الدَّمِ خِلايا الدَّمِ الحمراء، وخِلايا الدَّمِ البيضاء، وَالصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ. كل واحد من هذه العناصر يمتلك وظائف مُحدَّدة للحفاظ على صحة الجسم واتزانهِ الداخلي.

### خِلايا الدَّمِ الحمراء Red blood cells

يحتوي كلُّ مليمتر واحد على ما يُقارب خمسة ملايين خلية دم حمراء، **Erythrocytes**. ويُسمَّى الجزء الذي تحتله خِلايا الدَّمِ الحمراء من المجموع الكلي لحجم الدَّمِ الهيماتوكريت **Hematocrit**، أو حجم خِلايا الدَّمِ المترابطة؛ يُقدَّر هذا الحجم، في الإنسان، بـ 45% من حجم الدَّمِ الكلي تقريباً.

تشبه خِلايا الدَّمِ الحمراء في الشَّيْبَاتِ قطعة حلوى الدونات، قرصية الشكل ومقعرة من الوجهين. في الثدييات، تفتقر خِلايا الدَّمِ الحمراء الناضجة للنواة. تحتوي هذه الخِلايا في الفقريات على هيموجلوبين، الصبغة التي ترتبط بالأكسجين وتنقله. (سنناقش صبغة الهيموجلوبين لاحقاً في هذا الفصل عندما نتحدث عن التنفس). في الفقريات، يوجد الهيموجلوبين في خِلايا الدَّمِ الحمراء، أما في اللاهقرات، فتوجد الصبغة المرتبطة بالأكسجين (ليس دائماً هيموجلوبيناً) في البلازما.

### خِلايا الدَّمِ البيضاء White blood cells

تُشكَّلُ خِلايا الدَّمِ البيضاء **Leukocytes** أقل من 1% من خِلايا الدَّمِ في الإنسان؛ حيث تكون نسبة خِلايا الدَّمِ البيضاء إلى الحمراء 1 أو 2 إلى 1000. تمتلك خِلايا الدَّمِ البيضاء حجماً أكبر وأنوية، مُقارنةً مع خِلايا الدَّمِ الحمراء. تستطيع خِلايا الدَّمِ البيضاء مُغادرة الشَّعيرات الدَّمَوِيَّة من خلال الفراغات بين الخلية إلى السائل النسيجي المُحيط.

تحتوي خِلايا الدَّمِ البيضاء على أنواع مُختلفة من الخِلايا، ولكل واحدة من هذه الخِلايا دور خاص في الدفاع عن الجسم ضد المخلوقات الدقيقة والمهاجمة والمواد الغريبة الأخرى، كما سيوصف في (الفصل الـ 51). تضم خِلايا الدَّمِ البيضاء المُحبَّبة **Granular leukocytes** الخِلايا المُعادلة، والخِلايا الحمضية، والخِلايا القاعدية، وجميعها اكتسبت تسميتها بحسب خصائص اصطباغ الحبيبات الموجودة في السيتوبلازم. تضم خِلايا الدَّمِ البيضاء غير المُحبَّبة **Nongranular leukocytes** خِلايا وحيادات النواة، والخِلايا الليمفاوية. في الإنسان، تُشكَّلُ الخِلايا المُعادلة الجزء الأكبر، ثم تليها بالترتيب الخِلايا الليمفاوية، فالخِلايا وحيدة النواة، فالخِلايا الحمضية، فالخِلايا القاعدية.

### الصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ Platelets

هي أجزاء خلية نتجت عن تحطُّم خِلايا كبيرة في نخاع العظم. يبلغ قطر هذه الصَّفائِحُ 3 ميكرومترات تقريباً. تُفرز الصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ عوامل مُخثرة

(بروتينات) في الدَّمِ، بعد جرح الوعاء الدَّمَوِي. بوجود هذه العوامل، يتحول مولد الفايبرين إلى خيوط غير دائبة تُسمَّى الفايبرين. تتجمع هذه الخيوط بعد ذلك لتُشكِّل الخثرة الدَّمَوِيَّة (الجلطة الدَّمَوِيَّة).

## العناصر المُشكَّلَةُ تَنبُجُ من خِلايا جذعية

تمتلك العناصر المُشكَّلَةُ عمراً مُحدَّداً، ولهذا يجب أن تُجَدَّد باستمرار. إنَّ كثيراً من أجزاء الخِلايا القديمة يتَّم هضمها عن طريق خِلايا البلعمة الموجودة في الطحال؛ على الرغم من ذلك، فإنَّ بعض نواتج هضم الخِلايا القديمة، مثل الحديد والأحماض الأمينية، تُستخدم في تصنيع مكونات الدَّمِ الجديدة. يبدأ تكوين العناصر المُشكَّلَةُ للدَّمِ في نخاع العظم، كما ذكرنا سابقاً في (الفصل الـ 47). تتطور مُعظم مُكوِّنات الدَّمِ من خِلايا تُسمَّى **خِلايا جذعية مُتعدِّدة القدرات Pluripotent stem cells** (انظر الفصل الـ 19). يتم إنتاج خِلايا الدَّمِ في نخاع العظم، وتُسمَّى العملية إنتاج **خِلايا الدَّمِ Hematopoiesis**. تولَّد هذه العملية نوعين من الخِلايا الجذعية، هما: الخِلايا الجذعية الليمفاوية التي تُنتج الخِلايا الليمفاوية، والخِلايا الجذعية النخاعية التي تُنتج ما تبقى من خِلايا الدَّمِ (الشكل الـ 49-16).

إذا قلَّت وفرة الأكسجين في الدَّمِ، فإنَّ الكليتين تحوِّلان بروتين البلازما إلى هرمون **إريثروبويتين Erythropoietin**. يُحفِّز هذا الهرمون إنتاج خِلايا الدَّمِ الحمراء من خلال عملية تُسمَّى تكوُّن خِلايا الدَّمِ الحمراء **Erythrocytosis**. في الثدييات، تفقد خِلايا الدَّمِ الحمراء أنويتها قبل أن تنطلق إلى الدَّمِ. على العكس من ذلك، فإنَّ خِلايا الدَّمِ الحمراء الناضجة في الفقريات الأخرى تبقى ذات أنوية. الخِلايا ضخمة النواة مثال على خِلايا ملتزمة **Committed cell** تتشكَّل في نخاع العظم من الخِلايا الجذعية. تتكسَّر هذه الخِلايا إلى قطع سيتوبلازمية مُكوِّنة الصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّة.

### استقصاء

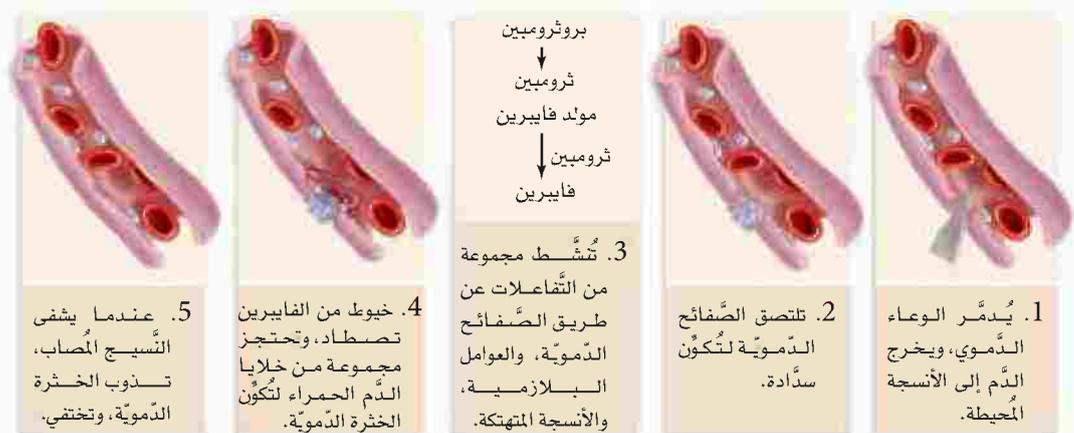
لماذا تعتقد أن استخدام إريثروبويتين بوصفه دواءً مُنع في الدُّورات الأولمبية وبعض الرياضات الأخرى؟

## تخثُرُ الدَّمِ مثلاً على سلسلة من التفاعلات الأنزيمية (السُّلال الأنزيمي)

عندما ينقطع الوعاء الدَّمَوِي أو يتمزَّق، فإنَّ العضلات الملساء فيه تنقبض، مُسبِّبةً تضيقاً له. تتجمَّع الصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ عند مكان الجرح (القطع) يلتصق بعضها ببعض وبالأُنسجة المُحيطة بها مشكلةً بذلك سدادة (الشكل الـ 49-17). تُبْنَى الصَّفائِحُ الدَّمَوِيَّةُ، والعوامل البلازمية، والجزيئات التي تُطلق من النسيج التالف سلسلة من التفاعلات الأنزيمية.

### الشكل 49-17

تجلُّط الدَّمِ. يتشكَّل الفايبرين من بروتين ذائب، يُسمَّى مولد الفايبرين. يُحفِّز هذا التفاعل عن طريق أنزيم الثرومبين، الذي يتشكَّل من أنزيم غير نشط يُدعى سابقاً ثرومبين. يعدُّ تنشيط الثرومبين آخر خطوة في مجموعة التفاعلات الأنزيمية التي تنتج الجلطة الدَّمَوِيَّة، عندما يتلف أو يُجرح الوعاء الدَّمَوِي.



## تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

تحتوي البلازما؛ الجزء السائل من الدم، على أنواع مختلفة من المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، وتحتوي على البروتينات والأيونات. تتضمن العناصر المشكلة للدم من الخلايا وأجزاء الخلايا (الصفائح الدموية). تحتوي خلايا الدم الحمراء على هيموجلوبين، وتنقل الأكسجين. تمتلك خلايا الدم البيضاء وظائف متخصصة؛ فهي تحمي الجسم من المخلوقات الدقيقة الخلوية المسببة للمرض، وتشارك الصفائح الدموية في عملية تخثر الدم. يتضمن هذا سلسلة من التفاعلات الأنزيمية لتكون الفايبرين من مولد الفايبرين.

إن أهم نواتج سلسلة التفاعلات هذه هو بروتين مولد الفايبرين، الذائب في البلازما، الذي يتحول إلى فايبرين غير ذائب في بلازما الدم. تقوي هذه الخيوط من الفايبرين السداة التي تشكلت من تجمع الصفائح الدموية، عن طريق انقباض الفايبرين. السداة المكونة من الصفائح الدموية، والفايبرين، وخلايا الدم الحمراء العالقة تكون الخثرة الدموية (الجلطة).

بعد شفاء النسيج التالف (الجرح)، تبدأ عملية إذابة الجلطة الدموية. هذه العملية مهمة؛ لأن تكسر الخثرة وانتقالها عبر الدورة الدموية قد يسبب انسداد الأوعية الدموية في الدماغ، مكوناً ما يدعى الجلطة الدماغية، أو في القلب، مسبباً الجلطة القلبية.

يملك كثير من البرمائيات البالغة، والزواحف، والطيور، والثدييات رتتين لإنجاز التنفس الخارجي. في الحيوانات البحرية والبرية التي تعيش على اليابسة، تشكل هذه الأعضاء التنفسية عالية التروية الدموية مكان انتشار الأكسجين للدم، وخروج ثاني أكسيد الكربون منه. ويكون اتجاه انتشار الغاز في أنسجة الجسم، معاكساً لما يحدث في الأعضاء التنفسية.

في هذا الفصل، سنناقش آلية عمل الأجهزة التنفسية وتركيبها وتطورها، إضافة إلى مبادئ انتشار الغازات بين الدم والأنسجة.

### يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأغشية

حيث إن الأغشية الخلوية يجب أن تحاط بالماء لتكون ثابتة، فإن البيئة الخارجية التي يتم من خلالها تبادل الغازات تكون دائماً مائية. ينطبق هذا حتى على الفقريات التي تعيش على اليابسة؛ ففي هذه الحالة، يذوب الأكسجين في طبقة رقيقة من السائل الذي يغطي السطوح التنفسية.

في الفقريات، تنتشر الغازات إلى داخل الطبقة المائية المغطية للخلايا الطلائية التي تبطن الأعضاء التنفسية. إن عملية الانتشار هذه سالبة، ولا تحتاج إلى طاقة، وتعتمد على اختلاف فرق تركيز الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على جانبي الغشاء، وعلى درجة ذوبانها في الأغشية البلازمية. في حالة الغازات الذائبة، يُعبر عن تركيز الغازات بالضغط؛ سنناقش ذلك بعد قليل.

بشكل عام، يتحكم في معدل الانتشار بين منطقتين علاقة تُعرف بقانون (فك) للانتشار **Fick's law of diffusion**. ينص قانون فك للغازات الذائبة على أن معدل الانتشار ( $R$ ) يتناسب طردياً مع فرق الضغط ( $\Delta p$ ) على جانبي الغشاء ومساحة المنطقة ( $A$ ) التي تم من خلالها الانتشار. إضافة إلى ذلك، يتناسب معدل الانتشار عكسياً مع المسافة ( $d$ ) التي يحدث خلالها الانتشار. ويعتمد ثابت الانتشار الخاص بالجزيء،  $D$ ، على حجم الجزيء، ونفاذية الغشاء، ودرجة الحرارة. ويمكن التعبير عن قانون فك، بالصيغة الآتية:

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

حدثت هناك تغييرات تطورية في آلية التنفس لزيادة فاعلية عملية الانتشار (انظر الشكل 18-49).

يمكن زيادة فعالية معدل الانتشار  $R$  بإحداث التغييرات الآتية: (1) زيادة مساحة السطح الذي يتم من خلاله الانتشار،  $A$ ؛ (2) تقليل المسافة التي يحدث من خلالها الانتشار،  $d$ ؛ أو (3) زيادة فرق التركيز،  $\Delta P$ . لقد تضمنت عملية تطور الأجهزة التنفسية تغييرات في هذه العوامل جميعها.

من أهم وظائف الجهاز الدوري الحصول على الغازات، وتوزيعها، وإزالتها لدعم أنسجة الجسم. إن من أهم التحديات الفسيولوجية التي تواجهها المخلوقات متعددة الخلايا الحصول على كمية الأكسجين الكافي، والتخلص من ثاني أكسيد الكربون (الشكل 18-49). يُستخدم الأكسجين في الميتوكوندريا في عملية التنفس الخلوي، تُنتج هذه العملية ثاني أكسيد الكربون بوصفه فضلات (انظر الفصل الـ 7). يتضمن التنفس على مستوى أجهزة الجسم مجموعة من العمليات ليست موجودة على مستوى الخلية، تتراوح هذه العمليات من ميكانيكية التنفس إلى تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الأعضاء التنفسية.

تُظهر اللافقرات تنوعاً كبيراً في الأعضاء التنفسية، مثل النسيج الطلائي، والقصب، والخياشيم. بعض الفقريات، مثل الأسماك، ويرقات البرمائيات، تستخدم أيضاً الخياشيم. أما البرمائيات البالغة، فتستخدم الجلد أو أنسجة طلائية أخرى بوصفها عضواً مساعداً أو عضواً تنفسياً خارجياً رئيساً.



الشكل 18-49

فقمه البحر بطل تنفسي. يفوص هذا الحيوان إلى أعماق البحر أكثر من أي حيوان بحري آخر، مثل الحيتان، وسلاحف البحر، وأفيال البحر، حيث يستطيع هذا الحيوان وقف التنفس مدة أكثر من ساعتين، صاعداً وهابطاً في البحر، ويتحمل الغوص المتكرر دون المعاناة من أي مشكلات تنفسية ظاهرة.

## عظمت إستراتيجيات تطورية من انتشار الغازات

لا يمكن الحصول على الكمية المناسبة من الأكسجين التي تحتاج إليها عملية التنفس الخلوي باستخدام الانتشار وحده إذا زادت المسافة عن نصف مليمتر بين مصدر الأكسجين ومكان حدوث التنفس الخلوي. أعاققت 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 كافياً لها، حتى إن كانت على شكل مستعمرات (الشكل 49-19)، لكن معظم الحيوانات مُعدّدة الخلايا تحتاج إلى تراكيب تكيفية لتزيد، وتُحسّن من عملية تبادل الغازات.

## زيادة فرق الضغط (التركيز)

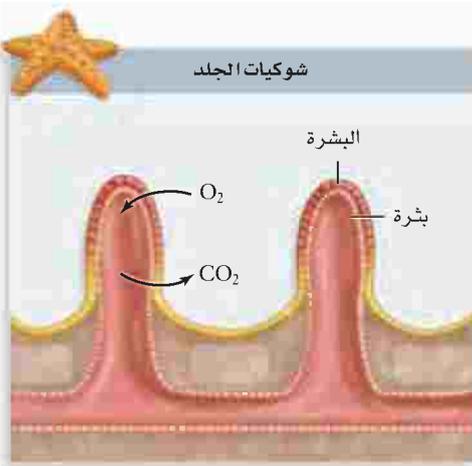
معظم شعب اللاقريات تنقِر إلى الأعضاء التنفسية المُخصّصة، إلا أنها طوّرت وسائل تُحسّن من عملية الانتشار. كثير من المخلوقات الحية صنعت تياراً مائياً يعمل على تغيير الماء بشكل مستمر فوق السطوح التنفسية؛ وتقوم الأهداب،

عادةً، بعمل هذا التيار. وبسبب هذا التدفق المستمر للماء، فإن التركيز الخارجي للأكسجين لا يتغيّر على طول مسار الانتشار، وعلى الرغم من أن بعض جزئيات الأكسجين التي دخلت إلى المخلوق الحي قد أزيلت من الماء المحيط، فإن الماء الجديد المُستمر يحل محل الماء الخالي من الأكسجين. وهذا يؤدي إلى زيادة فرق التركيز -  $\Delta p$  في معادلة فِك.

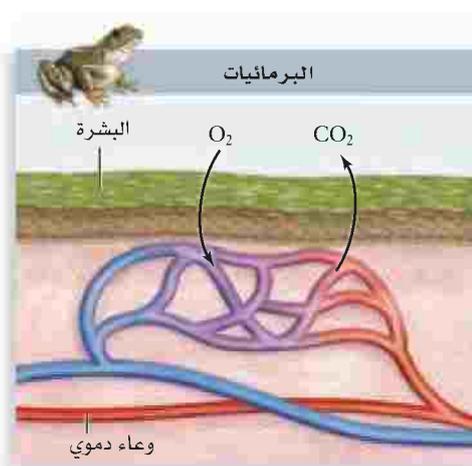
## زيادة مساحة السطح وتقليل المسافة

تمتلك اللاقريات الأكثر تعقيداً (الرّخويات، ومفصليات الأرجل، وشوكيات الجلد) والفقريات، أعضاء تنفسية زادت من مساحة السطح المُتوافر لعملية الانتشار، مثل الخياشيم، والقصبات الهوائية، والرّئات. هذه التكيّفات تُقرب ما بين البيئة الخارجية (الهواء أو الماء) والبيئة الداخليّة، مثل الدّم والليمف الدموي، التي عادةً ما تدور خلال الجسم. لهذا زادت الأعضاء التنفسية مُعدّل الانتشار بزيادة مساحة السطح ( $A$ ) وتقليل المسافة ( $d$ ) التي على الغازات قطعها.

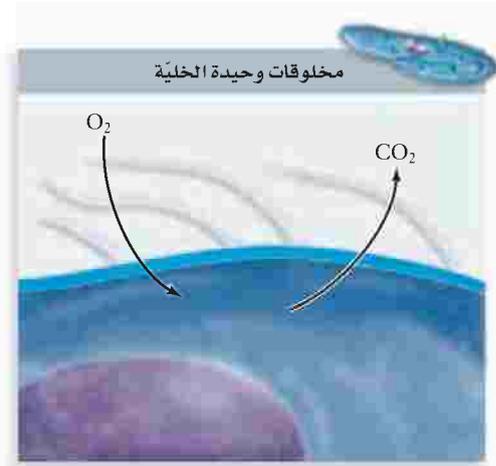
تبادل الأكسجين وثنائي أكسيد الكربون بين المخلوقات الحية وبيئتها يُعظّم (يصل إلى أقصى حدوده) زيادة فرق التركيز، ومساحة السطح، وتقليل المسافة التي يجب أن تقطعها هذه الغازات.



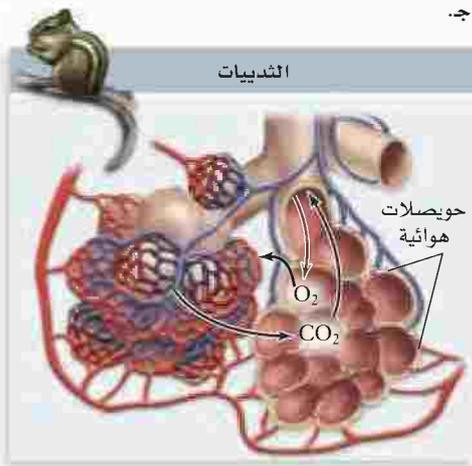
ج.



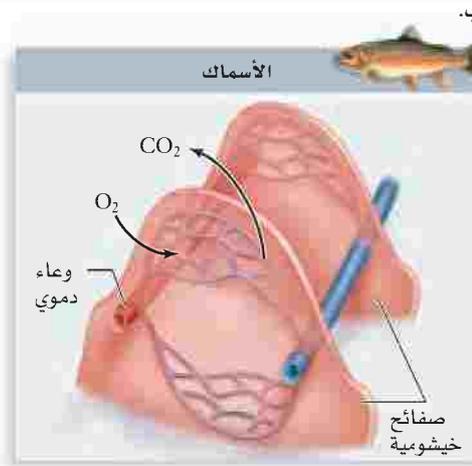
ب.



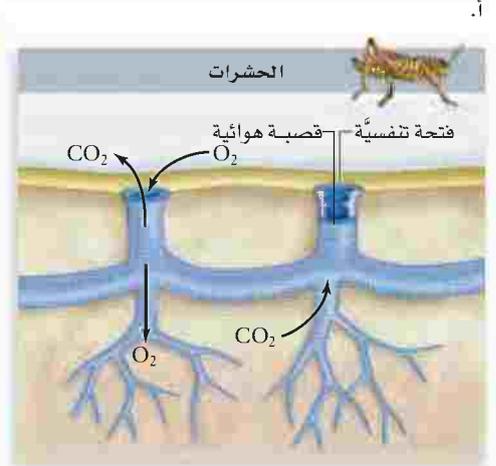
أ.



و.



هـ.



د.

الشكل 19-49

أجهزة تبادل الغازات المُختلفة في الحيوانات. أ. تنتشر الغازات مباشرة إلى المخلوقات وحيدة الخلية. ب. البرمائيات وحيوانات أخرى تتنفس عبر الجلد. البرمائيات أيضاً تتبادل الغازات من خلال الرئتين. ج. تمتلك شوكيات الجلد زوائد بشرية تزود المخلوق بمساحة سطح تنفسي أكبر. د. تتنفس الحشرات من خلال نظام القصبات واسع الانتشار. هـ. خياشيم الأسماك تزود الأسماك بمساحة سطح تنفسية عالية جداً وتبادل تيار متعاكس. و. الحويصلات الهوائية في رئتي الثدييات تزود الثدييات بمساحة سطح تنفسية عالية، ولكنها لا تسمح بتبادل تيار متعاكس.

## الخياشيم، والتنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

في القشريات، تقع الحجرة الخيشومية بين الجسم والهيكل الخارجي الصلب للحيوان. تحتوي هذه الحجرة على الخياشيم، وتفتح إلى السطح تحت الأطراف. وتُسبب حركة الأطراف سحب الماء عبر هذه الحجرات، ومن ثم تولد تياراً فوق الخياشيم.

### خياشيم الأسماك العظمية مُغطاة بالغطاء الخيشومي

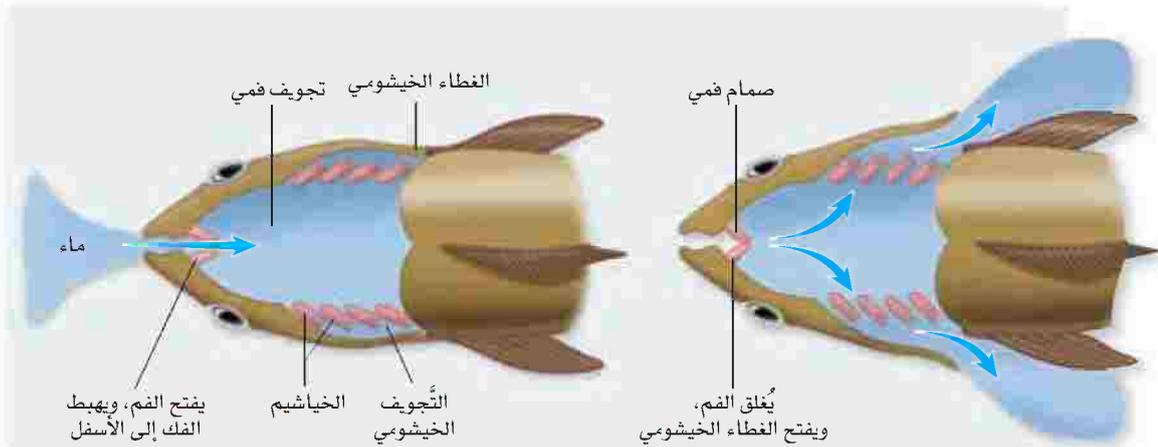
تقع الخياشيم في الأسماك العظمية بين التجويفين الفمي، والخيشومي الذي يحتوي على الخياشيم (الشكل 49-20). يعمل هذان التجويفان مثل مضختين تتمددان بشكل متبادل لتُحرك الماء إلى الفم، وعبر الخياشيم، ثم إلى خارج السمكة من خلال فتحة الغطاء الخيشومي *Operculum*.

تمتلك بعض الأسماك العظمية التي تسبح باستمرار، مثل أسماك التونا، غطاء خيشومياً غير متحرك. تسبح هذه الأسماك وفمها مفتوح جزئياً، دافعة الماء بشكل مستمر فوق الخياشيم، وتُعرف هذه العملية التهوية بالقوة *Ram ventilation* (الشكل 49-20). على الرغم من ذلك، تمتلك معظم الأسماك العظمية غطاء خيشومياً مرناً. مثل، سمك اللشك، وهو سمك يُمسك و"يلق" على ظهر سمك القرش وكتفيه. يستخدم هذا السمك التهوية بالقوة عندما تكون أسماك القرش سابحة، ولكنه يضخ الماء عن طريق الأغشية الخيشومية عندما يتوقف سمك القرش عن السباحة. هناك أربعة أقواس خيشومية *Gill arches* على كل جانب من رأس السمكة. كل قوس يتكون من صفيين من الخيوط الخيشومية، ويحتوي كل خيط من هذه الخيوط على صفائح غشائية رقيقة، تبرز إلى الخارج في مسار تدفق الماء (انظر الشكل 49-21). يمرر الماء عبر هذه الصفائح في اتجاه واحد.

في كل صفيحة، يمر الدم مُعكساً لاتجاه حركة الماء. يدعى هذا الترتيب تدفق التيار المتعاكس *Countercurrent flow*. يعمل هذا الترتيب على زيادة (بأقصى حد) نسبة الأكسجين في الدم عن طريق زيادة فرق تركيز الأكسجين على طول مسار الانتشار، فتزيد  $\Delta p$  في قانون (فك) للانتشار. الفائدة العائدة من هذا الترتيب موضحة في (الشكل 49-22 أ). يضمن تدفق التيار المتعاكس أن يبقى فرق تركيز الأكسجين بين الدم والماء المحيط قائماً على طول الصفيحة الخيشومية. يسمح هذا للأكسجين باستمرار الانتشار على طول الصفيحة. ولهذا يكون للدم الذي يغادر الخياشيم تركيز مرتفع للأكسجين، وهو قريب من تركيز الأكسجين الموجود بالماء الداخل إلى الخياشيم.

الشكل 49-20

كيف تتنفس الأسماك العظمية. تقع الخياشيم بين التجويفين: الفمي والخيشومي. يحدث التنفس على مرحلتين. يفتح الصمام الفمي، ويهبط الفك إلى الأسفل، ساحباً الماء إلى التجويف الفمي، في حين يكون التجويف الخيشومي مغلقاً. بعد ذلك، يُغلق الصمام الفمي، ويُفتح الغطاء الخيشومي، دافعاً الماء عبر الخياشيم إلى الخارج.



الخياشيم *Gills* امتدادات نسيجية مُتميّزة تدفع نحو الماء. يمكن أن تكون الخياشيم بسيطة، كما في بثرات شوكلات الجلد (انظر الشكل 49-19 ج)، أو معقدة، مثل الخياشيم كثيرة الالتواءات في الأسماك (الشكل 49-19 هـ). إن مساحة سطح الخياشيم الكبيرة التي يتم عبرها الانتشار مكنت المخلوقات الحية البحرية من استخلاص كمية أكسجين من الماء أكبر بكثير من الكمية التي يمكن أخذها عن طريق الجلد وحده. في هذا الجزء، سنركز على الخياشيم الموجودة في الحيوانات الفقرية.

تؤدي السطوح الرطبة دوراً في تبادل الغازات في بعض الفقريات واللافقريات. يشكّل تبادل الغازات عبر الجلد إستراتيجية شائعة في كثير من البرمائيات، ومفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، مثل الحشرات التي طوّرت نظام قصبات هوائية يسمح بتبادل الغازات عبر هيكلها الخارجي الصلب.

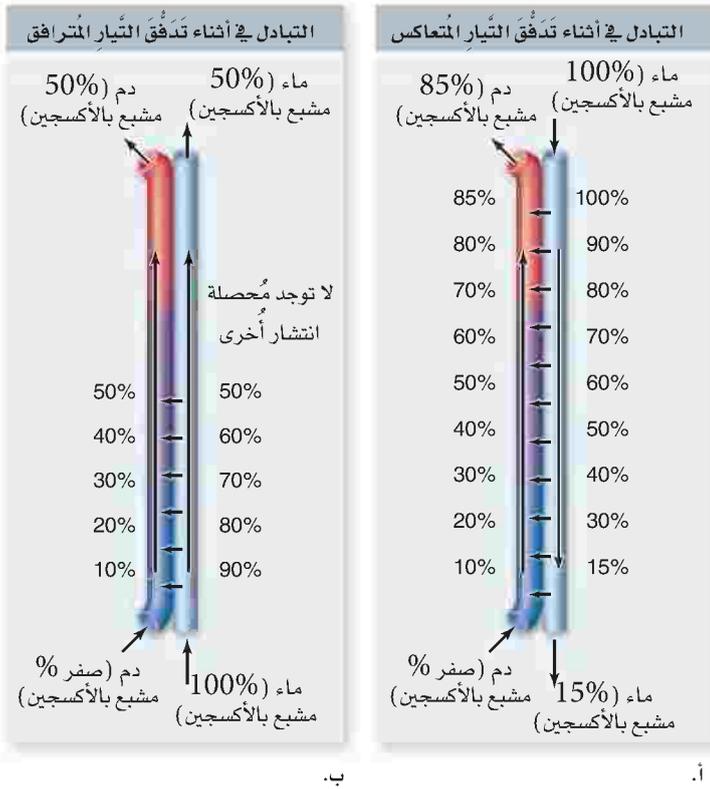
### الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير الناضجة

الخياشيم الخارجية ليست موجودة داخل تراكيب الجسم. من الأمثلة على الفقريات التي تحتوي على الخياشيم الخارجية يرقات 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. إن الخياشيم كثيرة الشعب تقاوم هذه الحركة، جاعلةً هذا النوع من التنفس غير فعّال إلا في الحيوانات الصغيرة. ومن المساوئ أيضاً، سهولة التلف، إذ إن الخياشيم الخارجية تمتلك نسيجاً طلائياً رقيقاً لتبادل الغازات.

### الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات

طوّرت أنواع أخرى من الحيوانات البحرية حجرات خيشومية *Branchial chambers*، تضخ الماء فوق الخياشيم الساكنة. يفتح تجويف العبء الداخلي للرخويات نحو الخارج وهو يحتوي على الخياشيم. ويسبب انقباض الجدار العضلي لتجويف العبء جرّ المياه إلى الداخل، ومن ثم طرحها.

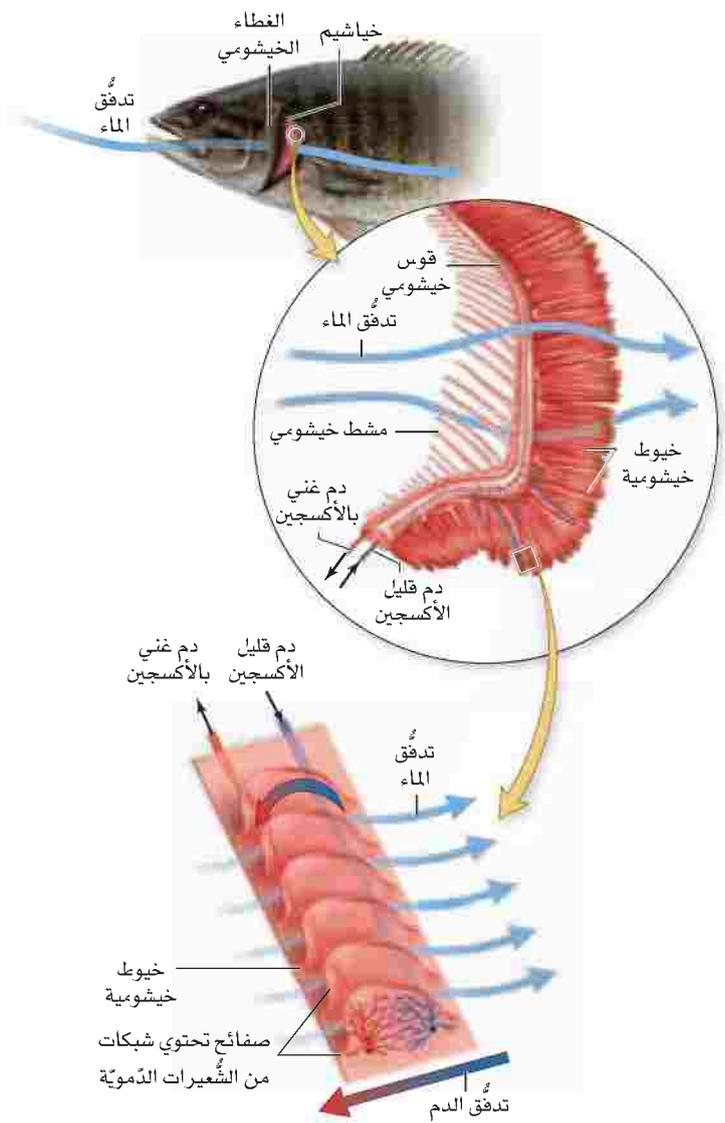


الشكل 49-22

التبادل التبادلي المتعاكس. تسمح هذه العملية بتحميل الدم بالأكسجين بشكل فعال جداً. عندما يتدفق الدم والماء في اتجاهين متعاكسين (أ)، يكون الفرق الأولي في تركيز الأكسجين بين الدم والماء قليلاً، لكنه كافٍ لانتشار الأكسجين من الماء إلى الدم. وكلما زاد انتشار الأكسجين إلى الدم، يرتفع تركيز الأكسجين فيه، يُقابل الدم ماء يمتلك تركيزاً أعلى من الأكسجين. عند كل نقطة، يكون تركيز الأكسجين أعلى في الماء، ولهذا يستمر تدفق الأكسجين من الماء إلى الدم. في هذا المثال، يحتوي الدم تركيزاً من الأكسجين يبلغ 85%. عندما يتدفق الماء والدم في الاتجاه نفسه (ب)، ينتشر الأكسجين من الماء إلى الدم بسرعة في البداية، لكن بعد ذلك يقل معدل الانتشار كلما انتشر الأكسجين من الماء إلى الدم، حتى يتساوى تركيز الأكسجين في الماء والدم في النهاية. في هذا المثال، لا يزيد تركيز الأكسجين في الدم على 50%.

### يحتاج التنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر

للأكسجين وثنائي أكسيد الكربون القدرة على عبور الجلد في بعض الفقريات (انظر الشكل 49-19 ب). في معظم الأحيان، تكون هذه الفقريات بحرية، مثل البرمائيات وبعض السلاخف، وتمتلك نسيجاً طلائياً عالي التروية الدموية. تُسمى عملية تبادل الأكسجين وثنائي أكسيد الكربون عبر الجلد **التنفس الجلدي** **Cutaneous respiration**. في البرمائيات، يُعدُّ التنفس الجلدي مساعداً لعمل الرئتين. وعلى الرغم من بعض الحالات غير الشائعة، فإن بعض برمائيات اليابسة، مثل السلمندر، تعتمد على التنفس الجلدي بشكل كامل.



الشكل 49-21

تركيب الخياشيم في الأسماك. يمر الماء عبر القوس الخيشومي فوق الخيوط (من اليسار إلى اليمين في الرسم). يمر الماء دائماً عبر الصفائح في الاتجاه المتعاكس لاتجاه تدفق الدم من خلال الصفائح. إن نجاح عمل الخياشيم يعتمد على التدفق المتعاكس لتيار الدم والماء.

إذا كان اتجاه حركة الماء والدم نفسه، فإن التدفق يكون مترافقاً *Concurrent* (الشكل 49-22 ب). في هذه الحالة، يقل فرق التركيز على طول الصفيحة الخيشومية بشكل سريع حالما يفقد الماء الأكسجين للدم، ولهذا فإن مُحصلَة انتشار الأكسجين تقل، ثم تتوقف عندما تصل إلى مرحلة الاتزان. تُعدُّ خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التنفسية فعالية، بسبب وجود تبادل الغازات عن طريق التيار المتعاكس.

يدخل الهواء إلى القصبات الهوائية من خلال فتحات مُتخصّصة في الهيكل الخارجي تُسمى **الفتحات التنفسية Spiracles**. تُفتح هذه الفتحات وتُغلق في معظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة عن طريق صمامات. إن القدرة على إغلاق هذه الفتحات التنفسية للتقليل من فقدان الماء كان من أهم التكيفات التي سهّلت عملية غزو هذه المخلوقات لليابسة.

الخياشيم تراكيب كثيرة التقسيمات لتسمح بزيادة مساحة السطح الذي يتم من خلاله التبادل. في خياشيم الأسماك العظمية، يتدفق الدم في اتجاه معاكس لتدفق الماء. تدفق التيار المتعاكس هذا يُعظّم تبادل الغازات، جاعلاً خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التنفسية كفاءة. تعتمد بعض البرمائيات على التنفس الجلدي، وخاصة وهي في طور البرقة. في مفصليات الأرجل، سمح تطور نظام القصبات الهوائية المزود بفتحات تنفسية بإجراء تبادل الغازات على الرغم من وجود الهيكل الخارجي وسمح لها بغزو اليابسة.

من بين الزواحف البحرية، تستطيع السلاحف ذات الغطاء اللين أن تغمر نفسها في رواسب النهر ساعات عدة دون أن تستخدم التهوية الرئوية. في هذا المستوى القليل من النشاط، يقدم التنفس الجلدي الأكسجين الكافي للأنسجة. تستخدم مُتزلجات البرك الشائعة كذلك التنفس الجلدي ليساعدها على البقاء مغمورة. في فصل الشتاء، تستطيع هذه السلاحف البقاء مغمورة في الماء أياماً عدة دون حاجة إلى تنفس الهواء.

## نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل

ليس لمفصليات الأرجل عضو تنفسي واحد. فالجهاز التنفسي لمعظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة يتكون من قنوات صغيرة، مُتشعبة مُبطنة بمادة الكيوتيكل تُسمى **القصبات الهوائية Tracheae** (انظر الشكل 49-19 د). هذه القصبات، تتشعب في النهاية إلى **قُصبيات هوائية دقيقة Tracheoles** جداً، وهي سلسلة أنابيب تنقل الغازات إلى جميع أجزاء جسم مفصليات الأرجل. تكون هذه القُصبيات الهوائية على اتصال مباشر مع الخلايا، وينتشر الأكسجين مباشرة عبر الغشاء الخلوي للخلايا.

## الرئتان

9-49

وبسبب وجود قوة الجاذبية، فإن الهواء يُشكل ضغطاً للأسفل. يُستخدم جهاز مقياس الضّغط لقياس ضغط الهواء، حيث القيمة 760 ملم زئبقي هي مقدار ضّغط الهواء عند سطح البحر. كذلك يُعرف هذا الضّغط بأنه يساوي **ضّغطاً جويّاً واحداً 1 atmosphere (1 atm)**.

يُسهّم كل نوع من الغازات في المجموع الكلي للضّغط الجوي بحسب نسبة مجموع الجزيئات الموجودة. ويُسمى الضّغط الذي يُسهّم به غاز ما **الضّغط الجزئي Partial pressure**. ويُشار إليه بـ  $P_{N_2}$ ،  $P_{O_2}$ ،  $P_{CO_2}$ ، وهكذا. يكون الضّغط الجزئي لـ  $N_2$ ،  $O_2$ ،  $CO_2$  عند مستوى سطح البحر، كما يأتي:

$$P_{N_2} = 79.02\% \times 760 = 600.6 \text{ ملم زئبقي}$$

$$P_{O_2} = 20.95\% \times 760 = 159.2 \text{ ملم زئبقي}$$

$$P_{CO_2} = 0.03\% \times 760 = 0.2 \text{ ملم زئبقي}$$

لا يعيش الإنسان مدة طويلة على ارتفاعات أعلى من 6000 م. وعلى الرغم من أنّ الهواء هناك يحتوي على 20.95% أكسجين، فإنّ الضّغط الجوي هو 380 ملم زئبقي تقريباً، ولهذا يكون  $P_{O_2}$  80 ملم زئبقي ( $20.95\% \times 380$ )، وهذه نصف كمية الأكسجين المتوافرة عند سطح البحر.

في الأجزاء القادمة، سوف نصف التنفس في الفقريات التي تمتلك رئة، مبدئين بالزواحف والبرمائيات. وسنُلخص بعد ذلك الرئتين في الثدييات، والرئتين في الطيور التي تكيفت وتخصّصت بشكل كبير.

## رئات البرمائيات والزواحف امتدادات مُتخصّصة من القناة الهضمية

رئات البرمائيات تُشكل ما يُشبه كيساً يبرز من القناة الهضمية (الشكل 49-24). على الرغم من احتواء السطح الداخلي لهذه الأكياس على انتشاءات، فإن مساحة السطح المتوافرة لعملية التبادل في البرمائيات أقل من مساحة السطح في رئات الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تتصل كل رئة في البرمائيات بالجزء الخلفي من تجويف الفم، أو البلعوم، ويتحكم صمام، يُدعى المزمار، في فتح الممر من هذه الأجزاء إلى الرئة وإغلاقه.

على الرغم من الكفاءة العالية للخياشيم بوصفها أعضاء تنفسية في البيئة البحرية، فإنها استُبدلت في الحيوانات التي تعيش على اليابسة لسببين رئيسيين، هما:

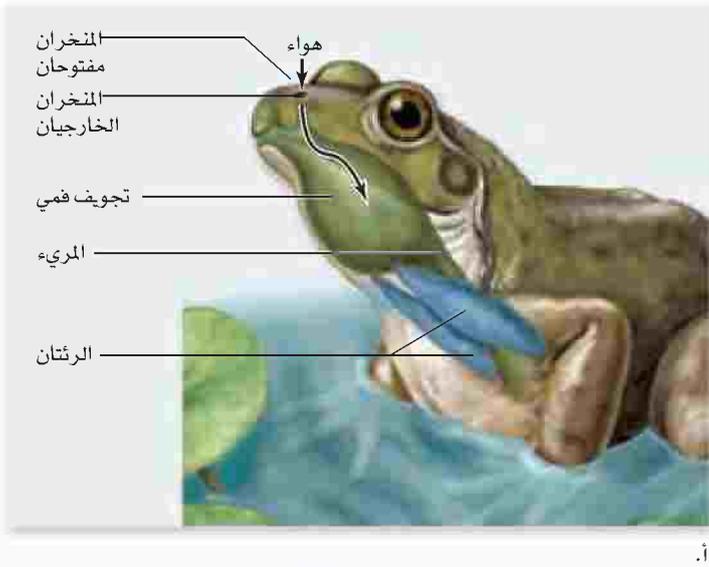
- 1. الهواء أقل دعامة من الماء.** لا تمتلك الصفائح الخيشومية دعامة بنيائية قوية؛ لذا تعتمد على الماء من أجل ذلك. فإذا أُخرجت الأسماك من الماء، على الرغم من وجود الأكسجين، فإنها تختنق بسرعة، لأنّ الخياشيم تُصبح كتلة من الأنسجة. على العكس من ذلك، تستطيع الممرات الداخلية مثل القصبات الهوائية والرئتين البقاء مفتوحة، حيث تمتلك هذه الأجسام التراكيب الدعامة التركيبية اللازمة.
- 2. تبخر الماء.** عادةً ما يكون الهواء غير مشبع ببخار الماء، إلا بعد هطل المطر مباشرة. ولهذا، فإنّ المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة تفقد الماء باستمرار إلى الجو. تمتلك الخياشيم مساحة سطح كبيرة تجعلها تفقد كمية كبيرة من الماء.

تقلُّ الرئة **Lung** هذا التبخر، حيث تُمرّر الهواء إلى ممرات أنبوبية مُتشعبة. إنّ نظام القصبات الهوائية في مفصليات الأرجل يستخدم أيضاً الأنابيب الداخلية للتقليل من التبخر.

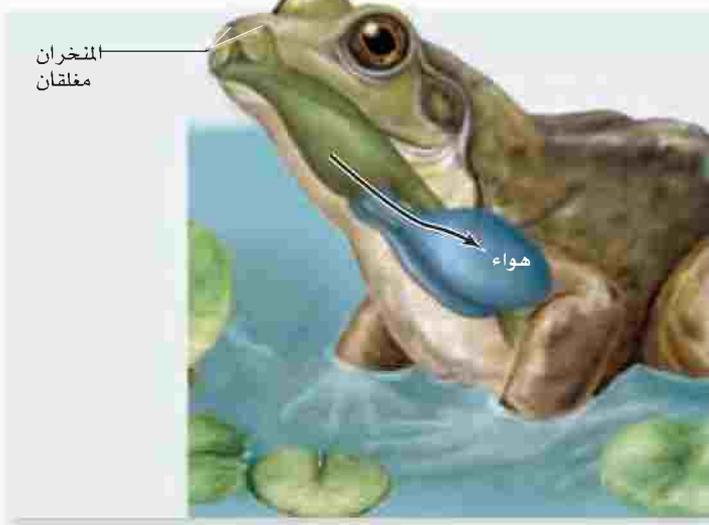
يتشبع الهواء المار في الممرات التنفسية ببخار الماء قبل أن يصل إلى المناطق الداخلية للرئة. في هذه المناطق، يوجد غشاء رطب رقيق يسمح بعملية تبادل الغازات. باستثناء الطيور، تستخدم الفقريات التي تعيش على اليابسة جميعها مجموعة مُتجانسة من الغازات التي تلامس سطوح التبادل الغازي. على العكس من مرور الماء في اتجاه واحد الذي يُعدّ فعلاً جداً في الخياشيم، فإنّ الغازات تمر إلى الرئتين، ومنهما عبر الممرات الهوائية نفسها، أي نظام التدفق ثنائي الاتجاه. تمتلك الطيور جهازاً تنفسياً استثنائياً، وسنرى ذلك لاحقاً.

## التنفس بالهواء يستفيد من الضّغط الجزئي للغازات

يحتوي الغاز الجاف على 78.09% نيتروجين، و20.95% أكسجين، و0.93% أرجون وغازات خاملة أخرى، و0.03% ثاني أكسيد الكربون. تجعل تيارات الحمل الحراري الجو مُحافظاً على ثبات هذه التركيبة لارتفاع يصل إلى 100 كم على الأقل، على الرغم من أنّ كمية هذه الغازات (عدد الجزيئات) في الهواء تقل كلما ارتفعنا إلى الأعلى (الشكل 49-23).



أ.



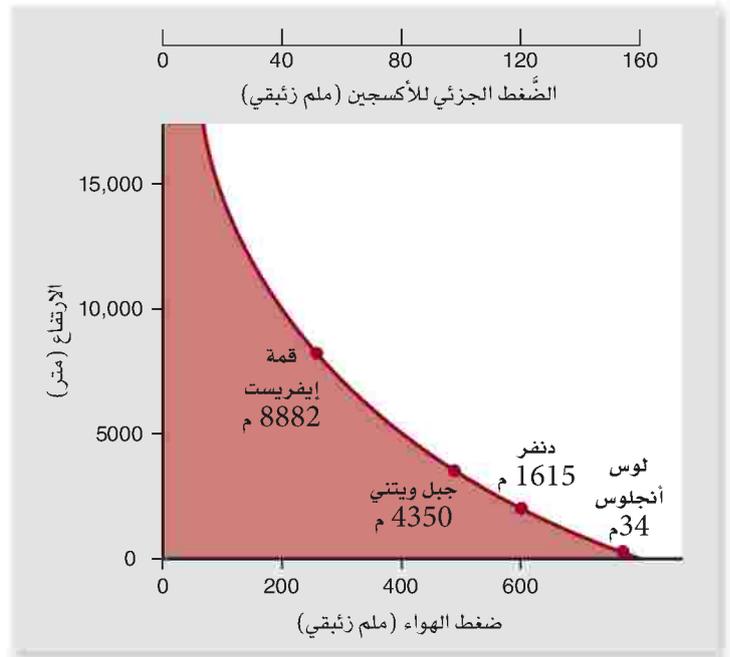
ب.

### الشكل 24-49

رئتا البرمائيات. كل رئة لهذا الضفدع هي امتداد للقناة الهضمية، وتعبأ بالهواء عن طريق تكوين ضغط موجب في التجويف الفمي. أ. يتمدد التجويف الفمي ويتدفق الهواء من خلال فتحات الأنف. ب. تُلغق فتحتا الأنف، وينضغط (ينكمش) تجويف الفم، وهذا يحدث ضغطاً موجباً يُستخدم لملء الرئتين. تستقر الرئة في البرمائيات إلى التراكيب الموجودة في رئات الحيوانات الفقرية الأخرى التي تعيش على اليابسة والتي تعطى مساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات، ولهذا فهي ليست فعالة مثل رئات الفقريات الأخرى.

### الرئتان في الثدييات زادت مساحة السطح بشكل كبير

الحيوانات داخلية الحرارة، مثل الطيور والثدييات، تمتلك معدلاً عالياً ومستمرًا من عمليات الأيض. تمتلك هذه المجموعات من الفقريات أجهزة تنفسية معقدة وذات كفاءة عالية مقارنة مع الحيوانات ذات الدم البارد. إن تطور هذه الأجهزة جاء ليلاي الطلب الزائد على التنفس الخلوي في هذه الحيوانات ذات الدم الحار.



### الشكل 23-49

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 أوكسجين الجو بين قمة إيفريست وجبل ويتني؟

تتنفس البرمائيات بطريقة تختلف عن الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تجبر البرمائيات الهواء على الدخول إلى رئاتها؛ حيث تعمل على ملء تجويف الفم بالهواء (الشكل 24-49 أ)، وتغلق فمها وفتحتي الأنف لديها، ومن ثم تقوم برفع سقف تجويف الفم. هذا يجعل الهواء يندفع إلى الرئتين بطريقة مشابهة لاستخدام أسطوانة الغاز المضغوط في ملء بالون (الشكل 24-49 ب). ويُسمى هذا التنفس طريقة **الضغط الموجب Positive pressure breathing**؛ في الإنسان، يشبه ذلك عملية إدخال الهواء بقوة إلى رئتي شخص ما عن طريق عمل التنفس الاصطناعي عن طريق الفم.

الرؤاحف التي تعيش على اليابسة تمتلك جلدًا جافًا، قاسيًا، وحرشفيًا لا يمنع فقط الجفاف، لكنه يمنع التنفس الجلدي، الذي تستخدمه كثير من البرمائيات كذلك. توسع الرؤاحف أقباصها الصدرية عن طريق انقباضات عضلية. يُنشئ هذا الأمر نقصًا في الضغط داخل رئاتها مقارنة مع الجو المحيط بها، إن الضغط الجوي العالي من الخارج يدفع الهواء إلى داخل رئات هذه الحيوانات. هذا النوع من التهوية يُسمى التنفس بطريقة **الضغط السلبي Negative pressure breathing** حيث «يسحب» الهواء إلى داخل الحيوان بدلاً من أن «يدفع».

تمتلك رئات الرؤاحف مساحة سطح أكبر من رئات البرمائيات، ولهذا تعدُّ فعاليتها أكبر في تبادل الغازات. إن التنفس الجلدي، قد يحدث، مع ذلك، في بعض الرؤاحف، مثل أفاعي البحر.

أكثر من 80 م<sup>2</sup>، أو ما يُعادل 42 مرة مساحة سطح الجسم. وستناقش تفاصيل عملية التبادل بين الشعيرات الدموية والحوصلات الهوائية في الأجزاء المقبلة.

### جهاز التنفس في الطيور جهاز تدفق عالي الكفاءة

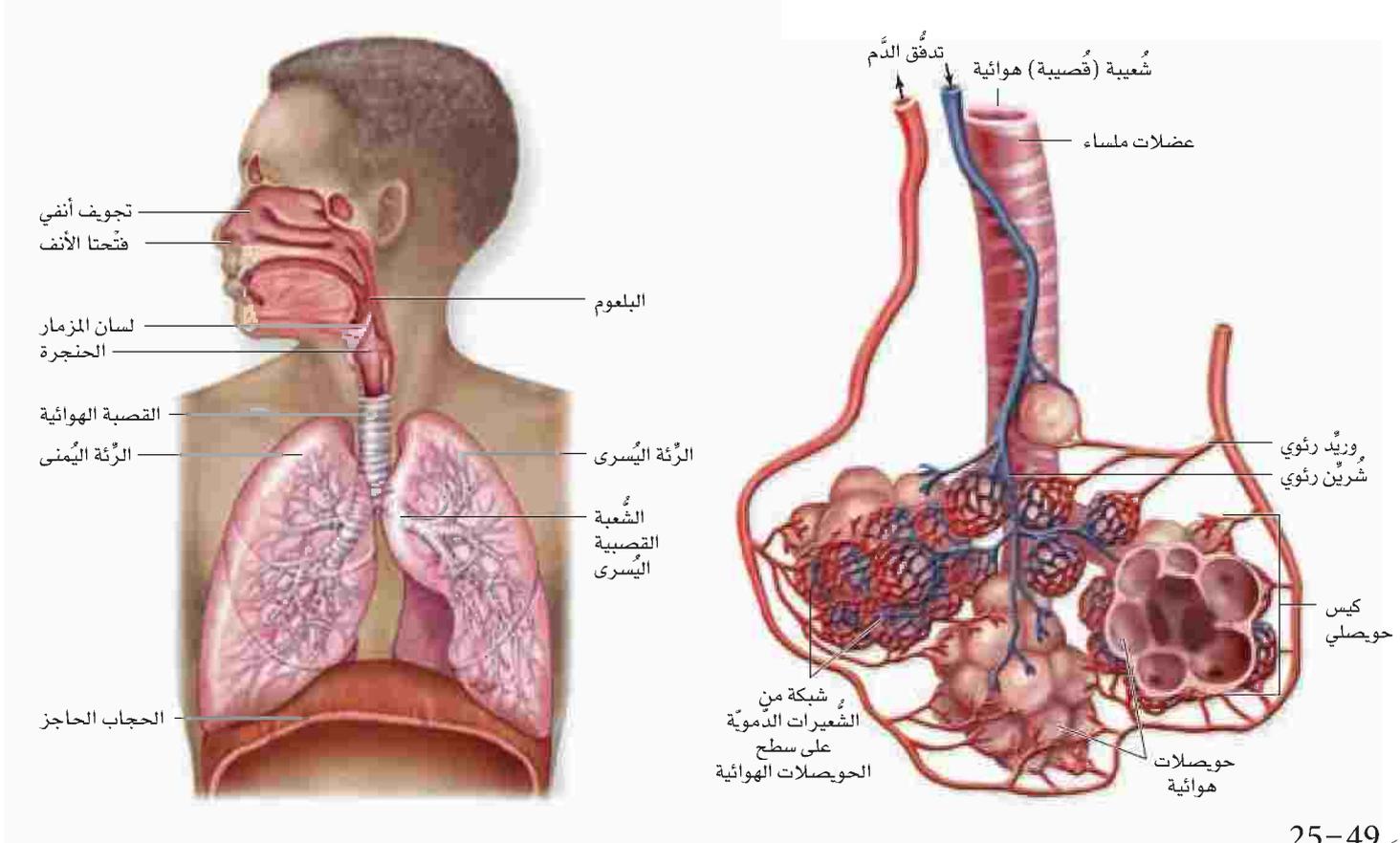
الجهاز التنفسي في الطيور ذو تركيب فريد، إذ يزود الطيور بتنفس أكثر فاعلية مقارنة مع الفقريات الأخرى على اليابسة، وبصورة تختلف عما هو عليه الحال في رئة الثدييات التي تنتهي بحوصلات هوائية مغلقة النهايات. تدفع الرئة في الطيور الهواء إلى أوعية هوائية متعددة صغيرة تُسمى القصبات الجانبية Parabronchi، التي يحدث فيها تبادل 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 الأخرى التي تعيش على اليابسة، يختلط الهواء النقي الداخل مع الهواء «القديم»، الأفقر بالأكسجين المتبقي من عملية التنفس السابقة. لا تُفرغ الرئتان في البرمائيات، والزواحف، والثدييات محتوياتها من الغازات بشكل كامل. أما في الطيور، فالهواء النقي فقط هو الذي يدخل إلى القصبات الجانبية، ويخرج الهواء «القديم» من طريق آخر. إن هذا الاتجاه الأحادي في تدفق الهواء يحدث بسبب وجود الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية التي تميز الطيور (الشكل 49-26 أ). عندما يتم أخذ الهواء في أثناء الشهيق، فإن هذه الجيوب تتمدد وتمتلئ بالهواء، وعندما يحدث الزفير، فإنها تتضغظ (تنقبض) دافعة الهواء إلى الرئتين.

تحتوي رتتا الثدييات على ملايين الحوصلات الهوائية Alveoli، وهي أكياس صغيرة تتجمع مثل قلوب العنب (الشكل 49-25). يزود هذا كل رئة بمساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات. تتكون كل حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خلية واحدة، ويحاط بالشعيرات الدموية التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا. ولهذا، فإن المسافة  $d$  التي تقطعها الغازات قليلة جدًا: فقط 0.5 – 1.5 ميكرومترًا.

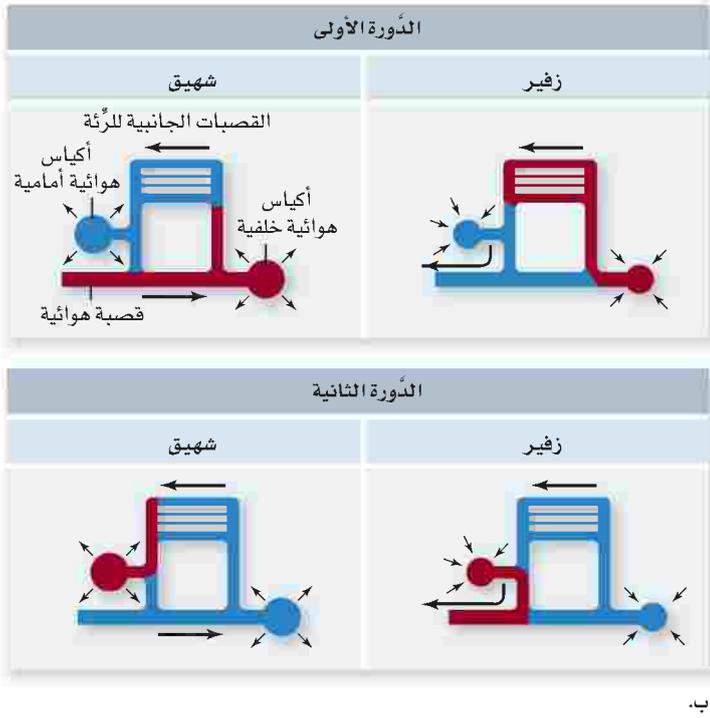
يؤخذ الهواء عن طريق الفم والأنف، ثم يمر إلى البلعوم، ومن ثم إلى الحنجرة Larynx (صندوق الصوت)، بعد ذلك يمر الهواء من خلال فتحة في الحبال الصوتية، تُسمى المزمارة Glottis، إلى أنبوب مدعم بحلقات غضروفية لها شكل حرف C، تُسمى القصبة الهوائية Trachea. تُستخدم القصبة الهوائية في الفقريات وفي مفصليات الأرجل لتشكل الأنابيب التنفسية. تتشعب القصبة الهوائية في الثدييات إلى شعبتين هوائيتين Bronchi: يميني ويسري، تدخل كل منهما إلى رئة، ومن ثم تتفرع إلى شعبيات هوائية Bronchioles توصل الهواء إلى الحوصلات الهوائية.

تحاط الحوصلات الهوائية بشبكة كبيرة من الشعيرات الدموية. يحدث معظم التبادل بين الهواء والدّم عبر جدران الحوصلات الهوائية. إن تشعب القصبات الهوائية، ووجود عدد كبير من الحوصلات الهوائية زاد من مساحة السطح كثيرًا بالمقارنة مع البرمائيات والزواحف. في الإنسان، هناك ما يقارب 300 مليون حويصلة هوائية في كل رئة، ومجموع مساحة السطح الموجودة لعملية الانتشار



الشكل 49-25

الجهاز التنفسي للإنسان وتركيب الرئة في الثدييات. تمتلك رتتا الثدييات مساحة سطح كبيرة بسبب امتلاكها ملايين الحوصلات الهوائية التي تتجمع عند نهايات القصبات الهوائية. يعمل هذا على تبادل الغازات بشكل فعال مع الدّم.



الشكل 26-49

**كيف تتنفس الطيور.** أ. تمتلك الطيور جهازاً من الأكياس الهوائية، مُقسّماً إلى مجموعتين: أمامية وخلفية، وهي تمتد بين الأعضاء الداخلية وفي العظام. ب. يحدث التنفس عبر دورتين: في الأولى، يُسحب هواء الشهيق (مُبيّن باللون الأحمر) من القصبة الهوائية إلى الأكياس الهوائية الخلفية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الرئتين. وفي الدورة الثانية يُسحب الهواء من الرئتين إلى الأكياس الهوائية الأمامية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. يكون مرور الهواء عبر الرئتين دائماً في الاتجاه نفسه، من الخلف إلى الأمام (من اليمين إلى اليسار في هذا الرسم).

من أن هذا النظام يمتلك القدرة الكبيرة على استخلاص الأكسجين من الهواء مقارنة مع رئة الثدييات.

بسبب هذه التكيّفات التنفسية، فإنّ العصفور الدوريّ يمكن أن يعيش على ارتفاع يقارب 6000 م، أمّا الفأر، الذي يملك كتلة الجسم نفسها ومعدّل الأيض نفسه كذلك، فإنه سيموت بسبب قلة الأكسجين في وقت قصير.

الفقرات التي تعيش على اليابسة تأخذ الهواء إلى رئتين تشبه الأكياس تزود هذه الفقرات بمساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات. يُساعد التنفس الجلدي على تبادل الغازات في بعض البرمائيات والزواحف المائية. يُعدّ الجهاز التنفسيّ في الطيور من أكثر الأجهزة كفاءة مقارنة مع الفقرات الأخرى التي تعيش على اليابسة، حيث يملك تدفقاً هوائياً في اتجاه واحد يتقاطع مع تيار الدم المُتدفّق بزاوية 90° في الرئتين.

يحدث التنفس في الطيور على دورتين (الشكل 26-49 ب). تتضمن كلّ دورة شهيقاً وزفيراً، لكن الهواء الذي يُؤخذ في الشهيق في الدورة الأولى لا يتم إخرجه حتى الدورة الثانية.

في حالة الشهيق، تتمدّد الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية، إلا أن الهواء يدخل في حالة الشهيق هذه إلى الأكياس الخلفية فقط، وتمتلئ الأكياس الأمامية بالهواء المسحوب من الرئتين. في حالة الزفير، يخرج الهواء من الأكياس الهوائية الأمامية إلى خارج الجسم، أمّا الهواء فيخرج من الأكياس الهوائية الخلفية إلى الرئتين. تُعاد هذه العملية في الدورة الثانية.

إنّ تدفقّ الهواء في اتجاه واحد يسمح بكفاءة تنفسية كبيرة: يتدفق الدم من خلال رئة الطيور بزاوية 90° بالنسبة إلى تدفقّ الهواء. هكذا تدفقّ عرضي التيار، ليس بفاعلية تدفق التيار المُتعاكس الذي يستخدم زاوية 180° في خياشيم الأسماك، على الرغم

## تراكيب التهوية وآلياتها

10-49

الحوصلات الهوائية يملك ضغطاً جزئياً مقداره 105 ملميمترات زئبقية تقريباً. يؤدي هذا الاختلاف في ضغط الغازات،  $\Delta p$  في معادلة (فك)، المُقدّر بـ 65 ملميمتراً زئبقياً، إلى حركة الأكسجين نحو الدم. يُعادر الدم الرئتين، نتيجة هذا التبادل، بضغط جزئيّ للأكسجين مقداره نحو 100 ملميمتر زئبقي. كما ترى، تقوم الرئتان بعمل فعال، لكنه ليس كاملاً، من ناحية تزويد الدم بالأكسجين. هذه التغيرات في  $P_{O_2}$  للدم، وكذلك التغيرات في ثاني أكسيد الكربون في البلازما (يُشار إليها بـ  $P_{CO_2}$ )، موضّحة في (الشكل 27-49).

يوجد ما يقارب 30 بليون شعيرة دموية في كلّ رئة، أي نحو 100 شعيرة دموية لكلّ حويصلة هوائية. لهذا، يمكن تخيل الحويصلة الهوائية على أنها فقاعة هوائية صغيرة جداً يُغطّى سطحها كلّ بالدم. يحدث تبادل الغازات بسرعة كبيرة عند السطح البييني؛ بين الدم والحوصلات الهوائية.

يعود الدم من الدورة الجهازية، منزوعاً منه الأكسجين، ويمتلك ضغطاً جزئياً للأكسجين ( $P_{O_2}$ ) يقارب 40 ملميمتراً زئبقياً. بالمقارنة، فإنّ مزيج الغاز في

## تركيب الرئة ووظيفتها تدعم الدورة التنفسية

يُعطى السطح الخارجي للرئة في الإنسان وتدييات أخرى بغشاء رقيق يُسمى غشاء الجنب الحشوي **Visceral pleural membrane**، في حين يُبطن غشاء الجنب الجداري **Parietal pleural membrane** الجدار الداخلي للتجويف الصدري. يُسمى الفراغ بين هذين الغشاءين تجويف الجنب **Pleural cavity**. وهو صغير جداً وممتلئ بسائل. يعمل هذا السائل على التصاق الغشاءين مع

بعضهما، ومن ثم ربط الرئتين مع التجويف الصدري بفعالية. تغلف أغشية الجنب كل رئة وحدها، حيث إن انهيار إحدى الرئتين أو انفشاشها بسبب ثقب في الغشاء، لا يؤثر في الرئة الأخرى؛ لذا فإنها ستظل عاملة.

خلال عملية الشهيق، يزيد حجم التجويف 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، وتمدد القفص الصدري. أما انقباض الحجاب الحاجز، وهو صفيحة محدبة من العضلات المخططة تفصل التجويف الصدري عن التجويف البطني، فيُسبب انخفاض الحجاب الحاجز وجعله مستوي الشكل. يؤدي هذا إلى تمدد حجم التجويف الصدري والرئتين، وزيادة الضغط على الأعضاء في البطن، مُسبباً ما يُسمى التهوية بتأثير الضغط السالب (الشكل 49-28 أ).

يملك البلعوم والرئتان درجة من المرونة؛ إن تمدد هذه التراكيب خلال عملية الشهيق يضعها تحت شد مرن. ارتخاء عضلات بين الأضلاع الخارجية والحجاب الحاجز يُنتج زفيراً سببه إزالة الشد المرن، سامحاً للبلعوم والرئتين بالارتداد إلى وضعهما قبل الشهيق. يمكنك إخراج كمية أكبر من الهواء عن طريق انقباض عضلات البطن، مثل ما يحدث خلال عملية نفخ بالون (الشكل 49-28 ب).

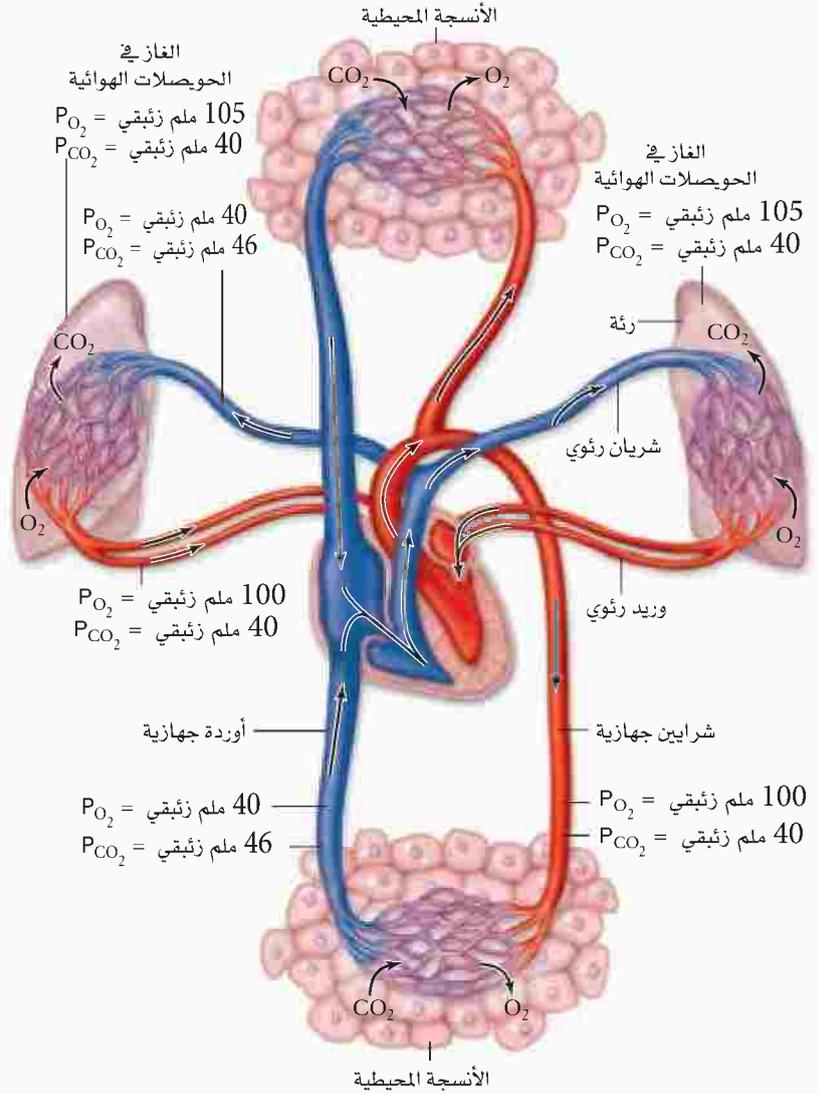
### تعتمد فعالية التهوية على السعة الرئوية ومعدل التنفس

تُستخدم مجموعة متنوعة من المصطلحات لوصف التغيرات في حجم الرئة خلال عملية التنفس. في حالة الراحة، يحرك الشخص في كل حركة تنفس ما يقارب 500 مل من الهواء إلى داخل الرئة وإلى خارجها، ويُسمى هذا الحجم من الهواء حجم المد والجزر **Tidal volume**. يبقى 150 مل من هذا الحجم في الممرات الأنبوبية (القصبية، والشعب القصبية، والتصبينات)، حيث لا يحدث تبادل للغازات، تُسمى هذه الممرات العيز الميت التشريحي **Anatomical dead space**. يمتزج الغاز في هذه الممرات مع الغاز النقي خلال عملية الشهيق. هذا الاختلاط هو أحد الأسباب التي تجعل عملية التنفس في الثدييات ليست بكفاءة عملية التنفس في الطيور، حيث يمر الهواء في الرئتين في اتجاه واحد فقط.

تُسمى الكمية العظمى من الهواء التي يمكن إخراجها قسرياً، بعد أقصى كمية من الهواء يمكن إدخالها قسرياً **السعة الحيوية Vital capacity**. يبلغ مُعدل هذه السعة، في الرجال الشباب 4.6 لترات تقريباً، وفي النساء الشباب نحو 3.1 لترات، هذه السعة مهمة من الناحية الطبية؛ حيث يمكن أن يدل انخفاضها على وجود تلف في الحويصلات الهوائية في كثير من الأمراض الرئوية.

يُحافظ مُعدل التنفس وعمقه في العادة على  $P_{O_2}$  و  $P_{CO_2}$  ضمن معدلها الطبيعي. إذا أصبح التنفس غير كافٍ للمحافظة على المُعدل الطبيعي لكمية الغازات في الدم (مثل زيادة  $P_{CO_2}$ )، يوصف الشخص بأنه في حالة **نقص التهوية Hypoventilation**. وإذا زاد التنفس، ينخفض  $P_{CO_2}$  في الدم، ويوصف الشخص بأنه في حالة **زيادة التهوية Hyperventilation**.

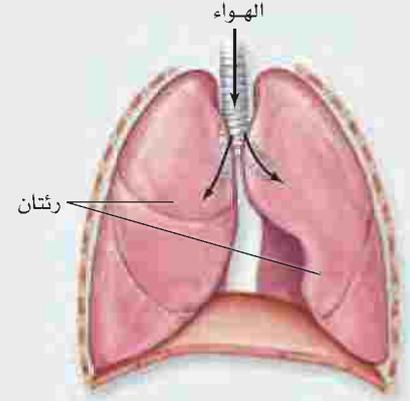
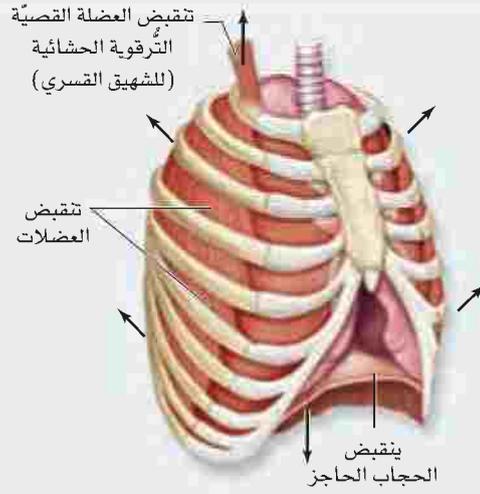
لا تُعدُّ زيادة التنفس التي تحدث خلال الإجهاد المتوسط حالة زيادة تهوية؛ لأنَّ زيادة مُعدل التنفس وقوته يصاحبها زيادة في مُعدل الأيض، ولهذا تبقى قياسات الغازات في الدم ضمن مُعدلها الطبيعي. في الأجزاء المقبلة، سنصف كيف يتخلم التنفس ليبقى متوازياً (متماشياً) مع عمليات الأيض.



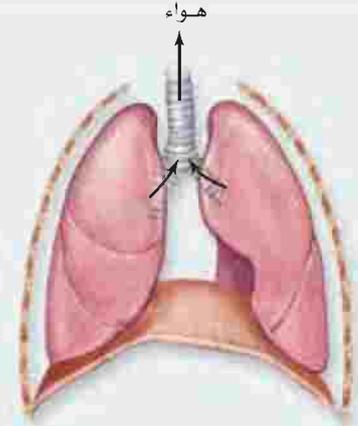
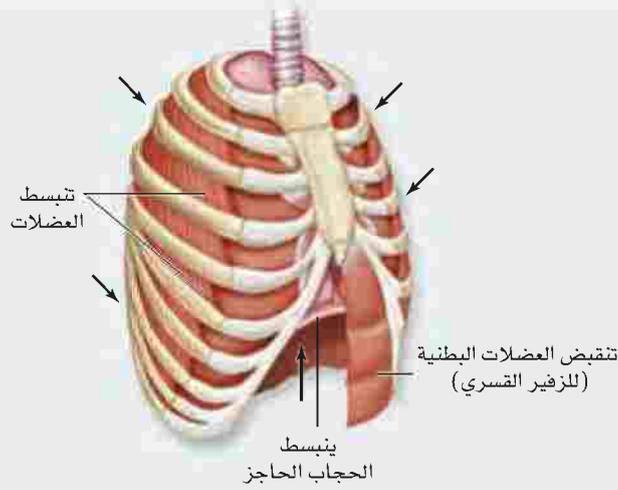
الشكل 49-27

تبادل الغازات في الشعيرات الدموية في الرئة والدورة الجهازية. نتيجة لتبادل الغازات في الرئتين، تحمل الشرايين الجهازية الدم المحمل بالأكسجين والمحتوي على تركيز قليل من ثاني أكسيد الكربون. بعد تفريغ الأكسجين في الأنسجة، يصبح محتوى الدم من الأكسجين في الأوردة الجهازية منخفضاً، في حين يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون عالياً.

كيف يتنفس الإنسان. أ. الشَّهيق. ينقبض الحجاب الحاجز، ويتمدد التجويف الصدري، يؤدي هذا إلى زيادة حجم الرئتين. نتيجة لزيادة حجم الرئتين، يدخل الهواء إلى الرئتين. ب. الزفير. يعود الحجاب الحاجز وجدار الصدر إلى مواقعهما السابقة بسبب المرونة، ويؤدي هذا إلى نقص حجم التجويف الصدري، وإخراج الهواء من الرئة إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. لاحظ أنه يمكن تقوية الشهيق بانقباض عضلات تنفسية مُساعدة أخرى (مثل العضلة القصبية الترقوية الحشائية)، ومن الممكن تقوية الزفير بانقباض العضلات البطنية.



أ.



ب.

في مستوى الأكسجين. بعد وقت قصير، تصبح الحاجة إلى التنفس ضرورية بسبب هذه التغيرات في غازات الدم. إن ارتفاع تركيز ثاني أكسيد الكربون في الدم، كما يدل عليه ارتفاع  $P_{CO_2}$ ، هو السبب الرئيس المولد للتنفس، وليس انخفاض مستوى تركيز الأكسجين.

إن ارتفاع  $P_{CO_2}$  يُسبب زيادة في إنتاج حمض الكربونيك ( $H_2CO_3$ )، الذي يدل على انخفاض درجة حموضة الدم وقاعديته. هذا الانخفاض يُسبب تنبيه الخلايا الحساسة للتغيرات الكيميائية في **الأجسام الأبهريّة Aortic bodies** و**الأجسام السباتية Carotid bodies**، الموجودة في الأبهر والشريان السباتي (الشكل 49-29 أ). تُرسل هذه المستقبلات الطرفية سيالات عصبية إلى مركز التحكم التنفسي، الذي يزيد بدوره معدل التنفس. يحتوي الدماغ أيضاً

### التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي

يبدأ كلُّ شهيق عن طريق خلايا عصبية في مركز السيطرة التنفسية *Respiratory control center* الموجود في النخاع المُستطيل. تُنبه هذه الخلايا العصبية عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية للانقباض، ولهذا فهي تُسبب الشَّهيق. عندما تتوقف هذه الخلايا العصبية عن إرسال السيالات، فإن العضلات تسترخي، ويحدث الزفير. وعلى الرغم من أن عضلات التنفس هيكلية، فإنها تكون في العادة تحت سيطرة أوتوماتيكية. على الرغم من أن هذه السيطرة يمكن التغلب عليها إرادياً، في حالة نقص التهوية (التوقف عن التنفس) أو زيادتها.

يجب على الخلايا العصبية في النخاع المُستطيل أن تستجيب للتغيرات في  $P_{CO_2}$  و  $P_{O_2}$  لتحافظ على الاتزان الداخلي. يمكن أن توضح هذه الآلية بإيقاف التنفس لديك. هذه العملية تؤدي إلى ارتفاع مباشر في تركيز ثاني أكسيد الكربون، ونقصان

## الأمراض التنفسية التي تعيق تبادل الغازات

### مرض الانسداد الرئوي المزمن Chronic obstructive pulmonary disease

يشير هذا المصطلح إلى أي مرض يعمل على إغلاق مجرى الهواء مدة طويلة. من الأمراض الرئيسية التي تقع تحت هذه التسمية: الربو، والالتهاب الشعبوي المزمن، والإمفيزيما. في الربو Asthma، تعمل المادة المسببة للحساسية على إفراز مادة الهستامين ومواد كيميائية أخرى مسببة للالتهاب. تسبب هذه المواد تضيقاً شديداً للقصبات الهوائية، وتصل في بعض الأحيان إلى الاختناق. من الأنواع الأخرى لأمراض الانسداد الرئوي المزمن ما يكون سببه بشكل كبير التدخين، وتلوث الهواء، أو التعرض لهواء محمل بمواد مهيجة للجهاز التنفسي.

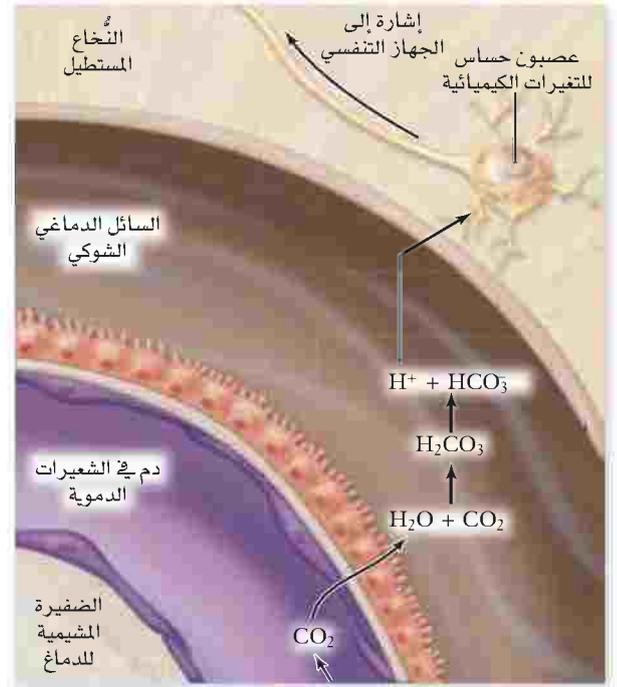
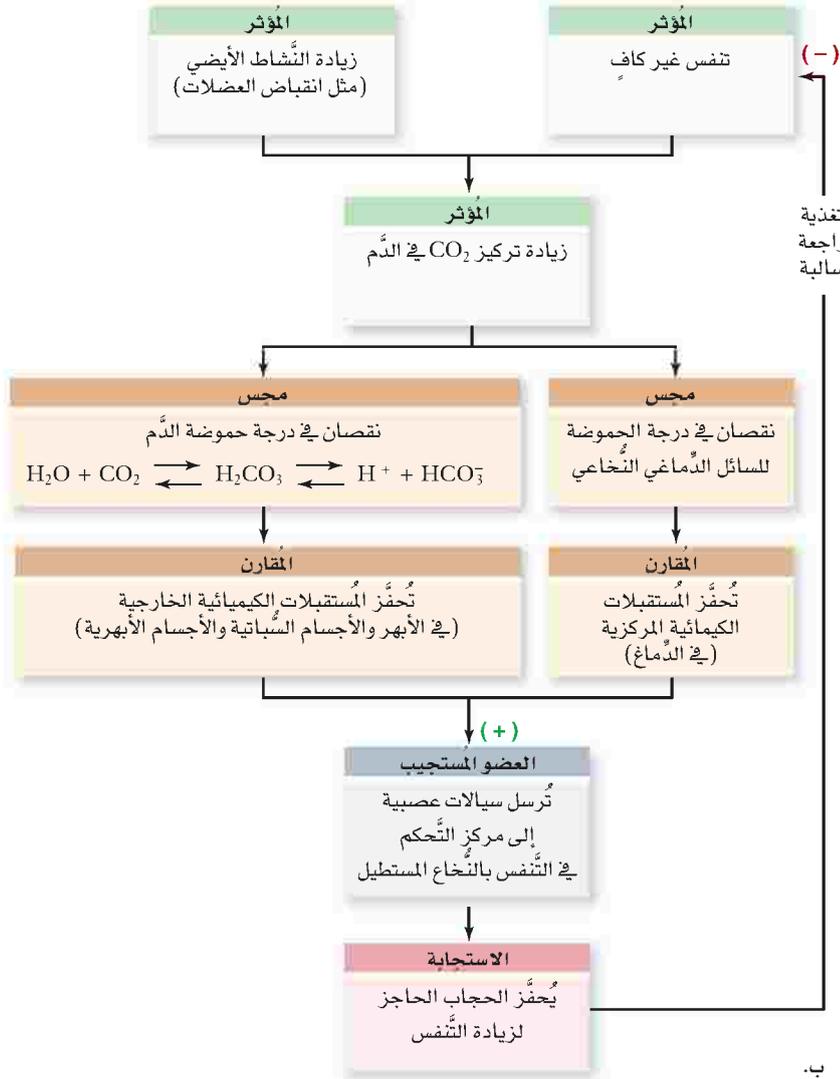
### الإمفيزيما Emphysema (انتفاخ الرئة)

في هذا المرض، تتحطم جدران الحويصلات الهوائية، وتصبح الرئة ذات حويصلات هوائية كبيرة لكن عددها قليل. وتصبح الرئة متليفة وقليلة المرونة. تُفتح الممرات التنفسية بشكل مناسب خلال عملية الشهيق، إلا أنها تنهار، وتمنع خروج الهواء إلى الخارج. يكون الأشخاص المصابون بهذا المرض مُنهكين، حيث

على مستقبلات كيميائية مركزية تُنشّط بانخفاض درجة الحموضة في السائل الدماغي الشوكي (CSF) (الشكل 49-29 ب).

لا يستطيع الشخص إنجاز نقص التهوية بشكل إرادي مدة طويلة. حيث يُسبب هذا نقصاً في  $PCO_2$  في البلازما، وزيادة درجة الحموضة فيها وفي السائل الدماغي الشوكي بسبب نقص التهوية الذي يثبط عمل رد الفعل المُسبب للتنفس. إن زيادة التهوية تسمح للأشخاص بحبس أنفاسهم مدة طويلة، ليس بسبب زيادة الأكسجين في الدم، بل بسبب انخفاض مستوى ثاني أكسيد الكربون واحتياجه إلى وقت أطول ليتراكم، مُوجلاً الحاجة إلى التنفس.

في الأشخاص الذين يملكون ريتين طبيعيتين، يُصبح  $PO_2$  مؤثراً فعّالاً للتنفس فقط على المرتفعات، حيث يكون  $PO_2$  منخفضاً في الجو. تُعرف الأمراض التي تنجم عن نقص الأكسجين على المرتفعات بمرض الجبال، يتضمن هذا المرض شعوراً بالضعف، والصداع، والغثيان، والتقيؤ، وضعف في الوظائف العقلية. سبب هذه الأعراض كلها انخفاض الضغط الجزئي للأكسجين، وتزول هذه الأعراض بإعطاء المريض الأكسجين اللازم.

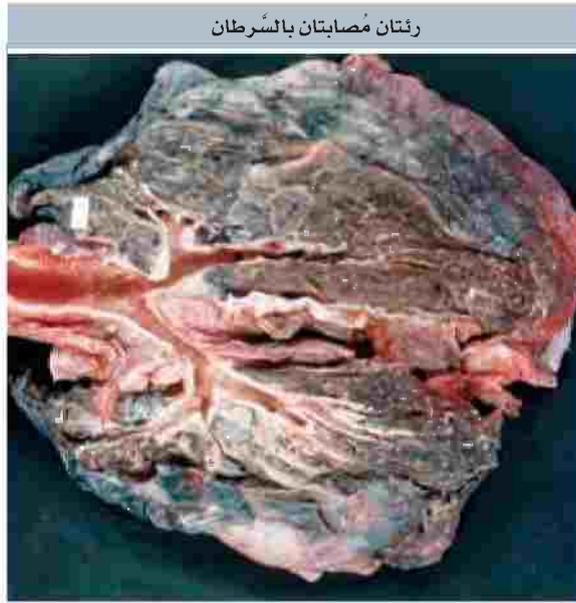


الشكل 29-49 أ.

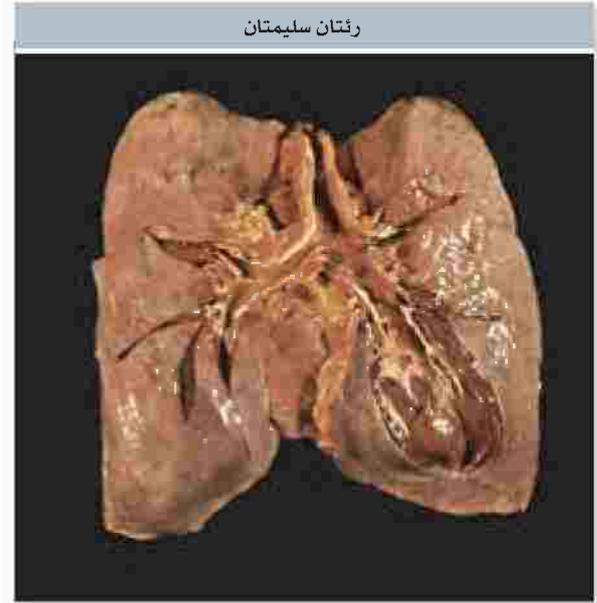
تنظيم التنفس عن طريق المستقبلات الكيميائية الحساسة للتغير في درجة الحموضة. أ. تُجسّ التغيرات في درجة حموضة السائل الدماغي الشوكي عن طريق المستقبلات الكيميائية الحساسة لأيون الهيدروجين في الدماغ، التي تُساعد على تنظيم التنفس. ب. ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطة والمركزية الانخفاض في درجة حموضة الدم والسائل الدماغي الشوكي، على التوالي، عندما يزيد تركيز ثاني أكسيد الكربون نتيجة التنفس غير الكافي. استجابة لذلك، تقوم هذه المستقبلات بتبنيه مركز التحكم التنفسي في النخاع المستطيل الذي يُسبب زيادة في معدل التنفس. نتيجة لذلك، يعود تركيز ثاني أكسيد الكربون إلى وضعه الطبيعي، مكملاً حلقة التغذية الراجعة السلبية.

## الشكل 30-49

مُقارنة بين رئة سليمة  
(أ) وأخرى مُصابة  
بالسرطان (ب).



ب.



أ.

الهوائي، وربما يُسبب انهيار (إغلاق) الأجزاء البعيدة من الرئة. إن نمو السرطان عادة ما ينتج عنه السعال، لكن السعال هو عادة ما يحدث كل يوم للمدخنين، وهو نادرًا ما يُشير إلى وجود سرطان. إن أول الإشارات الجادة التي تدل على وجود مشكلات هو مصاحبة خروج الدم مع السعال.

ينتشر سرطان الرئة بشكل سريع، حيث يكون قد هاجم أعضاء أخرى عندما يُكتشف ويُشخص. إن فرصة الشفاء قليلة، حيث تبلغ نسبة الأشخاص الذين يعيشون خمس سنوات بعد اكتشاف المرض 7%.

الإنسان، مثل الفقريات الأخرى، يستنشق الهواء من خلال انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع، مولدًا بذلك تهوية ذات ضغط سالب. تحدث عملية الرُفير بشكل رئيس عن طريق استرخاء العضلات والارتداد المرن. تُحافظ التَّهوية على غازات الدم ودرجة الحموضة ضمن مُعدلها الطبيعي، وهي تحت تحكُّم رد فعل المُستقبلات الكيميائية. الأمراض التَّنفسية، مثل أمراض الانسداد الرئوي المزمن تحدُّ من تبادل الغازات. يرتبط سرطان الرئة مع التدخين، ومُعدل بقاء المريض على قيد الحياة مُنخفض.

ينفقون طاقة أكثر من ثلاث إلى أربع مرات من كمية الطَّاقة التي يُنفقها الشَّخص العادي للتَّنفس. إن ثمانين إلى تسعين في المئة من الأشخاص الذين يموتون من هذا المرض هم من المدخنين.

### استقصاء

باستخدام قانون فلك، كيف تؤثر الإمبريما في مُعدل انتشار الغازات إلى الرئة ومنها؟

### سرطان الرئة

يُسبب سرطان الرئة Lung cancer الموت أكثر من أي نوع آخر من السرطانات. التدخين أهمُّ مُسببات سرطان الرئة، ويتبعه من على بُعد كبير عامل تلوث الهواء (الشكل 30-49). يتبع سرطان الرئة مرض الانسداد الرئوي المزمن أو يتزامن معه.

ينشأ أكثر من 90% من سرطان الرئة في الغشاء المُخاطي للشَّعب الكبيرة. عندما يُهاجم السرطان جدار الشَّعب، وينمو حولها، فهو يضغط على المسار

## نقل الغازات في سوائل الجسم

11-49

### الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله

الهيموجلوبين Hemoglobin بروتينٌ مكوَّن من أربع سلاسل من عديد الببتيد، وأربعة مركبات عضوية تُسمى كلُّ منها مجموعة الهيم Heme group. توجد في مركز كلِّ واحدة من هذه المجموعات ذرة حديد تستطيع الارتباط بجزيء الأكسجين (الشكل 30-49). لهذا، فإن كلَّ جزيء هيموجلوبين يرتبط بأربع ذرات من الأكسجين.

تعتمد كمية الأكسجين التي تذوب في بلازما الدم بشكل مباشر على  $P_{O_2}$  للهواء الموجود في الحويصلات الهوائية، كما أوضحنا سابقًا. عندما تعمل رئة الثدييات بشكل طبيعي، فإن بلازما الدم المُغادرة للرئتين تمتلك كمية من الأكسجين المُذاب مساوية لما هو محسوب نظريًا، بناءً على  $P_{O_2}$  الموجودة في الهواء. ولأن الأكسجين يمتلك ذائبية قليلة، فإن أقصى ما تستطيع بلازما الدم امتلاكه هو 3 مل من الأكسجين فقط لكل لتر. لكن مُعظم الدم يستطيع حمل 200 مل تقريبًا من الأكسجين لكل لتر. يكون معظم هذا الأكسجين في الدم مُرتبطًا مع جزيئات الهيموجلوبين في داخل خلايا الدم الحمراء.

إذا كان لون الأوعية الدموية قليلة الأكسجين هو الأزرق، فهل هذا يعني أن الأوردة جميعها في الجسم تمتلك اللون الأزرق؟ أو لماذا لا تمتلك هذا اللون؟

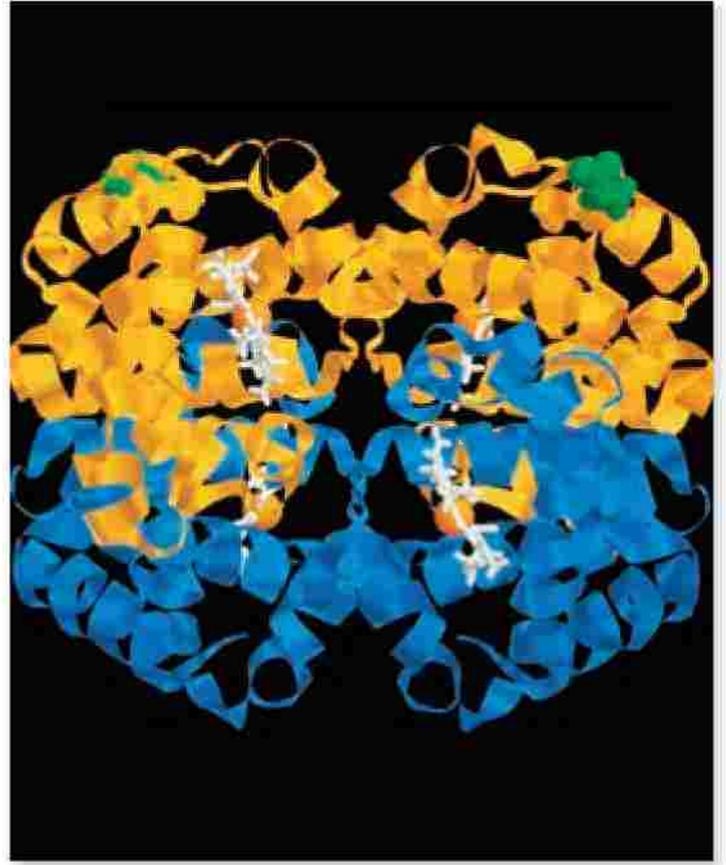
### يُشكّل الهيموجلوبين احتياطياً جيداً من الأكسجين

يكون 97% من الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء على شكل أوكسي هيموجلوبين عندما يكون  $P_{O_2}$  للدم 100 ملليمتر زئبقي، هذا المستوى موجود في الدم المغادر للحوصلات الهوائية، ويشار إليه بنسبة إشباع الأوكسي هيموجلوبين بمقدار 97%.

عندما يكون الشخص مرتاحاً، يمتلك الدم العائد إلى القلب عبر الأوردة الجهازية  $PO_2$  منخفضة حتى 40 ملليمترًا زئبقيًا. عند هذا المستوى المنخفض من  $PO_2$ ، تكون نسبة إشباع الهيموجلوبين 75%. هذا يعني في حالة الراحة أن 22% فقط (97% ناقص 75%) من الأوكسي هيموجلوبين أطلقت محتوياتها من الأكسجين إلى الأنسجة. بعبارة أخرى، أطلق خمس الأكسجين إلى الأنسجة، تاركاً أربعة أخماس الأكسجين في الدم احتياطياً. يُسمّى الرسم الذي يوضّح هذه التغيرات مُنحني انحلال أوكسي هيموجلوبين (الشكل 49-32).

يملك هذا الاحتياطي الكبير من الأكسجين وظيفة مهمة؛ حيث يزوّد الجسم باحتياجاته من الأكسجين خلال عملية الإجهاد والراحة. خلال التمارين الرياضية، مثلاً، تتسارع عمليات الأيض في العضلات، ومن ثم تستخدم أكسجيناً أكثر، ويقلل  $P_{O_2}$  في الدم الوريدي. يمكن أن يصل  $P_{O_2}$  في الدم الوريدي إلى 20 ملليمترًا زئبقيًا. في هذه الحالة، يكون إشباع الهيموجلوبين 35% (انظر الشكل 49-32). وحيث إنّ الدم الشرياني لا يزال يحتوي على 97% من الأوكسي هيموجلوبين، فإنّ كمية الأكسجين التي أفرغت من الهيموجلوبين ستكون الآن 62% (97% ناقص 35%)، بدلاً من 22% عند الراحة.

إضافة إلى هذه الوظيفة، فإنّ احتياطي الأكسجين يضمن أيضاً أنّ الدم يحتوي على الكمية الكافية من الأكسجين للمحافظة على الحياة من 4-5 دقائق إذا توقف



الشكل 49-31

تركيب بروتين الهيموجلوبين. يتكون الهيموجلوبين من أربع سلاسل من عديد الببتيد: سلسلتا ألفا وسلسلتا بيتا. كل سلسلة تشترك مع مجموعة هيم، وتمتلك كل مجموعة هيم ذرة حديد مركزية ترتبط مع جزيء الأكسجين.

استناداً إلى المعلومات السابقة، هل يستفيد الشخص السليم بشكل كبير من تنفس هواء يحتوي على 100% أكسجين بعد أداء تمرين رياضي مجهود، مثل سباق 400 م؟

التنفس، أو توقف القلب عن ضخ الدم.

### يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين

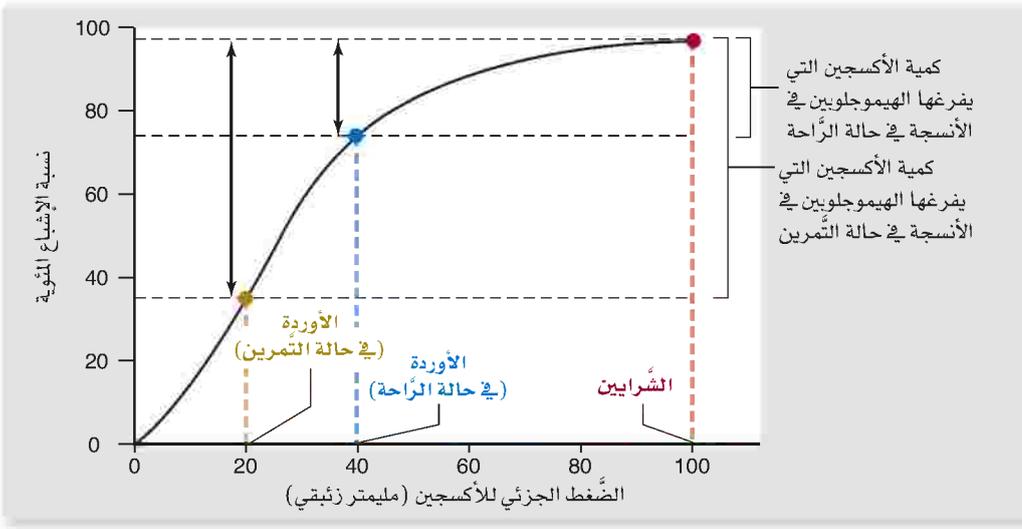
#### بكل من درجة الحموضة والحرارة

يتأثر نقل الأكسجين بالدم بعوامل مثل الحرارة ودرجة الحموضة. يتحد ثاني أكسيد الكربون الناتج عن عمليات الأيض بالأنسجة مع الماء، ليُشكّل حمض الكربونيك ( $H_2CO_3$ ). يتحلّل حمض الكربونيك إلى أيون البيكربونات ( $HCO_3^-$ ) وأيون الهيدروجين، لهذا يُقلّل من درجة حموضة الدم وقاعدته. يحدث هذا التفاعل داخل خلايا الدم الحمراء، حيث يُقلّل انخفاض درجة الحموضة عشق الهيموجلوبين للأكسجين، مُسبباً إطلاق الأكسجين من الهيموجلوبين بشكل سريع.

يُعرف تأثير درجة الحموضة على عشق الهيموجلوبين للأكسجين، بانتقال بور Bohr shift، وسببه ارتباط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين. يوضّح هذا في الرسم بإزاحة منحني انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين (الشكل 49-33).

يُحمل الهيموجلوبين بالأكسجين في الشعيرات الدموية التابعة للحوصلات الهوائية في الدورة الدموية الرئوية، مُشكلاً أوكسي هيموجلوبين Oxyhemoglobin. ويمتلك هذا الجزيء لوناً أحمر فاقعاً. عندما يمر الدم بالشعيرات التابعة للدورة الدموية الجهازية، يفقد بعض هذا الهيموجلوبين الأكسجين، ويصبح هيموجلوبيناً منزوع الأكسجين Deoxyhemoglobin. يملك هذا الجزيء لوناً أحمر قاتمًا؛ ويمنح لوناً أزرق خفيفاً للأنسجة. وتبيّن رسوم الجهاز القلبي الوعائي الأوعية المُحمّلة بالدم المحمّل بالأكسجين باللون الأحمر، والأوعية التي تحمل دمًا منزوع الأكسجين باللون الأزرق.

يُعدّ الهيموجلوبين بروتيناً قديماً؛ حيث إنه لا يُستخدم حاملاً للأكسجين بالفقرات فقط، بل يُستخدم أيضاً بوصفه ناقلاً للأكسجين في كثير من اللافقرات، مثل: الديدان الحلقيّة، والرّخويات، وشوكيات الجلد، والديدان المُفلطحة، وحتى بعض الأوليات. كثير من اللافقرات الأخرى، تستخدم حاملاً مُختلفاً للأكسجين، مثل هيموسيانين Hemocyanin. في الهيموسيانين، الذرة التي ترتبط بالأكسجين هي النّحاس. الهيموسيانين ليس مُرتبطاً بخلايا الدم، بل هو بروتين حر يدور في السائل الدوّريّ (الليمف الدموي) لمفصليات الأرجل وبعض الرّخويات.



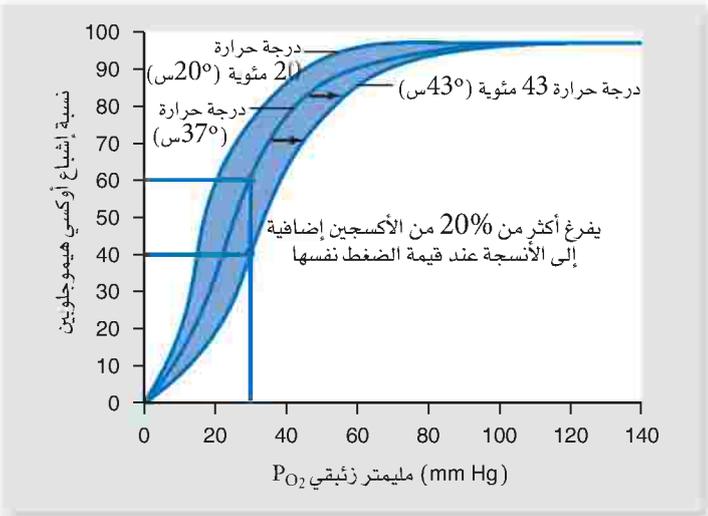
منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. يتحد الهيموجلوبين مع الأوكسجين في الرئتين، وينتقل هذا الدم المحمل بالأوكسجين عن طريق الشرايين إلى خلايا الجسم. بعد إزالة الأوكسجين من الدم للقيام بالتنفس الخلوي، يدخل الدم إلى الأوردة محتويًا على كمية أقل من الأوكسجين.

عن طريق الهيموجلوبين. وحيث إن ثاني أكسيد الكربون يرتبط بجزء البروتين في الهيموجلوبين، وليس بأيون الحديد في مجموعة الهيم، فإنه لا يتنافس مع الأوكسجين؛ إلا أنه يُغيّر في شكل الهيموجلوبين، مسببًا انخفاضًا في عشقه للأوكسجين. ينتشر ما بقي من ثاني أكسيد الكربون، الذي يشكل 72% إلى خلايا الدم، حيث يقوم أنزيم مجفف حمض الكربونيك Carbonic anhydrase بتحفيز ارتباط ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكّل حمض الكربونيك COH. يتحلل هذا المركب في داخل خلايا الدم إلى أيون البيكربونات وأيونات الهيدروجين. يرتبط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين منزوع الأوكسجين، ويخرج أيون البيكربونات خارج خلايا الدم الحمراء، أي إلى بلازما الدم، عن طريق ناقل ينقل جزئيًا واحدًا

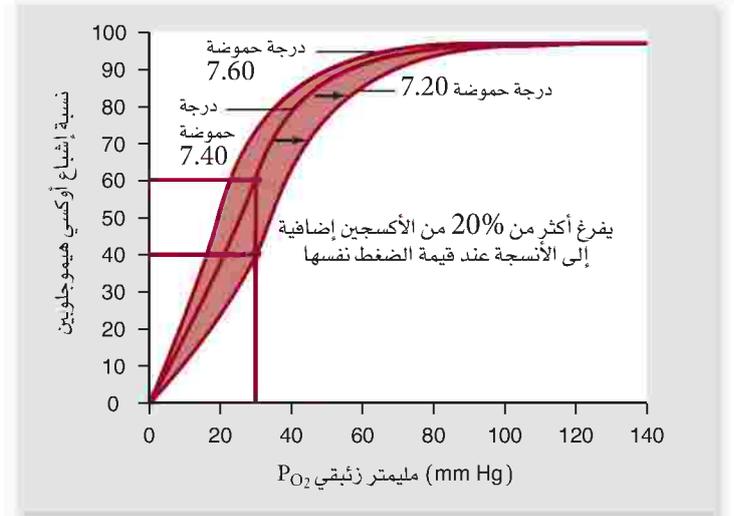
تملك زيادة الحرارة تأثيرًا مشابهًا في عشق الهيموجلوبين للأوكسجين (الشكل 49-33 ب). لأن العضلات الهيكلية تُنتج ثاني أكسيد الكربون بشكل سريع خلال عملية التمرين، وتُنتج أيضًا العضلات النشطة الحرارة، فإن الدم يفقد نسبة أكبر من الأوكسجين المحمول خلال التمرين.

### ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات

يُنقل نحو 8% من ثاني أكسيد الكربون ذاتيًا في بلازما الدم؛ وينقل 20%

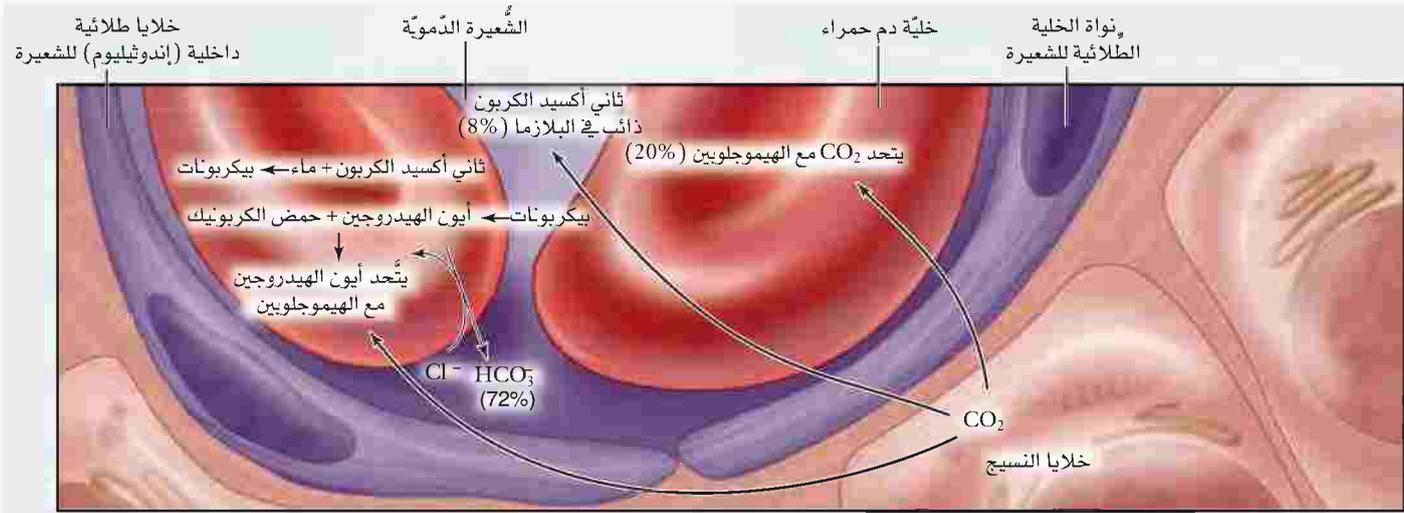


ب. الإزاحة بفعل درجة الحرارة

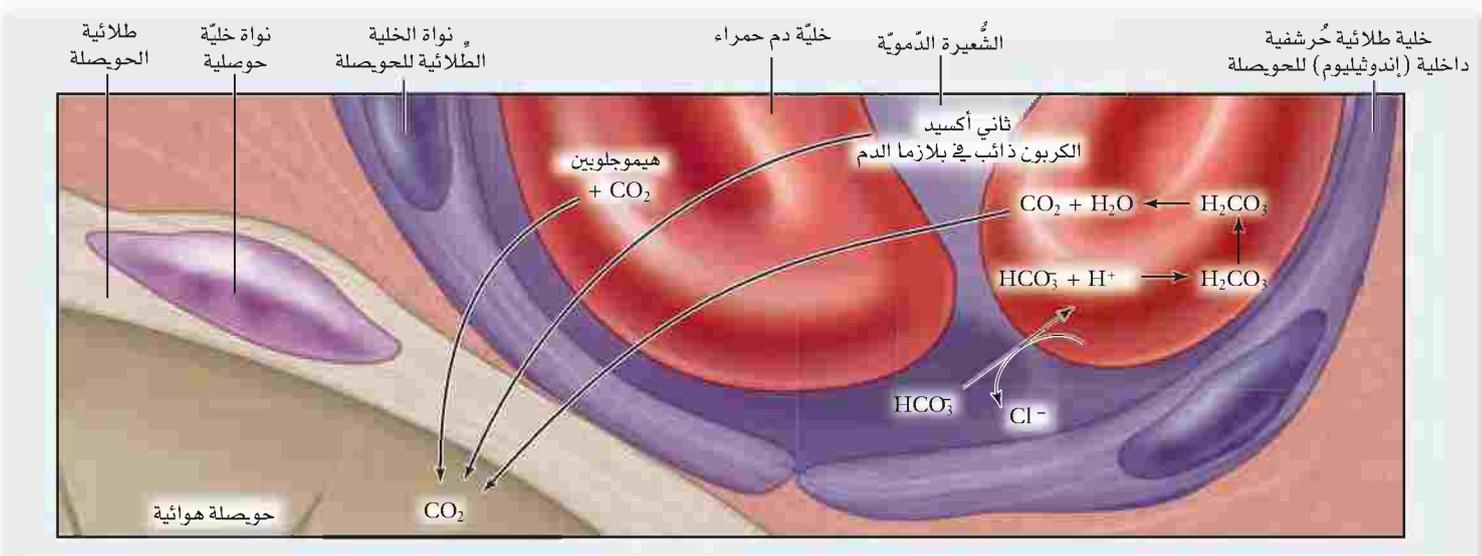


أ. الإزاحة بفعل درجة الحموضة

تأثير درجة الحموضة والحرارة في منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. أ. انخفاض درجة الحموضة. ب. ارتفاع درجة الحرارة يُزيح منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين، مُسهلاً انحلال الأوكسجين. في هذا المثال، هذا الشيء يمكن ملاحظته، عندما تقل نسبة إشباع أوكسي هيموجلوبين من 60% إلى 40%. حيث يشير المثال هذا إلى أن الأوكسجين المنفك إلى الأنسجة يكون أكثر بنسبة 20%.



أ.



ب.

## الشكل 34-49

نقل ثاني أكسيد الكربون في الدّم. 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 تتشكل في خلايا الدم الحمراء. إن تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع الماء يُشكّل حمض الكربونيك يُحفّز بأنزيم يُدعى مجفف حمض الكربونيك الموجود في خلايا الدم الحمراء. ب. إزالة ثاني أكسيد الكربون من الدّم. عند مرور الدّم عبر الشُعيرات الرّئوية، تنعكس هذه التفاعلات، فينتج غاز ثاني أكسيد الكربون، الذي يخرج بعملية الرّفير.

هناك غازات ذائبة أخرى تنقل بالهيموجلوبين، أكثرها ملاحظة هو أكسيد النتريك Nitric oxide، الذي يؤدي دوراً مهماً في توسّع الأوعية الدُمويّة. يرتبط أول أكسيد الكربون بقوة أكبر مع الهيموجلوبين مقارنة مع الأكسجين، وهذا يُسبّب الوفاة بالتسمم بأول أكسيد الكربون (الاختناق). يمتلك المصابون بالتسمم بأول أكسيد الكربون جلدًا أحمر فاتحًا بسبب ارتباط الهيموجلوبين مع أول أكسيد الكربون.

يرتبط الهيموجلوبين منزوع الأكسجين مع الأكسجين في الرئتين ليشكّل أوكسي هيموجلوبين الذي يتفكك في الشُعيرات الدُمويّة للأنسجة يُطلق الأكسجين. ينتقل ثاني أكسيد الكربون في الدم بثلاث طرق: ذائبًا في بلازما الدم، أو مرتبطًا مع الهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات في بلازما الدم المُتشكّلة عن طريق تفاعل يُحفّز أنزيميًا، ويحدث في خلايا الدم الحمراء.

من الكلور لكل أيون من أيونات البيكربونات (يُسمّى هذا «انتقال الكلوريد»). يزيد هذا التفاعل كمية كبيرة من ثاني أكسيد الكربون من بلازما الدم، مُحافظًا على فرق في التّركيز الذي يسمح لكميات إضافية من ثاني أكسيد الكربون بالانتشار إلى بلازما الدم من الأنسجة المُحيطة (الشكل 34-49 أ). يؤدي تشكّل H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> دورًا مهمًا في المحافظة على توازن الأحماض والقواعد في الدّم؛ وتؤدي أيونات البيكربونات دورًا محلولًا مُنظمًا رئيسًا لدرجة الحموضة في بلازما الدّم.

إنّ انخفاض P<sub>CO2</sub> للغازات داخل الحوصلات الهوائية في الرئتين يعمل على جعل تفاعل أنزيم مجفف حمض الكربونيك يسير في اتجاه معاكس، محوّلًا H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> إلى ماء وثاني أكسيد الكربون (الشكل 34-49 ب). ينتشر ثاني أكسيد الكربون خارج خلايا الدم الحمراء وإلى الحوصلات الهوائية، مُغادرًا الجسم في عملية الرّفير المقبلة.

#### 1-49 الأجهزة الدورية في اللاققریات

- يتناسب الجهاز الدورى للمخلوقات متعددة الخلايا مع حجم المخلوق الحي، ودرجة تعقيده، وطريقة معيشته (الشكل 1-49).
- تمرر الإسفنجيات الماء من خلال فتوات، وتدور اللاسعات الماء خلال التجويف المعدي الوعائي.
- الحيوانات الصغيرة تستخدم وسائل التجويف الجسمي لعملية التدوير.
- تمتلك الأجهزة المغلقة سائلاً دورياً مميّزاً محصوراً داخل الأوعية الدموية، وينتقل في دوائر مغلقة.

#### 2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- إن زيادة الحجم والتعقيد تحتاج إلى مساحة سطح أكبر لتوصيل المواد الغذائية والأكسجين، والتخلص من الفضلات وثنائي أكسيد الكربون.
- تمتلك الأسماك قلباً خطياً يحتوي حجرتي ضخ لزيادة فعالية مرور الدم من خلال الزغائف (الشكل 2-49).
- الدورة الرئوية تضخ الدم إلى الرئتين، أما الدورة الجهازية فتضخ الدم إلى بقية الجسم.
- يمتلك قلب الضفدع أذنين يفصلان تدفق الدم إلى الرئتين والجسم، وبطيناً واحداً (الشكل 3-49).
- تمتلك الزواحف حاجزاً يفصل البطين جزئياً، مُقللةً بذلك من اختلاط الدم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.
- تمتلك الثدييات، والطيور، والثماسيح، بطينين (الشكل 4-49).

#### 3-49 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدموية

- يستخدم القلب رباعي الحجرات دورةً قلبية كاملة تحتوي على فترة راحة، ودورتين انقباضيتين.
- يُحافظ على تدفق الدم عبر القلب في اتجاه واحد عن طريق صمامين يقعان بين الأذنين والبطينين (الشكل 5-49).
- خلال مرحلة الارتخاء القلبي، يسترخي البطين وينقبض الأذنان؛ خلال مرحلة الانقباض القلبي ينقبض البطينان.
- تنقل الشرايين والشريانات الدم المحمل بالأكسجين إلى الجسم، وترجع الأوردة والوريدات الدم غير المحمل بالأكسجين إلى القلب (الشكل 4-49).
- يبدأ الانقباض من العقدة الجيبية الأذينية (الشكل 7-49).

#### 4-49 خصائص الأوعية الدموية

- تمتلك الأوعية الدموية - ما عدا الشعيرات الدموية - التركيب الأساسي نفسه.
- تتكون الشرايين والأوردة من طبقة من النسيج الطلائي، وألياف مرنة، وعضلات ملساء، وأنسجة ضامة (الشكل 8-49).
- تمتلك الشعيرات الدموية طبقة واحدة فقط من النسيج الطلائي.
- تتحمل الشرايين والشريانات التغيرات في ضغط الدم، وتتحكم في تدفق الدم بسبب وجود الألياف المرنة في جدرانها.
- تبادل المواد في الشعيرات الدموية سريع (الشكل 9-49).
- تُسهّل عودة الدم إلى القلب عن طريق الأوردة عن طريق انقباض العضلات الهيكلية ووجود صمامات تفتح في اتجاه واحد (الشكل 10-49).
- يخرج السائل من بلازما الدم خارج الشعيرات الدموية، ثم يعود عن طريق الخاصية الأسموزية والجهاز اللمفاوي المنفصل (الشكل 11-49).
- يتحرك اللمف من خلال الأوعية اللمفاوية إلى العقد والأعضاء اللمفاوية، ويعود إلى القلب عن طريق الأوردة تحت الترقوية.

#### 5-49 تنظيم تدفق الدم وضغطه

- يتم تنظيم تدفق الدم وضغطه عن طريق الجهاز العصبي الذاتي (الشكل 14-49).
- يزيد نوايابينفرين، المُفرز من الأعصاب الودية، مُعدّل ضربات القلب؛ أما الأستيل كولين، المُفرز من الأعصاب شبه الودية، فيقلل من مُعدّل ضربات القلب.
- الناتج القلبي، حاصل ضرب معدل ضربات القلب في وحدة من الزمن في حجم الضربة يزيد مع الإجهاد.

- تتم السيطرة على ضغط الدم الشرياني عن طريق مُستقبلات الضغط الموجودة في القوس الأبهري، والشرايين السباتية.
- يُنظّم حجم الدم عن طريق هرمونات.

#### 6-49 أجزاء الدم (مكونات الدم)

- الدم نسيجٌ ضامٌ مُكوّنٌ من سائلٍ خلوي، وبلازما، وعناصرٍ أخرى مُكوّنة تضم الخلايا وأجزاء من الخلايا (الشكل 16-49).
- تحتوي البلازما على 92% ماء، إضافة إلى المواد الغذائية، وفضلات، وهرمونات، وأيونات، وبروتينات (الشكل 15-49).
- تشمل خلايا الدم: خلايا الدم الحمراء، وخلايا الدم البيضاء، والصفائح الدموية.
- خلايا الدم تنشأ من خلايا جذعية مُتعددة القدرات في نخاع العظم عن طريق عملية تُسمّى تكوّن الدم (الشكل 16-49).
- تحتوي خلايا الدم الحمراء على الهيموجلوبين لنقل الأكسجين.
- تُشكّل خلايا الدم البيضاء جزءاً من جهاز المناعة.
- تُنتج الصفائح الدموية الخثرات الدموية (الجلطة الدموية) (الشكل 16-49).

#### 7-49 تبادل الغازات عبر السطوح التنفسية

- إحدى الوظائف الرئيسية للجهاز الدورى الحصول على الغازات وتوزيعها وإزالتها لتدعم النشاط الأيضي.
- يتضمن تبادل الغازات انتشارها عبر الأنسجة الرطبة.
- الانتشار عملية لا تحتاج إلى طاقة، ومعدل الانتشار يقاس بقانون (فك) للانتشار (صفحة 1000).

#### 8-49 الخياشيم، والتنفس الجلدي، وأجهزة القصبات الهوائية

- زاد التطور من انتشار الغازات لأقصى حدوده في الخياشيم والرئتين (الشكل 19-49).
- زادت الخياشيم مساحة سطح التنفس لتبادل الغازات.
- في الأسماك العظمية، زاد الانتشار إلى حده الأقصى عن طريق تبادل التيار المُتعاكس (الشكل 20-49 و 21-49).
- الكثير من البرمائيات تستخدم التنفس الجلدي لتبادل الغازات.
- تمتلك الحشرات قصبات تنقل الأكسجين مباشرة إلى الخلايا.

#### 9-49 الرئتان

- حلّت الرئتان بدلاً من الخياشيم في المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة بسبب الحاجة إلى تراكيب مدعومة، وبسبب تبخر الماء بسرعة.
- تُمرر الرئتان الهواء عبر ممرات متشعبة أنبوبية لتقلل من تبخر الماء (الشكل 49-25).
- تحدث تهوية الرئتين بطريقة الضغط الموجب والضغط السالب (الشكل 49-28).
- مساحة سطح الرئتين كبيرة بسبب وجود أعداد كبيرة من الحويصلات الهوائية، مُحاطة بشبكة كثيفة من الشعيرات الدموية (الشكل 49-25).
- يُعدّ الجهاز التنفسي في الطيور فعالاً جداً (الشكل 49-26).

#### 10-49 تراكيب التهوية وآلياتها

- يعتمد تبادل الغازات على فرق الضغط وتهوية الرئتين.
- يدفع فرق الضغط الجزئي للغازات عملية التبادل للغازات (الشكل 49-27).
- انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية، الذي يحدث ضغطاً سائلياً هو السبب في تهوية الرئتين (الشكل 49-28).
- تهوية الرئة تحت تحكم الجهاز العصبي (الشكل 49-29).

#### 11-49 نقل الغازات في سائل الجسم

- تعتمد كمية الأكسجين في الدم على الضغط الجزئي للأكسجين. إن قلة ذائبية الأكسجين في الدم تحتاج إلى وجود نواقل للأكسجين.
- يزيد الهيموجلوبين قدرة الدم على نقل الأكسجين، ويزود 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).

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 النخاع الشوكي.

ج. 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؛ فكلهما 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 نفس عميق، وذلك لزيادة حجم التجويف الصدري، وليس البطني.

ج. انقباض عضلات البطن يدفع المعدة إلى الأمام، مولدًا ضغطًا سالبًا في الرئتين.

د. عندما تنقبض عضلات الحجاب الحاجز، فإنها تتحرك إلى الأسفل دافعةً التجويف البطني إلى الأمام.

11. إذا امتنعت عن التنفس مدة طويلة من الزمن، فإن مستوى ثاني أكسيد الكربون في الجسم \_\_\_\_\_، ودرجة حموضة سوائل

الجسم \_\_\_\_\_.

أ. تزيد، تزيد. ب. تقل، تزيد.

ج. تزيد، تقل. د. تقل، تقل.

12. الازدواج بين التركيب والوظيفة غير الصحيح هو:

أ. خلايا الدم الحمراء: نقل الأكسجين.

ب. الصفائح الدموية: تخثر الدم.

ج. بلازما الدم: نقل الفضلات.

د. كل ما سبق صحيح.

13. إن الزيادة في فعالية تبادل الغازات في الفئريات سببها وجود الآليات الآتية ما عدا:

أ. التنفس الجلدي.

ب. تدفق الهواء في اتجاه واحد.

ج. تدفق التيار العرضي.

د. وجود الحلقات الفضروفية في القصبة الهوائية.

14. الطريقة الرئيسية التي يُنقل بها ثاني أكسيد الكربون إلى الرئتين هي:

أ. الذوبان في بلازما الدم.

ب. الارتباط بالهيموجلوبين.

ج. الانتقال على شكل أول أكسيد الكربون.

د. الانتقال على شكل بيكربونات.

### أسئلة تحدد

1. لدى الإنسان عدد من الآليات التي تساعده في المحافظة على ضغط الدم، وخاصة عندما ينخفض بشكل كبير. وضح كيف تعمل الكلية وجهاز الغدد الصماء في المحافظة على ضغط الدم.

2. وضح لماذا يستطيع الطائر الدورّي الطيران فوق قمم الجبال على ارتفاع أكثر من 6.000 م، لكن فأراً بالحجم نفسه يموت من نقص الأكسجين على هذا الارتفاع.

3. عادت زميلتك تُوأ من سباق 5 كم، وهي تتنفس بسرعة، وتتصبّب عرقاً. 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 الزيادة في ثاني أكسيد الكربون خلال التمرين؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أنت تمتلك مجموعة من الصبغات التي يمكن أن تُضاف إلى الدم، وتمتلك أيضًا جهازًا لقياس هذه الصبغات في الجسم. إذا تم حقن صبغة حمراء إلى الدورة الجهازية وصبغة صفراء إلى الدورة الرئوية، في أي من المخloقات الآتية يمكن أن تختلط هذه الصبغات لتشكّل لونًا برتقاليًا؟

أ. الطيور. ب. الثدييات.

ج. البرمائيات. د. التماسيح.

2. من ميزات الجهاز الدوري المغلق كلٌ مما يأتي ما عدا:

أ. فصل السائل الدوري (الدم) عن السائل خارج الخلوي.

ب. نقل الأكسجين.

ج. توصيل فقّال إلى مناطق خاصة من الجسم.

د. زيادة حجم الجسم وتعقيده.

3. يقيس ECG (تخطيط القلب الكهربائي):

أ. التغيرات في فرق الجهد الكهربائي خلال الدورة القلبية.

ب. تركيز الكالسيوم في البطينين في حالة الاسترخاء.

ج. قوة انقباض الأذنين خلال مرحلة الانقباض.

د. كمية الدم التي تُضخ خلال دورة الانقباض.

4. الانقباض مهم وحيوي لعمل القلب، ويبدأ في القلب نتيجة:

أ. تنشيط العقدة الأذينية - البطينية.

ب. تنشيط العقدة الجيبية الأذينية (SA).

ج. فتح قنوات البوتاسيوم الحساسة للتغير في فرق الجهد.

د. فتح الصمامات نصف القمرية.

5. التسلسل الصحيح للأحداث في الدورة الدموية هو:

أ. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الوريدات الليمف، القلب.

ب. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الأوردة الوريدات، القلب.

ج. القلب، الشرايين، الشريينات، الشعيرات الدموية، الوريدات الأوردة، القلب.

د. القلب، الشريينات، الشرايين، الشعيرات الدموية، الوريدات الأوردة، القلب.

6. إحدى هذه العجل غير صحيحة:

أ. تحمل الشرايين الدم المؤكسد فقط.

ب. تمتلك الشرايين والأوردة طبقة من العضلات الملساء.

ج. الشرايين والأوردة تتفرع إلى شبكة شعيرات دموية.

د. العاصرات قبل الشعيرات الدموية تُضخ تدفق الدم خلال الشعيرات الدموية.

7. يشبه الجهاز الليمفاوي الجهاز الدوري من حيث إن الأثنين:

أ. لهما عقد تعمل على ترشيح مسببات المرض.

ب. لهما شبكة من الشرايين.

ج. لهما شعيرات دموية.

د. نظامان مغلقان.

8. واحد من التراكيب الآتية لا يمر فيه جزء من ثاني أكسيد الكربون المتولد في العضلة القلبية للبطين الأيسر قبل خروجه من الجسم:

أ. الأذين الأيمن.

ب. البطين الأيمن.

ج. الأذين الأيسر.

د. البطين الأيسر.

9. في قلب الفقريات، ينقبض الأذنان من الأعلى، وينقبض البطينان من الأسفل (القاع). كيف يتم ذلك؟

أ. تنتشر إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عبر الأذنين من الأعلى،

أما في العقدة الأذينية-البطينية، فإن إزالة الاستقطاب تنتشر منها إلى قاع

البطينين قبل أن تنتشر عبر النسيج البطيني.

# 50 الفصل

## درجة الحرارة والتنظيم الأسموزي والجهاز البولي Temperature, Osmotic Regulation, and the Urinary System

### مقدمة

في يوم شتاء بارد، تكون درجة الحرارة في كثير من المناطق مقارنة لدرجة التجمد. وعند مغادرتك المنزل، فإن درجة حرارة جسمك لا تنخفض بشكل مباشر. يعود السبب في ذلك إلى قدرتك على إنتاج حرارة من الداخل، وإلى امتلاكك أيضاً مُنظِّم حرارة في الدماغ يعمل وفق درجة حرارة مُحددة مسبقاً. إضافة إلى ذلك، فإن مُعظم وزن الجسم ماءً، وأنت توجد في بيئة جافة بالمقارنة مع تركيب جسمك. تستطيع المحافظة على ذلك بسبب امتلاكك آليات مُحكمة ودقيقة تُساعدك في الحفاظ على الماء، وتنظيم القوة الاسموزية لدمك، والسوائل بين الخلايا. إن تنظيم الحرارة الداخلي، وتنظيم السائل الداخلي ومكوناته، تُعد أمثلة على الاتزان الداخلي، وهي قدرة المخلوقات الحية في المحافظة على الظروف الداخلية ضمن المدى الأمثل. في هذا الفصل، سوف نناقش هذين النوعين من التنظيم. تمتلك الحيوانات عدداً من التكيّفات لتساعد على تنظيم درجة الحرارة، من ضمنها السلوك الحيواني مثل ما يفعله الفيل في الصورة. سنصنف أيضاً أجهزة التنظيم الاسموزي لعدد من الحيوانات، ومن ضمنها الجهاز البولي في الثدييات. هذه الأجهزة تُحافظ على الماء والتوازن الأيوني للسوائل في الجسم.

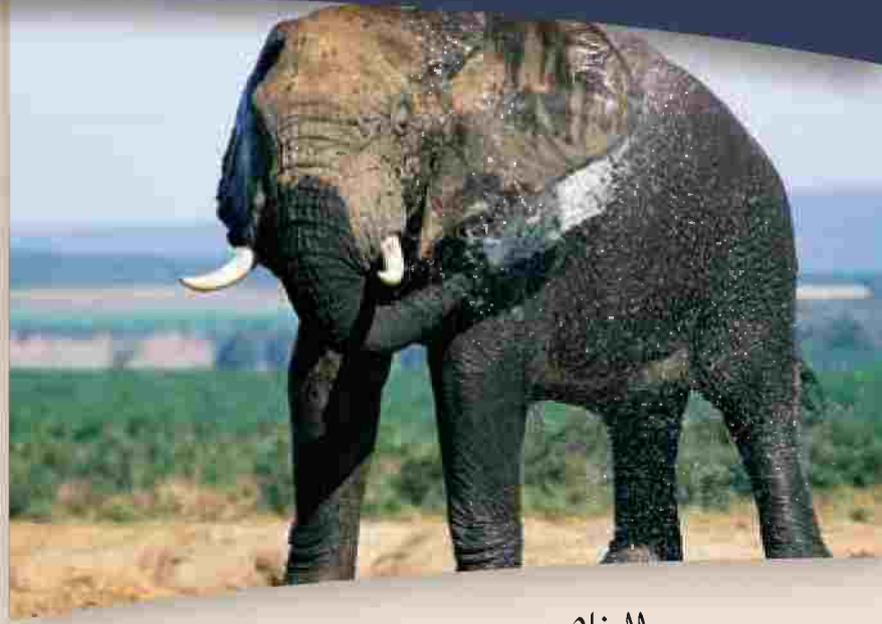
■ البولينا وحمض البوليك أقل سُمية، لكن لهما ذاتية مختلفة.

### 6-50 الكلية في الثدييات

- النيفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الكلية.
- الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتم إفرازها.
- التخلص من المواد السامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الداخلي.
- كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الثدييات ينجز وظيفة نقل خاصة.

### 7-50 السيطرة الهرمونية للتنظيم الاسموزي

- الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء.
- تتحكم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأذيني المُدر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم.



### موجز المفاهيم

- 1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم
  - $Q_{10}$  هو مقياس الحساسية للحرارة.
  - تُحدّد درجة الحرارة بعوامل داخلية وخارجية.
  - تُقسّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة.
  - تُنظّم المخلوقات خارجية الحرارة درجة حرارة جسمها بالسلوك.
  - المخلوقات داخلية الحرارة تنتج حرارة أفضية داخلية للمحافظة على درجة حرارة الجسم، أو للتخلص منها.
  - في الثدييات، يتحكم تحت المهاد في التنظيم الحراري.
- 2-50 المولارية الاسموزية والتوازن الاسموزي
  - الضغط الاسموزي مقياس فرق التركيز.
  - المخلوقات المتطابقة مع بيئتها أسموزياً تعيش في بيئات بحرية.
  - المخلوقات المنظمة للأسموزية تتحكم في المولارية الاسموزية داخلياً.
- 3-50 الأعضاء المنظمة للأسموزية
  - تستخدم اللاقريات خلايا وأنبيبات خاصة.
  - تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزياً فريداً.
  - تقوم كلية الفقريات بعمليات الترشيح، ومن ثم إعادة الامتصاص.
- 4-50 تطور كلية الفقريات
  - الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تحافظ على تركيز الأيونات المُذابة، وتتخلص من الماء الزائد للخارج.
  - على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء وإخراج المواد الإلكترونية الزائدة.
  - تضخّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكترونية إلى الخارج، وتمتص البولينا، وتحتفظ بها.
  - تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها.
  - تستطيع الثدييات والطيور طرح بول مُركز، وتُحافظ على الماء.
- 5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)
  - الأمونيا مُركب سام يجب التخلص منه بسرعة.

في الوقت نفسه، تؤدي درجات الحرارة الخارجية دورًا. فمثلاً، تخيل بيئة باردة جداً تتسبب في فقدان حرارة كبيرة من الجسم. في حالة انخفاض درجة حرارة الجسم، من الصعب توليد حرارة أيضاً لرفع درجة حرارته.

لهذا، يجب على المخلوقات الحية التَّعَامُلُ مَعَ العوامل الخارجية والداخلية التي لها علاقة بدرجة حرارة الجسم، وبعمليات الأيض، والبيئة. إنَّ أبسط وأدق نموذج لدرجة حرارة الجسم، هو:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + (الحرارة المكتسبة - 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 للتسخين أو للتبريد.

هناك أربع آليات لنقل الحرارة ذات علاقة بالأنظمة البيولوجية، هي: الإشعاع، والتوصيل والحمل، والتبخير (الشكل 1-50).

• **الإشعاع Radiation.** انتقال الحرارة عن طريق الإشعاع الكهرومغناطيسي، مثل انتقال الحرارة من الشمس، دون الحاجة إلى الاتصال المباشر. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة عن طريق الإشعاع.

• **التوصيل Conduction.** يُسمَّى انتقال الحرارة المباشر بين جسمين التوصيل. وهو يعني حرفياً انتقالاً مباشراً 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 خارجياً (الرياح) أو بسبب اختلاف الكثافة التي لها علاقة بالسخونة والبرودة - مثلاً، الهواء الدافئ له كثافة أقل، ويرتفع إلى أعلى؛ وينطبق الشيء نفسه على الماء.

• **التبخير Evaporation.** معظم المواد تمتلك درجة حرارة تبخر عندها، أي كمية الطاقة التي تحتاج إليها لتتحول من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية. مثلما درسنا في (الفصل الـ 2)، فإنَّ الماء، يمتلك حرارة تبخر عالية. تستخدمها حيوانات كثيرة مصدرًا لتبريد أجسامها بسبب هذه الخاصية.

### عوامل أخرى

يعتمد انتقال الحرارة بالطرق السابقة على عدد من العوامل التي تؤثر في هذه العمليات الفيزيائية. تتضمن هذه العوامل مساحة السطح، والاختلاف في درجة حرارة الجسم، والحرارة النوعية للتوصيل. وبأخذ هذه العوامل بالترتيب، فإنه كلما زادت مساحة السطح بالنسبة إلى الحجم الكلي للمخلوق، زاد التوصيل الحراري. ولهذا، تمتلك المخلوقات الحية الصغيرة مساحة سطح كبيرة نسبياً مقارنة مَعَ كتلتها، ومن ثم تفقد وتكتسب الحرارة بشكل أكبر من البيئة المحيطة بها وإليها. هذا يمكن أن يتأثر، ولو بدرجة قليلة بتغير وضع الجسم، وسحب الأطراف أو مدها.

إن اختلاف درجة الحرارة مهم أيضاً؛ 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.

تُعدُّ 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<sub>10</sub> هو مقياس الحساسية للحرارة

إنَّ مُعدَّل أي تفاعل كيميائي يتأثر بدرجة الحرارة؛ حيث يزيد هذا المُعدَّل بزيادة درجة الحرارة، ويقبل بنقصانها. بالنسبة إلى التفاعلات التي تُحَفِّز بالإنزيمات فإنها تُبدي الشيء نفسه، إضافة إلى أنَّ الأنزيمات نفسها أيضاً تتأثر بالحرارة.

يُمكن التَّعبير عن هذا الاعتماد الحراري كميًّا عن طريق دراسة مُعدَّل التفاعل على درجتَي حرارة مُختلفتين. إنَّ النسبة بين هذين المُعدَّلين على هاتين الدرجتين من الحرارة اللتين تختلفان بمقدار 10°س تُسمَّى Q<sub>10</sub> لهذا الأنزيم:

$$Q_{10} = R_{T+10}/R_T$$

تتراوح قيمة Q<sub>10</sub> لمُعظم الأنزيمات حول 2، وذلك يعني أنه كلما زادت درجة الحرارة بمقدار 10 درجات، فإنَّ مُعدَّل التفاعل يتضاعف. من الواضح أنَّ هذا لا يستمر إلى ما لانهاية، حيث تؤثر درجات الحرارة العالية في تركيب الأنزيم، وتجعله غير فعَّال.

يُمكن تطبيق مفهوم Q<sub>10</sub> على مُعظم عمليات الأيض في الجسم. تبقى المعادلة في هذه الحالة مُشابهة لما سبق، ولكن بدلاً من حساب مُعدَّل التفاعل لتفاعل واحد، يحسب مُعدَّل التفاعل لكل عمليات الأيض. عندما يتم حساب ذلك، وجد أنَّ مُعظم المخلوقات الحية تمتلك Q<sub>10</sub> لمُعدَّلَات 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 - مثلاً، بعض اللاقنريات التي تعيش في المناطق القريبة من الشاطئ يكون Q<sub>10</sub> قريباً من 1. وهذا يعني أنَّ مُعدَّلَات الأيض لا تتغير بتغير درجة الحرارة. في حالة هذه اللاقنريات، فهي تتعرض إلى تذبذب كبير في درجات الحرارة خلال عملية طوفانها المُتعاقب، حيث تُغمر بالماء البارد، ومن ثم تتعرض إلى أشعة الشمس المباشرة، والهواء ذي درجة الحرارة العالية. تكيفت هذه المخلوقات الحية لتتعامل مَعَ هذا التذبذب الكبير في درجة الحرارة، من خلال تطوير أنزيمات مُختلفة لمسار أضي واحد، بحيث تمتلك هذه الأنزيمات درجات حرارة مثالية مُتباينة. وهذا يسمح لأنزيم ما أن يُعوِّض أنزيمات أخرى قلَّ نشاطها عند درجة حرارة مُعيَّنة.

### تُحدِّد درجة الحرارة بعوامل داخلية وخارجية

تتأثر درجة حرارة الجسم بعدد كبير من المُتغيرات. هذه المُتغيرات تضم عوامل داخلية وخارجية، وسلوكية أيضاً. كما تتذكر من (الفصل الـ 7)، فإنَّ القانون الثاني للديناميكا الحرارية يُشير إلى أنه لا يوجد تحوُّل للطاقة فعَّال 100%. ولهذا، فإنَّ التفاعلات التي تُشكِّل الأيض تُنتج حرارة بشكل مستمر بسبب عدم الكفاءة هذه. هذه الحرارة يجب أن تنتشر وتشتت، أو أن تُستخدم لرفع درجة حرارة الجسم.

بشكل عام، فإنَّ مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم على درجة كبيرة من التداخل. فمثلاً، لا يسمح انخفاض درجة حرارة الجسم بمُعدَّل أبيض عالٍ بسبب اعتماد الأنزيمات في عملها على درجة الحرارة، كما ذكر سابقاً. بالعكس من ذلك، فإنَّ ارتفاع مُعدَّلَات الأيض يُسبب ارتفاعاً غير مقبول في درجة حرارة الجسم، وهذا يحتاج إلى تبريد.

قادت هذه المُحدِّدات لهذا التَّصنيف الثَّنائي، اعتماداً على تنظيم درجة الحرارة، إلى رؤية جديدة اعتماداً على كيفية توليد حرارة الجسم. فالحيوانات التي تستخدم عمليات الأيض لتولِّد حرارة الجسم، وتحافظ عليها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة بها سُمِّيت حيوانات داخلية الحرارة **Endotherm**. أما الحيوانات التي تمتلك مُعدَّل أبيض قليلاً نسبياً، ولا تستخدم عمليات الأيض لإنتاج الحرارة، وتمتلك درجة حرارة جسم مُتطابقة مع البيئة المُحيطة، فَسُمِّيت حيوانات خارجية الحرارة **Ectotherm**. تمتلك الحيوانات داخلية الحرارة توصيلاً حراريّاً مُنخفضاً بسبب آليات العزل التي تمتلكها، أما الحيوانات خارجية الحرارة فتمتلك توصيلاً حراريّاً عالياً، وتفتقر إلى العزل.

يُمثل هذان المُصطلحان النهائيين المتقابلتين لطيف التَّنظيم الحراري الفسيولوجي وللتكيفات. إنَّ كثيراً من الحيوانات تقع بين هاتين النّهائيتين، ويمكن اعتبارها حيوانات متباينة الحرارة. **Heterotherms**. إنها مسألة حكم كيف يُصنَّف حيوان مُعيَّن إذا امتلك خصائص من كلتا المجموعتين.

## تُنظَّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة

### درجة حرارة جسمها بالسلوك

على الرغم من أنَّ المخلوقات الحية خارجية الحرارة تمتلك مُعدلات أبيضية مُنخفضة، فإنها قادرة على تنظيم درجة حرارة جسمها من خلال السلوك. تستخدم مُعظم اللا فقريات السلوك لتُعدِّل درجة

أخيراً، فإنَّ الحيوانات التي تمتلك توصيلاً حراريّاً عالياً، تكون درجة حرارة جسمها قريبة من درجة البيئة المُحيطة بها. أما الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارتها، فإنَّ تغليف الجسم بمادة لها توصيل حراري منخفض يُعدُّ ذا فائدة: حيثُ تعمل بوصفها عازلاً. المواد العازلة التي لها هذه الخصائص هي: الريش، والفرو، ودهن الحوت. أما الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارتها عن طريق السلوك، فإنَّ التَّوصيل الحراري العالي لديها يستطيع زيادة نقل الحرارة إلى الحد الأقصى.

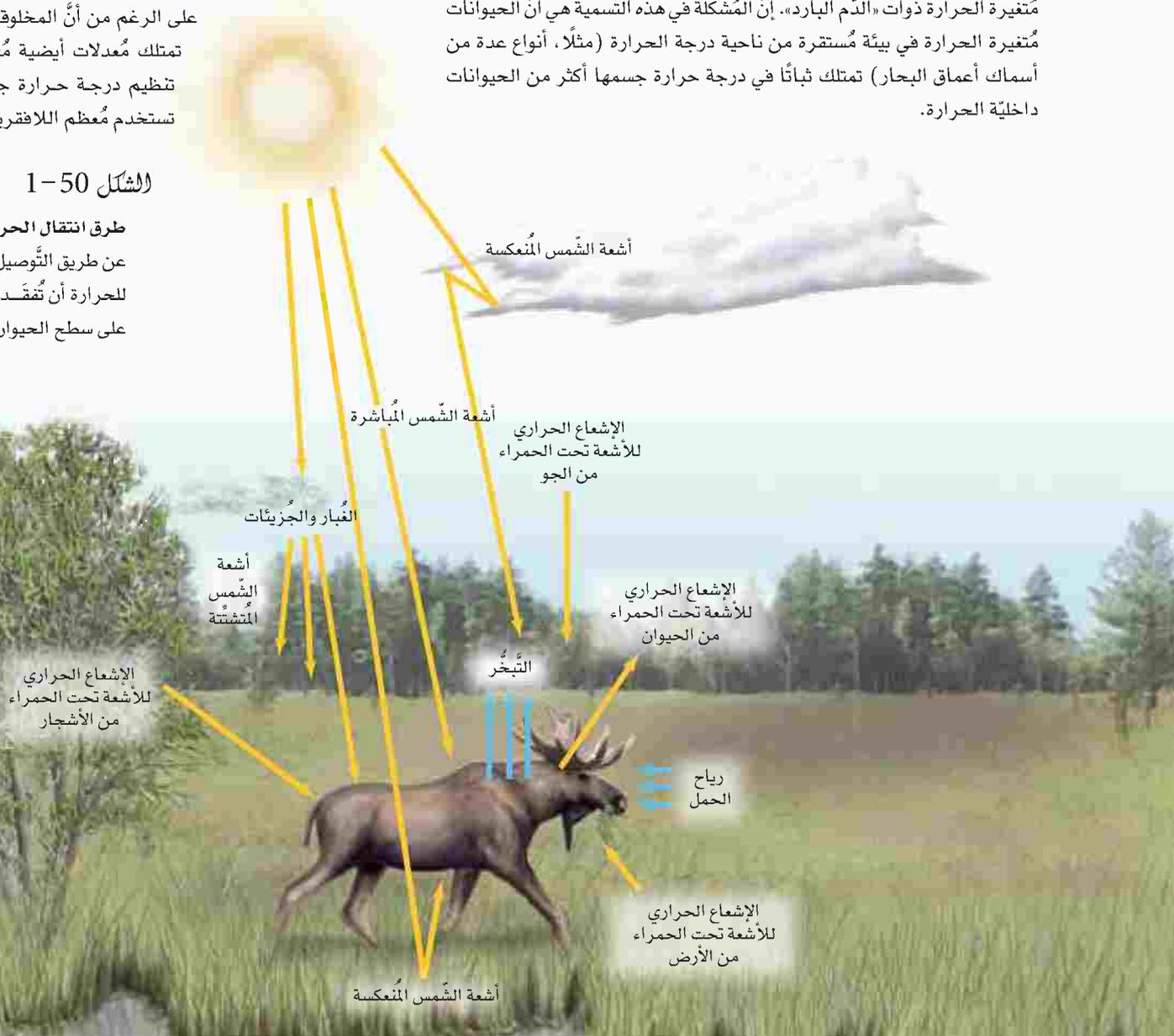
## تُقسَّم المخلوقات الحية اعتماداً على مصدر الحرارة

منذ سنوات عدة، قَسَّم علماء وظائف الأعضاء الحيوانات إلى حيوانات قادرة على المحافظة على درجة حرارة أجسامها ثابتة، وأخرى قادرة على تغيير درجة حرارة جسمها بحسب البيئة المُحيطة بها. الحيوانات التي تُنظَّم درجة حرارة جسمها حول نقطة مُعيَّنة سُمِّيت حيوانات داخلية الحرارة **Homeotherms**، في حين تُسمى الحيوانات التي تسمح بتغيُّر درجة حرارة جسمها لتتطابق مع البيئة المُحيطة حيوانات مُتغيرة الحرارة **Poikilotherms**.

ولأنَّ المخلوقات داخلية الحرارة تُحاول المحافظة على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة، فإنها تُسمى ذوات «الدَّم الحار»، وتُسمى الحيوانات مُتغيرة الحرارة ذوات «الدَّم البارد». إنَّ المُشكلة في هذه التَّسمية هي أنَّ الحيوانات مُتغيرة الحرارة في بيئة مُستقرة من ناحية درجة الحرارة (مثلاً، أنواع عدة من أسماك أعماق البحار) تمتلك ثباتاً في درجة حرارة جسمها أكثر من الحيوانات داخلية الحرارة.

### الشكل 1-50

طرق انتقال الحرارة. تُكتسب الحرارة، وتُفقد عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع، ويمكن للحرارة أن تُفقد عن طريق تبخُّر الماء من على سطح الحيوان.



الفقرات من غير الثدييات والطيور هي أيضاً خارجية الحرارة، ومن ثم تعتمد درجة حرارة أجسامها بشكل كبير أو قليل على درجة حرارة البيئة المحيطة بها. هذا لا يعني أن هذه الحيوانات لا تستطيع المحافظة على درجة حرارة عالية وثابتة لأجسامها، ولكن يجب عليها أن تستخدم سلوكاً معيناً لعمل ذلك. كثير من الفقرات خارجية الحرارة لديها القدرة على المحافظة على ثبات درجة حرارتها، ومن ثم تُعدُّ حيوانات ذاتية الحرارة ذات دم بارد Homeothermic ectotherms.

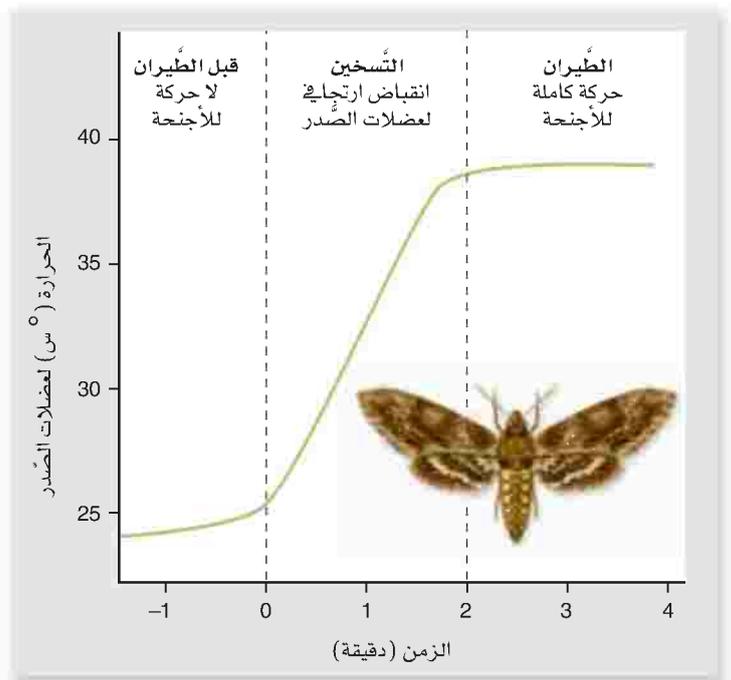
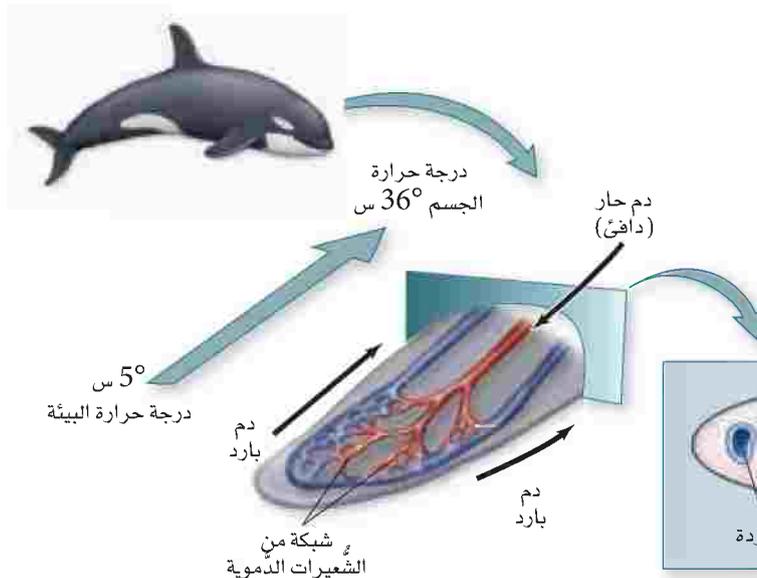
فمثلاً، بعض الأسماك الكبيرة، مثل التونا، وسمك السيف، وبعض أنواع سمك القرش، تستطيع المحافظة على أجزاء من جسمها على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة الماء. تقوم بذلك عن طريق التبادل الحراري باستخدام التيار المتعاكس Countercurrent heat exchange. هذا الدوران التكيفي، يسمح للدم البارد في الأوردة أن يسخن من خلال الإشعاع الحراري الصادر من الدم الدافئ الموجود في الشرايين المجاورة لهذه الأوردة. تحمل الشرايين دمًا أكثر سخونة قادمًا من مركز الجسم (الشكل 50-3).

تُحاول الزواحف المحافظة على درجة حرارة الجسم ثابتة من خلال مجموعة من الوسائل السلوكية - بوضع أنفسها في أماكن تسقط عليها أشعة الشمس، أو في أماكن فيها ظل. تستطيع بعض الزواحف زيادة تأثير التنظيم السلوكي عن طريق التحكم في تدفق الدم. تستطيع الحيوانات البحرية زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، وتوسيع أو تضيق الأوعية الدموية لتنظيم كمية الدم المتوافرة لنقل الحرارة عن طريق التوصيل. إن زيادة معدل ضربات القلب، وتوسيع الأوعية الدموية، يسمح لهذه الحيوانات بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون على اليابسة، في حين يقلل نقصان معدل ضربات القلب وانقباض الأوعية الدموية، من فقدان الحرارة عند قيام الحيوان بالفوص من أجل الغذاء.

بشكل عام، تمتلك المخلوقات خارجية الحرارة معدل أيض مُنخفضًا، الذي يُعدُّ ذا فائدة لها، حيث يتطلب كمية أقل من الطاقة المتأولة (الغذاء). لقد قُدِّر أن السحالي (خارجية الحرارة) تحتاج فقط إلى 10% من الغذاء مقارنةً مع الفئران (داخلية الحرارة) المشابهة لها في الحجم. لكن ثمن ذلك هو عدم قدرتها على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة.

### المخلوقات داخلية الحرارة تنتج حرارة أيضاً داخلية للمحافظة على درجة حرارة الجسم أو للتخلص منها

تستخدم المخلوقات داخلية الحرارة الحرارة الأيضية الداخلية لرفع درجة حرارة المخلوق إذا كان الجسم بارداً، وتمثل مصدر حرارة يجب تبديده عند درجة الحرارة العالية.



الشكل 50-2

التنظيم الحراري في الحشرات. بعض الحشرات، مثل العث المجنح، تعمل على انقباض عضلات الصدر لتسخن جسمها (الإحماء) من أجل الطيران.

### استقصاء

لماذا تتوقف الزيادة في حرارة العضلات بعد دقيقتين؟

حرارة جسمها. فالكثير من الفراشات، مثلاً، يجب أن تصل درجة حرارة جسمها إلى درجة حرارة معينة قبل أن تكون قادرة على الطيران. في الصباح عندما تكون درجة الحرارة منخفضة، توجه الفراشات أجسامها لمحاولة امتصاص أكبر ما يمكن من أشعة الشمس. تستخدم الفراشات والكثير من الحشرات رد الفعل الارتجاعي لتسخن عضلات الصدر المستخدمة في الطيران؛ لتمكينها من عملية الطيران (الشكل 50-2).

الشكل 50-3

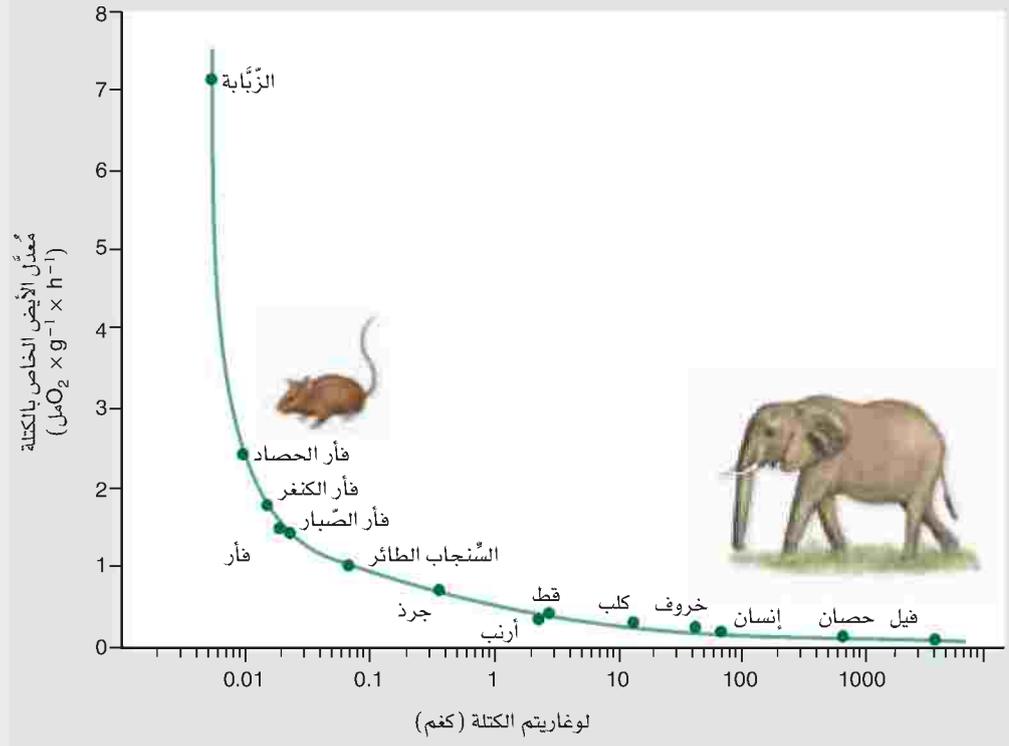
التبادل الحراري باستخدام التيار المتعاكس. الكثير من الحيوانات البحرية، مثل هذا الحوت القاتل، يحد من فقدان الحرارة إلى الماء البارد باستخدام التبادل الحراري عن طريق التيار المتعاكس. يُضخ الدم الدافئ من داخل الجسم (مركز الجسم) إلى الشرايين التي تفقد الحرارة إلى الدم البارد القادم من الجلد (أطراف الجسم) عن طريق الأوردة. يُسخن هذا الدم الوريدي القادم من الجلد، ولهذا، فإن مركز الجسم يبقى محافظاً على درجة حرارة ثابتة على الرغم من الماء البارد المحيط بالجسم، ويعمل على تبريد الدم الشرياني. ولهذا، فإنه يفقد حرارة أقل عندما يصل هذا الدم الشرياني إلى قمم الأطراف.

## الشكل 4-50

العلاقة بين كتلة الجسم ومعدل الأيض للتدييات. الحيوانات الصغيرة تمتلك معدل أيض عاليًا لكل وحدة من كتلة الجسم مقارنة بالحيوانات الكبيرة. في الشكل، معدل الأيض الخاص بالكتلة (يُعبّر عنه بكمية استهلاك الأكسجين لكل وحدة كتلة) رُسمت مُقابل كتلة الجسم. لاحظ أن محور كتلة الجسم هو بمقياس اللوغاريتم.

استقصاء

ماذا تستنتج من هذا الرسم بالنسبة للتحديات المختلفة التي تواجهها التدييات الصغيرة مُقابل التدييات الكبيرة في البيئات الحارة (الدافئة) والباردة؟



حرارة جسمها. إن كمية العزل يُمكن أن تتغير فصلياً أو جغرافياً؛ 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 المشكلة. على الرغم من أن معدل الأيض مُنخفض، فإنها تُنتج كمية كبيرة من الحرارة مع امتلاكها مساحة سطح صغيرة تستخدمها لتبديد الحرارة عن طريق التوصيل. لهذا، فإن الحيوانات الكبيرة (داخلية الحرارة) في البيئات الحارة تمتلك القليل من العزل، وتستخدم السلوك من أجل فقدان الحرارة، تماماً مثل ما يقوم به الفيل من عملية تحريك للأذنين لزيادة فقدان الحرارة بالحمل.

### التوليد الحراري

عندما تصل درجة الحرارة إلى أقل من شدة العتبة الحرجة، فإن الاستجابات التي تقوم بها الحيوانات داخلية الحرارة تكون غير كافية لرفع درجة حرارة جسم الحيوان. في مثل هذه الحالة، تلجأ الحيوانات إلى ما يُسمى التوليد الحراري Thermogenesis، أو استخدام عمليات الأيض الطاقية العادية لإنتاج الحرارة. يأخذ التوليد الحراري شكلين: التوليد الحراري الارتجافي والتوليد الحراري غير الارتجافي.

في التوليد الحراري غير الارتجافي، تتحول عمليات أيض الدهون لإنتاج الحرارة بدلاً من إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). يحدث هذا النوع من التوليد الحراري في أنحاء الجسم المختلفة، لكن في بعض التدييات، هناك بعض المستودعات الدهنية الخاصة التي تُسمى الدهون البنية، حيث تُستخدم لهذا الهدف. تُخزن هذه الدهون البنية في أماكن صغيرة في الرقبة وبين الكتفين، وتكون عالية التروية الدموية، وتسمح بنقل فعال للحرارة من أماكن إنتاجها.

في حين يستخدم التوليد الحراري الارتجافي العضلات لتوليد الحرارة دون إنتاج شغل مُفيد. يحدث هذا النوع في بعض الحشرات، كما ذكر سابقاً في المثال الخاص بتسخين عضلات الطيران في الفراشة. وفي الفقريات من نوع الحيوانات داخلية الحرارة، يتضمن الارتجاف استخدام عضلات مُنضّدة لإنتاج مُحصلة حركة قليلة، لكن هذا يحدث تحللاً لجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات، وبذلك تُنتج الحرارة اللازمة للتسخين.

إن أبسط استجابة تؤثر في نقل الحرارة هي تنظيم كمية الدم المُتدفق إلى سطح الحيوان. توسع الأوعية الدموية يزيد من كمية الدم المُتدفق إلى السطح، الذي يزيد بدوره التبادل الحراري، ويُبدّد الحرارة. على العكس من ذلك، يقلل انقباض الأوعية الدموية من كمية الدم المُتدفق إلى السطح، ويُقلل من التبادل الحراري، مُقللاً بذلك كمية الحرارة المفقودة بسبب التوصيل.

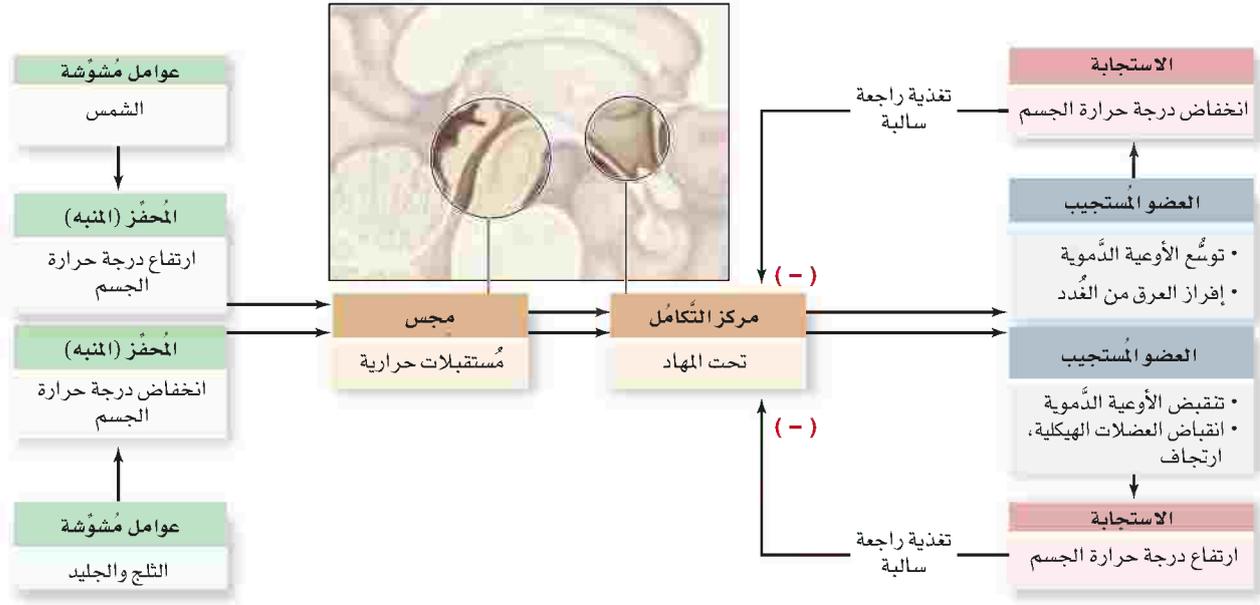
عندما ترتفع درجة حرارة البيئة المُحيطة، يستفيد الكثير من الحيوانات داخلية الحرارة من عملية التبريد التبخيري على شكل تعرق، أو نفث البخار في أثناء اللهث. يوجد التعرق في بعض التدييات، ومن ضمنها الإنسان، ويشتمل على الإخراج النشط للماء من الغدد العرقية إلى سطح الجسم. عندما يتبخّر الماء، يبرد الجلد، وهذا الانخفاض ينتقل بدوره إلى داخل الجسم عبر الشعيرات الدموية الموجودة عند سطح الجلد. إن نفث البخار في أثناء اللهث آلية تكيف مُشابهة تُستخدم من قبل بعض التدييات والطيور التي تعتمد على السطوح التنفسية لعملية التبريد التبخيري. يجب على الحيوان أن يتحمل فقدان الماء ليكون التبريد التبخيري فعالاً.

إن من فوائد حالة داخلية الحرارة منح القدرة على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة. أما الثمن الذي تدفعه هذه المخلوقات الحية، فهو أن معدل الأيض العالي يحتاج إلى أخذ كمية كبيرة من الطاقة (الغذاء) وبشكل مستمر.

### حجم الجسم والعزل

الحجم من أهم العوامل التي تؤثر في وظائف الحيوان. إن التغير في حجم الجسم يمتلك تأثيراً كبيراً في معدل الأيض. فالحيوانات الصغيرة تستهلك كمية أكبر من الطاقة لكل وحدة حجم مقارنة بالحيوانات الكبيرة. هذه العلاقة ملخصة في منحنى «الفأر إلى الفيل» الذي يبيّن العلاقة بين معدل الأيض وحجم التدييات (الشكل 4-50).

تكون مساحة سطح المخلوقات الصغيرة، التي تمتلك معدل أيض عاليًا، كبيرة مقارنةً بحجمها. يُشكل هذا الأمر، في البيئة الباردة، مُشكلة كبيرة لهذه الحيوانات، حيث لا تتمكن من إنتاج كمية كافية من الحرارة الداخلية لتعادل كمية الحرارة المفقودة بالتوصيل عبر مساحة جسمها الكبيرة. لهذا، فإن الحيوانات داخلية الحرارة الصغيرة في البيئة الباردة تحتاج إلى عزل كبير؛ للمحافظة على درجة



الشكل 5-50

التَّحَكُّمُ في درجة حرارة الجسم عن طريق تحت المهاد. المُستقبلات الحرارية المركزية في الدِّماغ وفي البطن الأمامي تجسِّس التَّغيُّر في درجة حرارة الجسم. هذه المُستقبلات الحرارية تصنع شقًّا تشابكيًّا (اتصالًا) مَعَ الأعصاب في تحت المهاد، الذي يعمل بوصفه مركز تكامل للمعلومات وتجميع لها. يتحكَّم تحت المهاد بعد ذلك في الأعضاء المُستجيبة مثل الأوعية الدَّموية والغُدَّة العرقية عن طريق الأعصاب الوُدِّيَّة. أيضًا، يُسبِّب تحت المهاد إطلاق هرمونات تحفِّز الغُدَّة الدَّرقيَّة لإنتاج الثيروكسين الذي يُنظِّم عمليات الأيض في الجسم.

### في الثدييات، يتحكم تحت المهاد في التنظيم الحراري

تحتاج الثدييات التي تحافظ على ثبات نسبي لدرجة حرارتها إلى جهاز تحكُّم (مُخصَّص في الشكل 5-50). يعمل هذا النظام مثل نظام التدفئة / التبريد في منزل، الذي يمتلك جهاز تحكُّم في الحرارة (ثيرموست) مُتصل مَعَ الفرن المُنتج للحرارة، وجهاز التكييف 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  $37^{\circ}\text{C}$ ، ترصد الخلايا العصبية الموجودة في تحت المهاد هذا التغيُّر في درجة الحرارة (انظر الفصلين الـ 44 و 46). يؤدي هذا إلى تبييه مركز فقدان الحرارة *Heat-losing center* في تحت المهاد. تقوم الأعصاب الوُدِّيَّة الصادرة من هذه المنطقة بتوسيع الأوعية الدَّموية الطرفية، جالبةً دَمًا أكثر إلى السطح للمُساعدة على تبديد الحرارة وفقدانها. تحفِّز أعصاب ودية أخرى إنتاج العرق، حيث يعمل هذا العرق على القيام بالتبريد التبخيري. يحدث هنا أيضًا تثبيطًا للهرمونات المحفِّزة للتفاعلات الأيضية.

عندما تنخفض درجة حرارتك إلى أقل من  $37^{\circ}\text{C}$ ، يقوم تحت المهاد بعمل مجموعة من العمليات المُضادة. تكون هذه العمليات تحت سيطرة مركز تحفيز الحرارة *Heat-promoting center*، الذي يملك أعصابًا ودية تقوم بعمل انقباض للأوعية الدَّموية لتقلُّل بذلك من فقدان الحرارة، وتُثبِّط عملية التبريد التبخيري الناتج عن التمرُّق. ويقوم أيضًا بتحفيز نخاع الغدة الكظرية لإفراز إبينيفرين، والجزء الأمامي للغدة النخامية لإفراز الهرمون المحفِّز لإفراز هرمون الغُدَّة الدَّرقيَّة (TSH)، حيث يحفِّز هذان الهرمونان عمليات الأيض. في حالة TSH، يتم هذا بشكل غير مُباشر، حيث يحثُّ هذا الهرمون الغُدَّة الدَّرقيَّة على إفراز الثيروكسين، الذي يقوم بدوره بتحفيز عمليات الأيض (انظر الفصل الـ 46). يحفِّز إبينيفرين والأعصاب الوُدِّيَّة النَّسيج الدهني لإنتاج التوليد الحراري لإنتاج حرارة داخلية أكثر. ومرةً أخرى، عندما تعود درجة الحرارة لترتفع، تحدث هناك تغذية سلبية راجعة إلى تحت المهاد لتقلُّل من الاستجابات التي تُنتج الحرارة.

### الحُمى

تُسمَّى المواد التي ترفع درجة الحرارة مولدات الحمى **Pyrogens**، وهي تُسبِّب حالة تُسمَّى الحُمى **Fever**. تُنتج الحُمى نتيجة تغيُّر في النقطة المُحدَّدة مُسبقًا للحرارة (النقطة المرجعية) *Set point* الطبيعية في الجسم إلى درجة أعلى. إنَّ كثيرًا من البكتيريا سالبة جرام تمتلك أجزاء في جدارها الخلوي تُسمَّى السَّم 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 التَّكيِّفية للحُمى أنها ترفع من درجة الحرارة لتقلُّل من نمو البكتيريا. إنَّ الأدلة على ذلك جاءت من ملاحظة أنَّ بعض الحيوانات مُتغيرة الحرارة تستجيب أيضًا لمولدات الحمى. عندما تحفِّز الإيجوانة الصحراوية بالبكتيريا المُنتجة لمولدات الحمى، فإنها تقضي وقتًا أطول في الشمس، رافعةً بذلك درجة حرارة جسمها؛ ولهذا يُقال: إنها أنجزت حُمى سلوكية.

هذه المُلاحظات قادتنا إلى إعادة التَّفكير في النظر إلى الحُمى على أنها حالة يجب مُعالجتها طبيًّا. فالحُمى تُعدُّ استجابة طبيعية للعدوى، والعلاج لتخفيف الحُمى ربما يعمل عكس هذا النظام الدَّفاعي الطبيعي. إنَّ الحُمى العالية جدًّا، على الرغم من ذلك، يمكن أن تكون خطيرة جدًّا، وتُسبِّب أعراضًا تمتد من تشنجات إلى هلوسة.

### السُّبات

تستطيع الحيوانات داخلية الحرارة تقليل مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم عن طريق دخولها في حالة من السُّكون تُسمَّى السُّبات **Torpor**. تسمح هذه الحالة للحيوان بتقليل الحاجة إلى الغذاء، وذلك بتقليل العمليات الأيضية. بعض الطيور، مثل الطائر الطنان تسمح لدرجة الحرارة في جسمها بالهبوط إلى  $20^{\circ}\text{C}$  في الليل. هذه الإستراتيجية موجودة في الحيوانات الصغيرة داخلية الحرارة؛ الحيوانات الكبيرة تمتلك كتلة كبيرة من الصَّعب أن يتم لها تبريد سريع كهذا.

## المولارية الأسموزية والتوازن الأسموزي

البيات الشتوي **Hibernation** هو حالة قصوى من السبات الذي يصل إلى عدد من الأسابيع، أو حتى عدد من الأشهر. في هذه الحالة، تنخفض درجة حرارة الحيوان  $20^{\circ}$  س أقل من الدرجة المرجعية الطبيعية مدة طويلة من الوقت. الحيوانات التي تُمارس البيات الشتوي تمتلك حجماً متوسطاً، أما الحيوانات الصغيرة داخلية الحرارة فتستهلك الطاقة بسرعة أكبر مما تستطيع تخزينها، حتى لو قلّت من معدلات الأيض لها.

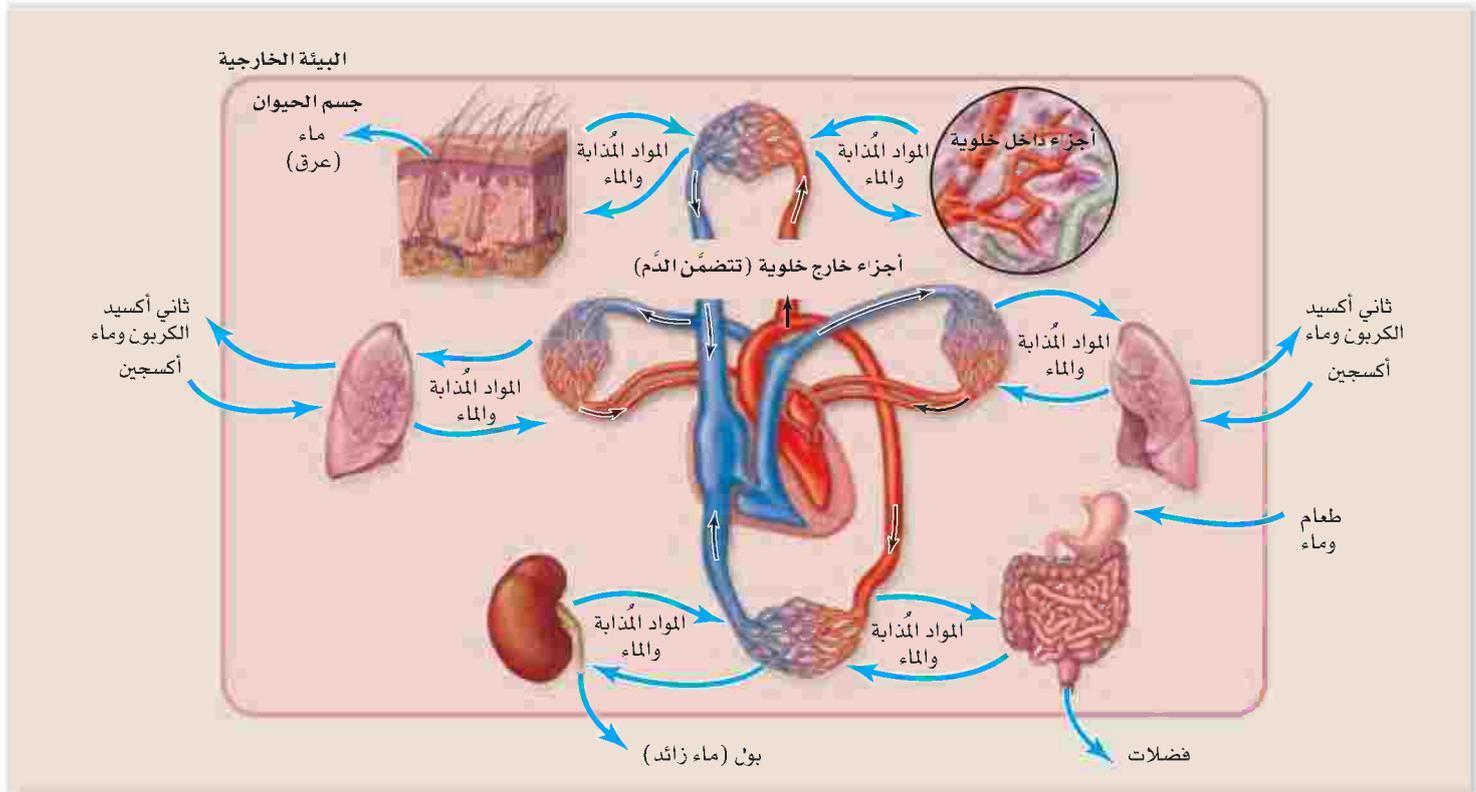
التديبات الكبيرة جداً لا تقوم ببيات شتوي. وقد اعتقد الناس زمناً طويلاً أن الدببة تنجز البيات الشتوي، ولكن درجة حرارتها تنخفض في الحقيقة بضع درجات. ولذلك، فهي تقوم بنوم شتوي طويل. وبسبب كتلتها الحرارية الكبيرة، وقلة معدل فقدان الطاقة لديها، فإنها لا تحتاج إلى توفير الطاقة الإضافية التي تستخدمها الحيوانات في البيات الشتوي.

حرارة الجسم تُساوي الحرارة الناتجة إضافة إلى الحرارة المنقولة. تنتقل الحرارة عن طريق التوصيل، والحمل، والإشعاع، والتبخر. المخلوقات الحية التي تولّد طاقة، وتستطيع الحفاظ على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المحيطة تُسمى حيوانات داخلية الحرارة. أما المخلوقات الحية التي تُطابق درجة حرارتها درجة حرارة البيئة المحيطة فتُسمى حيوانات خارجية الحرارة. هذان النوعان يستطيعان تنظيم درجة حرارة أجسامهما، لكن الحيوانات خارجية الحرارة تستخدم سلوكها بشكل رئيس لتقوم بذلك. تُحافظ التديبات على درجة حرارة جسمها ثابتة من خلال عمليات تنظيم يتحكم فيها تحت المهاد. تُستخدم دورتان من التغذية الراجعة السالبة لرفع درجة حرارة الجسم أو خفضها بحسب الحاجة.

والبيئة الخارجية عبر خلايا طلائية مُتخصّصة، وفي معظم الفقريات، من خلال عملية الترشّح في الكليتين.

تحافظ معظم الفقريات على الاتزان الداخلي بالنسبة إلى مجموع تركيز المواد المُذابة في السائل خارج الخلوي، وتركيز بعض الأيونات الخاصة. الصوديوم ( $\text{Na}^+$ ) هو الأيون الموجب الرئيس في السوائل خارج الخلوئية، والكلور ( $\text{Cl}^-$ ) هو الأيون السالب الرئيس في السوائل خارج الخلوئية. الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة،

يتوزع الماء في المخلوقات متعددة الخلايا بين الأجزاء داخل الخلوئية وخارج الخلوئية (الشكل 50-6). للمحافظة على التوازن الأسموزي، يجب أن يكون الجزء الخارجي من جسم الحيوان (بما في ذلك بلازما الدم) قادراً على أخذ الماء من البيئة المحيطة، أو إفراز الماء الزائد إلى البيئة المحيطة. يجب أن يتم تبادل الأيونات غير العضوية أيضاً بين سوائل الجسم خارج الخلوئية والبيئة الخارجية للمحافظة على الاتزان الداخلي. يحدث تبادل المواد الإلكتروليتية بين الجسم



الشكل 50-6

التفاعلات بين الأجزاء بين الخلوئية وخارج الخلوئية للجسم والبيئة الخارجية. يُكتسب الماء إلى داخل الجسم من البيئة أو يُفقد إلى البيئة. يتم تبادل الماء والمواد المُذابة بين السوائل خارج الخلوئية من الجسم والبيئة، ويحدث هذا عبر الخلايا الطلائية، ويمكن أن تُرشّح 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 تُحافظ على الاتزان الداخلي.

مثل الكالسيوم ( $Ca^{2+}$ ) والمغنسيوم ( $Mg^{2+}$ ) وأيون البوتاسيوم ( $K^+$ ) أحادي الشحنة الموجب، وأيونات أخرى، أيضاً تمتلك وظائف مهمة، ويجب المحافظة عليها ضمن مستوى ثابت.

## الضغط الأسموزي مقياس فرق التركيز

لقد درست في (الفصل الـ 5) أن الخاصية الأسموزية **Osmosis** هي انتشار الماء عبر غشاء شبه مُنفذ. تحدث الخاصية الأسموزية من المحلول المُخفف (يحتوي على تركيز قليل من المُذاب) إلى محلول أقل تخفيفاً (يحتوي على تركيز عالٍ من المُذاب). والضغط الأسموزي للمحلول **Osmotic pressure** هو مقياس ميل المحلول لأخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزية، وهو مقدار الضغط المُتولد من حركة الماء.

المحلول الذي يمتلك تركيزاً عالياً من المُذاب يمتلك ضغطاً أسموزياً مرتفعاً. يُقاس هذا بالمولارية الأسموزية للمحلول **Osmolarity**، وهي عدد المولات النشيطة أسموزياً للمُذاب لكل لتر من المحلول. لاحظ أن المولارية الأسموزية يمكن أن تختلف عن التركيز المولي (الجزئي) **Molar concentration** إذا كان المُذاب قادراً على التفكك في المحلول إلى أكثر من جزيء نشط أسموزياً. فمثلاً، محلول من السكر تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 1 أوسمول **Osmolar**. لكن محلول **NaCl** الذي تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 2 أوسمول، حيث يتحلل إلى أيونين نشطين أسموزياً.

التوتيرية **Tonicity** للمحلول هي مقياس قدرة هذا المحلول على تغيير حجم الخلية عن طريق الخاصية الأسموزية. إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول ذي تركيز عالٍ من المُذاب **Hypertonic** فإنها تفقد الماء للمحلول المجاور، وتنكمش. بالمقارنة، إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول ذي تركيز قليل من المُذاب **Hypotonic** فإنها تكتسب الماء، وتمتد. ولكن إذا وُضعت الخلية الحيوانية في محلول مُتعاقد **Isotonic** فلا تكون هناك مُحصلة لحركة الماء. في العلاجات الطبية، تُستخدم المحاليل المُتعادلة مثل المحلول الملحي و 5% ديكتروز لغمر الأنسجة المكشوفة، وتُعطى أيضاً بوصفها محاليل في الأوردة مباشرة.

## المخلوقات المُتطابقة مع بيئتها أسموزياً

### تعيش في بيئات بحرية

في معظم اللاققرات البحرية، تكون المولارية الأسموزية للسوائل في أجسامها مُشابهة لمياه البحر (على الرغم من أن تركيز بعض الأيونات، مثل المغنسيوم، غير متساو). وحيث إن السوائل خارج الخلية مُتعادلة مع ماء البحر، فلا يوجد فرق أسموزي، ولهذا لا يوجد ميل للماء لمُعادرة أو دخول أجسام هذه المخلوقات. تُدعى هذه المخلوقات الحية المخلوقات المُتطابقة الأسموزية **Osmoconformers**، وهي مُتعادلة أسموزياً مع البيئة المُحيطة بها.

من بين الفقريات، تُعد أسماك الجُرث البدائية وحدها من المخلوقات مُتطابقة الأسموزية مع بيئتها. أسماك القرش وأقاربها في طائفة الغضروفيات (الأسماك الغضروفية) تمتلك محاليل مُتعادلة مع ماء البحر، حتى لو أن مستوى كلوريد الصوديوم في دمها أقل من ماء البحر؛ هذا الاختلاف في المولارية الأسموزية الكلية يُعوض بتجميع البولينا، كما سَيناقش لاحقاً.

## المخلوقات المُنظمة للأسموزية

### تتحكم في المولارية الأسموزية داخلياً

الفقريات الأخرى كلها مخلوقات مُنظمة للأسموزية **Osmoregulators** أي إنها قادرة على الحفاظ على المولارية الأسموزية ثابتة تقريباً للدم على الرغم من الاختلاف في التركيز مع البيئة المُحيطة. هذه القدرة مكّنت الفقريات من اكتشاف مناطق بيئية مُختلفة والدخول إليها. لكن تحقيق هذا الثبات يحتاج إلى تنظيم مُستمر.

فقريات المياه العذبة تمتلك تركيزاً عالياً من المُذاب في سوائل جسمها مُقارنة مع الماء المُحيط. بمعنى آخر، تُعد ذات تركيز عالٍ بالنسبة إلى مُحيطها. وحيث إن خلاياها تمتلك ضغطاً أسموزياً مرتفعاً، فإن الماء يميل للدخول إلى داخل أجسامها. تبعاً لذلك، تكيفت هذه المخلوقات الحية لمنع الماء من الدخول إلى أجسامها قدر المُستطاع، وللتخلص من الماء الداخل. إضافة إلى ذلك، تفقد الفقريات التي تعيش في المياه العذبة أيونات غير عضوية إلى بيئتها المُحيطة، ولهذا يجب أن تُعيدّها إلى أجسامها عن طريق النقل النشط.

في المقابل، تكون مُعظم الفقريات البحرية ذات تركيز قليل من المُذاب مُقارنة مع البيئة المُحيطة؛ تمتلك سوائل أجسام هذه المخلوقات ثلث المولارية الأسموزية الموجودة في مياه البحر المُحيطة تقريباً. لهذا، فإن هذه المخلوقات تعيش تحت خطر فقدان الماء بالخاصية الأسموزية، لذلك كُيفت هذه المخلوقات نفسها للحفاظ على الماء لمنع جفاف أجسامها. للحفاظ على الماء. تشرب هذه المخلوقات ماء البحر، وتتخلص من الأيونات الزائدة من خلال الكليتين والخياشيم.

تحتوي سوائل الجسم في الفقريات التي تعيش على اليابسة كمية أكبر من الماء مُقارنة مع الهواء المُحيط بها. لهذا، فهي تفقد الماء إلى الهواء المُحيط عن طريق الجلد والرئتين عن طريق التبخر. تواجه الزواحف والطيور والثدييات جميعها، وكذلك البرمائيات خلال وجودها على اليابسة هذه المشكلة. لقد طورت هذه المخلوقات الأجهزة البولية / المُنظمة للأسموزية لمُساعدتها في الحفاظ على الماء.

اللاققرات البحرية مخلوقات حية مُتطابقة مع بيئتها من الناحية الأسموزية، وتكون سوائل جسمها مُتعادلة مع بيئتها. مُعظم الفقريات مخلوقات مُنظمة للأسموزية؛ إذ تكون السوائل في جسمها ذات تراكيز عالية أو مُنخفضة من المُذاب بالنسبة إلى البيئة المُحيطة. تُساعد الآليات الفسيولوجية مُعظم الفقريات للمحافظة على ثبات أسموزية الدم وتركيز الأيونات فيه.

## الأعضاء المُنظمة للأسموزية

3-50

### تستخدم اللاققرات خلايا وأنيبيبات خاصة

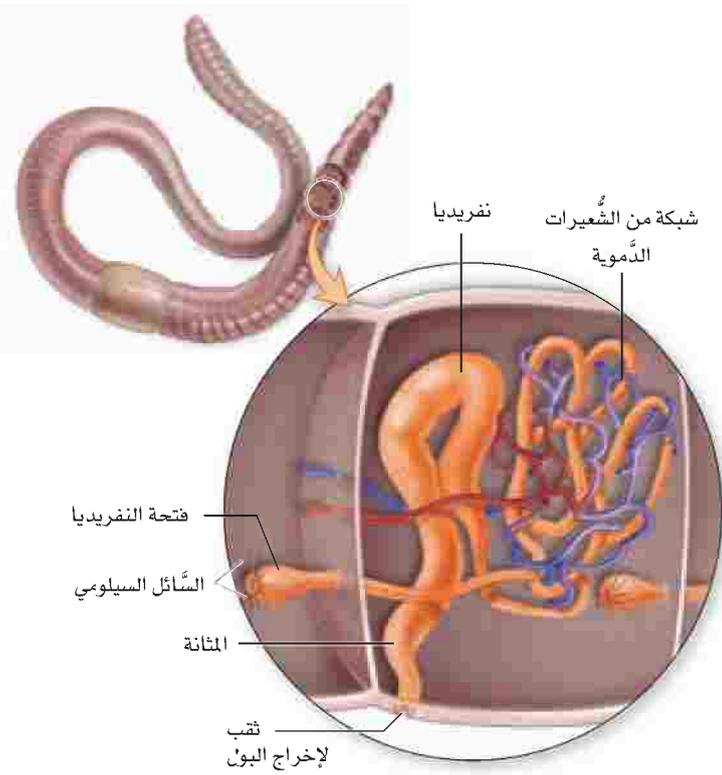
في الديدان المفلطحة، تتفرع أنبيبيبات تُسمى النضريديا الأولية **Protonephridia** في أنحاء الجسم كله لتكون خلايا لهيئة **Flame cells** تشبه الجزء الزجاجي من المصباح الكهربائي (الشكل 50-7). على الرغم من أن هذه التراكيب الإخراجية البسيطة تفتح إلى خارج الجسم، فإنها لا تفتح إلى الداخل، بل تعمل حركة الأهداب 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.

نشأت آليات مُختلفة في الحيوانات لمُجابهة التوازن المائي. في كثير من الحيوانات، تكون إزالة الماء أو الأملاح من أجسامها مُترافقة مع إزالة الفضلات الأيضية من خلال جهاز الإخراج، تمتلك الطلائعيات أحادية الخلية الفجوات المُنتفضة لهذا الغرض، مثلها مثل الإسفنجيات. الحيوانات الأخرى مُتعددة الخلايا تستخدم جهازاً للإخراج مُكوّناً من أنبيبيبات إخراجية تطرح السائل والفضلات من الجسم. إضافة إلى ذلك، هناك أجهزة دقيقة مُحكمة أخرى موجودة في اللاققرات؛ الجهاز البولي في الفقريات مُعقد للغاية.

تمتلك لافقرديات أخرى جهازاً من الأنبيبات تفتح على خارج الجسم وفي داخله. في دودة الأرض، تُعرف هذه الأنبيبات بالنفريديا **Nephridia** (التَّركيب البرتقالي اللُّون في الشُّكل 50-8). تحصل النفريديا على السائل من التَّجويف الجسمي من خلال عملية ترشيح المواد إلى التَّركيب الشَّبِيه بالقَمْع والمُسَمَّى فَم النفريديا **Nephrostome**. اسْتُخْدِم مُصْطَلح التَّرشِيح هنا؛ لأنَّ السائل يتكون تحت ضغط، ويمر من خلال فتحات صغيرة. ولهذا، لا تمرُّ جزيئات أكبر من حجم مُعَيَّن. يُعَدُّ الرّاشح مُتَعادلاً مَعَ السائل الموجود في تجويف الجسم السيلومي، وعندما يمرُّ هذا السائل بعد ذلك في الأنبيبات، تُزال جزيئات كلوريد الصوديوم بفعل عمليات النُّقل النُّشْط. إنَّ المُصْطَلح العام لعملية نقل المواد من الأنبيبات إلى السائل الجسمي المُحيط يُسَمَّى **إعادة الامتصاص Reabsorption**. وبسبب إعادة امتصاص الأملاح من الرّاشح، يكون البول الخارج مخففاً 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**) البول بعملية التَّرشِيح، وتعود وتأخذ بعض الأيونات من الرّاشح بعملية تُسَمَّى إعادة الامتصاص.

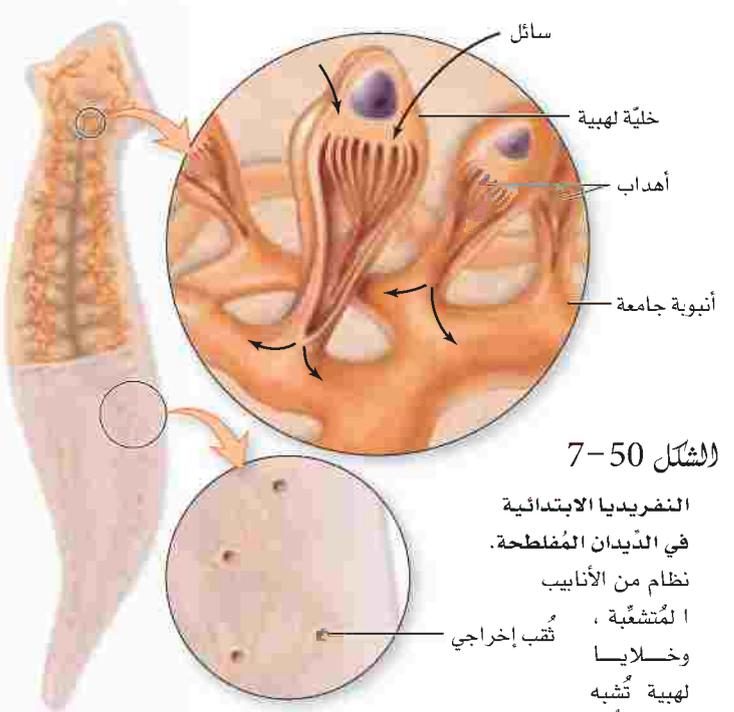
### تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزياً فريداً

الأعضاء الإخراجية في الحشرات تُسَمَّى أنابيب **Malpighian tubules** (الشكل 50-9)، وهي امتدادات للقناة الهضمية تنفرع من أمام المعدة الخلفية. لا يتكون البول هنا بعملية التَّرشِيح في هذه الأنبيبات، حيث لا يوجد فرق في الضَّغط بين الدَّم في تجويف الجسم والأنبيبات. بدلاً من ذلك، تُفَرِّز جزيئات الفضلات وأيونات البوتاسيوم إلى الأنبيبات من التَّجويف عن طريق النُّقل النُّشْط. **الإفرازُ Secretion** عمليةٌ مُعاكسةٌ لعملية إعادة الامتصاص - حيث تنتقل الأيونات والجزيئات من السائل الجسمي إلى الأنبيبات. إنَّ إفراز  $K^+$  يُنتج فرقاً



الشكل 50-8

النفريديا في الديدان. معظم اللافقرديات، مثل دودة الأرض المُبيَّنة هنا، تمتلك النفريديا (البرتقالي). تتكوَّن هذه النفريديا من أنبيبات تستقبل الرّاشح من السائل السيلومي الذي يدخل عن طريق فتحة النفريديا التي تُشبه القمع. تتم إعادة امتصاص الأملاح من هذه الأنبيبات، والسائل الذي يتبقى؛ البول، يتمُّ طرحه من خلال فتحات إلى البيئة الخارجية.



الشكل 50-7

النفريديا الابتدائية في الديدان المُفْلطحة. نظام من الأنابيب المُتَشَبِّهة، وخلايا لتهبية تُشبه الجزء الرُّجَاجي من المصباح، وتقوم بإخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية في الديدان المُفْلطحة. الأهداب في داخل الخلايا الالتهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.

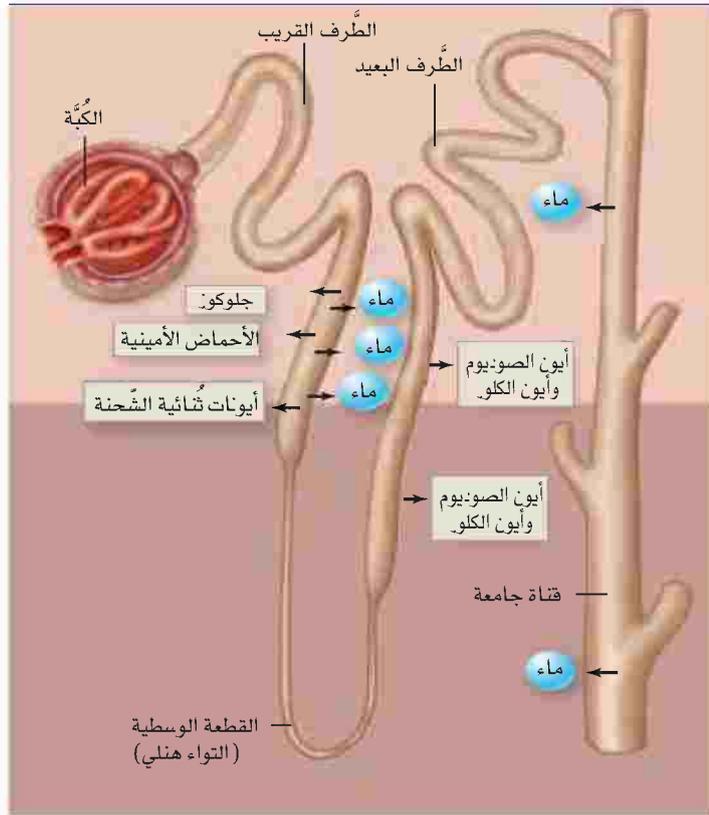
الجزء الرُّجَاجي من المصباح، وتقوم بإخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية في الديدان المُفْلطحة. الأهداب في داخل الخلايا الالتهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.

الشكل 50-9

أنبيبات ملبيجي في الحشرات. أنبيبات ملبيجي هي امتدادات للقناة الهضمية التي تجمَع الماء والفضلات من الجهاز الدَّورِي في جسم الحشرة. يُفَرِّز أيون البوتاسيوم إلى داخل هذه الأنبيبات، ويسحب معه الماء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزية. مُعْظَم هذا الماء (الأسهم) تتمُّ إعادة امتصاصه عبر جدار المعدي الخلفي.

قد يبدو شاذاً أن تقوم الكلية في الفقرات بترشيح كل شيء في بلازما الدم (ما عدا البروتينات، التي تمتلك حجماً كبيراً) ومن ثم تُنفق الطاقة لإعادة امتصاص المواد التي يحتاج إليها الجسم. إلا أن عملية إعادة الامتصاص المُتخصّصة تُعطي مرونة أكبر. وهناك مجموعات مُتنوّعة من الفقرات طوّرت القدرة على إعادة امتصاص جزيئات مُهمّة من بيئتها التي تعيش فيها. هذه المرونة في عملية إعادة الامتصاص مكّنت الفقرات من العيش في بيئات مُختلفة كثيرة. فيما تبقى من هذا الفصل، سنركّز دراستنا على الكلية في الفقرات وكيفية تخلصها من الفضلات، وخاصةً المُركبات النيتروجينية.

كثير من الفقرات تُرشح السائل باستخدام نظام من الأنبيبات، ومن ثم تقوم بعملية إعادة امتصاص للأيونات والماء، تاركةً نواتج الفضلات لطرحتها إلى الخارج. تُصنّع الحشرات السائل الإخراجي عن طريق إفراز أيونات البوتاسيوم ونواتج الفضلات إلى داخل الأنبيبات، ويتبع ذلك دخول الماء إلى الأنبيبات بالخاصية الأسموزية. تُنتج كلية الفقرات المرشح الذي يدخل الأنبيبات، ومن ثم يُعدّل ليُكوّن بعد ذلك مادة البول.



الشكل 10-50

تنظيم الوحدة الأنبوبية الكلية في الفقرات. الوحدة الأنبوبية الكلية هي تصميم تمّ المحافظة عليه في كلى الفقرات المُختلفة. السُكر، والأحماض الأمينية، والماء، والأيونات أحادية الشحنة، والأيونات ثنائية الشحنة يُعاد امتصاصها من خلال الطرف القريب؛ الماء والأيونات أحادية الشحنة مثل الصوديوم والكلور تتمّ إعادة امتصاصها من خلال التواء هنلي؛ كمية مختلفة من الماء والأيونات أحادية الشحنة (الصوديوم، الكلور) يمكن امتصاصها من خلال الطرف البعيد والقناة الجامعة، اعتماداً على تأثير الهرمونات.

أسموزياً يُسبب دخول الماء إلى الأنبيبات عن طريق الخاصية الأسموزية من الجهاز الدوري المفتوح. بعد ذلك، يُعاد امتصاص مُعظم الماء وأيونات البوتاسيوم إلى الجهاز الدوري من خلال المعدة الخلفية، فتتخلّف أجزاء صغيرة ونواتج الفضلات ليتمّ طرحها من خلال المُستقيم مع البراز. تزوّد أنابيب ملبجي الحشرات بأداة فعالة جداً للحفاظ على الماء.

## تقوم كلية الفقرات بعملية الترشيح ومن ثم إعادة الامتصاص

كلية **Kidneys** الفقرات لا تُشبه أنبيبات ملبجي في الحشرات، بل تُشكّل سائلاً أنبيبياً عن طريق عملية ترشيح الدم تحت الضّغط. إضافة إلى نواتج الفضلات والماء، يحتوي المرشح على الكثير من الجزيئات الصغيرة، مثل الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والفيتامينات، التي لها قيمة للحيوان. يُعاد امتصاص هذه الجزيئات، ومُعظم الماء من الأنبيبات إلى الدم، في حين تبقى الفضلات في المرشح. يمكن أن تُفرز فضلات أخرى إلى الأنبيبات، وتُضاف إلى المرشح، ومن ثم يتمّ التخلّص من البول المحتوي على نواتج الفضلات.

## تطور كلية الفقرات

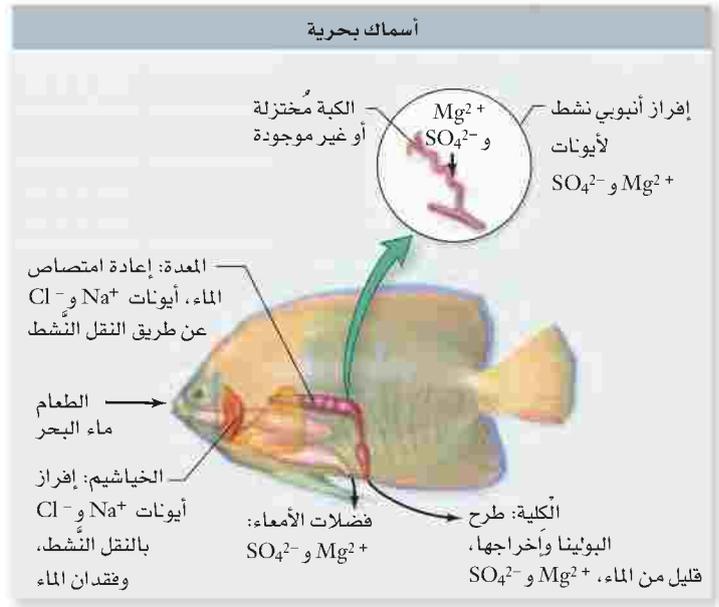
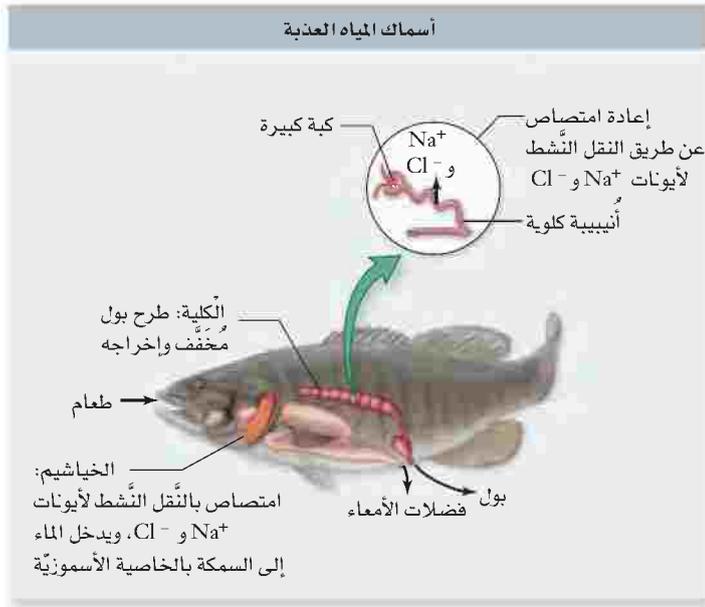
4-50

الكلية عضو مُعقدّ مكوّن من آلاف وحدات متكررة تُدعى **الوحدات الأنبوبية الكلوية Nephrons**، كل واحدة منها تمتلك التواء يمتد إلى نخاع الكلية (موضّح بالرّسم في الشكل 10-50). يدفع ضغط الدم السائل في الدم إلى الخروج من مجموعة من الشُعيرات الدموية تُدعى الكبة **Glomerulus** إلى داخل محفظة بومان **Bowman's capsule**، وهي بداية جهاز الأنبيبات. تسمح هذه العملية بترشيح الدم لتكوّن المرشح الذي يُعدّل عند مروره بباقي الوحدة الأنبوبية الكلية. تُحافظ الكبة على خلايا الدم، والبروتينات، والجزيئات الكبيرة المُفيدة الأخرى، وتبقى في الدم، إلا أنها تسمح للماء، والجزيئات الصغيرة والفضلات. عندما يمر المرشح في الوحدة الأنبوبية الكلية، يتمّ إعادة امتصاص المواد الغذائية والأيونات من المرشح عن طريق آليات النقل النشط والنقل السلبي، تاركةً الماء والفضلات الأضية في الأنبوب لتخرج مع البول. (تفاصيل هذه العملية ستناقش في الجزء المقبل).

على الرغم من أن كلى مُعظم الفقرات مُتشابهة في تصميمها، فإن هناك بعض التغيّرات والتعديلات التي حدثت في بعض الفقرات. ولأن المرشح مُتعادّل من الناحية الأسموزية مع الدم، فإن مُعظم الفقرات تستطيع إنتاج بول مُتعادّل التوتر مع دمها عن طريق إعادة امتصاص الأيونات والماء بالتساوي. أو، أنها قادرة على إنتاج بول قليل التركيز من المادة المُذابة مقارنةً بالدم -مخفف مقارنةً مع الدم- عن طريق إعادة امتصاص جزء قليل من الماء. تستطيع الطيور والفقرات فقط إعادة امتصاص ماء كافٍ من المرشح لإنتاج بول عالي التركيز من المواد المُذابة مقارنةً مع الدم، عن طريق إعادة امتصاص جزء كبير من الماء.

## الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تحافظ على تركيز الأيونات المُذابة وتخلص من الماء الزائد للخارج

يُعتقد أن الكلية قد نشأت في الأسماك العظمية التي تعيش في المياه العذبة. وحيث إن سوائل جسم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة عالية التركيز بالمواد المُذابة مقارنةً مع الماء المُحيط، فإن هذه الحيوانات تواجه مشكلتين جادتين: الأولى، دخول الماء من الخارج إلى أجسامها، والثانية خروج المواد المُذابة من أجسامها إلى الماء المحيط.



الشكل 50-11

تواجه أسماك المياه العذبة والأسماك البحرية مشكلات أسموزية مختلفة. أسماك المياه العذبة ذات تركيز عالٍ من المواد المُذابة مقارنةً مع المياه التي تعيش فيها، أما الأسماك البحرية، فهي ذات تركيز مُنخفض من المواد المُذابة مقارنةً مع المياه التي تعيش فيها. لتعوّض أسماك المياه العذبة ميلها لأخذ الماء إلى داخلها وفقدان الأيونات للخارج، عملت على طرح بول مُخفّف، وعدم شرب الماء، وإعادة امتصاص الأيونات عبر أنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية. لتعوّض الأسماك البحرية فقدان الماء بالخاصية الأسموزية، تشرب مياه البحر، وتزيل الأيونات الزائدة من خلال النقل النشط عبر الخلايا الطلائية في الخياشيم والكلى.

تُعدّلاً أسموزياً بالمُقارنة مع سوائل الجسم لهذه الأسماك. ويكون هذا البول أكثر تركيزاً من البول الخارج من الأسماك التي تعيش في المياه العذبة، ولكنه ليس مركزاً كما هو الحال في الطيور والثدييات.

### تضخّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا وتحفظ بها

تُعدّ أسماك غضروفية الخياشيم، التي تضم أسماك القرش، وسمك شيطان البحر، أكثر تحت طائفة مشهورة من طائفة الأسماك الغضروفية. قامت أسماك غضروفية الخياشيم بحل مشكلة الأسموزية التي تفرضها عليها البيئة البحرية التي تعيش فيها بطريقة مختلفة. بدلاً من أن تمتلك سوائل جسمية عالية التركيز من المواد المُذابة مقارنةً مع ماء البحر، حيث يحتم عليها هذا أن تستمر في شرب ماء البحر وضخّ الأيونات عن طريق النقل النشط، فإنّ أسماك غضروفية الخياشيم تمتصّ البولينا من أنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية إلى الدم، وتُحافظ على تركيز البولينا في الدم أكثر 100 مرة مما هو في الثدييات.

تجعل إضافة البولينا دم أسماك غضروفية الخياشيم تقريباً مُتعادلاً للتركيز للمواد المُذابة مقارنةً مع ماء البحر المُحيط. وبسبب عدم وجود محصلة انتقال للماء بين محلولين مُتعادلين من ناحية التركيز، فإنّ فقدان الماء في هذه الحالة يكون معدوماً. نتيجةً لذلك، لا تحتاج هذه الأسماك إلى شرب ماء البحر للمحافظة على التوازن الأسموزي، ولا تزيل الخياشيم والكليتين في هذه الحيوانات كمية كبيرة من الأيونات من أجسامها. إن أنسجة الأسماك الغضروفية وأنزيماتها قادرة على تحمل التراكيز العالية للبولينا.

### تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها

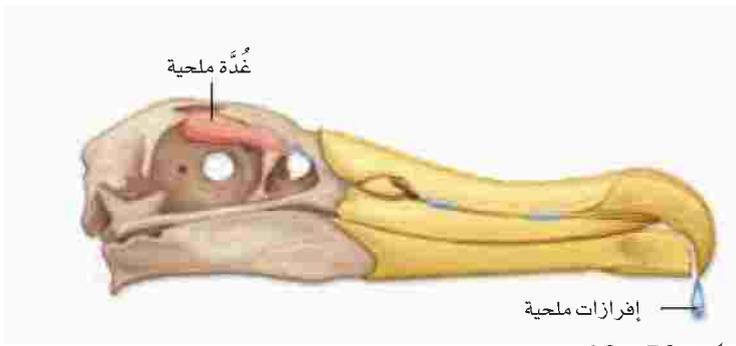
البرمائيات أول الفقريات التي عاشت على اليابسة. كلىة البرمائيات مُشابهة لكلىة الأسماك التي تعيش في المياه العذبة. لا غرابة في هذا؛ لأنّ البرمائيات تقضي جزءاً من وقتها في المياه العذبة، وعندما تكون على اليابسة، فهي تبقى في الأماكن المُبلّلة.

لمعالجة المُشكلة الأولى؛ تقوم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة بعدم شرب الماء وإخراج كميات كبيرة من بول مُخفّف يكون قليل التركيز للمواد المُذابة بالمُقارنة مع سوائل الجسم. ولمعالجة المُشكلة الثانية؛ قامت هذه الأسماك بإعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح في أثناء مروره بأنابيب الوحدة الأنبوبية الكلوية وإعادتها إلى الدم. إضافة إلى ذلك، فهي تنقل الأيونات باستخدام النقل النشط عبر سطح الخياشيم من الماء المُحيط في اتجاه الدم (الشكل 50-11، يسار).

### على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء، وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة

على الرغم من أنّ معظم المجموعات الحيوانية نشأت في البداية في البحر، فإنّ الأسماك العظمية البحرية ربما نشأت من أسلاف كانت تعيش في المياه العذبة. واجهت هذه الأسماك نوعاً جديداً من المشكلات في عملية انتقالها من المياه العذبة إلى البحار؛ لأنها تمتلك سوائل قليلة التركيز للمواد الذائبة مقارنةً مع مياه البحر. نتيجةً لذلك، يُفادر الماء من أجسامها عن طريق الخاصية الأسموزية من خلال الخياشيم، وتفقد ماءً عن طريق البول. لتعويض هذا الفقدان في الماء، تشرب الأسماك البحرية هذه كمية كبيرة من ماء البحر (الشكل 50-11، يمين).

إنّ كثيراً من الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة (خاصةً، الكالسيوم والمغنسيوم) الموجودة في ماء البحر الذي تشربه الأسماك يبقى في الجهاز الهضمي، ويتمّ التخلّص منه عن طريق فتحة الشرج. على الرغم من ذلك، فإنّ بعضها يتمّ امتصاصه إلى الدم، إضافة إلى الأيونات أحادية الشحنة مثل؛ البوتاسيوم، والصوديوم، والكلور. تنتقل معظم الأيونات أحادية الشحنة بالنقل النشط من الدم إلى الخارج عبر سطوح الخياشيم، في حين يتمّ إفراز الأيونات ثنائية الشحنة التي دخلت الدم إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية، ويتمّ التخلّص منها بعد ذلك عن طريق البول. باستخدام هاتين الطريقتين، تتخلص الأسماك العظمية البحرية من الأيونات التي تحصل عليها من ماء البحر الذي تشربه. يكون البول الخارج من هذه الأسماك



الشكل 50-12

كيف تتخلص الطيور البحرية من الملح الزائد. تشرب الطيور البحرية مياه البحر، ومن ثم تطرح الملح الزائد من خلال الغدة الملحية. السائل الملحي الشديدي الذي يُطرح من خلال هذه الغدة يمر على طول المنقار إلى الخارج.

التواء هنلي طويل. مع ذلك، تمتلك الطيور عددًا قليلًا، أو لا تمتلك وحدات أنبوية كلوية لها التواء هنلي طويل، لهذا فهي لا تنتج بولًا ذا تركيز عالٍ مُشابهاً لما تُنتجه الثدييات. في أقصى الحدود، تستطيع إعادة امتصاص ماء كافٍ لإنتاج بول ذي تركيز مُضاعف مُقارنةً بتركيز دمها. حلت الطيور البحرية مُشكلة فقدان الماء بشرب ماء مالح، ومن ثم طرحت الزائد من هذه الأملاح عن طريق غدة ملحية قريبة من العين (الشكل 50-12).

يذهب البول متوسط التركيز بالمواد المُذابة إلى المذراق بعد طرحه من الكليتين ليختلط مع المواد البرازية القادمة من القناة الهضمية. وإذا اقتضت الحاجة، فإن كمية ماء إضافية يتم امتصاصها من خلال جدران المذراق، لينتج بعد ذلك بول على شكل مادة معجونية بيضاء شبه صلبة، أو على شكل حبيبات، يتم التخلص منها إلى خارج الجسم.

الكليتان في الأسماك التي تعيش في المياه العذبة تطرح كمية وافرة من البول المُخفف جدًا؛ تشرب الأسماك العظمية البحرية ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلاً أسموزيًا. إن التصميم الأساسي، ووظيفة الوحدة الأنبوية الكلوية للأسماك التي تعيش في الماء العذب حُوفظ عليها في الفقرات التي تعيش على اليابسة. بعض التَّعديلات، مثل وجود التواء هنلي، سمحت للثدييات والطيور بإعادة امتصاص ماء أكثر، وإنتاج بول ذي تركيز عالٍ بالمواد المُذابة مُقارنةً مع سائل الجسم.

والرطوبة. تُنتج البرمائيات بولًا مخففًا جدًا، وتموّض ما تفقده من أيونات الصوديوم عن طريق نقل الصوديوم من الماء المُحيط عبر الجلد باستخدام النقل النشط.

من جهة أخرى، 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 كُليّةً مُشابهة لهما. أما الزواحف البحرية التي تضم بعض التماسيح، والزواحف المائية، والأفاعي البحرية، ونوعًا واحدًا من السحالي، فإنها تمتلك كُليّةً تُشبه ما تمتلكه أقرانها في المياه العذبة، إلا أنها تواجه مُشكلة معاكسة، حيث تميل لفقدان الماء وأخذ الأملاح إلى داخلها. ومثلها كمثل الأسماك العظمية البحرية، فهي تشرب ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلاً من الناحية الأسموزية. تتخلص الزواحف البحرية من الأملاح الزائدة من خلال غدة ملحية تقع بالقرب من الأنف أو العين.

تقوم الكليتان في الزواحف التي تعيش على اليابسة أيضًا بإعادة امتصاص كثير من الأملاح والماء إلى داخل أنبيبات الوحدة الأنبوية الكلوية، مُحافظةً بذلك على حجم الدم في البيئات الجافة. وهي كالأسمك 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 المجمع (مخرج مشترك بين الجهاز الهضمي والبولي)، حيث يُعاد امتصاص الماء مرة أخرى، وتخرج الفضلات مع البراز.

## تستطيع الثدييات والطيور طرح بول مُركز وتحافظ على الماء

الطيور والثدييات هي الفقريات الوحيدة القادرة على إنتاج بول له تركيز أسموزي عالٍ مُقارنةً مع سائل الجسم. لهذا تكون هذه الثدييات قادرة على طرح نواتج فضلاتها مع كميات قليلة من الماء، وتُحافظ بذلك أكثر على الماء في أجسامها. تستطيع كُليّة الإنسان إنتاج بول يكون تركيزه 4.2 أضعاف تركيز بلازما الدم، لكن كُليتي بعض الثدييات الأخرى أكثر فعالية في حفظ الماء. فمثلًا، الجمال والجرايب والفئران من نوع *Perognathus* تستطيع إنتاج بول تركيزه 8، 14، 22 ضعف تركيز بلازما الدم لديها، على التوالي. إن كُليتي الجرذ الكنغاري (من نوع *Dipodomys*) فعالة جدًا؛ لأنه لا يشرب ماء؛ ويستطيع الحصول على ما يريده من ماء من الطعام، ومن الماء الذي ينتج عن عملية التنفس الخلوي الهوائي.

إن إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة يُنجز عن طريق التواء هنلي *Henle loop* التابع للوحدة الأنبوية الكلوية (الشكل 50-10 و 50-16)، والموجود فقط في الطيور والثدييات. تعتمد درجة تركيز البول على طول التواء هنلي؛ تمتلك معظم الثدييات وحدات أنبوية كلوية قصيرة (التواء هنلي قصير) وأخرى ذات

## الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض

5-50

### اليوريك (البوليك)

إزالة مجموعة الأمين ( $-NH_2$ )، ومن ثم اتحادها في الكبد مع أيون الهيدروجين ( $H^+$ ) لتكوين الأمونيا ( $NH_3$ ) *Ammonia*. الأمونيا سامة جدًا للخلايا، ولهذا فهي آمنة فقط عندما يكون تركيزها قليلًا جدًا. إن التخلص من الأمونيا ليس مُشكلة في الأسماك العظمية واليرقات البرمائية، حيث تتخلص منها عن طريق الانتشار من خلال الخياشيم وبدرجة أقل عن طريق البول المُخفف جدًا.

البولينا وحمض البوليك أقل سُميّة. لكن لهما ذائبية مُختلفة في الأسماك غضروفية الخياشيم، والبرمائيات البالغة، والثدييات، يتم التخلص من الفضلات النيتروجينية على شكل مُركب أقل سُميّة، وهو البولينا *Urea*.

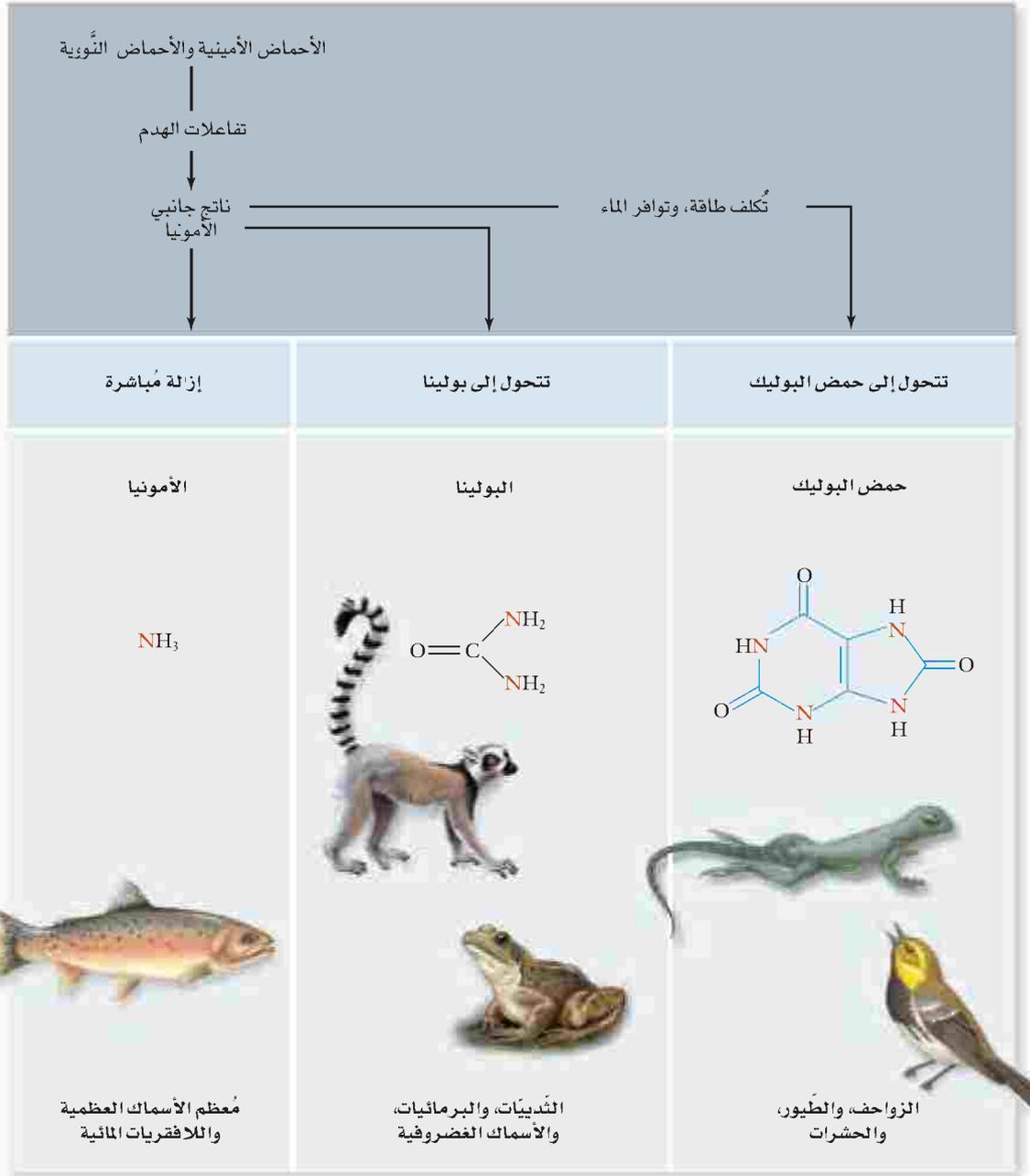
الأحماض الأمينية والأحماض النووية جزيئات مُحتوية على النيتروجين. عندما تحطم بعض الحيوانات هذه الجزيئات لإنتاج طاقة، أو تحويلها إلى كربوهيدرات، أو دهون، فإنها تُنتج نواتج جانبية مُحتوية على النيتروجين تُسمى الفضلات النيتروجينية *Nitrogenous wastes* (الشكل 50-13) التي يجب على الجسم التخلص منها.

### الأمونيا مُركب سام يجب التخلص منه بسرعة

إن أول خطوة في عمليات أيض كل من الأحماض الأمينية والأحماض النووية، هي

## الشكل 50-13

الفضلات النيتروجينية. عندما تتم عمليات الأيض على كل من الأحماض الأمينية والنوية، فإن النواتج الجانبية لهذه التفاعلات تكون مركب الأمونيا، الذي يعدّ مركبًا سامًا، لكن الأسماك تستطيع التخلص منه عن طريق الخياشيم. تحوّل الثدييات الأمونيا إلى بولينا، التي هي أقل سمية من الأمونيا. تحوّل الطيور والزواحف التي تعيش على اليابسة الأمونيا إلى حمض البوليك، الذي يكون غير ذائب في الماء. إنتاج حمض البوليك أكثر الفضلات النيتروجينية كلفة إلا أنه يوفر ماء أكثر.



إن حمض البوليك، بوصفه مادة صلبة مُترسبة، غير قادر على التأثير في تطور الجنين حتى لو تمّ تجميعه داخل البيضة. تنتج الثدييات أيضًا قليلًا من حمض البوليك، إلا أنه يكون ناتجًا بسبب عملية تحطيم البيورينات التابعة للنوكليوتيدات، وليس من الأحماض الأمينية. تمتلك معظم الثدييات أنزيمًا يُسمى يوريكيز *Uricase*، الذي يحوّل حمض البوليك إلى مادة أكثر ذائبية تُسمى **الانتوين Allantoin**. الإنسان، والقرد، وبعض أنواع الكلاب التي تفتقر لهذا الأنزيم يجب أن تتخلص من حمض البوليك. في الإنسان، تسبب زيادة تراكم حمض البوليك في المفاصل مرضًا يُعرف بالنقرس *Gout*.

إن التحطيم الأيضي لكل من الأحماض الأمينية والنوية يُنتج الأمونيا بوصفها ناتجًا جانبيًا. يتم التخلص من الأمونيا في الأسماك العظمية والبرمائيات ذات الخياشيم على هيئة، ولكن في الفصريات الأخرى، تتحول الفضلات النيتروجينية إلى بولينا وحمض البوليك اللذين يعدّان أقل الفضلات النيتروجينية سميّة.

ذائبة البولينا جيدة في الماء، ومن ثم يُمكن طرحها بكميات كبيرة في البول. يتمّ حمل البولينا في مجرى الدم من الكبد، وهو مكان تصنيعها، إلى الكلية، ومكان طرحها إلى الخارج.

تتخلص الزواحف، والطيور، والحشرات من الفضلات النيتروجينية على شكل **حمض البوليك Uric acid**، الذي هو قليل الذائبية في الماء. نتيجة لقلّة ذائبية حمض البوليك، فإنه يترسب، ويتمّ التخلص منه بوجود كمية قليلة من الماء. يُشكّل حمض البوليك المادة المعجونة البيضاء في بُراز الطيور التي تُسمى جوانو *Guano*. يُنفق الحيوان طاقة أكثر عند تصنيع حمض البوليك، لكن هذا الأمر يُعوّض بالمحافظة على الماء.

إن القدرة على تصنيع حمض البوليك في هذه المجموعات من الحيوانات مهم؛ لأن بيوض هذه الحيوانات تُحاط بقشرة، ويتمّ تجميع الفضلات النيتروجينية مع نمو الجنين داخل البيضة. على الرغم من أنّ تكوين حمض البوليك زاد في طول عملية التصنيع التي تحتاج إلى كمية أكبر من الطاقة، إلا أنه أنتج مركبًا بلوريًا مُترسبًا.

## الكلى في الثدييات

النقل النشط أو السلبي بحسب المواد المُذابة. يُعاد امتصاص الماء أيضًا، ويمكن التحكم في ذلك لتحديد كمية الماء المفقودة.

- الإفراز *Secretion*: حركة المواد من الدم إلى السائل خارج الخلوي، ومن ثم إلى الرّاشح في نظام الأنبيبات. على العكس من إعادة الامتصاص التي تُحافظ على المواد في الجسم، يقوم الإفراز بإضافة مواد إلى ما سيتم التخلص منه، ويمكن استخدام الإفراز أيضًا لإزالة المواد السامة.

### النفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الكلى

على المستوى المجهرى، تحتوي الكلى على ما يُقارب مليون وحدة أنبوبية كلوية *Nephron*. تحتوي الكلى على مزيج من الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية *Juxtamedullary nephrons*، التي تمتلك التواء هنلي طويلًا يهبط عميقًا في النخاع، والوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية *Cortical nephrons* التي تمتلك التواء هنلي قصيرًا. سنوضح أهمية طول هذه الالتواءات لاحقًا.

#### إنتاج الرّاشح

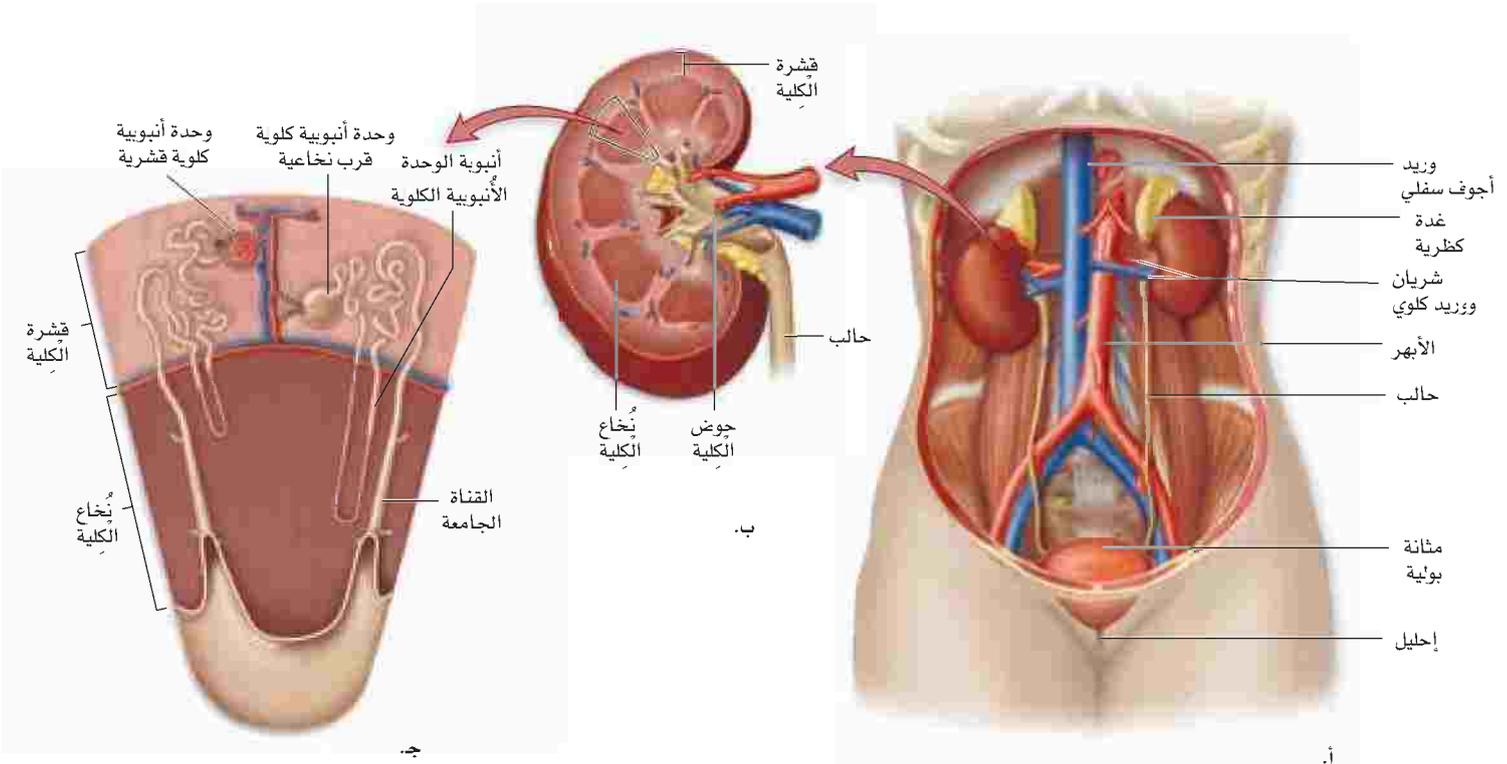
تتكون الوحدة الأنبوبية الكلوية من أنبوبة طويلة إضافة إلى الأوعية الدموية الصغيرة المُلتحقة (الشكل 50-16). أولاً، يُحمل الدم عن طريق شُرَيْتات صغيرة واردة *Afferent arterioles* إلى مجموعة الشعيرات الدموية في قشرة الكلى، أو

الكلى في الإنسان هي ذلك العضو الذي يكون في حجم اليد، ويقع في أسفل الظهر. تستقبل كل كلى دمًا من الشريان الكلوي، ومن هذا الدم يتكوّن البول. يُصبّ البول من كل واحدة من الكليتين في الحالب *Ureter*، الذي يحمل البول إلى المثانة *Urinary bladder*. يمرّ البول إلى الخارج عن طريق الإحليل *Urethra* (الشكل 50-14).

في داخل الكلى، يتوسّع فم الحالب ليُكوّن تركيبًا شبيهًا بالقمع، يُعرف بحوض الكلى *Pelvis*. يمتلك حوض الكلى، امتدادات تُشبه الكؤوس تستقبل البول من النسيج الكلوي. يُقسّم النسيج الكلوي إلى طبقة خارجية تُسمى القشرة الكلوية *Renal cortex* وطبقة داخلية تُسمى النخاع الكلوي *Renal medulla*.

تمتلك الكلى ثلاث وظائف أساسية مُلخّصة في الشكل 50-15، هي:

- الترشيح *Filtration*: يُرشح السائل الموجود في الدم إلى داخل نظام من الأنبيبات، تاركًا الخلايا والبروتينات الكبيرة في الدم. يتكوّن الرّاشح من الماء وبعض المواد المُذابة في الدم، تتمّ بعض التغيرات والتعديلات على الرّاشح عن طريق ما تبقى من أجزاء الكلى لإنتاج البول لإخراجه.
- إعادة الامتصاص *Reabsorption*: حركة انتقائية للمواد المُذابة المُهمّة مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية، وأنواع متنوعة من الأيونات غير العضوية، خارج الرّاشح في نظام الأنبيبات ونحو السائل خارج الخلوي، ومن ثمّ عودتها إلى مجرى الدم عن طريق الشعيرات حول الأنبيبات. يُستخدم هنا

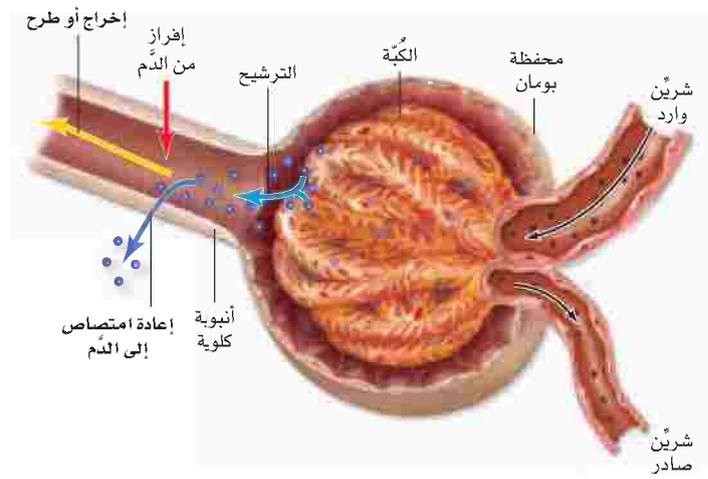


للشكل 50-14

الجهاز البولي في الإنسان. أ. مواقع أعضاء الجهاز البولي. ب. مقطع في الكلى يُبيّن التركيب الداخلي. ج. موقع الوحدات الأنبوبية الكلوية في كلى الثدييات. الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية تقع بشكل كامل في قشرة الكلى؛ في حين تمتلك الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية التواء هنلي طويلًا يمتد عميقًا إلى نخاع الكلى.

**الكُبة Glomerulus.** هنا يحدث الترشيح؛ لأنَّ ضغط الدَّم يُجبر السائل على المرور من خلال ثقوب جدران الشُعيرات. يَصْعُبُ على خلايا الدَّم وبروتينات البلازما الدُّخول إلى الرَّاشح والخروج من الشُعيرات؛ الدَّموية بسبب كبر حجمها، لكن كمية كبيرة من البلازما، المُكوَّنة من الماء والجزيئات الذائبة، تُغادر الجهاز الوعائي. في هذه الخطوة، يدخل الرَّاشح مُباشرةً إلى أول جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية. هذه المنطقة، **محفظة بومان Bowman's capsule**، تُغلف الكبة، مثل بالون كبير يُحيط بيدك، عندما تضغط عليه بقبضة اليد. تمتلك المحفظة شقوقاً تُمكن الرَّاشح من الدُّخول إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية.

أجزاء الدم التي لم يحدث لها ترشيح (خروج) من الدَّم إلى محفظة بومان، تُصَبُّ في الشُرَيْنات الصَّغيرة الصادرة *Efferent arterioles*، التي تصبُّ محتواها بعد ذلك في مجموعة أخرى من الشُعيرات الدَّموية تُسمى الشُعيرات حول الأنبيبيية **Peritubular capillaries** التي تُحيط بالأنبيبيات. هذا أحد المواقع في الجسم التي بها مجموعتان من الشُعيرات الدَّموية على التَّوالي. في الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية، تغذي الشُرَيْنات الصَّغيرة الصادرة والشُعيرات حول الأنبيبيية **الأوعية المُستقيمة Vasa recta** التي تُحيط بالتواء هنلي. وكما سيوصف لاحقاً، فإننا نحتاج إلى الشُعيرات حول الأنبيبيية لعملية إعادة الامتصاص والإفراز.

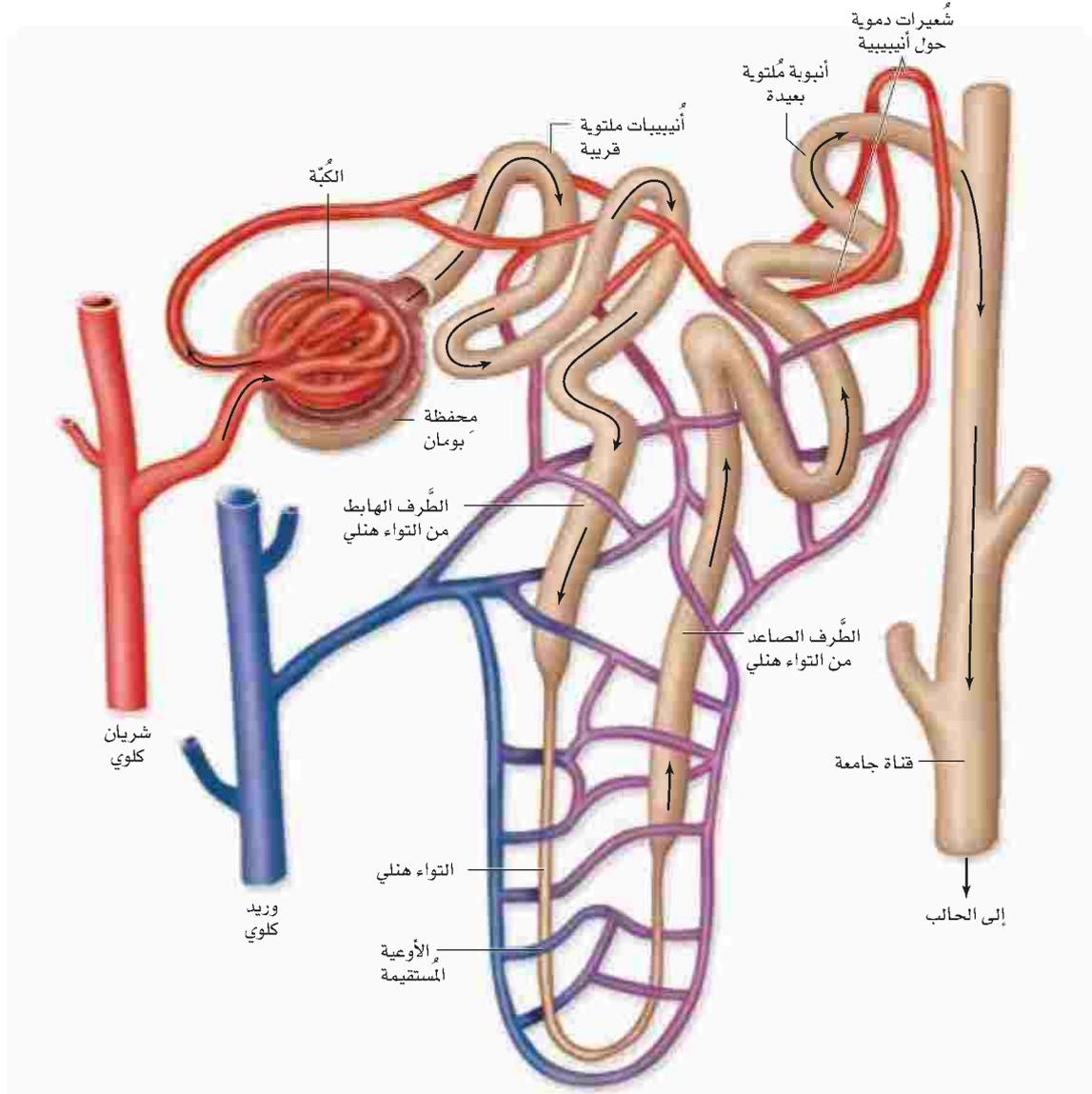


الشكل 50-15

أربع وظائف للكُبة. تدخل الجزيئات البول عن طريق عملية الترشيح في الكُبة وعملية الإفراز إلى الأنبيبيات من الشُعيرات الدَّموية حول الأنبيبيية. بعض الجزيئات الموجودة في الرَّاشح تعود إلى الشُعيرات الدَّموية حول الأنبيبيية عن طريق عملية إعادة الامتصاص. تتخلص الكُبة من السائل المُتبقّي في الأنبيبيات عن طريق طرحه إلى الخارج من خلال الحالب، ومن ثم إلى المثانة.

الشكل 50-16

**الوحدة الأنبوبية الكلوية في كلية الثدييات.** تُحاط الوحدة الأنبوبية الكلوية بالشُعيرات حول الأنبيبيية في قشرة الكُبة، والأوعية المُستقيمة تُحيط بالتواء هنلي المُمتد إلى نخاع الكُبة. تنقل هذه الأوعية الأيونات والمواد الأخرى التي تمَّ إعادة امتصاصها من الرَّاشح.



## إفراز الفضلات

تتضمن عملية إفراز الجزيئات الغريبة وبعض نواتج الفضلات في الجسم نقل هذه الجزيئات عبر الأغشية الخلوية للشعيرات الدموية وأنبيبات الكلية إلى الرأسح. هذه العملية شبيهة بإعادة الامتصاص، إلا أنها تحدث في الاتجاه المعاكس.

يتم التخلص من بعض المواد المفرزة إلى البول بسرعة كبيرة، حيث تزال من الدم مع أول مرور للدم في الكليتين. هذه الإزالة السريعة تُسرّ وجوب إعطاء البنسلين الذي يتم التخلص منه عن طريق الوحدات الأنبوبية الكلوية، للجسم بتركيز عالية مرات عدة في اليوم.

## التخلص من المواد السامة والأيونات الزائدة

### يُحافظ على الاتزان الداخلي

إن الوظيفة الرئيسية للكلية هي التخلص من كثير من المواد الضارة التي يأكلها الحيوان ويشربها. إضافة إلى ذلك، يحتوي البول على فضلات نيتروجينية، كما ذكرنا سابقاً، التي هي نواتج تحطّم الأحماض الأمينية والنّوية. يحتوي البول أيضاً على البوتاسيوم، والهيدروجين، وأيونات أخرى زائدة تُزال من الدم.

يحافظ التركيز العالي لأيونات الهيدروجين (درجة حموضة 5 - 7) على التوازن القاعدي - الحمضي للدم في مدى ضيق (درجة الحموضة 7.35 - 7.45). إضافة إلى ذلك، فإنّ التخلص من الماء إلى البول يُسهم في الحفاظ على حجم الدم وضغطه (الفصل الـ 49)؛ فكلما زاد حجم البول الذي يتم التخلص منه، يقل حجم الدم.

ولهذا، فإنّ أهم وظيفة للكلية هي حفظ التوازن الداخلي؛ حيث تشترك الكليتان في المحافظة على البيئة الداخليّة. عندما تُصاب الكلية بمرض، سيتسبب ذلك في زيادة تركيز نواتج الفضلات النيتروجينية في الدم، وفي خلل في المواد الإلكتروليتية وخلل في التوازن القاعدي - الحمضي، وفشل في تنظيم ضغط الدم. هذه التغيّرات التي يمكن أن تكون قاتلة تُشير إلى أهمية الكليتين في أداء وظائف أعضاء الجسم المختلفة.

## كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الشديّات

### يُنجز وظيفة نقل خاصة

كما ذكر سابقاً، يدخل ما يقارب 180 لترًا من الرأسح مُتعادل التركيز إلى محافظ بومان في كليتي الإنسان كل يوم. بعد مرور هذا الرأسح فيما تبقى من أنبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية، وإذا لم يتم إعادة امتصاص جزء منه إلى الدم، فإنه سيخرج على شكل بول. من الواضح استحالة إنتاج هذه الكمية الكبيرة من البول، إذا علمنا أنّ الماء يستطيع الانتقال بالخاصية الأسموزيّة، وأنّ الخاصية الأسموزيّة لا يمكن أن تحدث بين محلولين متساويين في التركيز. لهذا، يجب أن تكون هناك آلية لإيجاد تدرّج أسموزي بين الرأسح والدم، ليسمح بإعادة امتصاص الماء.

### الأنبيبات القريبة المُلتوية

يُعاد امتصاص مُعظم المواد الغذائية تقريباً من الرأسح إلى الدم عن طريق الأنبيبات المُلتوية القريبة. إضافة إلى ذلك، يُعاد امتصاص ثلثي (3/2) أملاح كلوريد الصوديوم والماء الموجودين داخل محفظة بومان عبر الجدران المُكوّنة للأنبيبات القريبة المُلتوية بشكل مباشر.

بعد أن يدخل الرأسح إلى محفظة بومان، يذهب إلى جزء آخر من الوحدة الأنبوبية الكلوية يُسمّى الأنبيبات المُلتوية القريبة **Proximal convoluted tubules**. الموجودة في قشرة الكلية. في الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية، يتدفّق السائل بعد ذلك إلى التواء هنلي **Loop of Henle** الذي يهبط قليلاً إلى النخاع قبل أن يصعد مرة أخرى إلى القشرة. في الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية، يمتد التواء هنلي إلى النخاع قبل أن يعود، ويصعد إلى القشرة. يُعاد امتصاص كمية أكبر من الماء من خلال الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية مُقارنةً مع الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية. بعد ذلك يمرّ السائل عميقاً إلى النخاع، ومن ثمّ يعود مُجدداً إلى القشرة في التواء هنلي. وكما ذكر سابقاً، فإنّ كليتي الشديّات والطيور فقط تمتلك التواء هنلي، وهذا هو السبب وراء قدرة الشديّات والطيور على امتلاك بول مُركّز.

### تجميع البول

بعد مغادرة الالتواء، يُصبّ السائل في الأنبيبات المُلتوية البعيدة **Distal convoluted tubules** في القشرة، ومن ثمّ يُصبّ في القناة الجامعة. **Collecting duct** تهبط القناة الجامعة إلى النخاع، وهناك تتحدّ مع قنوات جامعة أخرى لتصب بعد ذلك محتوياتها، المُسمّاة الآن البول، في حوض الكلية.

## الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتم إفرازها

مُعظم الماء والمواد المُذابة الموجودة في الرأسح يجب أن تُعاد للدم عن طريق عملية إعادة الامتصاص، والأفسيقوم الحيوان بعملية التبول حتى الممات تقريباً. في الإنسان، مثلاً، يمر 2,000 لتر تقريباً من الدم عبر الكليتين كل يوم، ويغادر 180 لترًا من الماء الدم لتدخل إلى الرأسح.

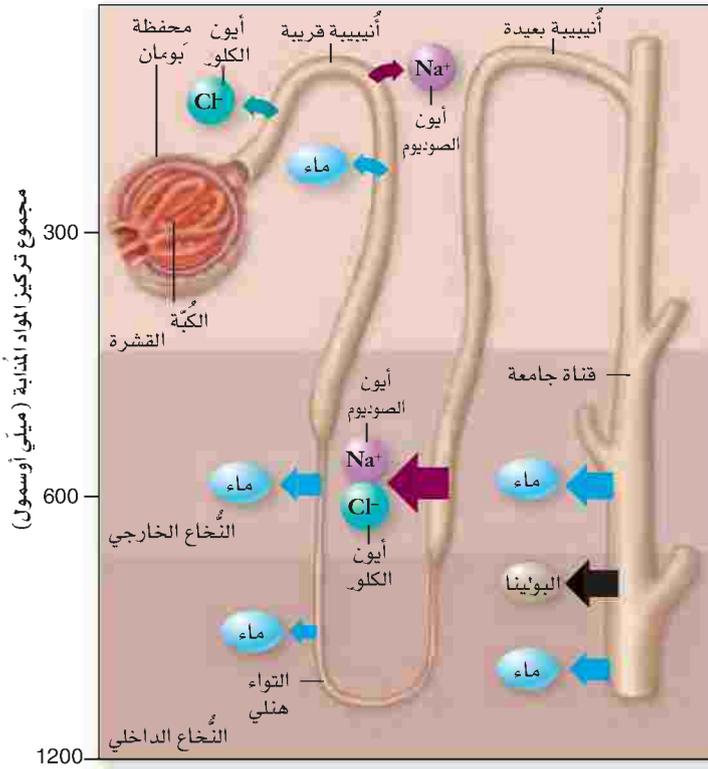
### الماء

لأنّ الإنسان يمتلك حجم دم كلي يساوي 5 لترات تقريباً، وينتج لترًا إلى لترين من البول يوميًا، فإنّه من الواضح أنّ كل لتر من الدم يرشح مرات عدة في اليوم الواحد، وأنّ مُعظم الماء الرأسح يُعاد امتصاصه. يُعاد امتصاص الماء من الرأسح عن طريق الأنبيبات المُلتوية القريبة، في أثناء مروره بالجزء الهابط من التواء هنلي ومن القناة الجامعة. إنّ سبب إعادة الامتصاص الانتقائية في القناة الجامعة هو فرق التركيز الأسموزيّ الذي كوّنه التواء هنلي، كما سيُشرح بعد قليل.

### الجلوكوز و مواد غذائية أخرى

يُعاد امتصاص الجلوكوز، والأحماض الأمينية، وكثير من الجزيئات التي يحتاج إليها الجسم عن طريق نواقل النقل النشط والنقل النشط الثانوي (النقل المُترافق). مثل كلّ أنواع النقل الذي يتمّ بمساعدة النواقل، فإنّ مُعدلاً أقصى من النقل يتمّ الوصول إليه عندما تُشبع النواقل جميعها (انظر الفصل الـ 5).

في حالة نواقل الجلوكوز في الأنبيبات المُلتوية القريبة، يحدث الإشباع لها عندما يُساوي تركيز الجلوكوز في الدم (وبطبيعة الحال في الرأسح) 180 مليجراماً/ 100 مليلتر من الدم. إذا وصل تركيز الجلوكوز في الدم إلى هذا التركيز أو أكثر، كما يحدث في حالة عدم مُعالجة السكري، يبقى الجلوكوز في الرأسح، ولا يتم امتصاصه بكمية كافية، ويخرج مع البول. وفي الحقيقة، يُستخدم وجود الجلوكوز في البول بوصفه تشخيصاً لمرض السكري.



الشكل 50-17

إعادة امتصاص الأملاح والماء في كلية الثدييات. التقلُّ النشط لأيونات الصوديوم خارج الأنبيبية القريبة يتبعه انتقال الماء وأيونات الكلور بالنقل السالب. إنَّ التقلُّ النشط لكلوريد الصوديوم من الطرف الصاعد لالتواء هنلي يصنع تدرُّجًا أسموزيًا نحتاج إليه لعملية إعادة امتصاص الماء من خلال الطرف الهابط لالتواء هنلي، ومن خلال القناة الجامعة. يُشكِّل طرفا التواء هنلي نظام التيار المُتعاكس المضاعف الذي يزيد من التدرُّج الأسموزي. إنَّ التغيُّر في المولارية الأسموزية من قشرة الكلية إلى النخاع مُشار إليه على يسار الشكل.

4. يُعاد امتصاص NaCl المنضوح خارج الطرف 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 التيار 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 التدرُّج الأسموزي الذي ينشأ عن طريق التواء هنلي عندما يتدفق الدَّم خلال الشعيرات الدموية. لهذا، فإنَّ الدَّم يُمكن أن يُغذي هذه المنطقة من الكلية دون أن يُؤثِّر في قدرة إعادة امتصاص الماء في اتجاه القناة الجامعة.

ولأنَّ السائل يمر في اتجاهين مُتعاكسين في طرفي التواء هنلي، فإنَّ هذا الالتواء يصنع نخاعًا كلويًا عالي التركيز بالمواد المُذابة. ويُعرف هذا بنظام التيار المُتعاكس المضاعف Countercurrent multiplier system. هذا التدرُّج الأسموزي المُتكوّن أكبر بكثير مما يُمكن إنتاجه عن طريق النقل النشط للأملاح وحدها خارج نظام الأنبيبيات.

يقود إعادة الامتصاص هذه نقل أيون الصوديوم بألية النقل النشط من الرَّاشح في اتجاه الشعيرات حول الأنبيبية. يتبع أيون Cl<sup>-</sup> أيون Na<sup>+</sup> عن طريق النقل السالب بسبب التجاذب الكهربائي، ومن ثمَّ يتبعهما الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. وحيث إنَّ كمية NaCl والماء التي تتم إعادة امتصاصهما من الراشح متساوية، فإنَّ الرَّاشح المُتبقى في الأنبيبيات يبقى متعادلاً من حيث التركيز مُقارنة مع بلازما الدَّم.

على الرغم من أنَّ الرَّاشح المُتبقى 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 وظيفة التواء هنلي إيجاد تركيز أسموزي يتزايد بشكل تدريجي من القشرة في اتجاه نخاع الكلية. يسمح هذا بإعادة امتصاص الماء عند مروره هابطًا في اتجاه نخاع الكلية في القناة الجامعة بجانب التواء هنلي. يختلف الطرف الهابط عن الطرف الصاعد التابعين لالتواء هنلي من ناحية التركيب، وفي مدى نفاذية كل منهما للأيونات والماء. يُسبب هذا تكوّن تدرُّج أسموزي مُتزايد من القشرة إلى النخاع (الشكل 50-17). إنَّ تركيب التواء هنلي يشكل مثالًا آخر على نظام التيار المُتعاكس، في هذه الحالة، يعمل هذا النظام على زيادة المولارية الأسموزية للسائل بين الخلوي. لفهم وظيفة التواء هنلي، من الأفضل والأسهل البدء في الطرف الصاعد:

1. الطرف الصاعد بكامله غير مُنفذ للماء، ينقل الجزء الغليظ من الطرف الصاعد أيونات الصوديوم من الأنبيبيات إلى الخارج عن طريق النقل النشط، ويتبعه أيون الكلور بالنقل السالب. أما الجزء الرقيق من الطرف الصاعد فهو منفذ لأيونات الصوديوم والكلور اللذين يتحركان إلى الخارج عن طريق الانتشار.
2. الطرف الهابط من التواء هنلي رقيق ومُنفذ للماء، وليس لكلوريد الصوديوم. وبسبب خروج Na<sup>+</sup> و Cl<sup>-</sup> من الطرف الصاعد، فإنَّ المولارية الأسموزية للسائل بين الخلوي تكون أكثر حول الطرف الهابط، ولهذا يخرج الماء من الطرف الهابط عن طريق الخاصية الأسموزية. تزيد المولارية الأسموزية للسائل في الأنبيبيات أيضًا في أثناء نزوله إلى القاع والتفافه للصعود عبر الطرف الصاعد، حيث يفقد أيضًا NaCl عن طريق الانتشار، كما ذكرنا سابقًا.
3. إنَّ فقدان الماء عن طريق الطرف الهابط يُضاعف تركيز السائل الذي يمكن تحقيقه عند كل مستوى من التواء هنلي عن طريق النقل النشط لأيونات الصوديوم (حيث يتبعها أيون الكلور بالنقل السالب) عن طريق الطرف الصاعد فقط. كلما زاد طول التواء هنلي، تزيد المنطقة التي يتم فيها التفاعل بين كل من الطرف الهابط والصاعد، ومن ثمَّ يزيد من تركيز الرَّاشح الذي يمكن الحصول عليه. في كلية الإنسان، يكون تركيز الرَّاشح عندما يدخل التواء هنلي 300 ميلي أوسمول (mOsm)، وهذا التركيز يتضاعف إلى أكثر من 1200 ميلي أوسمول عند قاع أطول التواء من التواءات هنلي في نخاع الكلية.

إلى نُخاع الكَلِية. ونتيجة للسائل بين الخلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الموجود في نُخاع الكَلِية، يُستخلص الماء من القناة الجامعة إلى الأوعية الدَّموية المُحيطة بسبب التَّدْرُج الأسموزيَّ بينهما.

التَّدْرُج الأسموزيُّ حَوْل الأَنْبِيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة ثابتٌ، لكن نفاذية هذه الأنبيبيات 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، فإنَّ الغُدَّة النخامية الخلفية تفرز المزيد من الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد هذا الهرمون عددَ قنوات الماء في النشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للقناة الجامعة. يزيد هذا نفاذية القناة الجامعة للماء. وبسبب ذلك، يُعاد امتصاص ماء أكثر من الرَّاشح. يُؤدِّي هذا إلى إخراج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.

إضافة إلى تنظيم توازن الماء، تتظلم الكليتان توازن المواد الإلكتروليتية في الدَّم عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز. فمثلاً، تعيد الكَلِية امتصاص أيونات البوتاسيوم عن طريق الأنبيبيات الملتوية القريبة، وتُفرز كمية من أيونات البوتاسيوم بحسب الحاجة من أجل الحفاظ على الاتزان الداخلي إلى الأنبيبيات الملتوية البعيدة (الشكل 50-18). تحافظ الكليتان أيضاً على التَّوازن الحمضي - القاعدي عن طريق إفراز أيونات الهيدروجين إلى البول وإعادة امتصاص  $\text{HCO}_3^-$ .

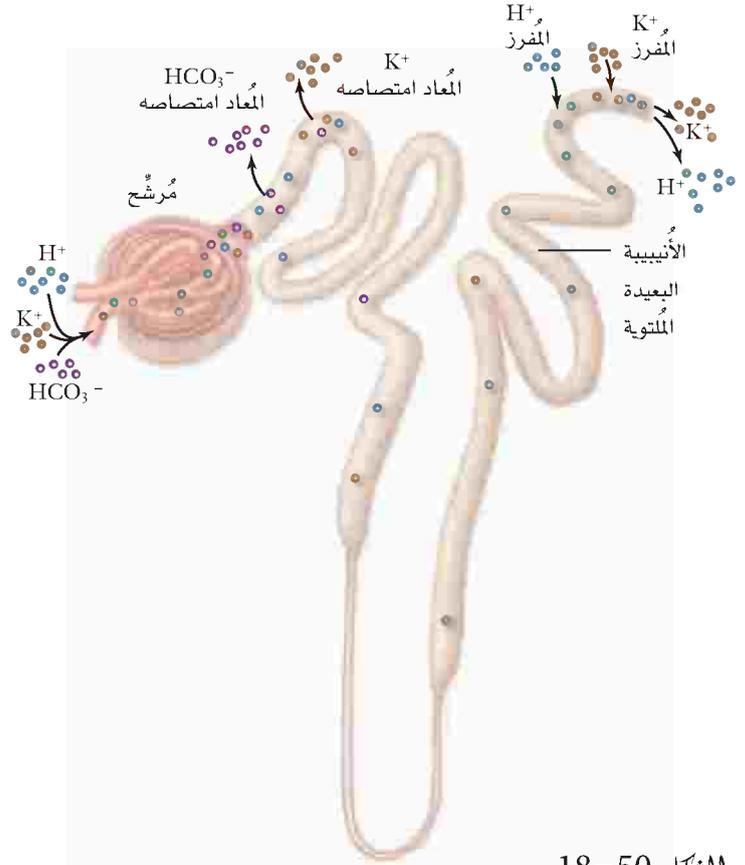
تعتمد إعادة امتصاص  $\text{NaCl}$  من خلال الأنبيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة على حاجة الجسم، وهي تحت سيطرة هرمون الألدوستيرون *Aldosterone*. يُؤثِّر كلٌّ من الألدوستيرون والهرمون المانع لإدرار البول في الأنبيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، على الرغم من أنَّ الألدوستيرون له تأثير أكبر في إعادة امتصاص  $\text{NaCl}$ . سنناقش التَّنظيم الهرموني للإخراج في الجزء المقبل.

تُقسَّم الكَلِية عند الإنسان إلى القشرة والنُّخاع، وتحتوي على ملايين من الوحدات الوظيفية تُدعى الوحدات الأنبوبية الكلوية. تستقبل أنبيبيات الوحدة الأنبوبية الكلوية الدَّم الرَّاشح من الكَلِية، ومن ثم يطرأ عليه بعض التَّعديلات لإنتاج البول، الذي يُطرح في حوض الكَلِية، ومن ثم إلى الحالب. يصنع التواء هنلي نخاعاً كلوياً عالي التَّركيز نتيجة لإخراج  $\text{NaCl}$  بالنقل النَشْط من الطَّرْف الصاعد والتَّفاعل مَعَ الطَّرْف الهابط. ويسحب النُّخاع الكلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الماء بالخاصية الأسموزية من الأنبيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، التي لها القُدرة على تمرير الماء تحت تأثير الهرمون المانع لإدرار البول.

إنَّ سبب التَّركيز العالي للمواد المُذابة في النُّخاع الكلوي هو تجمع  $\text{NaCl}$  الناجم عن نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف. تشترك البولينا أيضاً في تكوين المولارية الأسموزية للنُّخاع الكلوي. يُعدُّ الطَّرْف الهابط من التواء هنلي والقناة الجامعة منفذين للبولينا التي تُفادر هذه المناطق عن طريق الانتشار.

### الأَنْبِيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة

بسبب أنَّ  $\text{NaCl}$  يُضَعُّ من الطَّرْف الصاعد لالتواء هنلي، فإنَّ الرَّاشح الذي يصل إلى الأنبيبيات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة في قشرة الكَلِية يكون قليل التَّركيز بالمواد المُذابة (100 ميلي أوسمول). تحمل القناة الجامعة السائل المُخفَّف



الشكل 50-18

التَّحكُّم في التَّوازن الملحي. تتحكم الوحدة الأنبوبية الكلوية في كمية أيونات  $\text{K}^+$  و  $\text{H}^+$  و  $\text{HCO}_3^-$  المُفرزة إلى البول. يُعاد امتصاص  $\text{K}^+$  بشكل كامل في الأنبيبيات البعيدة، ومن ثم تُفرز بكميات مُنظمة هرمونياً إلى الأنبيبيات البعيدة. يتمُّ ترشيح  $\text{HCO}_3^-$  إلا أنه يُعاد امتصاصه بشكل كامل. يتمُّ ترشيح  $\text{H}^+$  ويُفرز أيضاً إلى الأنبيبيات البعيدة، بحيث يكون البول النهائي حمضياً من حيث درجة الحموضة.

## السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزي

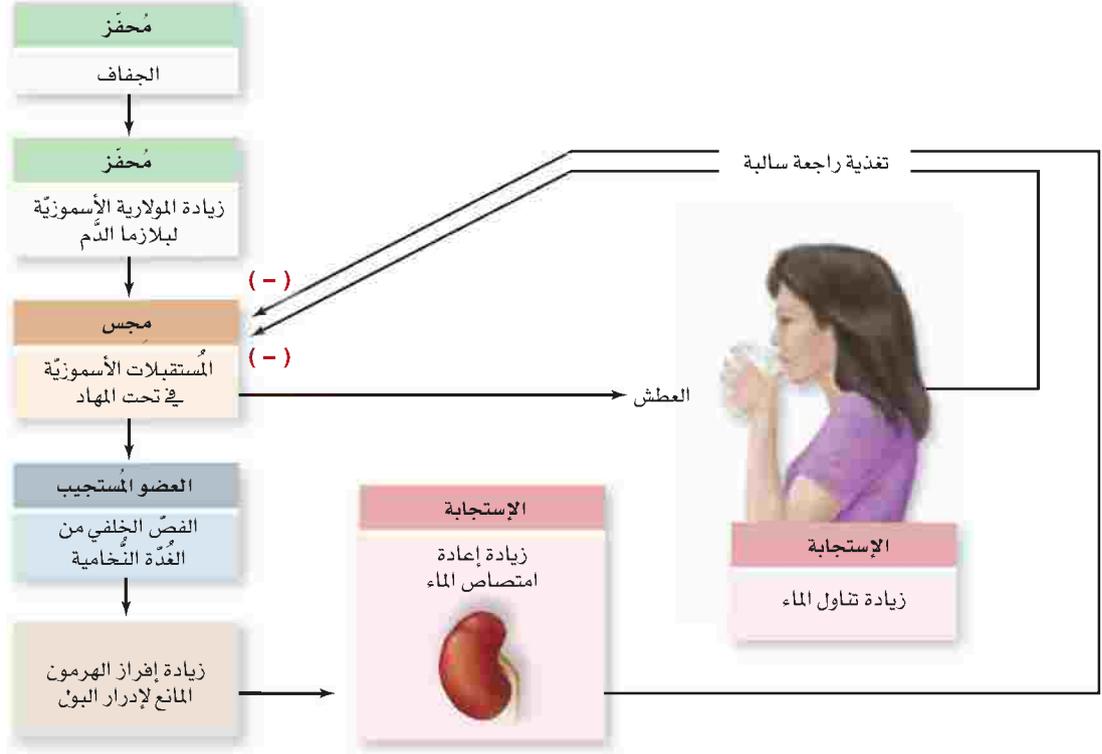
7-50

نتيجة لذلك، فإنَّ حجم الدَّم، وضغط الدَّم، وأسموزية بلازما الدَّم يُحافظ عليها ثابتة عن طريق الكَلِية، بغض النَّظر عن كمية الماء التي تشربها. تُظلم الكليتان أيضاً تركيز أيونات البوتاسيوم والصوديوم ودرجة حموضة الدَّم ضمن مدى ضيق جداً. تُظلم هذه الوظائف للمحافظة على الاتزان الداخلي للكَلِية عن طريق الهرمونات.

في التَّديبات والطيور، تختلف كمية الماء المطروحة في البول، أي تركيز البول، بحسب التَّغيرات التي يحتاج إليها الجسم. تطرح الكليتان بولاً عالي التَّركيز عندما يريد الجسم المُحافظة على الماء، باستخدام الآلية التي سنناقشها لاحقاً. إذا شرب الحيوان ماء كثيراً، فإنَّ الكليتين تطرحان بولاً ذا تركيز مُنخفض بالمواد المُذابة.

## الشكل 50-19

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفّز إعادة امتصاص الماء من خلال الكلى. هذا الفعل يُكمل دورة التّغذية الرّاجعة، ويُساعد في المُحافظة على الاتزان الداخلي لحجم الدّم وضغطه.



## تتحكّم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأذيني المُدرّ للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم

يُعدّ أيون الصوديوم المُدّاب الرّئيس في بلازما الدّم. عندما يقل تركيز الصوديوم في الدّم، يقل الضّغط الأسموزي للدّم. يُثبّط هذا الانخفاض في الضّغط الأسموزي في الدّم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، مُسبّباً زيادة في كمية السائل المُتبقية في القناة الجامعة (يقلّل من إعادة امتصاص الماء) وبذلك يخرج هذا السائل مع البول ما يُسبّب نُقصاً في حجم الدّم وضغطه.

إنّ نقص أيونات الصوديوم خارج الخلوّي يُسبّب أيضاً امتصاص الماء إلى الخلايا بالخاصة الأسموزية، هذا يُلغي جزئياً انخفاض الضّغط الأسموزي في الدّم، ولكنه يُنقص حجم الدّم وضغطه. وإذا كان نقص أيونات الصوديوم شديداً، فإنّ نقص حجم الدّم يكون كبيراً، ويؤدي إلى ضغط دم غير كافٍ لبقاء الشخص حيّاً. لهذا السبب، فإنّ الملح ضروري للحياة. كثير من الحيوانات تمتلك "جوعاً للملح" وتبحث عنه بنشاط، مثلما تفعل الغزلان في أماكن لعق الملح.

إنّ الهبوط في تركيز أيونات الصوديوم في الدّم يُعوّض عادةً بالكليتين تحت تأثير هرمون الألدوستيرون **Aldosterone**، الذي يُمرّز من قشرة الغدّة الكظرية. يُحفّز الألدوستيرون الأنيبيبات القريبة المُلتوية والقناة الجامعة على امتصاص أيونات الصوديوم، ومن ثم، يُقلّل من إفراز أيونات الصوديوم في البول. في حالة الإفراز الشّدِيد للألدوستيرون، يختفي الصوديوم بشكل كامل من البول. إنّ إعادة امتصاص أيون الصوديوم عادةً ما يتبعه إعادة امتصاص أيون الكلور والماء، ولهذا يمتلك الألدوستيرون تأثيراً مُحفّزاً للحفاظ على الماء والأملاح. ولهذا، فإنه يحافظ على حجم الدم، والمولارية الأسموزية، وضغط الدّم.

إنّ إفراز الألدوستيرون استجابةً إلى نقصان مستوى أيونات الصوديوم في الدّم يتم بشكل غير مباشر. وحيث إنّ نُقصان تركيز الصوديوم في الدّم يكون مصحوباً بنقصان حجم الدّم، فإنّ مرور الدّم بجانب مجموعة من الخلايا المُسماة الجهاز قرب الكبيبي **juxtaglomerular apparatus** يقل. يقع هذا الجهاز في الكليتين بالقرب من الأنيبيبات المُلتوية القريبة والشُرّين الوارد (الشكل 50-20).

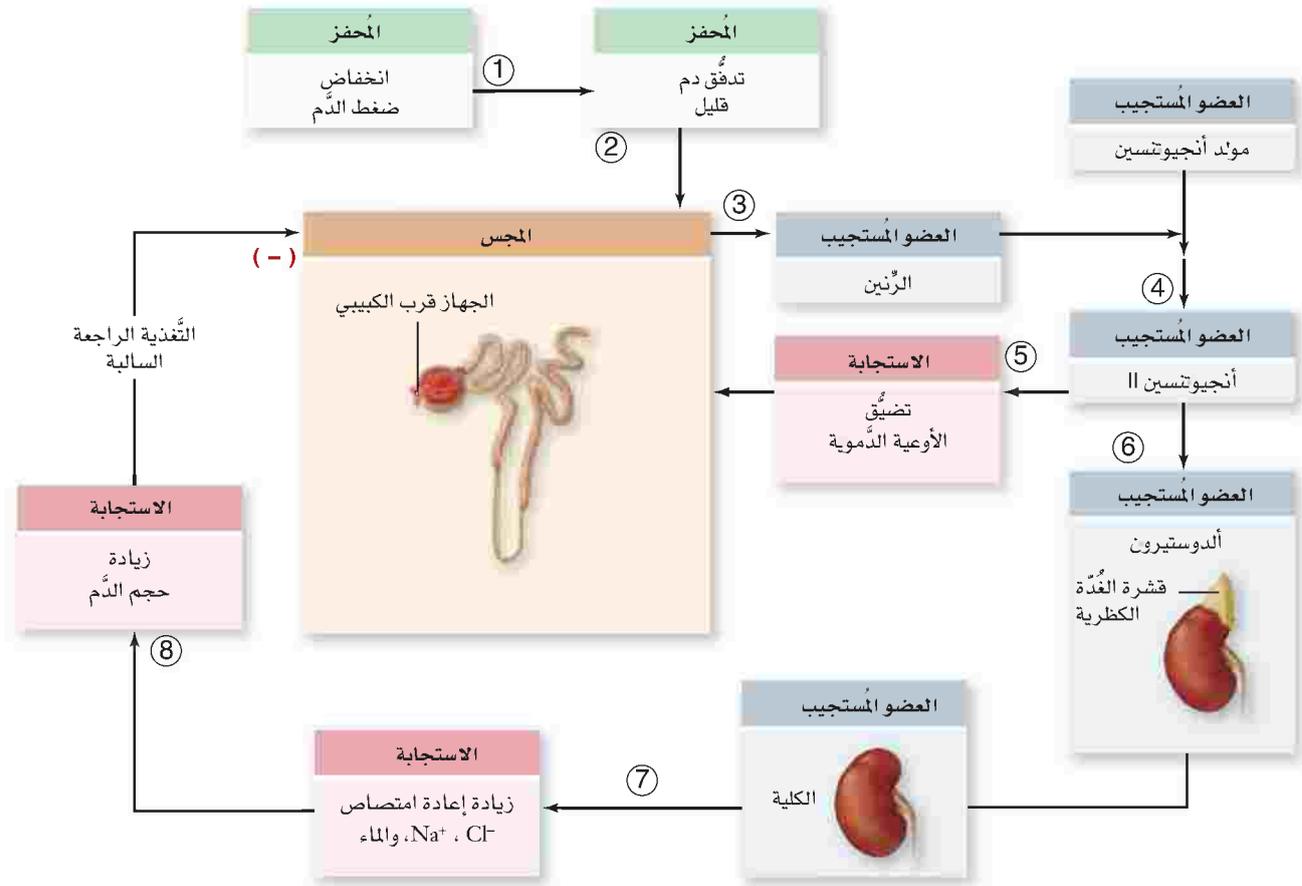
## الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء

ينتج الهرمون المانع لإدرار البول (ADH) من تحت المهاد، ويُمرّز من الفصّ الخلفي للغدّة النخامية. إنّ المُحفّز الرّئيس لإفراز ADH هو زيادة المولارية الأسموزية لبلازما الدّم. عندما يُصاب الشخص بالجفاف، أو يتناول طعاماً مالحاً، فإنّ المولارية الأسموزية تزيد في البلازما (تركيز الأملاح في بلازما الدّم يزيد). ترصد المُستقبيلات الأسموزية الموجودة في تحت المهاد هذا الارتفاع في المولارية الأسموزية في الدّم، وتقوم بإرسال سيالات عصبية إلى مركز التّكامل (الموجود في تحت المهاد أيضاً). إنّ تنشيط هذا المركز يُعطي إحساساً بالعطش، ويزيد من إفراز ADH (الشكل 50-19).

يعمل ADH على زيادة نفاذية جدران الأنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة للماء. توجد قنوات لنقل الماء تُدعى الأكوابورينات (الفصل 5) في حويصلات داخل الخلايا الطّلائية لهذه القنوات المُلتوية والقناة الجامعة؛ يُحفّز ADH اندماج هذه الحويصلات مع الغشاء، بشكل يُشبه عملية الإخراج الخلوّي. يُسبّب هذا زيادة في عدد القنوات في جدران هذه الأنيبيبات والقنوات الجامعة. إنّ زيادة هذا العدد يسمح للماء بالتدفق من الرّاشح إلى خارج الأنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة بفعل التدرّج الأسموزي في نخاع الكلى. بعد ذلك، يُعاد امتصاص الماء إلى الدّم.

عندما يقل إفراز ADH، فإنّ الغشاء البلازماي ينغمد نحو الداخل لتتكون بعد ذلك حويصلات داخل الخلية تحتوي على الأكوابورينات، ولهذا يُصبح الغشاء البلازماي محتوياً على قنوات ماء قليلة، ويصبح أقل نفاذية للماء. ويخرج معظم الماء في هذه الحالة على هيئة البول.

في حالة الإفراط في إفراز ADH، يُخرج الشّخص بولاً عالي التّركيز يُقارب حجمه 600 مل كلّ يوم. يعاني الشّخص المُصاب بتلف في الغدّة النخامية نُقصاً في ADH ويُصاب بمرض يُدعى السّكري المائي أو السّكري عديم الطعم **Diabetes insipidus** ويخرج كميات كبيرة من البول المُخفّف بشكل مُستمر. هذا الشّخص يكون في حالة خطر، حيث يُعاني جفافاً شديداً، وانخفاضاً كبيراً في ضغط الدّم.



الشكل 50-20

انخفاض حجم الدم يُنشِط نظام رنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. (1) انخفاض حجم الدم ومستوى أيونات الصوديوم في الدم يقلل من ضغط الدم. (2) انخفاض تدفق الدم من خلال الجهاز قرب الكبيبي يُبَيِّه (3) إفراز الرنين إلى الدم، الذي يُحفِّز إنتاج أنجيوتنسين I من مولد أنجيوتنسين. (4) أنجيوتنسين I يُحوَّل إلى شكل نشط، يُسمى أنجيوتنسين II (5) يعمل أنجيوتنسين II على انقباض الأوعية الدموية و (6) إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية. (7) يُحفِّز ألدوستيرون إعادة امتصاص أيونات الصوديوم من الأنبيبات الملتوية البعيدة. زيادة إعادة امتصاص أيونات الكلور والماء. (8) يُسبِّب هذا زيادة في حجم الدم. إنَّ زيادة حجم الدم ربما تُبَيِّه إفراز الهرمون الأذيني المُدرِّ للصوديوم، الذي يُثبِّط إفراز ألدوستيرون. هذان النظامان يحافظان على الاتزان الداخلي.

إنَّ عمل ألدوستيرون في المُحافظة على الأملاح والماء يُخالف عمل هرمون آخر، هو العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم **Atrial natriuretic hormone**، الذي ذُكِرَ في (الفصل الـ 49). يُفرز هذا الهرمون من الأذين الأيمن للقلب استجابةً لزيادة حجم الدم، الذي يسبب تمدد الأذين. في هذه الظروف، ينخفض إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية، ويزيد إفراز العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم، وهذا يُحفِّز إخراج الأملاح والماء مع البول، ويُقلل حجم الدم.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز زيادة عدد قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للأنبيبات الملتوية القريبة والقناة الجامعة، جاعلاً هذه التراكيب أكثر نفاذية للماء. لهذا، يُحفِّز الهرمون المانع لإدرار البول عملية إعادة امتصاص الماء وإخراج بول ذي تركيز عالٍ بالمادة المُنذابة. يُحفِّز ألدوستيرون عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، والكلور، والماء عبر الأنبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة، ويُحفِّز إفراز أيونات البوتاسيوم إلى الأنبيبات أيضاً. العامل الأذيني المُدرِّ للصوديوم يُقلل إعادة امتصاص أيونات الصوديوم والكلور.

عندما يقل تدفق الدم، يستجيب الجهاز قرب الكبيبي لذلك بإفراز أنزيم الرنين *Renin* إلى الدم. يُحفِّز أنزيم الرنين إنتاج الأنجيوتنسين I عديد الببتيد من البروتين المولد لأنجيوتنسين. يُحوَّل أنجيوتنسين I عن طريق أنزيم آخر إلى أنجيوتنسين II، الذي يُحفِّز الأوعية الدموية على الانقباض، ويحفِّز إفراز ألدوستيرون من قشرة الغدة الكظرية. ولهذا، يُحافظ على الاتزان الداخلي لحجم الدم وضغطه عن طريق تنشيط نظام الرنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. إضافة إلى إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، يُحفِّز ألدوستيرون إفراز أيون البوتاسيوم إلى الأنبيبات الملتوية القريبة والقناة الجامعة. نتيجةً لذلك، يقلل ألدوستيرون تركيز أيونات البوتاسيوم في الدم، مُحافظاً بذلك على مستوى ثابت لأيونات البوتاسيوم في مواجهة التغيرات التي قد تحصل نتيجة تغير كمية أيونات البوتاسيوم في الغذاء. والأشخاص الذين لديهم نقص في إفراز ألدوستيرون سيموتون إذا لم يُعالجوا بسبب فقدان الشديد للماء والأملاح في البول، وتراكم أيونات البوتاسيوم في دمهم.

تنظيم درجة حرارة الجسم

- تمتلك أسماك المياه العذبة سوائل ذات تراكيز عالٍ من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة. وتُخرج كمية كبيرة من الماء وتمتص الأيونات (الشكل 50-11).
- تمتلك أسماك المياه المالحة سوائل ذات تراكيز منخفضة من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة. تمتص كمية كبيرة من الماء، وتطرح الأيونات إلى الخارج عبر الخياشيم عن طريق التفلُّ النشط. تطرح هذه الأسماك بولاً مُتعادلاً التَّركيز بالنسبة إلى الدَّم.
- الأسماك الغضروفية تمتلك سوائل ذات تراكيز مُتعادلة مَع البيئة؛ لأنها تحتفظ بالبولينا، وتَصخُّ المواد الإلكترونية عن طريق التفلُّ النشط، وتفرز بولاً مُتعادلاً من ناحية التَّركيز مَع الدَّم.
- تتصرف برماتيات المياه العذبة وزواحفها كتصرف أسماك المياه العذبة، وعمل كلى الزواحف البحريَّة كعمل كلى الأسماك العظمية البحريَّة.
- الزواحف البرية (التي تعيش على اليابسة) لا تستطيع إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.
- تستطيع الثدييات والطيور طرح بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة، وتستطيع الاحتفاظ بالماء (الشكل 50-12).

- درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي يواجهها المخلوق الحي.
- $Q_{10}$  هي نسبة مُعدَّل التفاعل عند درجتَي حرارة تختلفان بمقدار 10 درجات سيلسيوس. للتفاعلات الكيميائية  $Q_{10}$  يساوي تقريباً 2.
- تُحدِّد درجة حرارة الجسم عن طريق العوامل الداخليَّة مثل عمليات الأيض والعوامل الخارجيَّة التي تؤثر في انتقال الحرارة.
- تنتقل الحرارة من البيئة إلى الجسم عن طريق أربع آليات، هي: الإشعاع، والتوصيل، والحمل، والتبخير (الشكل 50-1).
- يعتمد انتقال الحرارة على نسبة السطح إلى الحجم، واختلاف درجة الحرارة بين جسمين، والحرارة النوعية.
- تُقسَّم المخلوقات الحية بحسب مصدر الحرارة إلى: داخليَّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) وهي القادرة على توليد حرارتها، ومُتغيرة الحرارة (ذوات الدَّم البارد) التي تعتمد على البيئة.
- مُتغيرة الحرارة (خارجية الحرارة) لها مُعدَّل أضي مُنخفض، وتتنظَّم حرارة أجسامها عن طريق تغيرات سلوكية (أشكال 50-2، 50-3).
- داخليَّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق تغيير مُعدَّل الأيض لديها، ومُعدَّل تدفق الدَّم الطَّرفي، والتعرُّق أو اللهاث.
- التَّوليد الحراري غير الارتعاشي يؤدِّد حرارة عن طريق عمليات أيض الدُّهون، أما التَّوليد الحراري الارتعاشي فيستخدم الانقباضات العضلية.
- يتحكم تحت المهاد في التَّنظيم الحراري للثدييات (الشكل 50-5).
- مؤدِّدات الحمى تُحفِّز الحمى، وزيادة درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقاً (المرجعية).
- السُّبات نقص في مُعدِّلات الأيض، يسمح بتقليل تناول الطعام. تُسمَّى الفترة الطويلة من السُّبات البيات الشتوي.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

- عندما تحلَّم الحيوانات كلاً من الأحماض الأمينية والنوية فإنها تنتج فضلات نيتروجينية سامة (الشكل 50-13).
- الأمونيا سامة جداً، 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 البولييك هو أقلها سميَّة، ويحتاج إلى كمية أقل من الماء للتخلُّص منه، وأكثرها إنفاقاً للطاقة عند تصنيعه.

المولارية الأسموزية والتوازن الأسموزي

16-50 الكلية في الثدييات

- تعالج كلية الإنسان 180 لترًا من الرِّاشح كلَّ يوم، وتُنتج بولاً يُطرح من خلال الإحليل (الشكل 50-14).
- تمتلك الكلية ثلاث وظائف أساسية: الترشيح، وإعادة الامتصاص، والإفراز (الشكل 50-15).
- تحدث عملية الترشيح في الكُبة، حيث يُزال كلُّ شيء من الدَّم ما عدا الخلايا والبروتينات الكبيرة، وجزئيات أخرى كبيرة.
- إعادة الامتصاص حركة انتقائية للمواد الغذائية، والأيونات، والماء، من الرِّاشح إلى الدَّم.
- الإفراز عملية حركة المواد من الدَّم إلى الرِّاشح.
- يمرُّ الرِّاشح من محافظة بومان إلى الأنبيبات المتلوية القريبة، ثمَّ النواء هنلي، ومن ثمَّ إلى الأنبيبات المتلوية البعيدة، ومن هناك إلى القناة الجامعة (الشكل 50-16).
- يمرُّ الدَّم من الشَّريان الصغير الوارد إلى الكُبة، ومن ثمَّ إلى الشَّريان الصغير الصادر منها، ومن هناك إلى الشَّعيرات حوْل الأنبيبية، وأخيراً إلى الأوعية المُستقيمة.
- تتخلَّص الكلية من كثير من المواد المُضرة، مثل الفضلات النيتروجينية، والأيونات الزائدة، والسُّموم.
- يُحدث النواء هنلي تدرجاً أسموزياً متزايداً من قشرة الكلية في اتجاه نُخاعها.
- كلما زاد طول النواء هنلي، تمَّ إنتاج بولٍ مُركَّز أكثر (الشكل 50-17).
- تُنظَّم الكلية مستوى المواد الإلكترونية عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز.

- للحفاظ على التوازن الأسموزي، يجب أن يكون جسم الحيوان قادراً على أخذ الماء أو التخلص منه إلى البيئة المُحيطة، وقادراً أيضاً على تنظيم الأيونات.
- الضَّغط الأسموزي مقياسٌ لقدرة المحلول على أخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزية.
- تُعرَّف المولارية الأسموزية بأنها المولات المُذابة في لتر من المحلول.
- تفقد الخلية الماء إذا وضعت في محلول عالي التَّركيز من المواد المذابة، أما في محلول قليل التَّركيز من المواد المذابة، فإنها تكتسب الماء. وفي محلول مُتعادل لا يحدث تغيير في حجم الخلية.
- المُنظَّمات الأسموزية مُتعادلة من الناحية الأسموزية مَع بيئتها، أما المُنظَّمات الأسموزية، فإنها تتحكم في المولارية الأسموزية لسوائل أجسامها.
- فقريات المياه العذبة تحتوي سوائل عالية التَّركيز من المواد المُذابة بالنسبة إلى البيئة المُحيطة، أما الفقريات البحريَّة فتحتوي سوائل قليلة التَّركيز من المواد المُذابة مُقارنةً مَع بيئتها.

الأعضاء المُنظمة للأسموزية

- مُعظم المخلوقات، ومن ضمنها المخلوقات أحادية الخلية، طُوِّرت آلية لتعامل مَع مشكلات التوازن المائي.
- الديدان المُسطحة تستخدم أنابيب النيفريديا الابتدائية المُتصلة مَع الخلايا للهبيَّة التي تسحب السائل من داخل الجسم في اتجاهها (الشكل 50-7).
- اللافقريات الأخرى تمتلك نيفريديا تفتح من الطَّرفين إلى داخل الجسم وخارجه، حيثُ تحدث ترشيحاً لسوائل الجسم، ومن ثمَّ إعادة امتصاص للأحماض قبل طرح الفضلات إلى الخارج (الشكل 50-8).
- تمتلك الحشرات أنابيب مليبيجي التي يُفرز من خلالها حمض البولييك وفضلات أخرى إلى عضو الإخراج، ويُعاد امتصاص الماء والأملاح قبل طرحها إلى الخارج (الشكل 50-9).
- تمتلك الفقريات الكلى التي تُنتج البول عن طريق الترشيح، والإفراز، وإعادة الامتصاص.

4-50 تطوُّر الكلية في الفقريات

- تتكوَّن الكلية من آلاف الوحدات المُسمَّاة الوحدات الأنبوبية الكلوية، التي تُنظَّم سوائل الجسم.
- تتكوَّن الوحدة الأنبوبية الكلوية من الكُبة، ومحفظة بومان، والأنبيبات المتلوية القريبة، والنواء هنلي، والأنبيبات المتلوية البعيدة، والقناة الجامعة (الشكل 50-10).

7-50 السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزي

- تحافظ الكلية على حجم الدَّم، وضغطه، والضغط الأسموزي لبلازما الدَّم، وتُنظَّم جميعها بفعل الهرمونات (الشكل 50-19).
- يُنظَّم الهرمون المانع لإدرار البول من تحت المهاد، ويحافظ على الماء في الجسم عن طريق زيادة نفاذية القناة الجامعة للماء (الشكل 50-19).
- يُنظَّم انخفاض مستويات أيون الصوديوم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، ويحفِّز الألدوستيرون تناول أيونات الصوديوم من الأنبيبات المتلوية البعيدة، وإرسالها إلى الدَّم.
- الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم له فعل مُعاكس لعمل الألدوستيرون.
- يُنظَّم انخفاض حجم الدم نظام رينين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون (الشكل 50-20).

## أسئلة مراجعة

ج. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على التكيّفات السلوكية أكثر من الحيوانات داخلية الحرارة.

د. الحيوانات داخلية الحرارة أكبر من الحيوانات متغيرة الحرارة.

11. المخلوقات المُنظمة للضغط الأسموزي تكون بها السوائل الداخلية بالمُقارنة مع البيئة المُحيطة.

أ. مُتعادلة.

ب. تحتوي على الكثير من المواد المُذابة.

ج. تحتوي على القليل من المواد المُذابة.

12. إذا كان الإنسان من ذوات الدّم الحار (داخلية 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. حرارة الجسم هي مجموع الحرارة الناتجة عن تفاعلات الأيض والحرارة المنقولة من البيئة.

ج. مُعدّلات وتفاعلات الأيض يمكن أن تتغير بسبب المرض أو مستوى النشاط.

د. (ب) و (ج).

13. أنت وزميلك في الدّراسة تريدان رسم المسار المُتحمّك في عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم عندما ينخفض ضغط الدّم. التسلسل الصحيح للأحداث هو:

1. يُفرز الألدوستيرون.

2. أنيبيبات الكلية تُعيد امتصاص أيونات الصوديوم.

3. يُفرز الرّنين.

4. يقوم الجهاز القريب من الكُبة برصد انخفاض ضغط الدّم.

5. يتم إنتاج الأنجيوتنسين II.

أ. 1، 3، 2، 4، 5.

ب. 4، 2، 1، 3، 5.

ج. 1، 2، 5، 3، 4.

د. 2، 4، 3، 1، 5.

### أسئلة تحدّ

1. على أي من أجزاء الوحدة الأنبوبية الكلوية تعمل هذه الهرمونات، صف متى وكيف تقوم الهرمونات بعملها.

أ. الهرمون المانع لإدرار البول

ب. الألدوستيرون

ج. العامل الأذيني المُدبّر للصوديوم

2. الدكتور المُعالج لجميل مهمت، ويتوقع أن كليتته لا تعمل بالشكل الصحيح. وهو يريد أن يُحدّد ما إذا كان حجم الدّم الذي يتدفّق من خلال الكلية (يُسمّى مُعدّل تدفق الدّم في الكلية) يقع ضمن المدى (المُعدّل) الطبيعي. احسب مُعدّل تدفق الدّم "الطبيعي" في الكلية اعتماداً على المعلومات الآتية:

وزن جميل 90 كجم. افترض أنّ حجم الدّم الكلي الطبيعي، ويساوي 80 مل / كجم من وزن الجسم، وكمية الدّم التي يضخّها القلب / دقيقة (الناتج القلبي) كانت طبيعية. افترض أنّ مُعدّل تدفق الدّم للكلية 21% من الناتج القلبي.

3. لماذا يخرج الفيل في حديقة الحيوانات في يوم بارد إلى الخارج، في حين تبقى الثدييات الصغيرة الأخرى مثل الفئران في الداخل؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى هذه الطُرق لا تستخدم للحفاظ على البيئة الداخلية ثابتة في الجسم: أ. تغيّرات سلوكية. ب. التّغذية الراجعة السالبة. ج. تأثيرات هرمونية. د. التّغذية الراجعة الموجبة.

2. الشّابه بين الأجهزة الإخراجية في الفقريّات واللافقريّات يتضمن: أ. ترشيح السائل الجسمي. ب. استخدام الأنبيبات لاحتواء الرّاشح. ج. إعادة امتصاص الأيونات والماء. د. كلّ ما ذكر.

3. إذا قرّر أستاذك في البحث عمل مشروع على فعالية ترشيح أنابيب ملبيجي. فإنك ستدرس: أ. النمل. ب. الطيور. ج. الثدييات. د. ديدان الأرض.

4. يُعدّ دم أسماك القرش مُتعادلاً أسموزياً مع مياه البحر بسبب إعادة امتصاص \_\_\_\_\_ إلى دمها.

أ. الأمونيا. ب. حمض البوليك. ج. البولينا. د. كلوريد الصوديوم.

5. من أهم وظائف جهاز الإخراج التخلّص 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. ج. الإيجوانا. د. الجمل.

6. من وظائف الكلية: أ. إزالة المواد الضارة من الجسم. ب. إعادة امتصاص الماء لاستخدامه من جديد. ج. تنظيم مستوى الأملاح في الدّم. د. كلّ ما ذكر.

7. إذا أصابك التهاب (عدوى) وكان ذا تأثير في عملية إعادة امتصاص الأيونات من الرّاشح، فإنّ هذه الإصابة ستسبب إصابة خلايا تقع في: أ. مجفظة بومان. ب. الكُبة. ج. الأنبيبات الكلوية. د. القناة الجامعة.

8. يُفرز الإنسان الزائد من الفضلات النيتروجينية على شكل: أ. حمض البوليك البُلوري. ب. مركبات تحتوي على البروتين. ج. الأمونيا. د. الجملّة غير الصحيحة هي:

9. الهرمون المانع لإدرار البول يجعل القناة الجامعة أكثر نفاذية للماء. ب. تحتوي الجوانو على تركيز عالٍ من حمض البوليك. ج. يُفرز الألدوستيرون من تحت المهاد استجابةً إلى مستويات عالية من أيونات الصوديوم في الدّم. د. حمض البوليك أقل الفضلات النيتروجينية ذاتية.

10. الفرق الرئيس بين الحيوانات داخلية الحرارة ومتغيرة الحرارة بالنسبة إلى المُحافظة على درجة حرارة الجسم هو: أ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على الظروف البيئية لتحديد درجة حرارة الجسم. ب. الحيوانات داخلية الحرارة لا تتأثر بالظروف البيئية.

# 51 الفصل

## جهاز المناعة The Immune System

### مقدمة

عندما نفكر في كيفية دفاع الحيوانات عن نفسها، نتذكر السلاحف بدرعها الواقي القوي. على كل حال هذا الدرع لا يكفي لحماية الحيوان ضد أخطر مسببات الأمراض للفقرات؛ البكتيريا والفيروسات. نحن نعيش في عالم مليء بالمخلوقات الدقيقة التي لا تُرى بالعين المجردة، ولا يستطيع أي حيوان من الفقريات النجاة من هذه المخلوقات إلا بحماية مناسبة. لقد طوّرت أجسام الحيوانات نظامًا دفاعية عدّة فعالة. ولكن، تبقى هذه النظم المناعية ليست ذات كفاءة مثالية. إذ إن نحو 40 مليون شخص قتلهم فيروس الإنفلونزا بين 1918 – 1919، وسنويًا يموت قرابة مليون شخص بسبب الملاريا. إن الأبحاث مستمرة لمحاولة تحسين أجهزةتنا المناعية ضد الأمراض المعدية والسارية.

■ الاستجابة الثانوية لمولد ضد ما فعالة أكثر من الاستجابة الأولية.

### 51-6 المناعة الذاتية وفرط الحساسية

■ تنتج الأمراض المناعية الذاتية عن هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه.

■ الحساسية يسببها إفراز الجسم المضاد IgE استجابة لمولدات الضد.

■ فرط الحساسية المتأخرة تقوم به خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة.

### 51-7 الأجسام المضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

■ تدل زمر الدم على مولدات الضد الموجودة على سطوح خلايا الدم الحمراء للشخص.

■ يُحدّد نوع زمرة الدم بالتّخثر.

■ تتّجّ تفاعلات نقل الدم من نقل دم غير مطابق.

■ الأجسام المضادة أحادية السّلالة أداة ذات قيمة في التّشخيص والعلاج.

### 51-8 مسببات المرض التي تتهرّب من جهاز المناعة

■ تغيير كثير من مسببات المرض مولدات الضد السطحية لتفادي كشفها من قِبل جهاز المناعة.

■ تطوّرت عند البكتيريا آليات عدة للتّهرّب من الهجوم المناعي.

■ يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المساعدة، ويُثبّط المناعة.



### موجز المفاهيم

#### 51-1 الجهاز الغطائي: خط الدفاع المناعي الأول

■ الجلد حاجز ضد العدوى.

■ تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات الممرضة.

#### 51-2 المناعة اللا نوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

■ تتخلّص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لا نوعي.

■ الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة.

■ تُساعد البروتينات المُتممة والإنترفيرون على التخلّص من مُسبّب المرض.

■ تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية.

#### 51-3 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

■ لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تم فهمها أخيرًا.

■ مولدات الضد تحفّز الاستجابة المناعية النوعية.

■ تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية.

■ المناعة النوعية: نشطة أو سلبية.

■ عملية تكوّن الدم هي التي تُعطي خلايا الجهاز المناعي.

■ يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء.

■ تطوّر شكلان من المناعة التّكيفية.

#### 51-4 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

■ تحمل بروتينات مُعقّد التوافق النسيجي معلومات للتّفريق بين الذات والغريب.

■ تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المُصابة بالفيروسات.

■ تُقرّز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية.

■ الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة.

■ تُقرّز أنواع عدّة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات).

#### 51-5 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المضادة

■ يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المضادة) مناطق مُتغيرة وأخرى ثابتة.

■ المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة.

■ يُعزى سبب تنوع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA).

# الجهاز الغطائي: خط الدفاع المناعي الأول

*Stratum corneum*، الخلايا التي يُمكن أن تهترئ بسبب الضغط والاحتكاك. وتتسلخ هذه الخلايا باستمرار، وتُستبدل بطبقات جديدة تنتج عن الطبقة الداخلية للبشرة، أي من الطبقة القاعدية *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 تحرك هذه الخلايا، فإن بروتين الكيراتين، يتكون فيها، فيجعلها أقوى وأكثر مقاومة للماء.

تصل الخلايا أخيراً إلى الطبقات العلوية من البشرة، حيث تبقى هناك مدة شهر تقريباً قبل أن تتسلخ، وتُستبدل بخلايا جديدة من الأسفل. ويتميز مرض الصدفية، وهو مرض جلدي مزمن يصيب نحو 4 ملايين شخص في أمريكا، بأن خلايا البشرة تُستبدل كل 3-4 أيام، أي أسرع من الطبيعي بثمانية أضعاف تقريباً. تحتوي الأدمة *Dermis*، أي الطبقة الثانية من الجلد، أنسجة ضامة، وهي أسماك بـ 15-40 مرة من طبقة البشرة. توفر الأدمة الدعم الشكلي لطبقة البشرة، وتوفر أيضاً وسطاً لمرور الأوعية الدموية، والنهائيات العصبية، والخلايا العظمية، والتراكيب الأخرى المناسبة في الجلد.

تحتوي طبقة تحت الأدمة خلايا دهنية في المقام الأول. تعمل هذه الخلايا بوصفها واقياً للصدمات، وتوفر العزل المناسب، وتحافظ على درجة حرارة الجسم. يختلف سمك هذه الطبقة باختلاف مناطق الجسم. فهي غير موجودة في جفن العين، ويبلغ سمكها نصف سنتيمتر في باطن القدم، وقد تكون أكثر سمكاً من ذلك في مناطق أخرى، مثل الأرداف والأفخاذ.

## تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات الممرضة

إضافة إلى الجلد، هناك ثلاثة سبل محتملة لدخول المخلوقات الدقيقة والفيروسات يجب حراستها، هي: ممرات الجهاز الهضمي، والممرات التنفسية، وممرات الجهاز البولي التناسلي. تذكر أن كلاً من هذه الممرات تفتح إلى الخارج. كل من هذه الممرات مبطّن بخلايا طلائية، يتمّ تجديدها باستمرار مثل طبقات الجلد.

هناك خلايا متخصصة مبعثرة بين خلايا الأنسجة الطلائية تقوم بإفراز المخاط، الذي يغطي سطوح الأغشية الطلائية. وغالباً ما تُحاصر المخلوقات الممرضة بهذه الطبقات المخاطية، ويتمّ التخلّص منها بطرق مختلفة بحسب الجهاز.

الجراثيم الموجودة في الطعام، يموت معظمها عن طريق اللعاب (الذي يحوي أنزيمات الليسوزايم الهاضمة)، أما الجراثيم التي تنجو من اللعاب فتستواجه بيئة شديدة الأحماضية في المعدة، إضافة إلى أنزيمات هاضمة في الأمعاء. علاوة على ذلك، يوجد في الجهاز الهضمي أنواع كثيرة من البكتيريا المتعايشة في الأمعاء تمنع نموّ البكتيريا الممرضة. إن البكتيريا المتعايشة في الأمعاء تنافس البكتيريا الممرضة. وقد تفرز مواد قاتلة للبكتيريا الممرضة.

تُحاصر المخلوقات الدقيقة التي تدخل في أثناء الشهيق بالأغشية المخاطية التي تبطّن الممرات الهوائية قبل أن تصل إلى الرئتين، حيث البيئة الرطبة والدافئة الملائمة لنمو المخلوقات الدقيقة. إن الخلايا الطلائية المبطنة للممرات الهوائية لها أهداب تتحرك باستمرار، فتتحرك الطبقة المخاطية إلى الأعلى في اتجاه الحنجرة. هناك، يتم خروج المخاط وابتلاعه، ليُدخل البلعوم، ثم إلى المعدة حيث تقتل درجة الأحماض المرتفعة معظم أنواع البكتيريا. ومن مضرار التدخين، أن النيكوتين يُسبب شللاً لأهداب الخلايا الطلائية في الجهاز التنفسي، ما يوقف عملية تفتيح الهواء الطبيعية لحماية الرئتين.

كما أنّ لشبكة الحاسوب مستويات عدة من الحماية ضد الهجوم الخارجي، فإن أجسام الفقريات لديها مستويات عدة من خطوط الدفاع ضد المخلوقات الدقيقة المهاجمة.

1. **الجهاز الغطائي The integumentary system**. الطبقة الخارجية من أجسام الفقريات، ويشكل خط الدفاع المناعي الأول الذي يُشكل حاجزاً ضد دخول الميكروبات، وهو يشمل الجلد الخارجي (**Integument**) والأغشية المخاطية التي تبطّن ممرات الجهاز التنفسي، والجهاز الهضمي، والجهاز البولي التناسلي. تفرز خلايا الجلد والأغشية المخاطية أنواعاً عدّة من المواد الكيميائية والبروتينات التي تمنع نمو المخلوقات الدقيقة **المُسببة للمرض Pathogens**.

2. **المناعة اللا نوعية (الفطرية) Nonspecific (Innate) Immunity**. إذا تمّ اختراق خط الدفاع المناعي الأول في أثناء حدوث جرح في الجلد مثلاً، يقوم الجسم بشن استجابة مناعية خلوية وكيميائية، مُستخدماً خلايا، هي جزء من **جهاز المناعة اللا نوعية** "أو الفطرية" **Nonspecific or innate immune system**. وهناك مواد كيميائية وبروتينات إضافية يُنتجها الجسم للمساعدة على قتل الميكروبات المهاجمة. وتعمل هذه الدفاعات بسرعة عند حدوث العدوى.

3. **المناعة النوعية Specific Immunity**. وكسلاح أخير، فإن الجسم مزوّد بخلايا، هي جزء من جهاز المناعة النوعية. هذا النظام يُمكنه التّعرف بدقة إلى الجسم المهاجم والتّخلص منه، ومن أي بكتيريا أو فيروس مهاجم اخترق خط الدفاع الأول والمناعة اللا نوعية. هناك نوع من الخلايا المناعية النوعية، هُجّاج، ويقتل بضراوة أي 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 اللا نوعية بالتّخلص منها.

في هذا الفصل، سنناقش بالتفصيل خطوط الدفاع المناعية الثلاثة، ونبدأ فيما يأتي بالجلد.

## الجلد حاجز ضد العدوى

يُعدّ الجلد أكبر أعضاء الجسم، حيث يُشكل ما نسبته 15% من وزن الشخص البالغ. إن الغطاء الجلدي يدافع عن الجسم بوصفه حاجزاً واقياً غير قابل للاختراق، ومُدعم أيضاً بأسلحة كيميائية على سطحه. تجعل الغدد الدهنية وغدد العرق حموضة الجلد ما بين 3-5 درجات، وهذه الأحماض تكفي لتثبيط نمو كثير من الجراثيم الممرضة. والعرق يحوي أيضاً أنزيم الليسوزايم، الذي يهضم جدار خلايا البكتيريا، ويقتلها.

ويُعدّ الجلد موطناً لكثير من الجراثيم المتعايشة **Normal flora**، غير المُسببة للمرض مثل البكتيريا أو الفطريات التي تأقلمت للعيش في ظروف الجلد في مناطق مختلفة من الجسم. قد تحاول البكتيريا المُسببة للمرض أن تستوطن الجلد، ولكنها تفشل؛ لأن البكتيريا المتعايشة تنافسها، فتتمتع نموها.

إضافة إلى أن الجلد يُدافع عن الجسم ضد اختراق المخلوقات الدقيقة، فإنه يمنع خسارة الجسم لكميات كبيرة من الماء عن طريق التبخر أيضاً.

**البشرة Epidermis** سمكها نحو 10-30 خلية، وهذا يساوي سمك هذه الورقة التي بين يديك. تحتوي الطبقات العليا من البشرة، التي تُسمى الطبقة المتقرّنة

## المناعة الانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

يشكل الجهاز الغطائي خط الدفاع الأول. توفر الخلايا الطلائية، المغطاة بطبقة مخاطية في مناطق عدة من الجسم، حاجزاً فيزيائياً ضد اختراق مسببات المرض. تُزاح الطبقة المخاطية بعيداً، ويتمُّ التخلُّص منها، ومما يعلق بها من مخلوقات دقيقة وحطام.

الإفرازات المهبلية لزجة وحمضية، وهي أيضاً تدعم نمو البكتيريا المتعايشة؛ تُساعد كلُّ هذه الخصائص على منع دخول المخلوقات الغريبة. وفي كلِّ من الرِّجال والنساء، فإنَّ البول الحمضي يُنظف 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؛ للتخلُّص من مسببات الأمراض الميكروبية.

الدُّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة عند مكان العدوى، وتقوم بابتلاع أنواع عدة من مسببات الأمراض. تشبه آلية عمل هذه الخلايا بقتل الجراثيم طريقة عمل المبتلعة الكبيرة، إلا أنها تنتج مجموعة أكبر من الجذور الأوكسجينية المتفاعلة النشطة.

### الخلايا القاتلة الطبيعية

الخلايا القاتلة الطبيعية لا تهاجم الميكروبات الغازية بشكل مباشر، ولكنها تقتل خلايا الجسم المصابة بالفيروسات، وهي لا تقتل بالبلعمة، ولكنها تقتل بنظام (الموت المبرمج للخلايا) الخلية المصابة (انظر الفصل الـ 19). هناك بروتينات ثابتة تُفرزها الخلايا القاتلة، فتدخل إلى الغشاء الخلوي للخلية الهدف، ثم تتبلور مُحدثة ثقوباً صغيرة جداً في الغشاء. وهناك بروتينات أخرى تنتجها الخلايا القاتلة تُسمى جرانزيمات *Granzymes* تدخل عن طريق الثقوب الصغيرة، فتقوم بتنشيط أنزيمات يُقال لها: كاسبازات (أنزيمات محللة للبروتينات المحتوية على الأحماض

عند فشل الدفاعات السطحية، يوظف الجسم دفاعات لانوعية خلوية وكيميائية ليدافع عن نفسه. وهذا هو المقصود بخط الدفاع المناعي الثاني. ولهذه الدفاعات اللانوعية صفة مشتركة واحدة، وهي الاستجابة لأيِّ هجوم جرثومي دون الحاجة إلى تحديد هوية المخترق بالضبط، لهذا فهي دفاعات سريعة جداً.

### تتخلص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لانوعي

من أهم الدفاعات اللانوعية بعضُ خلايا الدَّم البيضاء *Leukocytes* التي تجري في أنحاء الجسم، وتهاجم مسببات المرض في الأنسجة. هناك ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء تمَّ التعرف إليها، وكلُّ منها يقضي على الميكروبات الغازية بطريقة مُختلفة.

### الخلايا المبتلعة الكبيرة

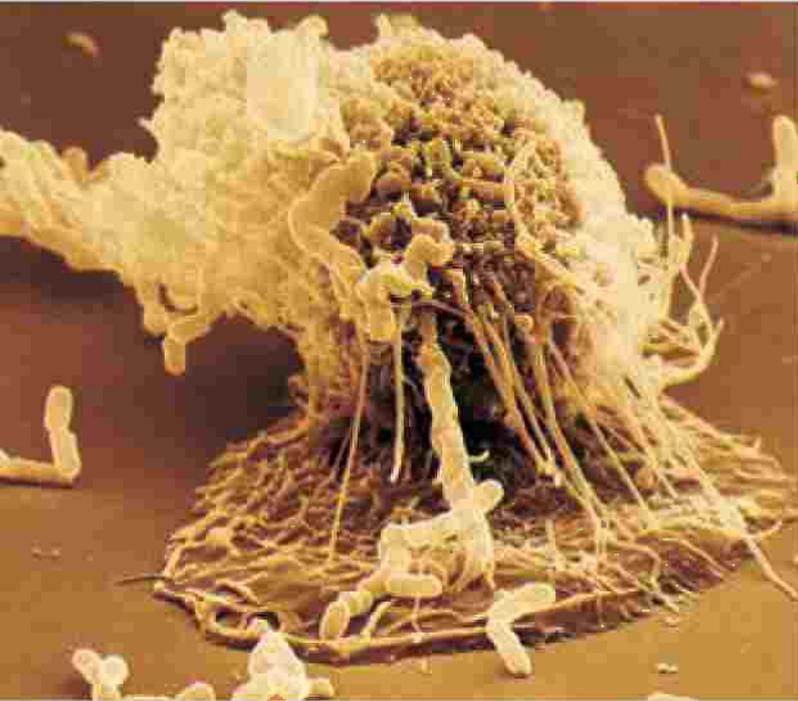
تُسمى هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة *Macrophages*؛ لأنها كبيرة الحجم، وذات أشكال غير منتظمة، وهي تقتل الجراثيم عن طريق هضمها بعد ابتلاعها، تماماً كما تفعل مخلوقات الأميبا عند ابتلاعها الغذاء وهضمه (الشكل 1-51). عند دخول الجرثومة إلى داخل الخلية المبتلعة، تُحاط بغشاء، وتُشكل جسماً بلعماً يلتحم مع غشاء عضيات الأجسام المحللة (الليسوسوم). ينشط هذا الاندماج الأنزيمات الهاضمة، فتقوم بقتل الجرثومة وهضمها.

إضافة إلى ذلك، يتمُّ إنتاج كميات كبيرة من الجذور الحرة المحتوية على الأوكسجين كثيراً في الجسم البلعمي؛ وهذه الجذور الحرة لها نشاط تفاعلي في تحطيم مسبب المرض.

إضافة إلى البكتيريا، يمكن للخلايا المبتلعة أن تبتلع الفيروسات، وحطام الخلايا الميتة، وذرات الغبار من الرئتين. تتجول الخلايا المبتلعة الكبيرة باستمرار ضمن السوائل بين النسيجية، ووظيفة هذه الخلايا مساعدة الخلايا الأكلة المُتخصصة التي تشكل جزءاً 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 الدُّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة، ومن هناك، تهرع إلى مكان العدوى، حيث تنمو وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة ونشطة.

### الخلايا المتعادلة

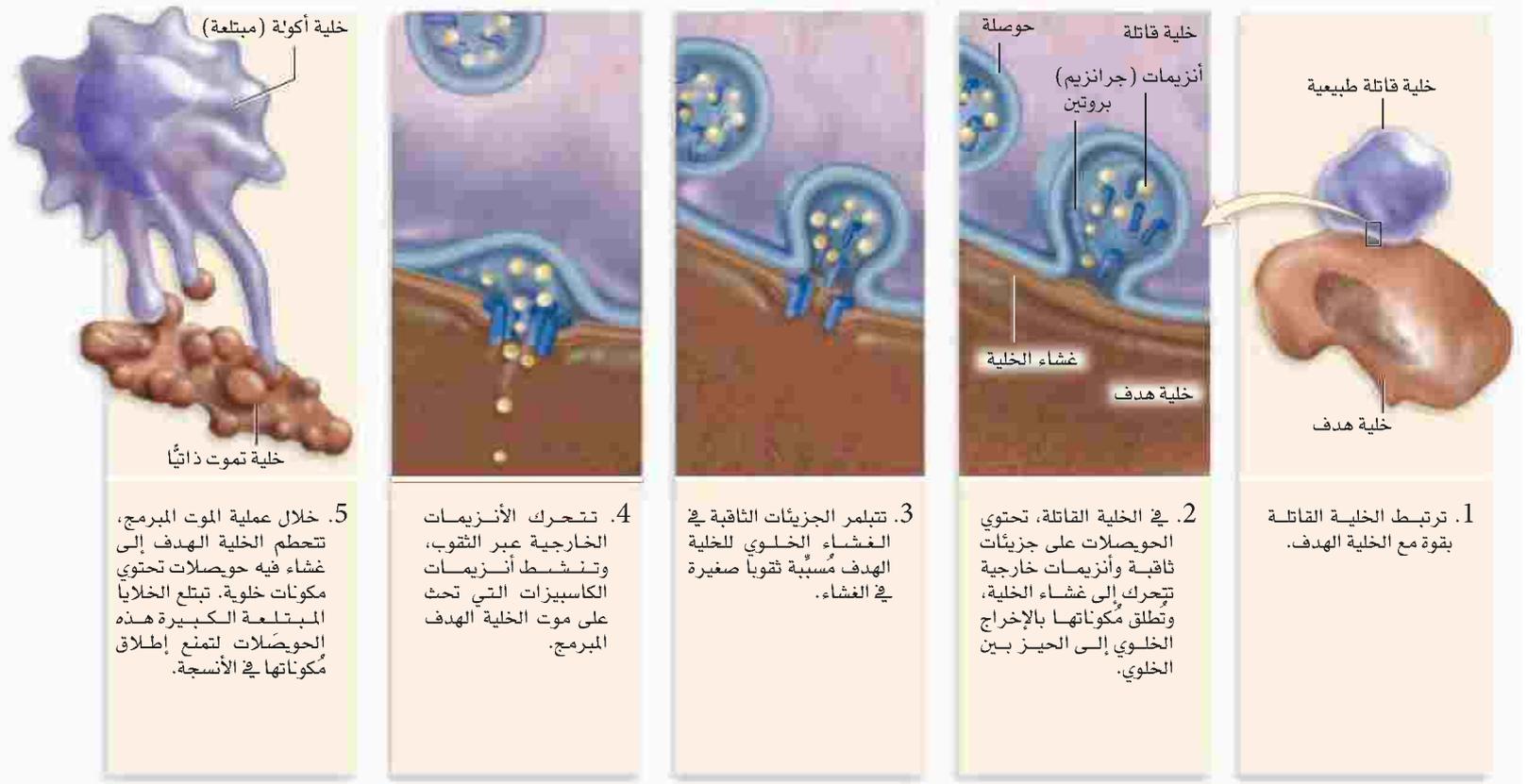
الخلايا المتعادلة *Neutrophils* أكثر أنواع الخلايا البيضاء في الدم، حيث تشكل ما نسبته 50-70% من خلايا الدم البيضاء في الدَّم. وهي أول أنواع الخلايا التي تظهر في مكان العدوى عند دخول الجراثيم الممرضة. والخلايا المتعادلة مثلها كمثل المبتلعة الكبيرة، تخرج من بين الخلايا الطلائية للشعيرات



5.55 μm

الشكل 1-51

الخلايا المبتلعة الكبيرة في أثناء العمل. في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح خلية مبتلعة تلتقط البكتيريا عن طريق الزوائد السيتوبلازمية اللزجة. يتمُّ التقاط البكتيريا القريبة من الزوائد وابتلاعها.



## الشكل 51-2

كيف تقضي القاتلات الطبيعية على الخلية الهدف. تقتل القاتلات الطبيعية الخلايا المصابة بالفيروسات بالموت الخلوي المبرمج. يتم ذلك بإفراز بروتينات تعمل على إحداث ثقوب صغيرة في الخلية المراد قتلها، وبروتينات أخرى تدخل من هذه الثقوب لتحدث الموت المبرمج.

### استقصاء

ماذا يحدث إذا قامت خلية قاتلة طبيعية بقتل خلية هدف مصابة بالفيروس، وذلك بأن تجعل الخلية تنفجر ببساطة، وتحرر جميع محتوياتها في الأنسجة؟

تزيد المواد الكيميائية أيضاً من نفاذية الشعيرات الدموية، ما يسبب المؤشر الثالث للالتهاب، وهو الانتفاخ (تجمع السوائل) المصاحب للعدوى. يسبب الانتفاخ ضغطاً على النهايات العصبية في المنطقة، وهذا إضافة إلى إطلاق عوامل أخرى، يؤدي إلى الألم، وإلى احتمال فقد وظيفة العضو المصاب، وهذان هما المؤشران الأخيران للالتهاب.

تحدث زيادة نفاذية الشعيرات الدموية على هجرة الخلايا المبتلعة والخلايا المتعادلة من الدم إلى السوائل بين النسيجية. حيث تقوم الخلايا المتعادلة بهضم الجراثيم الغازية وتحطيمها؛ والقبح الذي يصاحب بعض الإصابات هو خليط من جراثيم ميتة أو تموت، وخلايا جسم مصابة، وخلايا متعادلة. تفرز الخلايا المتعادلة جزيئات إرشادية لجذب وحيدات النوى بعد ساعات عدة؛ تمتاز وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة، فتقوم أيضاً 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 الحمى (الفصل الـ 50)، إذ تفرز الخلايا المبتلعة الكبيرة نوعاً من المحركات الخلوية (السايتوكاين)، وهو بروتين تنظيمي يُسمى **إنترلوكين-1** **Interleukin-1**. ينتقل هذا البروتين عن طريق الدم إلى الدماغ، حيث يسبب تأثيره في أعصاب تحت المهاد ارتفاع درجة حرارة الجسم درجات عدة فوق المستوى الطبيعي؛ <sup>37</sup>س. يحدث هذا الارتفاع في درجة الحرارة نشاط الخلايا المبتلعة، ويعيق نمو بعض المخلوقات الدقيقة؛ الجراثيم.

الأمينية سيستين، وحمض أسبارتيك)، موجودة في الخلية الهدف المصابة، وتقوم بحثاً ما يعرف بالموت الخلوي المبرمج (الشكل 51-2). وحين تموت الخلية تقوم الخلايا المبتلعة بابتلاع أشلاء الخلية الميتة للتخلص منها.

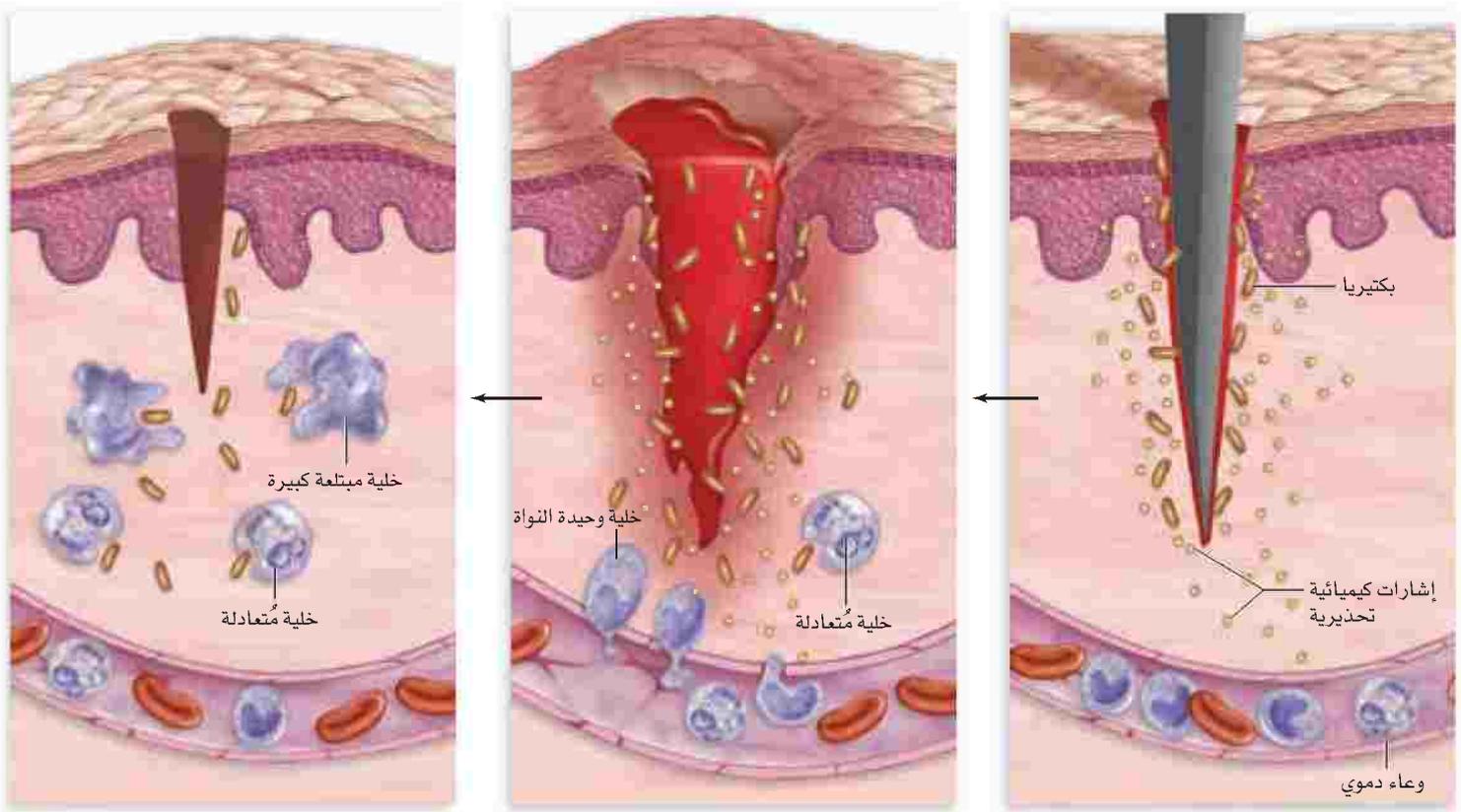
تهاجم الخلايا القاتلة أيضاً الخلايا السرطانية، حتى قبل أن تشكل الخلايا السرطانية أوراماً ملاحظة. إن نظام التَّجسس الصارم الذي تطبقه الخلايا القاتلة الطبيعية هو أهم الدفاعات المناعية الفاعلة ضد السرطان. لهذا، يُقال: إن هذه الخلايا تقوم بدور التَّجسس والمراقبة المناعية **Immune surveillance**.

### الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانهائية

#### 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 نسبياً.

تُفرز بعض الخلايا المصابة مواد كيميائية تعمل بوصفها إشارات تحذيرية- مثل الهستامين والبروستاجلاندين، والبراديكاينين (انظر الفصل الـ 46). تعمل هذه المواد الكيميائية على حث الأوعية الدموية لتتوسع، ما يزيد من تدفق الدم إلى مكان العدوى، فتصبح المنطقة المصابة حمراء وداخنة، وهذان هما المؤشران الرئيسان للدلالة على الالتهاب.

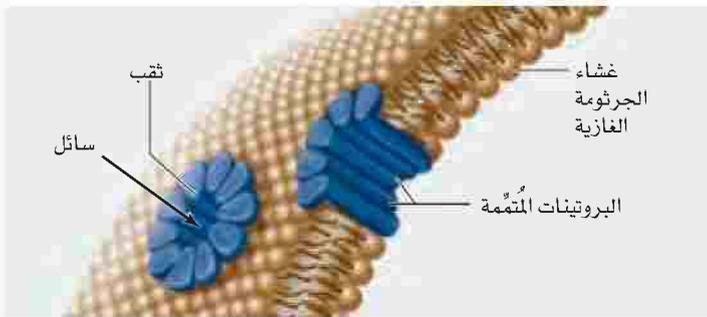


الشكل 51-3

الأحداث في الالتهاب الموضعي. عند اختراق مسبب المرض سطح الخلايا الطلائية، تفرز الخلايا المُتضررة إشارات كيميائية تحذيرية، مثل الهستامين والبروستاجلاندين، فتُسبب توسع الأوعية الدموية المجاورة، وتزيد نفاذيتها. تُسبب زيادة تدفق الدم الانتفاخ، وتحت على تراكم الخلايا المبعثة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، ثم المبعثة الكبيرة، التي تُهاجم مسببات المرض الغازية، وتبتلعها.

### النظام المتمم ومعقد الهجوم الغشائي

عندما تُصَادف بروتينات النظام المتمم جراثيم مُمرضة عدة، يتم تنشيط متال لهذه البروتينات، ما يؤدي إلى تكوين مجموعة من هذه البروتينات التي تشكل تجمعا يُعرف بمعقد الهجوم الغشائي Membrane attack complex الذي يفرس نفسه في الغشاء البلازمي للجراثيم (أو الغشاء الدهني للفيروس المغلف)، فتؤدي لإحداث ثقب صغير في الغشاء.



يؤدي ذلك إلى دخول السوائل إلى خلية البكتيريا أو جسم الفيروس، ما يُسبب انتفاخها، ثم انفجارها. يُمكن تفعيل نظام البروتينات المتممة أيضًا بطريقة مُتخصصة، بارتباط الأجسام المُضادة التي تفرزها الخلايا البائية ضد الجراثيم الغازية، كما سنرى لاحقًا.

تُسهم الحمى في مناعة الجسم عن طريق حث عمل الخلايا المبعثة، وتعمل على زيادة تخزين الكبد والطحال لعنصر الحديد، ما يقلل من نسبة الحديد في الدم؛ لأن البكتيريا تحتاج إلى الحديد بكميات كبيرة لتنمو، وهذا يساعد على منع نمو وتكاثر هذه البكتيريا. إن الحمى المرتفعة خطر على الجسم؛ لأنها تثبط عمل بعض الأنزيمات المهمة. وبشكل عام، تعد 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 الدم. ترتبط هذه البروتينات مع أنواع عدة من المخلوقات الدقيقة، ما يحث على هضمها وابتلاعها من قبل الخلايا المبعثة الكبيرة والمتعادلة.

### تساعد البروتينات المتممة والإنترفيرون على التخلص

#### من مسبب المرض

يتم تحسين عمل الدفاعات المناعية الخلوية في الفقريات بمواد كيميائية عدة مناعية فعالة تسمى النظام المتمم Complement system. يتألف هذا النظام من نحو 30 بروتينًا مُختلفًا تجري في الدم بحرية بشكلها الكامل، ويُمكنها أن تدخل الأنسجة خلال الاستجابة المناعية الالتهابية. والإنترفيرونات Interferons هي مجموعة أخرى من البروتينات تُشارك في النظام المناعي الدفاعي.

هذه الخلايا هو جزء من الاستجابة المناعية ضد العدوى الجرثومية والسرطان.

## تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانهائية

الفقرات كلها، وكثير من اللافقرات لديها خلايا مبتلعة تُهاجم الجراثيم الغازية. قد تكون هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة تطوّرت 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 جسي، تتجول الخلايا المبتلعة في الطبقة الوسطى من جسم الإسفنج. إن ارتباط ببتيدات مضادة للميكروبات مع الجراثيم يحث على ابتلاعها وهضمها من قبل الخلايا المبتلعة.

يُعدُّ نظام البروتينات المُتممة شكلاً تطوريًا قديمًا للمناعة الفطرية. لقد تم اكتشاف بروتينات مشابهة للبروتينات الرئيسية في النظام المتمم في شوكلات الجلد، وقد لوحظ أن وجود هذه البروتينات يزيد عند وجود البكتيريا. وهناك بروتينات مُشابهة للبروتينات التي تؤدي دورًا في الحث على البلعمة تم اكتشافها في سلطعون حدوة الحصان *Limulus polyphemus* الذي يعدُّ من أقارب العنكب البعيدة، وبعض أنواع الحشرات.

المناعة اللانوعية خُطِّ 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، والتخلص من الجراثيم الغازية.

بعض البروتينات المُتممة، وخاصة بروتين *C3b*، يُمكن أن يغطي سطح الجرثومة المهاجمة. 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 للتخلص من الجراثيم التي ليس لها غشاء بلازمي يُمكن لمُعقد الهجوم الغشائي أن يرتبط به. بعض البروتينات المُتممة تحث إفراز هستامين ومواد أخرى من الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وهذه المواد تعمل على توسيع الشعيرات الدُموية وزيادة نفاذيتها؛ وهناك بروتينات مُتممة تعمل على جذب المزيد من الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، إلى مكان العدوى عن طريق الشعيرات الدموية الأكثر نفاذية.

## الإنترفيرونات

الإنترفيرونات مجموعةٌ أخرى من البروتينات التي تؤدي دورًا رئيسًا في دفاعات الجسم المناعية. هناك ثلاثة أصناف رئيسة من الإنترفيرونات، هي: ألفا، بيتا، وجاما (ألفا- إنترفيرون، بيتا- إنترفيرون، جاما- إنترفيرون).

تقريبًا، تقوم معظم خلايا الجسم بتصنيع ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون. يتم تصنيع هذه الببتيدات المُعدَّدة عند حدوث عدوى فيروسية للخلية، فتعمل بوصفها وسائل لحماية الخلايا السليمة المجاورة، إذ تحميها من العدوى بالفيروس. ومع أن الفيروسات تبقى لديها القدرة على اختراق الخلايا المجاورة، إلا أن 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. إن إنتاج جاما- إنترفيرون في

## الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

3-51

المرض. لقد لاحظ جنر أن النساء اللواتي يلبسن الأبقار التي أُصيبت بالأنوع الأخف من الجدري والمسمى "جدري البقر" (على افتراض أنه من البقر) نادرًا ما يُصن بالجدري.

قليل منا من 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 تعدُّ من أمراض الطفولة؛ لأن معظم الناس، بعد أن يصابوا بها ويتعافوا، لا يصابون بها مرة ثانية أبدًا؛ لأن أجسامهم طوّرت مناعة ضد الفيروس المُسبب لهذا المرض، حيث تبقى هذه المناعة في الجسم ما دام جهاز المناعة مُعافى. في المقابل، فالتلطيم (أو التّحصين) 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 تم فهمها أخيرًا

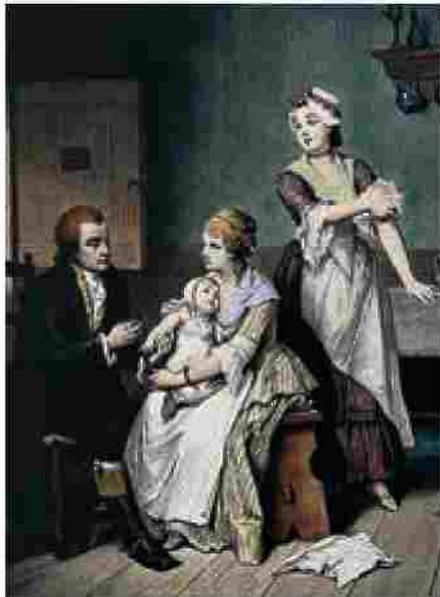
عرفت المجتمعات منذ أكثر من ألفي سنة أن الشخص الذي يُصاب بمرض مُعد يكون عادةً محميًا من العدوى بالمرض نفسه في المرات المقبلة. لكن الدُّراسة العلمية لعلم المناعة، لم تبدأ حتى عام 1796 عندما قام طبيب ريفي إنجليزي، هو إدوارد جنر، بعمل تجربة لتحصين الناس ضد الجدري.

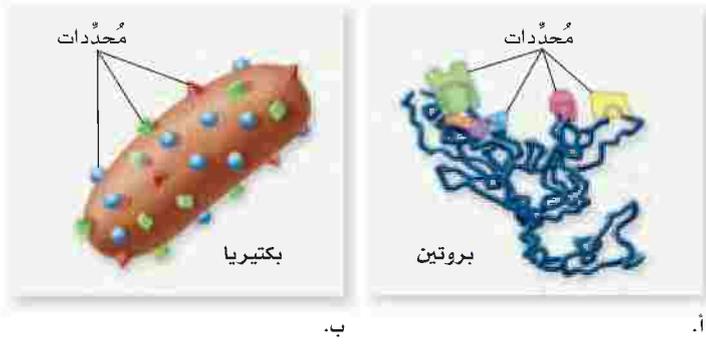
## جنر وفيروس الجدري

مرض الجدري يسببه فيروس فاريلولا *Variola*، وهو مرض مميت، كان شائعًا في القرن السابع الميلادي وما قبله. وكما يحدث مع جدري الماء، فإن الذي ينجو من الجدري نادرًا ما يُصاب به مرة أخرى، وكان من الشائع أن يقوم الناس بتعمد عدوى أنفسهم بالمرض على أمل أن يُصابوا بعدوى طفيفة، وتتكون لديهم مناعة تامة ضد

(الشكل 51-4)

ولادة علم المناعة. تُظهر هذه اللوحة العالم إدوارد جنر يُحصن مرضى بجدري البقر عام 1790 وبذلك يحميهم من هذا المرض.



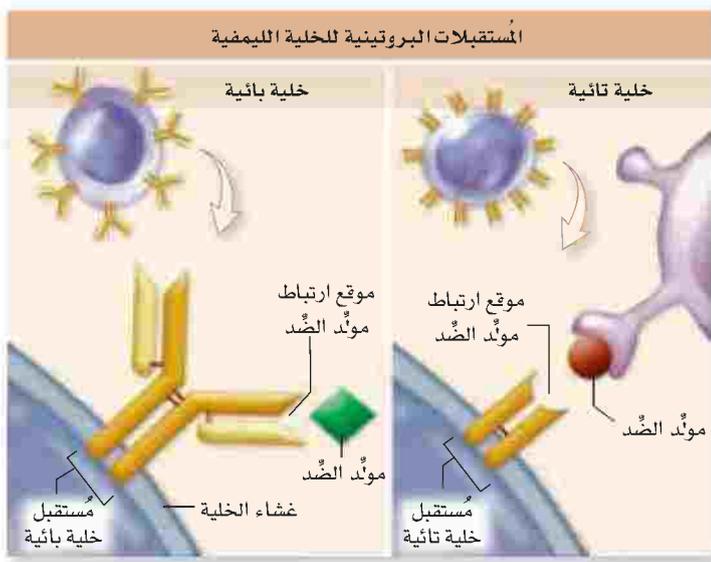


الشكل 5-51

هناك مُحدِّدات عدَّة على أي مُوَلِّد ضد. أ. قد يكون لبروتين واحد مناطق عدة مُوَلِّدة للضد تُسمَّى مُحدِّدات، كلُّ منها تستطيع استثارة استجابة مناعية مُختلفة. ب. يمتلك مُسبِّب مرض مثل البكتيريا بروتينات عدَّة على سطحه، وعلى الأرجح هناك نُسخ عدَّة من كلِّ بروتين. لاحظ أنَّ البروتينات والبكتيريا غير مرسومين على مقياس الرَّسْم نفسه بالنسبة إلى بعضهما.

3. الذاكرة، حيث إنَّ الجهاز المناعي يستجيب لموَلِّد الضد الذي كان قد تعرض له سابقًا بصورة أسرع مما لو تعرَّض له للمرة الأولى.
4. القدرة على التفرُّيق 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 محدِّدات موَلِّد الضد، وتقود استجابة مناعية ضد موَلِّد الضد أو الخلية الحاملة لموَلِّد الضد (الشكل 5-51-6).



الشكل 5-51-6

ترتبط مُستقبلات الخلايا البائية والتائية بموَلِّدات الضد. مُستقبلات الخلايا البائية جزيئات كروية مناعية ذات الشكل Y المُميِّز. كلُّ خلية بائية تمتلك نوعًا واحدًا من هذه الجزيئات الكروية المناعية التي يُمكن أن ترتبط بمُحدِّد موَلِّد ضد واحد فقط. مُستقبلات الخلايا التائية أبسط من الجزيء الكروي المناعي، ولكنها ترتبط أيضًا بمُحدِّدات موَلِّد ضد نوعية. ترتبط الخلايا التائية بموَلِّدات ضد مُرتبطة بخلية أخرى فقط.

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 تُعدُّ غير أخلاقية بمعايير هذه الأيام). بعد ذلك، أصبح الكثيرون يُحصِّنون من الجدري بمطعموم من سائل حويصلات جدري البقر، الأقل خطورة (الشكل 4-51).

نعلم الآن، أنَّ الجدري وجدري البقر سببهما نوعان مُختلفان 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 تُسمَّى **التطعيم، أو التلقيح Vaccination**. هناك محاولات حديثة لتطوير مناعة ضد الملاريا، والقوباء، وأمراض أخرى بإعطاء موَلِّدات 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 مُستنبأ من البكتيريا من دجاج مُصاب بالمرض، وكان المُستنبأ البكتيري قادرًا على أن يُسبب المرض إذا أُعطي لدجاج مُعافى.

قبل أن يأخذ باستور إجازة مدة أسبوعين، قام بالمصادفة بترك المُستنبأ البكتيري على الرَّف. وعند عودته من الإجازة، حقن هذا المُستنبأ 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 حتَّى جهاز المناعة، طالما أنَّ البكتيريا لم تقتل الحيوانات أولًا. إننا نعلم الآن أنَّ هناك جزيئات على سطح البكتيريا تستفز جهاز المناعة عند الدجاج.

### موَلِّدات الضد تُحفِّز الاستجابة المناعية النوعية

**موَلِّد الضد Antigen** جزيء يُثير استجابة مناعية نوعية. إن موَلِّدات الضد 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 موَلِّدات الضد 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 موَلِّدات الضد من مكونات الطعام أو حبوب اللقاح. موَلِّد الضد كبير الحجم على الأغلب له مناطق عدة تُسمَّى **مُحدِّدات موَلِّد الضد أو المواقع المُحدِّدة Antigenic determinants or epitopes** (الشكل 5-51-5)، وكلُّ منها يُمكن أن يستحث استجابة مناعية مُختلفة.

### تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية

الصفات الأربعة المُميزة للنظام المناعي النوعي، أو التكييفي هي:

1. النوعية في التَّعرف إلى موَلِّد الضد.
2. التَّنوع الكبير لموَلِّدات الضد التي يُمكن أن يتعرف إليها بدقة.

## الخلايا الليمفية والتَّعرُّف إلى مولد الضدِّ

مع أنَّ بروتينات المُستقبلات جميعها على أي خلية ليمفية لها النوعية نفسها للموقع المُحدَّد (محدد مولد الضدِّ) إلا أنَّه يندر وجود خلتين لهما نوعية مُتطابقة تمامًا. هذه الميزة هي سبب تنوع الاستجابات المناعية لضمان أنَّ محدِّدًا واحدًا على الأقل لأي مولد ضدِّ يُمكن أن يتم التَّعرُّف إليه.

الخلية الليمفية التي لم يسبق لها قطُّ أن تعرضت لمولد ضدِّ ما، يُقال لها خلية ليمفية ساذجة *Naive lymphocyte*. عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولد ضدِّ غريب، يتمَّ تنشيط الخلية، ما يُسبِّب انقسامها، لتُعطي سلالة من الخلايا لها نوعية التَّعرُّف إلى مولد الضدِّ نفسها، وهذه العملية تُسمَّى **الاختيار السلالي Clonal selection**. بعض هذه الخلايا تستجيب فورًا لمولد الضدِّ، وبعضها تبقى كخلايا ذاكرة في أجسامنا سنوات، وربما تبقى حتى الممات. يتمَّ تنشيط خلايا الذاكرة بسهولة وبسرعة عند التَّعرض لمولد الضدِّ نفسه مرة أخرى.

## الخلايا البائية

تستجيب الخلايا الليمفية المسماة **الخلايا الليمفية البائية B lymphocytes** لوجود مولد الضدِّ بإفراز بروتينات تُسمَّى الأجسام المُضادة **Antibodies** أو **البروتينات الكروية المناعية Immunoglobulins**. يحدث التَّعرُّف إلى مولد الضدِّ عندما يرتبط مولد الضدِّ مع البروتينات الكروية المناعية على الغشاء البلازمي للخلايا البائية. يستثير الارتباط مع مولد الضدِّ، إضافة إلى إشارات أخرى سنتحدث عنها لاحقًا، مسارًا ترميزيًا يُؤدِّي إلى إفراز الأجسام المُضادة من الخلايا البائية، وتكون هذه الأجسام المُضادة خاصة بالمُحدَّد الذي تعرف إليه الجسم المضاد المزروع على غشاء الخلية البائية. تُسمَّى هذه الاستجابة المناعية للخلايا البائية التي تُؤدِّي إلى إفراز الأجسام المُضادة **المناعة السائلة Humoral immunity**.

## الخلايا التائية

خلايا ليمفية أخرى، تُسمَّى الخلايا الليمفية التائية **T lymphocytes**، لا تفرز أجسامًا مضادة، ولكنها بدلًا من ذلك تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أخرى، أو تُهاجم مباشرة الخلايا التي تحمل مولدات الضدِّ النوعية. تُشارك هذه الخلايا في الذراع الآخر للمناعة النوعية الذي يُطلق عليه **الاستجابة المناعية الخلوية Cell-mediated immunity**. إنَّ كلا النوعين من الاستجابة المناعية النوعية السائلة والخلوية سنتحدث عنهما لاحقًا.

## استقصاء

استخدم العالمُ جَنرَ فيروس جدرى البقر للحصول على استجابة مناعية ضد الجدرى. ماذا يخبرنا هذا عن صفات مولد الضدِّ لكلا النوعين من الفيروسات؟

## المناعة النوعية؛ نشطة أو سلبية

يُمكن اكتساب المناعة بطرقٍ مختلفة: أولاً، 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 المناعية السلبية **Passive immunity**، ولا ينتج منها خلايا ذاكرة. وهذه المناعة تكون فعالة طالما بقيت الأجسام المُضادة في جسمك. إذ تتلاشى مع مرور الزمن مثل أي بروتين.

## عملية تكوُّن الدَّم هي التي تعطي خلايا الجهاز المناعي

تأتي الخلايا الموجودة في الدم جميعها من انقسام خلايا جذعية وتمايزها عن طريق عملية تُسمَّى عملية **تكوين الدَّم Hematopoiesis** (انظر الفصل الـ 49). الأصل الجنيني لهذه الخلايا هو من كيس المحِّ، ثم تتحرك إلى كبد الجنين والطحال، وأخيرًا تصل إلى نخاع العظم. تُعطي الخلايا الجذعية مولدات الخلايا الليمفية ومولدات الخلايا النخاعية. تُعطي مولدات الخلايا الليمفية، بدورها، كلاً من الخلايا الليمفية التائية والبائية، وتُعطي الخلايا القاتلة الطبيعية. أما مولدات الخلايا النخاعية فتُعطي الأنواع الأخرى من خلايا جهاز المناعة، وتُعطي خلايا الدَّم الحمراء، والصفائح الدموية (الشكل 49-16).

ومع أنَّ الخلايا الليمفية مسؤولة عن خط الدفاع المناعي النوعي الثالث ضدَّ مسببات المرض، إلا أنَّ خلايا الدَّم البيضاء الأخرى الموضحة جميعها بالشكل (49-16)، تُؤدِّي أدوارًا مُساندة في هذه الاستجابة المناعية النوعية، أو أنَّها مهمة في المناعة اللانوعية في خط الدفاع المناعي الثاني. تُعطي الخلايا البيضاء وحيدة النواة **Monocytes** الخلايا المبتلعة الكبيرة، وتشكل مع **الخلايا المتعادلة Neutrophils** أيضًا الخلايا الأكلة. **الخلايا البيضاء الحمضية Eosinophils** مهمة للتخلُّص من الديدان المفلطحة (الديدان المفلطحة: الفصل الـ 33)، إما بإنتاج أنزيمات هاضمة من خلال ثقب صغيرة يتم فتحها بجسم الدودة، أو بالبلعمة أحيانًا. وتؤدِّي دورًا في تفاقم الأمراض الالتهابية المزمنة، مثل الربو ومرض الأمعاء الالتهابي.

**الخلايا القاعدية Basophils** و**الصارية Mast cells** ليست خلايا مبتلعة، لكنها تُفرز مواد التهابية وسيطة مثل الهستامين والبروستاجلاندين، استجابة لارتباط البروتينات المتممة خلال عملية التخلُّص من مسببات المرض. هذه الخلايا، وخاصة الخلايا الصارية، يتمَّ تنشيطها أيضًا خلال استجابة الحساسية، حيث تُسبِّب المواد الوسيطة الالتهابية التي تُفرزها أعراض الحساسية. **الخلايا الشجرية Dendritic cells** مهمة في عملية تنشيط الخلايا التائية، كما سنرى لاحقًا. وقد تمَّ تلخيص وظائف هذه الخلايا في (الجدول 51-1).

## يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء

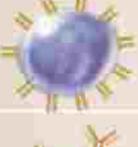
تتألف أعضاء جهاز المناعة من الأعضاء الليمفية الأولية **Primary lymphoid organs**، وهي نخاع العظم والغدة الزعترية، والأعضاء الليمفية الثانوية **Secondary lymphoid Organs** وهي الغدد الليمفية، والطحال، والأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية (الشكل 51-7).

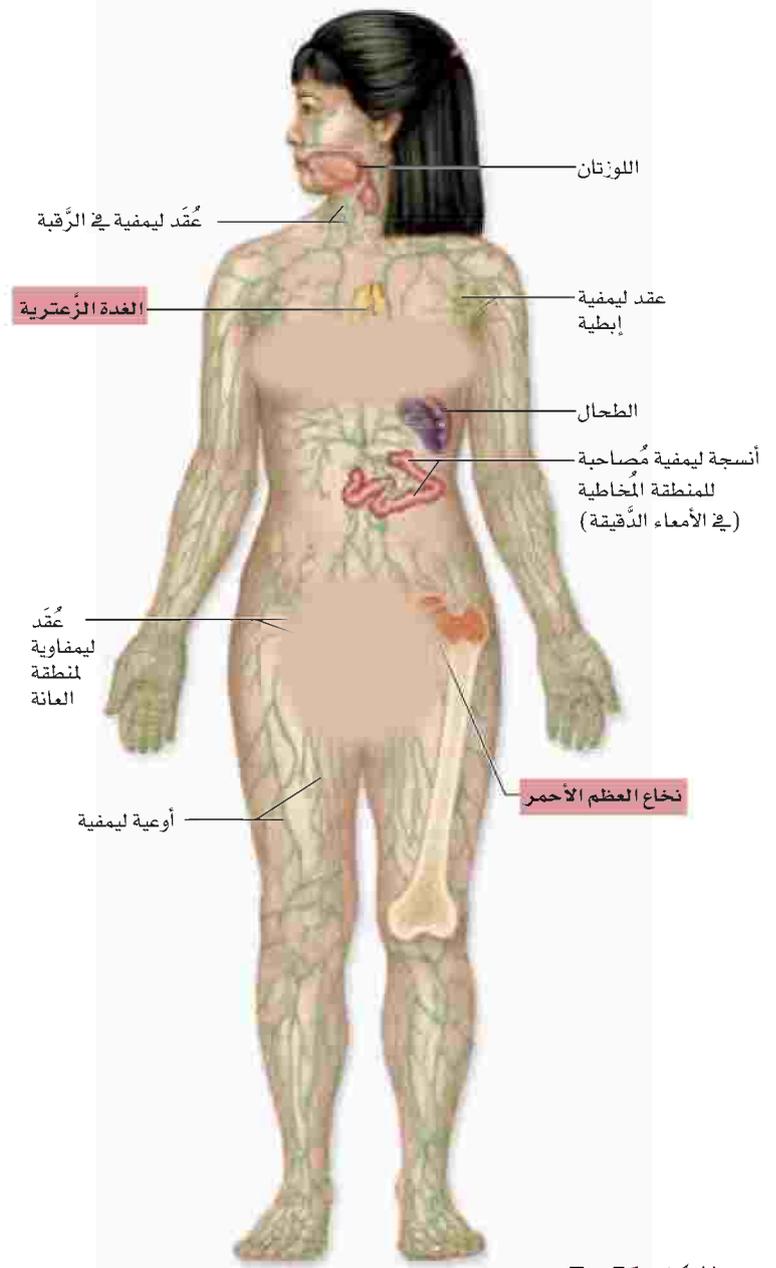
## الأعضاء الليمفية الأولية

**نخاع العظم Bone marrow** هو مكان نمو الخلايا البائية. بعد أن تُعطي الخلايا الجذعية النخاعية مولدات الخلايا البائية، تكمل هذه الخلايا نموها وتطورها في نخاع العظم، حيث يُعاد ترتيب الجينات الخاصة بإنتاج البروتينات الكروية المناعية، التي سيتمَّ شرحها لاحقًا، إذ إنَّ هذه الجينات تُملئ النوعية والتمايز لكل خلية بائية. كل خلية بائية لديها نحو  $10^5$  جزيء كروني مناعي على سطحها، وجميعها لها نوعية متماثلة لارتباط ذات المُحدَّد النوعي، وجميعها تختلف من خلية إلى أخرى.

أي خلية ليمفية يمكن أن ترتبط مع مولد ضدِّ ذاتي تعاني موتًا مُبرمجًا (الشكل 51 - 18). ما تبقى من الخلايا الليمفية ينطلق في الدم واللمف ليُمرَّ من خلال الأعضاء الليمفية الثانوية، وهناك تتعرض لمولد الضدِّ.

بعد أن يتمَّ إنتاج الخلايا التائية من مولداتها في نخاع العظم، تُهاجر من نخاع العظم إلى الغدة الزعترية **Thymus** التي تقع فوق منطقة القلب. تكون الغدة الزعترية كبيرة الحجم عند حديثي الولادة؛ ثمَّ تبدأ بالضمور في سنوات البلوغ، وتستمر كذلك طوال فترة الحياة.

الوظيفة	نوع الخلية	الجدول 1-51
تتعرف بنوعية إلى الببتيدات الغريبة المرتبطة على الخلايا المشهورة لمولد الضد، وتحث على إطلاق المحركات الخلوية التي تنشط الخلايا البائية أو المتبلعة الكبيرة.	خلية تائية مساعدة	
تتعرف بنوعية، وتقتل "الخلايا المعدلة": كالخلايا المصابة بالفيروسات، أو الخلايا السرطانية.	خلية تائية سامة (قاتلة)	
ترتبط بمولدات ضد خاصة ذاتية أو على شكل دقائق عن طريق الأجسام المضادة المرتبطة بغشائها، وتعمل أيضاً بوصفها خلية مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة.	خلية بائية	
خلية بائية منشطة تعمل بوصفها مصنعاً حيوياً لإنتاج الأجسام المضادة المخصصة لنوع محدد من مولدات الضد.	خلية بلازمية	
تتعرف بسرعة وبلا نوعية إلى الخلايا المصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتلها.	خلية قاتلة طبيعية	
خلية بادئة للخلية المتبلعة الكبيرة: توجد في الدم.	خلية وحيدة النواة (أحادية)	
خلية نسيجية متبلعة، وهي من مكونات الخط الدفاعي المناعي الخلوي الأول؛ وتعمل أيضاً بوصفها خلية مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة.	خلية متبلعة كبيرة	
خلية متبلعة، وهي من مكونات الجسم الخلوية في خط الدفاع المناعي الأول؛ توجد في الدم بأعداد كبيرة إلى أن يتم جذبها للأنسجة عند حدوث التهاب.	خلية متعادلة	
مهمة في التخلص من الطفيليات وذات علاقة بالأمراض المزمنة.	خلية حمضية	
خلية جارية في الدم تطلق الوسائط الكيميائية مثل الهيستامين الذي يحدث الالتهاب.	خلية قاعدية	
توجد بشكل أساسي تحت السطوح المخاطية، وتطلق الوسائط الكيميائية، مثل الهيستامين لحد التهاب؛ تنشط في الاستجابات الالتهابية وفي الحساسية.	خلية صارية	
خلية مهمة مشهورة لمولد الضد للخلايا التائية المساعدة الساذجة، وتساعد أيضاً على تنشيط الخلايا التائية السامة الساذجة.	خلية شجرية	

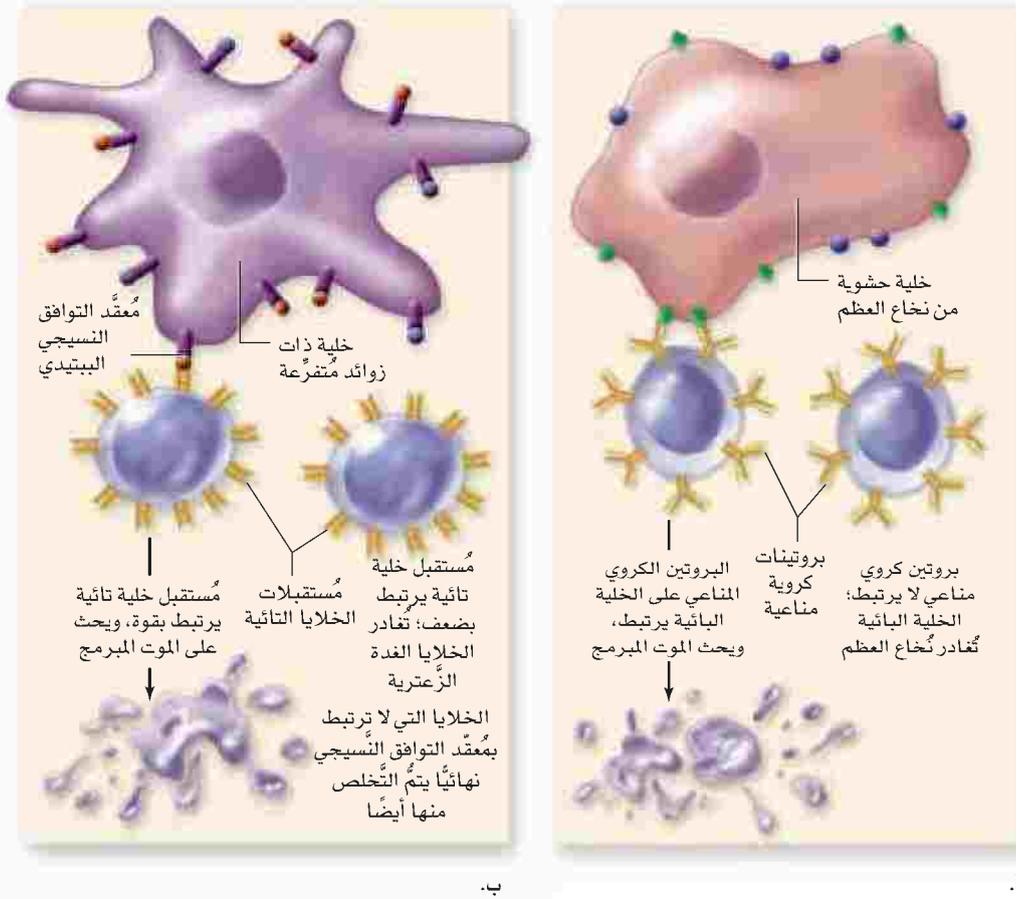


الشكل 51-7

أعضاء جهاز المناعة النوعية. هناك نوعان من أعضاء جهاز المناعة، هما: أ- الأعضاء الليمفية الأولية (المستقبلات الحمراء)، التي تتطور فيها الخلايا البائية والتائية، وتكتسب مستقبلاتها الخاصة، ب- الأعضاء الليمفية الثانوية (باللون الأسود) التي يتم فيها تجميع مولدات الضد التي تتجول فيها الخلايا الليمفية الساذجة حتى تقابل مولدات الضد التي تحثها.

يطلق على مستقبلات مولدات الضد التي على الخلايا التائية مستقبلات الخلايا التائية T-cell receptor. تنتج مستقبلات الخلايا التائية بسبب إعادة ترتيب الجينات في أثناء تطور الخلايا التائية في الغدة الزعترية، وهذه الجينات تشبه الجينات الخاصة بالبروتينات الكروية المناعية في مولدات الخلايا البائية. لهذا يمكن للخلية التائية أن تنتج  $10^5$  نسخة متماثلة تقريباً من مستقبلات الأجسام المضادة، وتحملها على سطحها، ويحتمل أن تختلف هذه المستقبلات جميعها عن مستقبلات أي خلية تائية أخرى.

تميز الخلية البائية موقعاً محدداً ما لمولد الضد المتكامل الذي يمكن أن يكون بروتيناً أو لا يكون. في المقابل، تتعرف الخلية التائية فقط إلى قطعة سلسلة ببتيدية من بروتين مولد الضد، وهذه القطعة الببتيدية يجب أن تكون مرتبطة بأحد البروتينات



ب.

أ.

الاختيار ضد الخلايا الليمفية الفعالة للذات في الأعضاء الليمفية الأولية. بعد أن تكتسب الخلايا التائية والبائية مستقبلاتها الخاصة، يتم القضاء على الخلايا التي تتفاعل مع الذات بعملية الموت الذاتي. أ. إذا ارتبطت بروتينات كروية مناعية متجاورة موجودة على سطح الخلية البائية النامية مع مُحدّد ما على خلية حشوية في نخاع العظم، فإن هذه الخلايا البائية ستعرض للموت المبرمج. يتم إطلاق نسبة قليلة (10%) من الخلايا البائية التي لا تتعرف إلى مُحدّدات خلايا نخاع العظم من نخاع العظم. ب. إذا ارتبطت مُستقبلات الخلايا التائية النامية بقوة مع بروتينات مُعقد التوافق النسيجي المرتبط بسلسلة ببتيدية ذاتية على الخلايا الشجرية داخل الغدة الزعرية، فإن هذه الخلايا التائية ستعرض للموت المبرمج. الخلايا التي لا تتعرف نهائياً إلى مُعدّات التوافق النسيجي يتم القضاء عليها أيضاً. نسبة قليلة فقط (2-5%) من الخلايا التائية النامية التي ترتبط مع بروتينات مُعدّدة التوافق النسيجي وببتيدياتها غير قوي تبقى، ويتم إطلاقها من الغدة الزعرية. هذه الخلايا سوف ترتبط مع مُعدّات التوافق النسيجي المرتبطة بببتيدات غريبة بقوة كبيرة.

يُمكن أن تخرج الخلايا الليمفية التي استجابت لمولّدات الضد في العقد الليمفية من الشعيرات الدموية التي تُغذي العقد الليمفية. وتدخل إلى أنسجة العقد الليمفية. يُسبب هذا "انتفاخ العقد الليمفية" وهذا يُصاحب الالتهاب في بعض الأحيان، إذ يزداد حجم العقد الليمفية في المنطقة بسبب التّدفق الكبير للخلايا الليمفية.

توجد بعض مولّدات الضد بشكل أساسي في الدم، أو في الدم والأنسجة معاً، ومثال ذلك، بكتيريا النيسيريا *Neisseria meningitidis*، التي تُسبب التهاب سحايا الدماغ القاتل (الفصل الـ 44). والاستجابة المناعية لمثل مولّدات الضد هذه تحدث في الطحال **Spleen**.

يتفرع شريان الدم الذي يحمل الدم إلى الطحال هناك إلى شُرئيات عدة. ويتمّ التّعرف إلى مولّدات الضد التي تصل إلى أنسجة الطحال من قِبَل الخلايا البائية والتائية الموجودة في منطقة اللب الأبيض من الطحال، وهي المناطق المحيطة بالشُرئيات. وقد تنشّط الخلايا الليمفية في منطقة اللب الأبيض، كما يحدث في العقد الليمفية. الأجسام المُضادة وبعض الخلايا الليمفية التي نشّطت تخرج من الطحال عن طريق الوريد.

آخر الأعضاء الليمفية الثانوية المُهمّة هي الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية **Mucosal-associated lymphoid tissue** التي تشمل اللوزتين، والزائدة الدودية، وعدداً كبيراً 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 المتبلّعة. أي مولّد ضد يمرّ من خلال الأغشية المُخاطية سيُقابل الخلايا الليمفية حالاً في هذه الحويصلات، وسيتمّ كبح أي تقدّم لمولّدات الضد هذه عند هذه النقطة.

إن تمكنت المخلوقات الغازية من تجنّب الدّفاعات المناعية غير النوعية في السطوح المُخاطية والدّفاعات النوعية للخلايا الليمفية في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، فإنها ستواجه فرصة أخرى للقضاء عليها عن طريق الاستجابات في الأعضاء الليمفية الثانوية.

الخاصة بالجسم الموجودة على سطوح مُعظم خلايا الجسم. وتُسمّى هذه البروتينات بروتينات مُعقد التوافق النسيجي **Major histocompatibility complex**. وسيتم التحدّث عنها بالتفصيل في الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل. خلال عملية الاختيار في الغدة الزعرية، تتعرض الخلايا التائية لخلايا زعرية عدة، وجميعها تحمل بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الذاتية، ومُرتبط بها قطع ببتيدية ذاتية على سطوحها. إذا ارتبطت مستقبلات أي خلية تائية بقوة بأي من بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الذاتية، فإن هذه الخلية تُصبح متفاعلة ذاتياً، وتعرض للموت المبرمج (الاشكل 51-8ب). في المقابل، إذا لم ترتبط مستقبلات الخلية التائية بأي من بروتينات مُعقد التوافق النسيجي إطلاقاً، فسيتم التخلّص منها أيضاً. نتج نحو 5% فقط من مولّدات الخلايا التائية، التي تدخل إلى الغدة الزعرية، في هذا الانتقاء الصارم ذي المرحلتين، وتنجو من الموت المبرمج.

### الأعضاء الليمفية الثانوية

إنّ موقع هذه الأعضاء الليمفية الثانوية يُشجع ترشيح مولّدات الضد التي تدخل من أي جزء من جسم الإنسان. تدخل بكتيريا مُلتصقة بشوكة دخلت الجلد، مثلاً، إلى الليمف المُحيط بالأنسجة. والليمف في النهاية سيعود إلى مجرى الدم من خلال سلسلة من الأوعية الليمفية (الفصل الـ 49). وفي الطريق، يُرشّح سائل الليمف في آلاف المُعقد الليمفية، الموجودة بالقرب من الأوعية الليمفية (الاشكل 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، نشطاً عند مُقابلته لمولّد الضد. الأجسام المُضادة المفززة عند تنشيط الخلايا البائية في العقد الليمفية، إضافة إلى النسل السلالي للخلايا البائية والتائية المنشطة، تغادر العقدة الليمفية، وتدخل مجرى الدم عند عودة الليمف إلى الدم بالقرب من القلب.

## تَطَوَّرَ شكلان من المناعة التَّكْيُفِيَّة

اعتقد مدة طويلة أن المناعة التَّكْيُفِيَّة التي تتضمن القدرة على التَّفْرِيق بين الأشياء الغريبة والأشياء الذاتية تطورت ذات مرة عند الفقريات. إنَّ نوع المناعة التَّكْيُفِيَّة 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 غدة 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 الدم، أول مرة في البرمائيات، إلا أن دوره الدقيق يختلف من نوع حيوانات إلى آخر. وظهرت العقد الليمفية أولاً في الطيور التي يختلف جهازها المناعي قليلاً عن الثدييات.

وقد تمَّ أخيراً اكتشاف شكل آخر من المناعة التَّكْيُفِيَّة عند الأسماك عديمة الفكوك. هذا النظام لا يُوظف الخلايا التائية والبائية بمُستقبلاتها المميزة. بدلاً من ذلك، هناك خلية ليمفية لها مُستقبلات بروتينية مُؤلَّفة من تكرار متغير غني بالحمض الأميني ليوسين. ويبدو أن هذه البروتينات لها وظيفة تُشبه وظيفة البروتينات الكروية المناعية، لكن بهندسة بروتينية مُختلفة تماماً. إنَّ عدد مستقبلات البروتينات

المُختلفة التي ينتجها هذا النظام يبدو مساوياً لعدد البروتينات الكروية المناعية المُحتملة. إنَّ توليد التنوع في النظامين يُظهر بعض التشابه حيث إنَّ مُستقبلات الخلايا الليمفية في الأسماك اللافكية أيضاً يُبنى بإعادة ترتيب DNA. إنَّ التركيب الوراثي للجينات ذات العلاقة هنا، وآلية إعادة الترتيب غير معروفة حالياً.

من غير الواضح إن كان النظام الجديد لشكل المناعة التَّكْيُفِيَّة موجوداً عند أسلاف الحبليات جميعها، أو أنه نشأ في الخط التطوري الذي أدى لنشوء الأسماك اللافكية. ومع الأخذ في الحسبان الفروق بين النظامين، فمن المُرجح أنَّهما يمثلان أحداً مُستقلة. إذا كان النوع الثاني من المناعة التَّكْيُفِيَّة موجوداً في أسلاف الحبليات جميعها، فإنَّ بعض الأثر قد يبقى موجوداً في الفقريات الحديثة، بما فيها الإنسان.

ينتج نخاع العظم أنواع خلايا الدم والصفائح الدموية جميعها. الخلايا الليمفية يجب أن تكتسب مُستقبلاتها الخاصة، وتمر بمرحلة اختيار للتفاعل الذاتي في الأعضاء الليمفية الأولية. تخرج هذه الخلايا الليمفية البالغة والساذجة إلى مجرى الدم لتصل إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، حيث يتم التقاط مولدات الضد، وحيث تتعرف الخلايا الليمفية إلى مولدات الضد الغريبة التي تجنبت الدفاعات المناعية اللا نوعية، وتستجيب لها.

## الخلايا التائية: المناعة الخلوية

4-51

البيضاء تختلف من شخص إلى آخر، مثل بصمات الأصابع.

تعمل بروتينات معقد التوافق النسيجي الموجودة على خلايا الأنسجة بوصفها علامات ذاتية تمكّن جهاز المناعة، وخاصة خلاياها التائية، من التَّعَرُّف إلى هذه الخلايا على أنها تعود للذات (ليست غريبة)، وهذه هي القدرة على التَّمييز بين الذات والغريب.

هناك مجموعتان من بروتينات معقد التوافق النسيجي: المجموعة الأولى Class I موجودة على كل خلية ذات نواة في الجسم. أما المجموعة الثانية class II، فهي موجودة فقط على الخلايا المشهورة لمولد الضد Antigen – presenting cells (إضافة إلى بروتينات المجموعة الأولى أيضاً)؛ هذه الخلايا تشمل الخلايا المبتلعة، والخلايا البائية، والخلايا الشجرية (الجدول 51-2). تستجيب الخلايا التائية السامة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي-1، وتستجيب الخلايا التائية المُساعدة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي-2.

في معظم الوقت، تكون السلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي مُشتقة من بروتينات ذاتية من خلايا الشخص ذاته. لهذا السبب، كان من المهم انقضاء الخلايا التائية في أثناء وجودها في الغدة الزعترية حتى يتم التخلّص من تلك الخلايا التي ترتبط بقوة ببروتينات الذات المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي. بهذه الطريقة، فإنَّ الخلايا التائية يتم تشيبتها فقط - خارج الأعضاء الليمفية الأولية التي تطورت فيها، وهي تتنشط إذا اجتمعت بسلسلة ببتيدية لبروتين غريب على بروتينات معقد التوافق النسيجي - مثلاً، في حالة العدوى الفيروسية أو السرطان.

تُوصف الخلايا التائية على أنَّها خلايا سامة للخلايا Cytotoxic cells أو خلايا مساعدة Helper T cells. ويُمكن تمييزها اعتماداً على العلامات التي تحملها على سطحها. الخلايا التائية السامة لها بروتين يُسمّى CD8 على سطحها، ما يجعلها خلايا CD8+. أما الخلايا المُساعدة فلهيها بروتين CD4 على سطحها، ما يجعلها خلايا CD4+.

حتى يتم تنشيط كل من هذين النوعين من الخلايا التائية يجب أن تتعرّف إلى قطع ببتيدية مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي، لكن هذين النوعين من الخلايا يُمكن تمييزهما ب: (أ) التَّعَرُّف إلى طوائف مُختلفة من معقد التوافق النسيجي التي لها توزيع خلوي مُحدّد. (ب) الأدوار المتباينة للخلايا التائية بعد أن تم تشيبتها.

### تحمل بروتينات معقد التوافق النسيجي

#### معلومات للتَّفْرِيق بين الذات والغريب

كما ناقشنا سابقاً، تُظهر معظم خلايا الفقريات بروتيناً سكرياً مُترجماً من شيفرة وراثية خاصة بمعقد التوافق النسيجي. في الإنسان، تُسمّى هذه البروتينات مولدات ضد خلايا الدم البيضاء Human leukocyte antigens. وهي تُترجم إلى بروتينات متعددة الأشكال (لأنَّ هناك أليلات كثيرة). مثلاً، بروتينات مولدات ضد خلايا الدم البيضاء تُحددها جينات ذات تباين كبير جداً، فهناك نحو 500 جين مُتغاير تمَّ تحديدها لبعض البروتينات. لهذا نادراً ما تجد شخصين يحملان المجموعة نفسها من الجينات. لهذا، فإنَّ بروتينات مولدات ضد خلايا الدم

تعرّف الخلايا الليمفية إلى مولد الضد		الجدول 51-2	
تتعرف إلى المُحدّدات الذاتية أو التي على شكل دقات لمولد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي.	تتعرف إلى المُحدّدات الذاتية أو التي على شكل دقات لمولد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي.
لا	لا	لا	لا
نعم	لا	نعم	لا
الخلايا البائية	لا ينطبق	نعم	لا
الخلايا التائية المُساعدة (CD4+)	المجموعة - 2	نعم	لا
الخلايا التائية السامة (القاتلة) (CD8+)	المجموعة - 1	نعم	لا
نوع الخلايا التي يعبر بها عن معقد التوافق النسيجي الذي تم التعرف إليه.	مجموعة مُعقد التوافق النسيجي التي تتعرف إليها.	نوع الخلايا التي يعبر بها عن معقد التوافق النسيجي الذي تم التعرف إليه.	مجموعة مُعقد التوافق النسيجي التي تتعرف إليها.

## تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المصابة بالفيروسات

إنَّ الخلايا التائية السامة المُنشَّطة تتعرف إلى "الخلايا الذاتية المتحولة"، خاصةً تلك الخلايا التي أصيبت بالفيروسات أو الخلايا السرطانية. تتعرَّف المُستقبلات الخاصة الموجودة على سطح الخلايا التائية السامة إلى السلاسل الببتيدية لمولدات الضدِّ الذاتية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يتمُّ إنتاج السلاسل الببتيدية لمولدات الضدِّ الذاتية داخل سيتوسول الخلية، ثمَّ تُضخَّ عن طريق بروتينات نقل خاصة إلى داخل الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، حيث تُصَبَّح مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. ثمَّ تكمل طريقها من خلال الغشاء البلازمي لِتتموَّضَع على سطح الخلية.

قد يكون مولد الضدِّ المنتج داخلياً "بروتيناً ذاتياً"، أو قد يكون بروتيناً لفيروس تمَّ إنتاجه في الخلية، أو بروتيناً غير طبيعي أنتجته خلية سرطانية. تستجيب الخلية التائية السامة فقط للسلاسل الببتيدية لهذه البروتينات غير العادية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يحدث تنشيط الخلايا التائية في الأعضاء الليمفية الثانوية، كما وضعنا سابقاً. في العقد الليمفية، مثلاً، تلتقي الخلايا التائية الخلايا المُشهرة لمولد الضدِّ. على وجه خاص، تقوم الخلايا الشجرية عادة بتقديم مولدات الضدِّ التي تُنشَّط الخلايا التائية السامة.

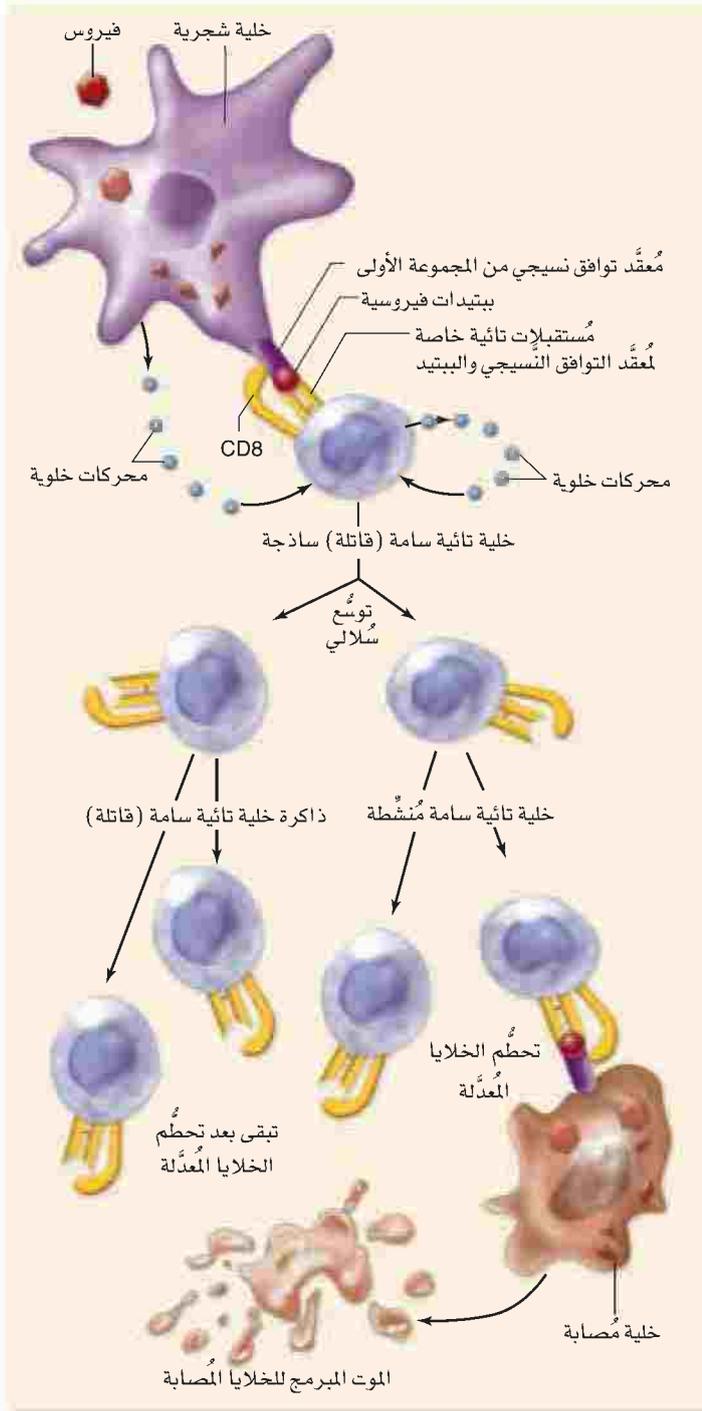
حيث إنَّ أنواع الفيروسات جميعها لا تستطيع أن تُصيب الخلايا الشجرية، فيجب على الخلايا الشجرية أن تبتلع الفيروسات أو الخلايا السرطانية، ومن ثمَّ، ومن خلال عملية تُسمَّى الإظهار التَّقاطعي، تضع سلاسل ببتيدية من الخلية السرطانية أو من الفيروس مع بروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. إنَّ ارتباط الخلايا التائية السامة من خلال ارتباط مُستقبلاتها الخاصة وبروتينات CD8 مع الخلية الشجرية يحثُّ التَّوسُّع السلالي للخلايا التائية السامة، لإنتاج عدد كبير من الخلايا التائية السامة المُنشَّطة 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 النسيجي - 1 (الشكل 51-10).

يتمُّ حتَّ الموت المُبرمج للخلية الهدف بطريقة تُشبه الآلية التي تستعملها القاتلات الطبيعية؛ فالخلية التائية السامة تُفرز بروتينات ثابتة تعمل على إحداث ثقوب في غشاء الخلية المصابة؛ وتدخل الأنزيمات الخاصة التي تُسبب بدورها الموت الخلوي للخلية الهدف.

## تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات ذات وزن جزيئي خفيف تُسمَّى المحركات الخلية **Cytokines**. هناك أنواع عدة من المحركات الخلية أصبحت معروفة، مُعظمها، وليس كلُّها تُفرزها الخلايا التائية المُساعدة. ترتبط هذه المحركات الخلية بمُستقبلات خاصة على أغشية كثير من الخلايا الأخرى، وبشكل خاص، ولكن غير حصري، خلايا الجهاز المناعي. عند ارتباطها، تبدأ مسارات ترميز في هذه الخلايا لتنشيطها وحثها على التَّمَايز.

لأنَّ المحركات الخلية ذات فعالية كبيرة جداً، يتمُّ إفرازها عادةً بكميات قليلة جداً، مع عدد قليل من الاستثناءات، بحيث لا ترتبط إلا مع الخلايا المجاورة فقط. إنَّ الإنتروكين - 1 هو الاستثناء؛ لأنه ينقل إلى أماكن بعيدة، ويصل إلى غدة تحت المهاد لِحثَّ استجابة الحمى. هناك أنواع من الخلايا التائية المُساعدة تُفرز محركات خلية خاصة لمُختلف مُستقبلات الخلايا، لكن الخلايا التائية المُساعدة، والمحركات الخلية التي تُفرزها لها الدور الأكبر في تحديد إن كانت الاستجابة المناعية ستكون خلوية أم سائلة.



الشكل 51-9

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تحتَّ الموت المبرمج لخلايا "الذات المُتغيرة". يتمُّ تنشيط الخلايا التائية السامة إذا تعرَّفت مُستقبلات خلايا تائية إلى ببتيدات غريبة مُرتبطة مع مُعقد التوافق النسيجي الذاتي - 1 على الخلايا الشجرية الموجودة داخل الأعضاء الليمفية الثانوية. ينتج عن هذا التنشيط نشوء سلالة من الخلايا السامة النشطة وخلايا الذاكرة. تحتَّ السلالة الجديدة من الخلايا التائية السامة على الموت المبرمج لأي خلية (خارج نطاق الأعضاء الليمفية الثانوية) تُظهر على سطحها الببتيدات الغريبة المُرتبطة بمُعقد التوافق النسيجي - 1 نفسها. وهذه غالباً خلايا تكون مُصابة بالفيروسات، أو أنها خلية سرطانية.

الذاكرة المُساعدة، وجميعها تمتلك مُستقبلات مولد ضد مُتشابهة. مُعظم الخلايا الفاعلة تُعادر العضو الليمفي، وتسير في مجرى الدّم 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، فإنّ مستقبلات مولدات الضد عند كثير من الخلايا التائية يُمكن أن ترتبط بروابط ضعيفة مع هذه المُعقدات. وهذا ببساطة حالة التفاعلية المتقاطعة. إنّ شكل بروتينات معقد التوافق النسيجي غير الذاتي يُشبه بما يكفي بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتي المُرتبط مع السلاسل الببتيدية. النتيجة أنّ الخلايا التائية ترتبط بخلايا الأنسجة الغريبة.

مع أنّ التفاعل بين مستقبلات الخلايا التائية وببتيدات بروتينات معقد التوافق النسيجي ضعيفة نسبياً إلا أنّ ارتباطات كثيرة تحدث بين خلية تائية واحدة وخلية مزروعة واحدة بسبب الكثافة الكبيرة لبروتينات معقد التوافق النسيجي الموجودة على سطوح الخلايا. وهذا يُشجّع تنشيط الخلايا التائية لمهاجمة النسيج المزروع.

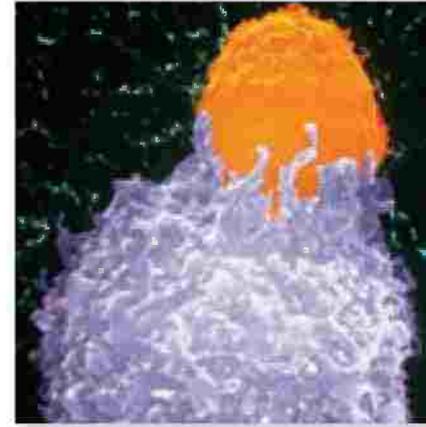
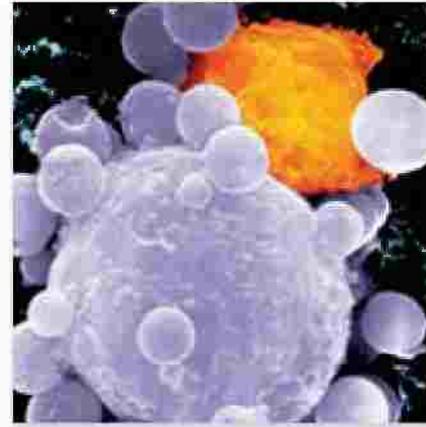
وبسبب الأساس الوراثي لبروتينات معقد التوافق النسيجي، كلما كان الأشخاص أقرب وراثياً، قلّ تنوع بروتينات معقد التوافق النسيجي بينهما، وهذا يُعطي احتمالاً أكبر لأن يتحمل جسم أحدهم أنسجةً مزروعة من الآخر. نتيجة لذلك، يتم عادة الاستعانة بالأقرب للتبرع بالكلى لمرضى قريب، ويُجرى فحص مُطابقة أنسجة لمعرفة مدى مُطابقة الأنسجة بين الشخصين.

تستعمل أدوية عدة لتثبيط جهاز المناعة وكبحه؛ كي لا يرفض الأعضاء المزروعة؛ ومُعظم الأشخاص الذين يُنقل لهم أعضاء من أشخاص أُسجتهم غير مُطابقة يتناولون باستمرار بعض هذه الأدوية بقية حياتهم. من الأدوية الفعّالة المعروفة في هذا المجال السيكلوسبورين الذي يمنع تنشيط الخلايا الليمفية.

## تُفرز أنواع عدة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيطوكاينات)

إضافة إلى الخلايا التائية المُساعدة، هناك أنواع خلايا عدة أُخرى تُفرز المحركات الخلوية، ولكن بنظام دقيق. فمثلاً، الخلايا المبتلعة التي تُنشط بابتلاع مولد الضد أو ارتباطها ببعض مكونات البكتيريا تُفرز محركات خلوية مثل الإنترلوكين-2، الذي يُمكن أن يرتبط بالخلايا التائية المُساعدة لرفع مستوى نشاطها. وقد تُفرز الخلايا المبتلعة أيضاً محركات خلوية أُخرى، مثل عامل النخر السرطاني الذي يرتبط بالأوعية الدّموية لحث توسعتها محلياً أو على نطاق واسع.

تستجيب الخلايا التائية لببتيدات من مولدات ضد غريبة ظاهرة على بروتينات معقد التوافق النسيجي. تحث الخلايا التائية السامة المُنشطة عملية الموت المبرمج لخلايا الذات المُتحولة، مثل الخلايا السرطانية، والخلايا المُصابة بالفيروسات، أما الخلايا التائية المُساعدة فتُفرز محركات خلوية تحث على الاستجابة المناعية الخلوية أو السائلة.



ب.

أ.

الشكل 51-10

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تقضي على الخلايا السرطانية. أ. خلية تائية سامة (باللون البرتقالي) تُصادف خلية سرطانية (باللون الأرجواني). ب. تتعرّف الخلية التائية إلى الخلية السرطانية "الذاتية المُتحولة"، فتحدث عملية الموت المبرمج للخلية السرطانية.

تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمولدات الضد الخارجية التي وصلت إلى خلية إظهار مولد الضد. تكتسب الخلايا المبتلعة أو الخلية الشجرية مولدات الضد عن طريق الابتلاع أو الإدخال الخلوي، أما الخلايا البائية فعن طريق الابتلاع الخلوي المعتمد على المُستقبلات. عندما تدخل مولدات الضد هذه إلى الخلية، فإنّها تتحلل بالأحماض العالية للجسيم المبتلع / الجسم الحال. ثم ترتبط سلاسل ببتيدية من مولد الضد هذا مع بروتينات معقد التوافق النسيجي - 2 في بعض الجسيمات المبتلعة، ثم تُحمل هذه السلاسل الببتيدية وبروتينات معقد التوافق النسيجي - 2 المُرتبطة بها، ويتم إظهارها على سطح الخلية المشهورة لمولد الضد. تُقابل الخلايا التائية المُساعدة هذه الخلايا المشهورة لمولد الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وترتبط بها. يرتبط أيضاً البروتين CD4 للتائية أيضاً بمناطق خاصة من بروتينات معقد التوافق النسيجي - 2.

تُظهر الخلايا التائية المُساعدة الساذجة بروتيناً يُسمى CD28 الذي يجب أن يرتبط مع بروتين يسمى B7 إذا كانت الخلية التائية يجب أن تُنشط. يوجد البروتين B7 فقط على الخلايا المشهورة لمولد الضد، ويكون تركيزه أكبر ما يُمكن عند الخلايا الشجرية. يضمن هذا المُتطلب أنّ الخلية التائية المُساعدة تُنشط عند الحاجة فقط؛ وهذا التّظيم الدقيق ضروري بسبب الفاعلية الشديدة للمحركات الخلوية التي تُفرزها.

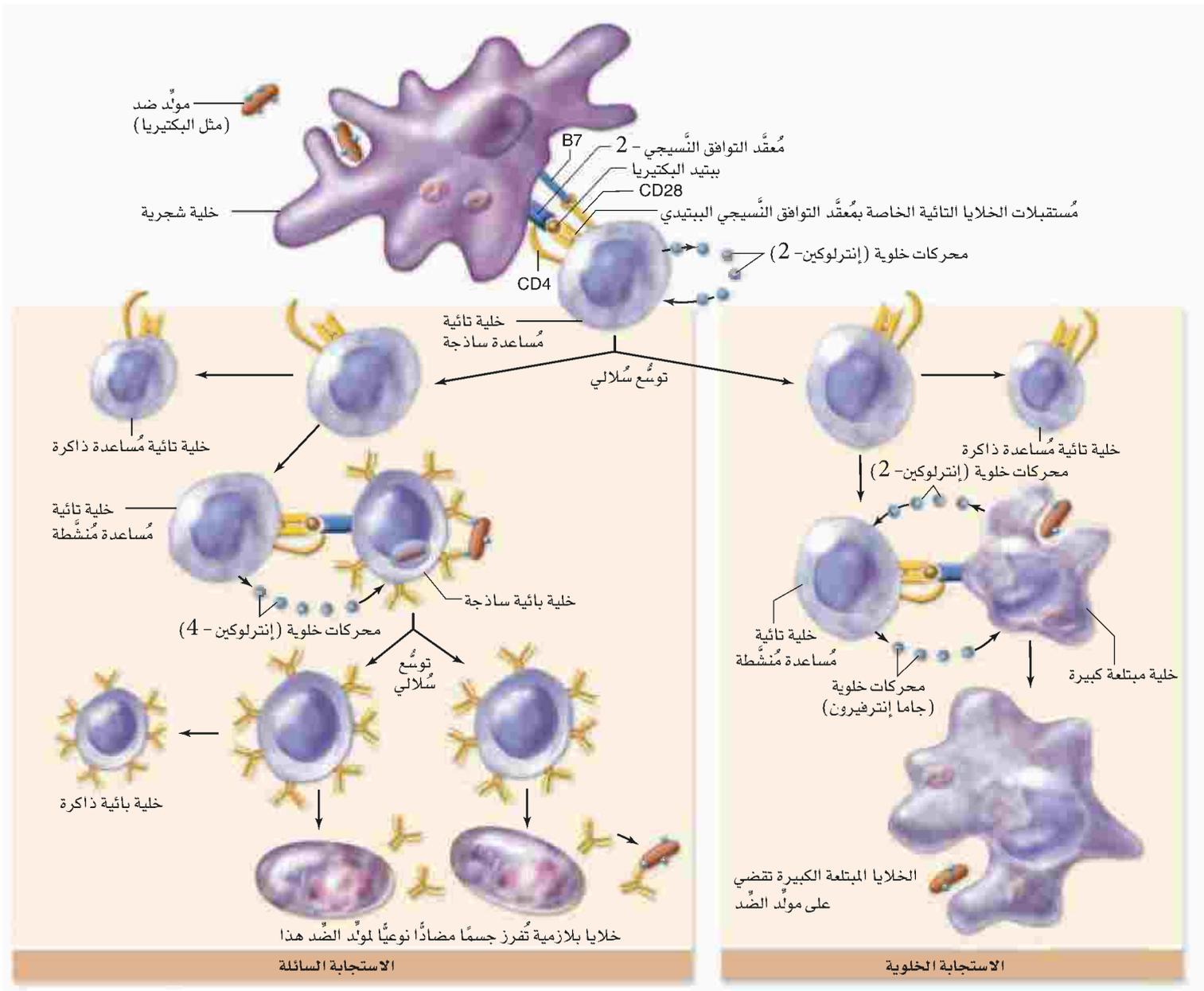
وكما هو الحال مع الخلايا التائية السامة، فإن الخلية التائية المُساعدة النشطة تنقسم لتُعطي سلالة من الخلايا التائية المُساعدة بما فيها الخلايا الفاعلة وخلايا

## الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

5-51

البائية الساذجة في الأعضاء الليمفية الثانوية مولدات الضد. عندما يرتبط جزيء البروتين الكروي المناعي على الخلية البائية مع مُحدّد ما لمولد الضد، وتستقبل الخلية البائية إشارات أُخرى ضرورية، خاصة المحركات الخلوية التي تُفرزها

إنّ مستقبلات الخلية البائية لمولدات الضد جزيئات كروية مناعية موجودة بوصفها بروتيناً مُتكاملاً على الغشاء البلازمي. كما ذكرنا سابقاً، تحمل كل خلية بائية نحو مئة ألف بروتين كروي مناعي مُطابقة النوعية لمُحدّد ما لمولد الضد. تُقابل الخلايا



الشكل 51-11

تُفرز الخلايا التائية المساعدة محركات خلوية لحث استجابة المناعة الخلوية أو السائلة. تُنشط الخلايا التائية المساعدة الساذجة أولاً عن طريق مُستقبلات خلايا تائية مُرتبطة مع ببتيدات غريبة ظاهرة على الخلايا الشجرية. ينتج عن هذا التَّشْطِيق توسُّع سلالة هذه الخلايا وتمايزها إلى خلايا ذاكرة، وخلايا تائية مساعدة نشطة. تحث الخلايا التائية المساعدة الاستجابة المناعية السائلة، عندما تلاحظ مؤد الضد نفسه ظاهراً على الخلايا البائية. المحركات الخلوية مثل إنترلوكين-4 المفرز من الخلايا التائية المساعدة تُنشط الخلايا البائية، منتجة خلايا ذاكرة، وخلايا بلازمية تُفرز الأجسام المُضادة ضد مؤد الضد. الخلايا التائية المساعدة تُفرز أيضاً جاما-إنترفيرون الذي يحث الخلايا ذات العلاقة بالاستجابة الخلوية، مثل الخلايا المبتلعة الكبيرة كما ترى هنا. تُفرز المبتلعة الكبيرة محركات خلوية أخرى تحث الخلايا التائية المساعدة.

عندما تقوم البروتينات الكروية المناعية بتغليف مؤد الضد، فإنَّ عمليات خلوية أخرى يُمكن أن تُفعل للتخلص من مؤد الضد. إنَّ المناعة لكوليرا الطيور التي لاحظها العالمُ باستور في الدجاج نتجت عن مثل هذه الأجسام المُضادة، وللوجود المُستمر لسلسلة الخلايا البائية التي أنتجت.

### يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق متغيرة وأخرى ثابتة

يتكون كلُّ جزيء كروي مناعي من سلسلتين قصيرتين مُتساويتين تُسمَّيان السلاسل الخفيفة Light chains وسلسلتين ببتيديتين أطول يُطلق عليهما السلاسل

الخلايا التائية المساعدة، فإنَّ الخلية البائية تُصبح نشطة، وتبدأ في الانقسام والتحول إلى خلايا بلازمية وخلايا ذاكرة (الشكل 51-11).

كلُّ خلية بائية بلازمية هي مصنع مُصغَّر لإنتاج الأجسام المُضادة ذات النوعية المُحددة 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 لمؤد الضد أينما قابلته في الجسم. يُمكن أن يكون لمؤد الضد الواحد أصناف عدة من المُحدِّدات. لهذا، فإنَّ خلية بائية مُختلفة تتعرف إلى مُحدِّد مُختلف لمؤد الضد نفسه.

المناعي ترتيبين مختلفين، أُطلق عليهما كابا ( $\kappa$ ) ولامدا ( $\lambda$ )، ولهما تقريباً الوظيفة نفسها. أما المنطقة الثابتة من السلسلة الثقيلة فتتألف من خمسة أنظمة مختلفة في الترتيب، أُطلق عليها ميو ( $\mu$ )، ودلتا ( $\delta$ )، وجاما ( $\gamma$ )، وألفا ( $\alpha$ )، وإبسولون ( $\epsilon$ ). عندما يرتبط كل من هذه السلاسل الثقيلة الخمس مع أي من النوعين من السلاسل الخفيفة، ينشأ نوع معين من البروتينات الكروية المناعية،  $IgE$ ،  $IgA$ ،  $IgG$ ،  $IgD$ ،  $IgM$ ، على التوالي.

### ارتباط الجسم مع مولد الضد

الأقسام المتغيرة للسلاسل الثقيلة والخفيفة تتشبي معاً، وتُشكل ما يُشبه الشق، وهو موقع ارتباط مولد الضد **Antigen binding site** (الشكل 12-51). إن حجم موقع ارتباط مولد الضد وشكله، والأحماض الأمينية التي تغطي السطح، تُحدّد نوعية كل بروتين كروي مناعي لمُحدّد مولد الضد.

ولأن كل بروتين كروي مناعي مكوّن من نصفين متماثلين، فإن كل بروتين كروي مناعي يستطيع الارتباط مع مُحددين متماثلين، إما على مولد الضد نفسه، أو على مولدَي ضدّ. تسمح هذه القدرة على الارتباط مع مُحددين بتكوين مُعدّات الضد-مولد الضد (الشكل 12-51 أ).

الثقيلة **Heavy chains** (الشكل 12-51). ترتبط السلاسل الأربعة في الجزيء الكروي المناعي ببعضها بروابط كبريتية ثنائية تُشكّل الحرف  $Y$  باللغة الإنجليزية (الشكل 12-51 أ). كل "ذراع" من الجزيء يُطلق عليه منطقة  $Fab$ ، في حين يُسمّى "الجذع الرئيس" للجزيء المنطقة الثابتة  $F_c$  (الشكل 12-51 ب).

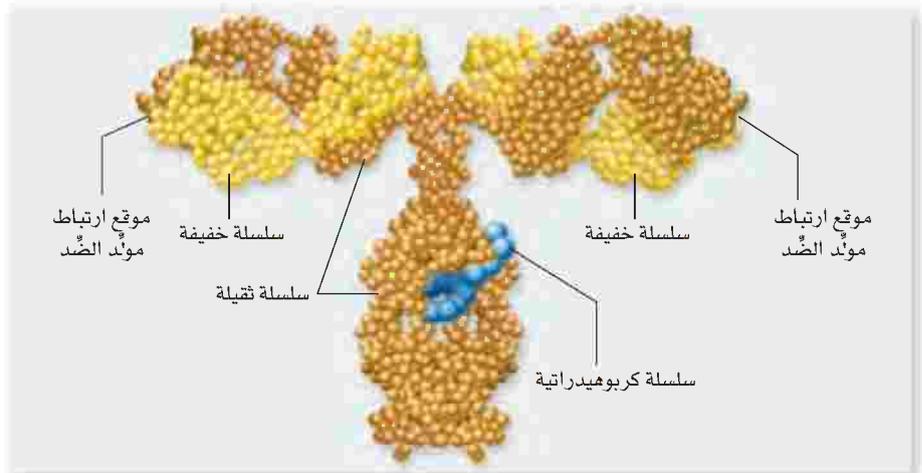
### نوعية الأجسام المضادة: المنطقة المتغيرة

عند مقارنة ترتيب الأحماض الأمينية لبروتينات كروية عدة مناعية مختلفة، ظهر أن تخصّص أو تميّز البروتين الكروي المناعي لمُحدّد ما لمولد الضد يكمن في ترتيب الأحماض الأمينية الطرفية في المنطقة المتغيرة. هذا النصف من المنطقة المتغيرة يحتوي تعاقباً للأحماض الأمينية يختلف من بروتين كروي مناعي إلى آخر، لذلك أُطلق عليه **المنطقة المتغيرة Variable region**. السلاسل الخفيفة والثقيلة في هذه المنطقة لها منطقة متغيرة.

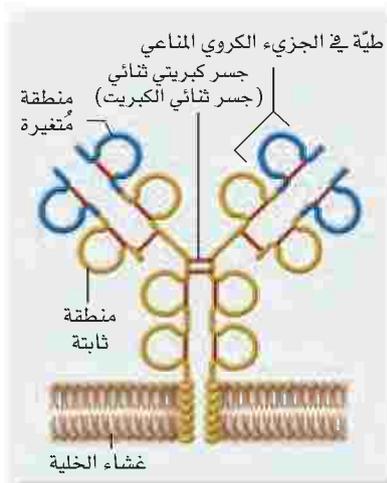
إن ترتيب باقي الأحماض الأمينية في الجزيء الكروي المناعي ثابت نسبياً بين جزيء وآخر، لهذا يُطلق على هذه المنطقة **المنطقة الثابتة Constant region** (الشكل 12-51 ج). السلاسل الخفيفة والثقيلة لها مناطق ثابتة. يُظهر التحليل الدقيق أن للمنطقة الثابتة للسلسلة الخفيفة للجزيء الكروي

الشكل 12-51

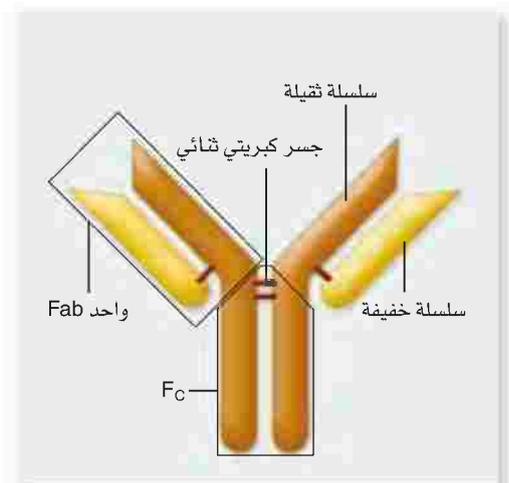
شكل الجزيء الكروي المناعي. أ. في هذا التمثيل الجزيئي للجزيء الكروي المناعي، كل حمض أميني في البروتين مُمثل بكرة صغيرة. يتألف الجزيء من سلسلتين ثقيلتين (اللون البني) وسلسلتين خفيفتين (اللون الأصفر). تلتف السلاسل الأربع على بعضها لتُغطي الشكل  $Y$ ، بحيث تكون هناك منطقتان متماثلتان للتعرف إلى مولد الضد 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) كمصي. النصفان المُتشابهان للجزيء مُرتبطان بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر) كما ترتبط السلسلة الخفيفة بالثقيلة لكل نصف. ج. يظهر هنا الجزيء الكروي المناعي بوصفه بروتيناً غشائياً. هذا التقليد يُلقي الضوء على تركيب المجال للسلاسل الثقيلة والخفيفة. كل سلسلة مُرتبة على شكل مجالات متتالية، طول كل منها نحو 110 أحماض أمينية، وتتضمن ما يُسمّى طية الجزيء الكروي المناعي. مجالات الطي هذه مُمثلة على شكل حلقات. الشكل الكروي لهذا المجال يتمّ المُحافظة عليه بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر). النهايات الأمينية لكل قطعة  $Fab$  هي قسم مُتغير (أزرق) وهي التي ترتبط بالمُحدّد، أما باقي الجزء فهو القسم الثابت.



أ.



ب.



ج.

## وظائف مجموعات الأجسام المضادة: القسم الثابت

مع أن نوعية كل بروتين كروي مناعي يُحددها القسم المتغير، إلا أن وظيفة الجزيء الكروي المناعي تعتمد على مجموعته التي تحدها 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 بمولّد ضدّ عن طريق منطقة الارتباط بمولّد الضدّ، فإنّ خلية أخرى، كالخلية المبتلعة، يُمكن أن تقترب من مولّد الضدّ بالارتباط بمنطقة ( $F_c$ ) للجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-13 ج). يُمكن أن يُنشّط هذا الارتباط بين معقد الجسم المضاد ومولّد الضدّ بمستقبلات  $F_c$ ، هذه الخلايا أيضاً. بهذه الطريقة، فإنّ بروتيناً كروياً مناعياً خاصاً يُمكن أن يحثّ الارتباط غير النوعي للخلايا مع مولّد الضدّ، ما ينتج عنه التخلّص من مولّد الضدّ.

## المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مختلفة

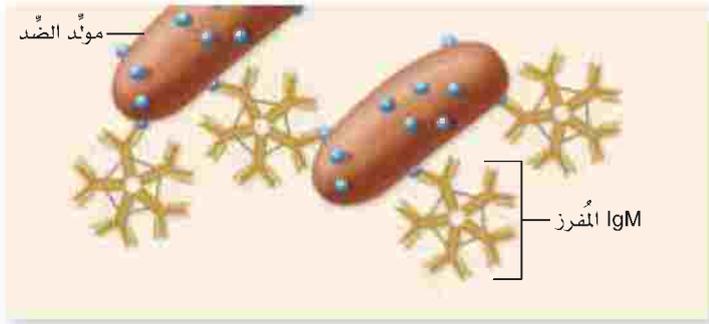
صُنّفت المجموعات الخمس من الأجسام المضادة وفق ترتيب الأحماض الأمينية في القسم الثابت من السلاسل الثقيلة. لكل من هذه المجموعات الخمس طريقة مختلفة لحماية المخلوق. إنّ صفات هذه المجموعات المختلفة تم تلخيصها في الجدول (51-3) وسيتم شرحها فيما يأتي.

تذكر أنّ الأجسام المضادة لا تقتل الأجسام المهاجمة مباشرة، لكنها، تسبب في تحطيمها، والتخلّص منها بالتأشير عليها لقتلها من قبل خلايا أخرى غير مُتخصصة، أو من خلال تنشيط النظام المتمم.

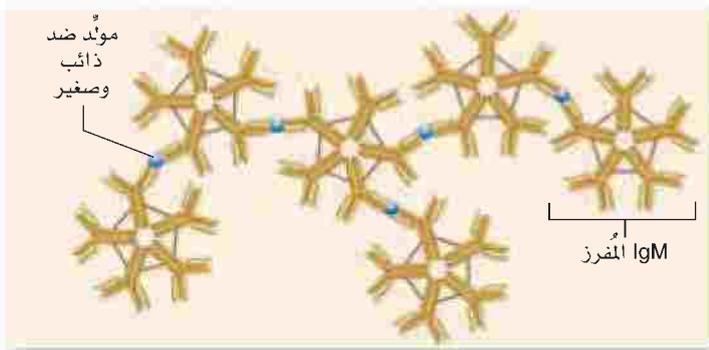
يعمل الجسم المضاد **IgM** بوصفه مستقبلاً على سطوح الخلايا البائية الساذجة جميعها، وهو أول نوع من الأجسام المضادة يتم إفرازه خلال الاستجابة المناعية. ومع أنّ الجسم المضاد **IgM** على غشاء الخلايا البائية على شكل أحادي، إلا أنّه يتم إفرازه على شكل خماسي (مكوّن من خمس وحدات) ووزنها نحو 900,000 كيلو دالتون. إنّ حجمها الكبير يحدّد وجودها في الجهاز الدوري فقط، ولكن شكلها الخماسي يعني أنّها فعالة جداً في تفعيل تخثر مولّدات الضدّ كبيرة الحجم (الشكل 51-13 أ) وترسيب مولّدات الضدّ الذاتية (الشكل 51-13 ب). إنّ ارتباط الجسم المضاد **IgM** بمولّد الضدّ يُنشّط أيضاً بروتينات النظام المتمم التي يُسبب إطلاقها ارتباط بعض بروتينات المتمم بمنطقة  $F_c$  على جزيء **IgM**.

يوجد الجسم المضاد **IgD** أيضاً مع الجسم المضاد **IgM**، على سطح الخلايا التائية غير الناضجة الساذجة. يُمكن أن تُنشّط هذه البائيات بالارتباط العرضي بين جزيئين من **IgD**، مع أنّه في الظروف العادية لا تُفرز هذه الخلايا هذه المجموعة من الأجسام المضادة، عند تنشيط الخلايا البائية، يزول الجسم المضاد **IgD** من على سطحها. ولا تزال الوظائف الأخرى للضد **IgD** غير مفهومة جيداً.

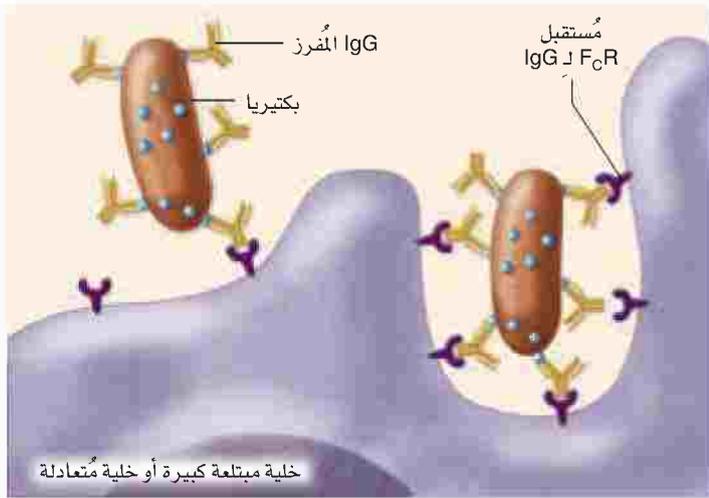
**الجسم المضاد IgG** هو الجسم المضاد الرئيس الموجود في الدّم ومُعظم الأنسجة، ويشكل ما نسبته 75% من الأجسام المضادة في بلازما الدّم. إنه الجسم المضاد الأكثر شيوعاً الذي تُنتجه الخلايا في الاستجابة المناعية الثانوية (عند التعرّض لمولّد الضدّ مرة ثانية). يُمكن أن يرتبط الجسم المضاد **IgG** مع مولّد الضدّ بكميات كبيرة، تجعل مولّد الضدّ- الفيروس، أو البكتيريا، أو سموم البكتيريا- يبدو مشلولاً، أي إنه لا يستطيع الارتباط نهائياً مع العائل. للخلايا المبتلعة والمُعادلة مُستقبلات  $F_c$  ترتبط بالجسم المضاد **IgG** المرتبط بمولّد الضدّ، وبهذه الطريقة فإنّ ارتباط **IgG** أو تغليف مولّد الضدّ يُسرّع عملية إزالة مولّدات الضدّ بالبلعمة.



أ.



ب.



ج.

## الشكل 51-13

ارتباط الجسم المضاد بمولّد الضدّ قد يُسبب التخثر، أو الترسيب، أو معادلة مولّد الضدّ. أ. ارتباط الجسم المضاد **IgM** المُفرز مع مولّد ضدي كبير يؤدي إلى تراكم مولّد الضدّ أو تخثره. ب. ارتباط الجسم المضاد **IgM** المُفرز بمولّدات ضد صغيرة ذائبة يؤدي إلى ترسيبها. ارتباط الجسم المضاد **IgG** أيضاً يُخثر، ويرسب مولّد الضدّ بسبب تركيزه الكبير، الذي يصل إلى 75% في البلازما. لكن **IgG** لا يرسب بكفاءة **IgM** نفسها؛ لأن الأخير خماسي الشكل. ج. الجسم المضاد **IgG** المُفرز يُسبب معادلة، أو يغلف، مولّد الضدّ، ويثبط عملية ارتباطه مع العائل. الخلايا المبتلعة الكبيرة والخلايا المُعادلة التي تمتلك مُستقبلات  $F_c$  للجسم المضاد **IgG** يُمكنها الارتباط بمُعقد الجسم المضاد - مولّد الضدّ، ومن ثم ابتلاعه والتخلّص منه.

(الشكل 51-13 ج). الجسم المضاد IgG مهم في إعطاء المناعة السلبية للجنين؛ لأنه يستطيع الانتقال من الأم إلى الجنين عن طريق المشيمة. أخيراً، يستطيع IgG أيضاً تنشيط بروتينات النظام المتمم، ولكن ليس بكفاءة الجسم المضاد IgM، للتخلص من مسببات المرض.

**الجسم المضاد IgA** هو الجسم المضاد الرئيس في الإفرازات الخارجية، مثل اللعاب، والدموع، والمخاط الذي يُبطن ممرات الجهاز الهضمي، وممرات الهواء في الجهاز التنفسي، والممرات البولية التناسلية. يؤدي الجسم المضاد IgA دوراً رئيساً في حماية هذه السطوح؛ وهو عادة يُفرز على شكل ثنائي (مكون من جزأين). تُفرز الخلايا الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية، الواقعة تحت سطح المخاطية، الجسم المضاد IgA الذي يخترق الخلايا الطلائية إلى الممرات؛ حيث يرتبط ويشل مولدات الضد. إضافة إلى ذلك، فإن أي مُسبب للمرض يخترق السطوح المخاطية سوف يرتبط بالجسم المضاد IgA لأن هناك خلايا تُفرزه في الجيوب تحت هذه السطوح. ويستطيع الجسم المضاد IgA؛ المرتبط بمولد الضد أن يخترق بين الخلايا الطلائية إلى جوف الممرات، حاملاً معه مولد الضد المُسبب للمرض، الذي سيتمُّ التَّخلص منه بالاستجابة المناعية اللانوعية. يُعطي الجسم المضاد IgA مناعة سلبية للطفل الرضيع؛ لأن الأم تُفرزه مع الحليب.

يوجد **الجسم المضاد IgE** بتركيز قليل في بلازما الدَّم. وعند إفرازه، يرتبط معظمه بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية التي تتعرف إلى منطقة Fc من هذا الجسم المضاد. وكما سيُتضح لاحقاً، فإن ارتباط بعض مولدات الضد غير الضارة مع جزيء IgE المرتبط مع الخلايا الصارية، والخلايا القاعدية يُنتج عنه أعراض الحساسية، مثل سيلان الأنف، وحكة العينين، والحمى. يتمُّ إفراز الجسم المضاد IgE في العادة استجابة للعدوى بالديدان الطفيلية. في هذه الحالة، يرتبط الجسم المضاد IgE المُفرز مع المُحدِّد على الديدان، ثم تتم ملاحظته من قبل مستقبلات Fc على الخلايا الحمضية. تقتل الخلايا الحمضية عادةً الديدان بإفراز أنزيمات هاضمة تدخل من خلال ثقوب صغيرة يتمُّ إحداثها في سطح الدودة.

## يُعزى سبب تنوع 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 مولد الضد. ومع أنَّ الشخص على الأغلب ليس لديه أجسام مضادة مُخصَّصة لمحددات مولدات الضد جميعها، إلا أنه من المُؤكد أنَّ الأجسام المضادة ستتعرف إلى بعض المُحدِّدات، وهذا كلُّ ما يلزم لإنتاج استجابة مناعية ذات فعالية.

كيف تمكَّنت الفقريات من إنتاج هذا التنوع الكبير من القدرة على التعرّف إلى مولدات الضد؟

يُكمن الجواب في المادة الوراثية غير العادية للأقسام المُتغيرة من الأجسام المضادة. هذا القسم من كلِّ سلسلة في الجزيء الكروي المناعي ليس مُرمزاً بشيفرة وراثية واحدة فقط على جزيء DNA ولكن يتمُّ تجميع الرمز الوراثي بدمج قطعتين أو ثلاث قطع منفصلة من جزيء DNA مع بعضها لصنع القسم المُتغير من الجسم المضاد. تُسمَّى هذه العملية إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA **rearrangement** وهي تُشبه عملية العبور التي تحدث في الانقسام الخلوي الاختزالي (انظر الفصل الـ 11) مع فرقين رئيسيين: إنَّ إعادة الترتيب تحدث بين موقعين جينيين على الكروموسوم نفسه، وإنَّ العملية محددة ونوعية للموقع.

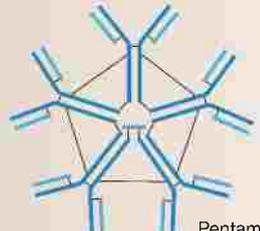
تحدث إعادة ترتيب DNA عند تطور مولدات الخلايا البائية في نخاع العظم. بعد إعادة الترتيب تُنتج عملية النسخ RNA الرسول الذي تتمُّ ترجمته إلى سلاسل ثقيلة أو خفيفة للجزيء الكروي المناعي اعتماداً على الموقع الجيني الذي تمَّ نسخه.

تحتوي الخلايا على نسختين متشابهتين من الكروموسوم، لكن إعادة ترتيب DNA تحدث لكلِّ من السلاسل الثقيلة والخفيفة على أحد الكروموسومين فقط، بعملية تُسمَّى الاستثناء الأليلي *Allelic exclusion*. لهذا، فإنَّ كلَّ خلية بائية تنتج نوعاً واحداً 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، سُمِّيت القطع *V segments*، متبوعة بمجموعة أخرى مكونة من 30 قطعة أصغر سُمِّيت القطع *D segments* وأخيراً بمجموعة مكونة من 6 قطع صغيرة، سُمِّيت القطع *J segments*. كلُّ قطع *V* متقاربة في الحجم لكن لكلِّ منها تسلسل قواعد مُختلف. لهذا، فهي تُشفر مجموعة مُختلفة من الأحماض الأمينية، والوضع مُشابه بالنسبة إلى القطع *D* والقطع *J*.

إنَّ أول إعادة ترتيب للمادة الوراثية خلال تطور الخلية البائية هو حدت مُحدِّد ونوعي للموقع؛ حيث يجمع بين قطعة من *D* وأخرى من *J* (الشكل 51-14). إنَّ إعادة ترتيب القواعد بين هذين الموقعين على الكروموسوم نفسه يُنتج عنه حذف لقطعة

المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية	الجدول 3-51
المجموعة	المجموعة
الوظيفة	الوظيفة
أول جسم مضاد يتمُّ إفرازه خلال الاستجابة المناعية الأولية، تحفز التَّخثر والتَّرسيب وتنشط نظام البروتينات المُتمة.	<b>IgM خماسي</b>  Pentamer
يوجد فقط على سطوح الخلايا البائية؛ يعمل بوصفه مستقبلاً لمولد الضد.	<b>IgD أحادي</b>  Monomer
الجسم المضاد الرئيس الذي يُفرز في الاستجابة المناعية الثانوية؛ يُعادل مولدات الضد، ويحث على ابتلاعها، ويُنشِّط نظام البروتينات المُتمة.	<b>IgG أحادي</b>  Monomer
الأكثر شيوعاً من الأجسام المضادة في إفرازات الجسم؛ توجد الخلايا البلازمية التي تُفرز هذا الجسم المضاد بكثافة في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية.	<b>IgA ثنائي</b>  Dimer
يرتبط Fc بالخلايا الصارية والقاعدية؛ ارتباط المواد المُسببة للحساسية مع المناطق المُتغيرة يحث إطلاق الوسائط الكيميائية، التي تحث تفاعلات الحساسية.	<b>IgE أحادي</b>  Monomer

مع بعضها، ما ينتج عنه تغيير مكان بداية قراءة الشيفرة الوراثية. وأخيراً، فإنّ الخلية البائية يُمكن أن ينتهي بها المطاف بإظهار أي سلسلة ثقيلة متغيرة، مع أي سلسلة خفيفة متغيرة خلال تطورها. ومع أخذ كل ذلك في الحسبان، فإننا يُمكن أن نحصل على  $10^{10}$  احتمال مختلف لتشكيل القسم المتغير من الجسم المضاد.

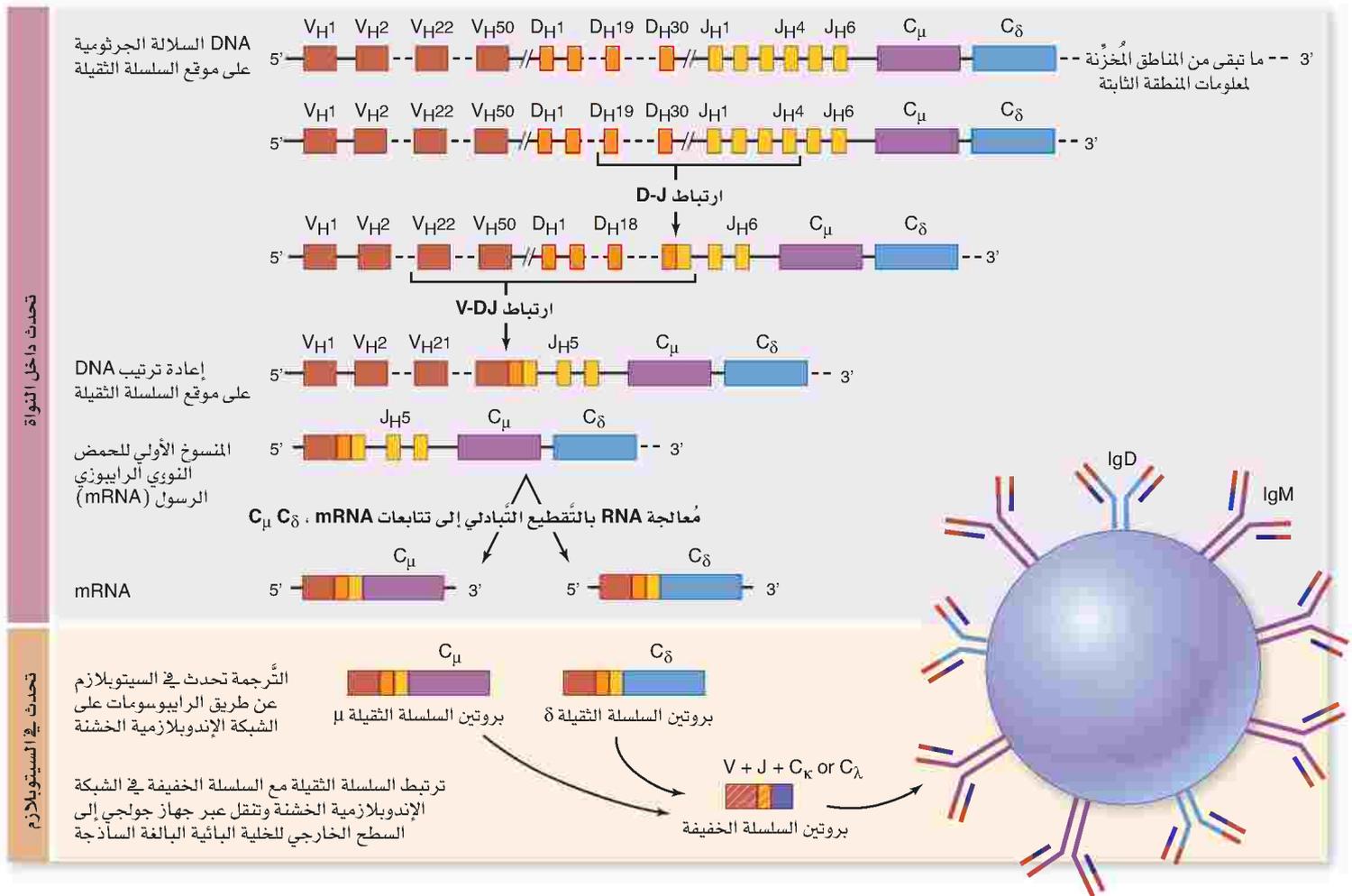
### النسخ والترجمة

بعد انتهاء إعادة ترتيب DNA الذي يشفر القسم المتغير من الجسم المضاد، يتم عمل نسخ mRNA غير ناضجة مع نهايات 5' تبدأ بالقطع المتغيرة المعاد ترتيبها، وتنتهي بالقسم الثابت. بمعنى آخر، فإن نسخ mRNA للسلاسل الثقيلة تبدأ من بداية القطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر خلال القطع التي تحمل الشيفرة (الإكسون) ميو وإسولون اللتين تشفران القسم الثابت من الجسم المضاد (الشكل 51-14).

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. ويظهر أنّ أي قطعة من كل من D، V، و J، اختارتها الخلية هو حدث عشوائي تمامًا.

ولأن هناك تشكيلات عدة من D، V، و J يمكن تكوينها، فيمكن أن نحسب الاحتمالات المُمكنة بنحو 9000 احتمال مُختلف لتكوين السلسلة الثقيلة للقسم المتغير من الجسم المضاد. والوضع ذاته يحدث بالنسبة إلى السلسلة الخفيفة من القسم المتغير، باستثناء أنّ كل سلسلة خفيفة مُتغيرة يشفرها قطعة من V وأخرى من J فقط.

هناك عمليات أخرى تُسهم في زيادة تنوع القسم المتغير من الجسم المضاد. عندما ترتبط قطع DNA مع بعضها، فإن قواعد نيتروجينية عدة يُمكن أن تُحذف أو تُضاف من أطراف كل قطعة، وهذا يتبعه غالبًا ارتباط غير دقيق لحد ما للقطع



الشكل 51-14

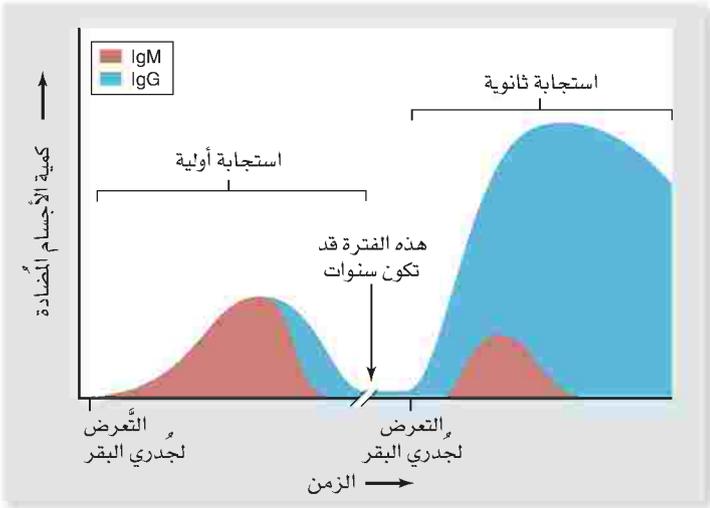
الجزيئات الكروية المناعية يُشفر لها بإعادة ترتيب قطع من DNA. الجزء الكروي المناعي هو بروتين له شيفرة وراثية في قطع عدة من DNA: قطعة مُتغيرة (V)، وقطعة للتنوع (D)، وقطعة الوصل (J) والقسم الثابت. يتم ربط هذه القطع بدقة متناهية لـ DNA المُعاد ترتيبه خلال عملية تطور الخلايا في نخاع العظم. تتضمن العملية أولاً ربط قطعة D بقطعة J، ثم تُضاف القطعة الثنائية DJ مع القطعة V. ستختار خلايا أخرى قطعاً أخرى من D، V، و J، ما يُسهم في تنوع الاستجابات المناعية النوعية. تبدأ نسخ mRNA الأولية بالقطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر حتى القسم الثابت من المنطقة المشفرة (إكسون). تُزال القطع الأخيرة الزائدة من J خلال عملية إعادة ترتيب RNA الأولي، التي يتم فيها جمع القسم المتغير مع أي من السلاسل μ أو δ الثابتة. تترجم هذه المُستسخات في الرايوسومات على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة لإنتاج السلاسل الببتيدية الثقيلة التي ترتبط مع السلاسل الخفيفة (والمشفرة بـ J، V، و C) في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه البروتينات إلى سطح الخلية، ليتم عرض كل IgM (القسم الثابت μ) و IgD (القسم الثابت δ) على الخلية البائية البالغة الساذجة، وكل منهما له القسم المتغير نفسه، ولهذا فلهما التنوعية لمولّد الضد نفسها.

## الاستجابة الثانوية لمولد ضد ما فعالة

### أكثر من الاستجابة الأولية

عندما يدخل مولد ضد معين للجسم، فإنه يجب أن يُقابل، بمحض المصادفة، خليةً ليمفية ساذجة لديها مستقبلات مناسبة لكي تُستثار الاستجابة المناعية. عندما يُهاجم مولد الضد الجسم للمرة الأولى فإن عددًا قليلًا من الخلايا البائية أو التائية ذات مستقبلات قادرة على التعرف إلى مُحدّثات مولد الضد يكون موجودًا، وإذا كانت هناك خلايا مُصابة أو غير طبيعية، فإن ببتيدات غريبة ترتبط مع بروتينات معقد التوافق النسيجي الذاتية. لهذا، فإنه عند الالتقاء الأول تظهر عند الشخص أعراض المرض؛ لأن عددًا قليلًا من الخلايا تكون موجودة، وتستطيع أن تشن استجابة مناعية. ويحدث التوسع السلالي للخلايا البائية والتائية، ويتم إفراز أجسام مضادة IgM (الشكل 51-16).

ولأن هناك سلالة من خلايا ذاكرة عدة تطوّرت عند الاستجابة المناعية الأولى، فإنه في المرة المقبلة عندما يدخل مولد الضد 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 أخرى، ويصاحب ذلك إفراز كميات كبيرة من الأجسام المضادة التي تكون في العادة IgG، مع احتمال أن يتم إفراز الجسم المضاد IgA و IgE (الشكل 51-16). إن مجموعة الجزيئات الكروية المناعية التي يتم إفرازها يُحدده نوع المحرك الخلوي الذي تُفرزه خلايا الذاكرة التائية المساعدة، التي ترتبط بالخلايا البائية خلال الاستجابة المناعية الثانوية.



الشكل 51-16

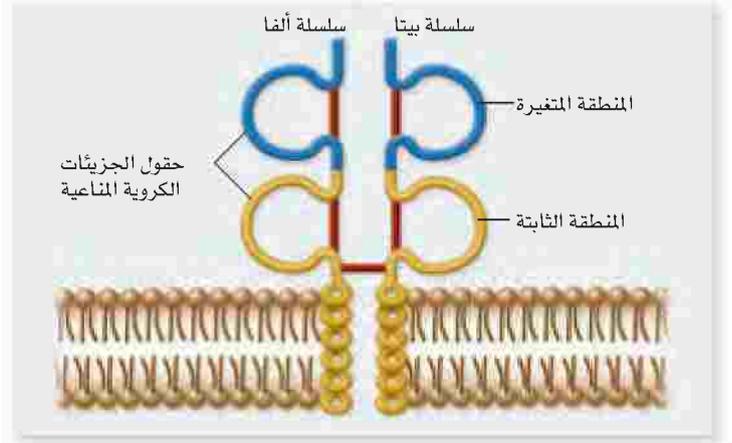
تطور المناعة النشطة. إن التلقيح لمرض الجُدري عند مرضى جُتر حدث بسبب تلقيحهم بجُدري البقر الذي حثّ تطور أنسال من الخلايا الليمفية، بما فيها خلايا ذاكرة ذات مستقبلات لا ترتبط مع فيروس جُدري البقر فقط، بل مع مولدات ضد الجُدري أيضًا. إن التّعرض الثاني يحثّ خلايا الذاكرة لتُفرز كميات كبيرة من الأجسام المضادة ذات النوعية نفسها وبسرعة أكبر من الاستجابة الأولية. إن أول أجسام مُضادة يتم إفرازها في الاستجابة المناعية الأولية هي IgM (الأحمر) على الرغم من أن IgG (الأزرق) يتم إفرازه عند اقتراب نهاية الاستجابة المناعية الأولية. معظم الأجسام المضادة التي تُفرز خلال الاستجابة الثانوية هي IgG، مع أنه يُمكن إفراز IgE إذا تمّ تنشيط الخلايا البائية في الأنسجة الليمفية الثانوية المُصابة للمخاطية، وفي بعض الحالات، يتم إفراز IgE كالحساسية.

الربط المتناوب لقطع RNA المُستسخة هذه يزيل أي قطع زائدة J بقيت مُرتبطة من ناحية 3 بالقطعة VDJ، وكذلك أيًا من تراكيب  $\mu$ ،  $\delta$ ، فينتج عن ذلك نسج تحمل شيفرات كاملة للمنطقة المتغيرة نفسها مع  $\mu$  أو  $\delta$  للمنطقة الثابتة، على التوالي. ينتج عن الترجمة سلسلة ببتيدية ثقيلة  $\delta$  أو  $\mu$ ، يُمكن أن ترتبط مع السلسلة الببتيدية للسلسلة الخفيفة في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. لهذا، فإن الخلية البائية البالغة الساذجة يكون لديها كل من IgD و IgM على سطحها، وكلّ منهما عنده النوعية نفسها للارتباط بمولد الضد (الشكل 51-14).

### مستقبلات الخلايا التائية

عند هذه النقطة، يجب أن نعود قليلاً لمستقبلات الخلايا التائية، وننتفض وجه الشبه بينها وبين البروتينات الكروية المناعية على الخلايا البائية. إن شكل مُستقبلات الخلايا التائية - جوهريًا - يشبه قطعة Fab واحدة من الجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-15).

إن بروتين مُستقبلات الخلايا التائية هو بروتين ثنائي (مكون من سلسلتين)، حيث يتكوّن 95% من هذا البروتين من سلسلتي ألفا وبيتا. النصف الطرفي الأميني للسلسلتين مجال مُتغير يرتبط ببروتينات معقد التوافق النسيجي وسلسلة ببتيدية، والنصف القريب من الغشاء هو المجال الثابت لكل سلسلة ببتيدية. يتكون الموقع الجيني للمنطقة المُتغيرة من مستقبلات الخلايا التائية على DNA من قطع عدة D، V و J، أو فقط V و J - ترتبط بالأنزيم نفسه، وبطريقة مشابهة لجينات قطع الجزيء الكروي المناعي. يُعطي هذا التشابه في الشكل وترتيب DNA تنوعًا مُشابهًا لمُستقبلات الخلايا التائية كما هو الحال بالنسبة 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 مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بالببتيد، والمجال القريب من الغشاء هو القسم الثابت. على عكس البروتينات الكروية المناعية، فإن مُستقبلات الخلايا التائية لا يتم 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؟

الأجسام المضادة التي تُفرزها الخلايا البائية لها أقسام متغيرة تُعرف من خلالها إلى مولد الضد، وترتبط به. الأقسام المتغيرة لها شيفرة وراثية من قطع عذّة مُتباعدة من DNA، يتم تجميعها لاحقاً لتوفير تنوع كبير للتعرف إلى مولدات الضد المختلفة. تتألف الأجسام المضادة من خمس مجموعات، لكل نوع منطقة ثابتة تُحدّد وظيفته. إن ارتباط الجسم المضاد مع مولد ضد ما يُمكن أن يؤدي إلى التخلص من الأخير بطرق عدة مختلفة. التّطعيم الاصطناعي يُقدم مولد ضد ما للجسم ليُحثّ استجابة مناعية أولية؛ وعندما يدخل مُسبّب المرض الذي يحمل مولد الضد نفسه إلى الجسم، فإنّ الاستجابة المناعية الثانوية تتخلص منه بسرعة.

من المُفيد للشخص أن يُنتج بروتينات كروية مناعية من مجموعات مُختلفة خلال الاستجابة المناعية؛ لأن لكل مجموعة وظيفة مُختلفة. عند التّعرض الثّاني لمولد الضد نفسه، وبينما يتمّ تنشيط خلايا الذاكرة لتُفرز أنواعاً مناظرة غير IgM، فإنّ خلايا بائية ساذجة أُخرى تتعرف إلى مولد الضد، وتُفرز IgM.

قد تبقى خلايا الذاكرة عقوداً عدة، وهذا يُفسر ندرة عدوى الناس بالجُدري مرة ثانية بعد أن يُصابوا به للمرة الأولى، أو بعد أن يتمّ تحصينهم ضد هذا المرض. فيستحث اللقاح الاستجابة المناعية الأولية، فإن دخل مُسبّب المرض الحقيقي لاحقاً، فستحدث استجابة مناعية ثانوية سريعة وقوية توقف العدوى قبل ظهور أعراض المرض. تمتلك الفيروسات التي تُسبّب أمراض الطفولة مولدات ضد سطحية لا تتغير كثيراً مع مرور الزمن لهذا يبقى الجسم المُضاد ذاته فعّالاً عقوداً عدة.

## المناعة الذاتية وفرط الحساسية

6-51

مثل ذلك في مرض التهاب العين الودّي بسبب مولدات الضد التي تُطلقها العين. ولأن الهجوم المناعي يستثير الالتهاب، الذي يُسبّب بدوره تلف الأنسجة، فإنّ جهاز المناعة يجب أن يُنْطَلَق للتخفيف من أعراض الأمراض المناعية الذاتية. ويتمّ التثبيط المناعي بشكل عام بأدوية الستيرويدات القشرية، ومضادات الالتهاب غير الستيرويدية، بما فيها الأسبرين.

### الحساسية يسببها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولدات الضد

الشكل الأكثر شيوعاً للحساسية يُدعى فرط الحساسية الآنية. وسببه فرط إفراز كميات كبيرة من الجسم المضاد IgE استجابة لمولدات 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 شيوعاً هو حمى القشّ الموسميّة، التي تستحثها حبوب لقاح عشبة الخرقة (*Ambrosia spp.*)، أو غيرها من حبوب اللقاح. اكتسبت الحساسية صفة "الآنية" لأن الاستجابة للمُحفز تحدث خلال ثوانٍ أو دقائق.

في بعض الأحيان، يُسبّب جهاز المناعة المرض بدلاً من أن يشفي منه. فقد تحدث الاستجابات المناعية غير المناسبة لمولدات ضد ذاتية، وكذلك الاستجابة غير المُناسبة أو الاستجابة المبالغ فيها لمولد ضد غريب التي بدورها قد تُسبّب الضرر للأنسجة.

في الوضع الطبيعي، لا يستجيب الجهاز المناعي للحيوان البالغ لأنسجة الحيوان ذاته. هذا القبول لخلايا الجسم ذاته يُعرف بالتحمّل المناعي Immunological tolerance. إنّ الجهاز المناعي للجنين يقوم بعملية التحمل ليفقد القدرة على الاستجابة لجزيئات الجسم ذاته، في حين يتقدم تطوره.

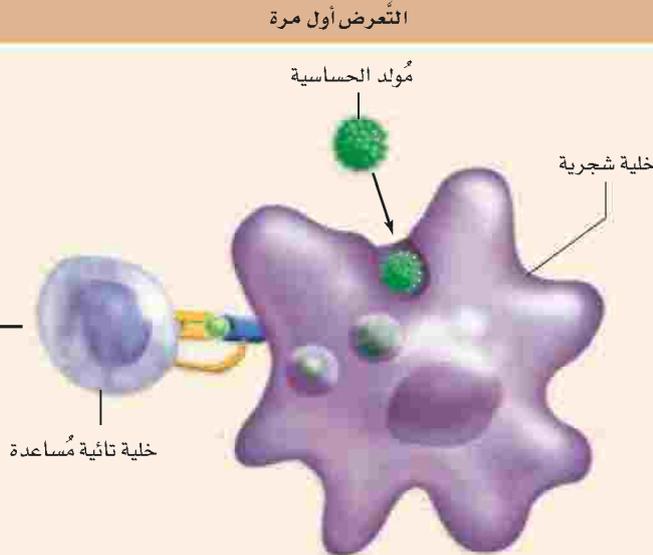
إننا نعرف أن الخلايا التائية والبائية النشطة ضد الجسم ذاته جميعها لا يحدث لها عملية موت مبرمج خلال عملية الاختيار داخل الأعضاء الليمفية الأولية. ومن المعلوم أن الأشخاص الطبيعيين لديهم خلايا ليمفية بالغة، قابلة لأن تتشظ ضد الذات. لكن نشاط هذه الخلايا مُسيطرٌ عليه، أو مكبوح، بحيث إنّها لا تستجيب لمولدات ضد الجسم التي تقابلها. عندما يحدث خلل لهذه السيطرة أو التثبيط، فإنّ الاستجابة السائلة أو الخلوية يُمكن أن تشنّ هجومًا ضد مولدات ضد الجسم نفسه، مُسببةً أمراضاً قد تكون قاتلة في بعض الأحيان.

إضافة إلى ذلك، فإنّ الاستجابة المناعية لمولد ضد غريب قد تكون أكبر مما ينبغي للتخلص من مولد الضد، أو أنّ الاستجابة قد تبدو غير مناسبة لمولد الضد. لهذا، فبدلاً من التخلص من مولد الضد 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 التحمل المناعي. تصبح الخلايا التائية المتفاعلة ذاتياً نشطة، وتُنتج الخلايا البائية المتفاعلة ذاتياً الأجسام المضادة، مُسببة التهاباً وضرراً للأنسجة. هناك أكثر من 40 مرضاً مناعياً يشك في أنها أمراض مناعية ذاتية، وهي تصيب 5 - 7% من الناس. ولأسباب مجهولة، فإنّ ثلثي المصابين بهذه الأمراض من النساء.

قد تحدث الأمراض المناعية الذاتية بأليات عدة. مثلاً، مولدات الضد الذاتية قد تكون مخفية بشكل طبيعي عن جهاز المناعة؛ فإن تعرضت لاحقاً لجهاز المناعة، فإنّه يتعرف إليها، ويُعاملها معاملة الغريب. يحدث هذا، مثلاً، عند وجود بروتين غريب مُحاصر بين حويصلات الغدة الدرقية، ويتعرض لجهاز المناعة، فيُحثّ المناعة الذاتية التي تؤدي إلى تحطيم الغدة الدرقية (مرض هاشيموتو). وقد يحدث



عادة، تُعالج الحساسية بإعطاء مضادات الهستامين التي تمنع الهستامين المُفرز من الخلايا الصارية الارتباط بمستقبلاتها. وحدثاً جداً، تمّ 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 مُحفِّز 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 تفضيلاً لإفراز IgG بدلاً من IgE، وتبدأ أعراض الحساسية في الاختفاء مع الوقت.

## فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به

### خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة

يُسبب فرط الحساسية المُتأخرة الذي تحدّثه الخلايا التائية المُساعدة والمبتلعة الكبيرة الأعراض خلال 48 ساعة بعد التَّعرض الثاني لمولِّد الضَّد. (التَّعرض الأول يُسبِّب استجابة بطيئة، كما تحدّثنا سابقاً، 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 غريباً. تتطلَّب استجابة الحساسية المُفرطة المُتأخرة دخول مولد الضَّد إلى الجسم، ووصوله إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، وبشكل عام إلى العقد

في المرة الأولى أو حتى في المرات الأولى التي يتعرض فيها الشخص لمُحفِّزات الحساسية، يرتبط المُحفِّز بالخلايا البائية ويُنشطها، فتبدأ بإفراز بروتينات كروية مناعية خاصة بمُحفِّز الحساسية. تُفرز الخلايا التائية المُساعدة المُنشَّطة محرّكات خلوية مثل الإنترلوكين - 4، الذي يرتبط بالخلايا البائية، فيملي بأن يكون نوع الأجسام المُضادة التي تفرزها هو IgE. إذ تتحول الخلايا البائية سريعاً من إفراز الجسم المُضاد IgG الأكثر شيوعاً إلى إفراز الجسم المُضاد IgE.

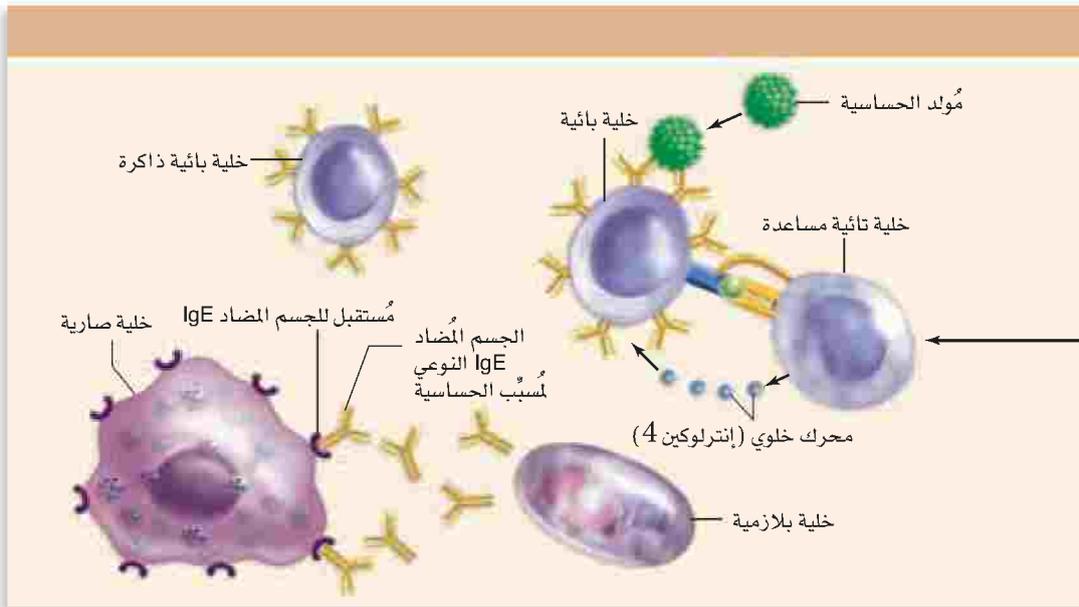
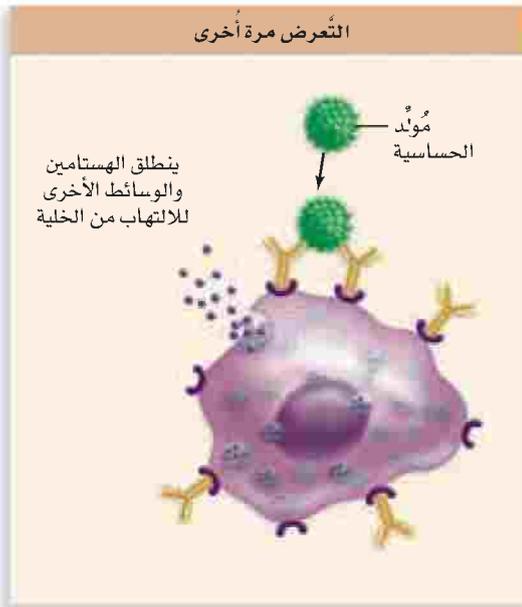
بخلاف IgG، فإنَّ الجسم المُضاد IgE يرتبط بسرعة بالخلايا، الصارية والقاعدية. عندما يتعرض الشخص لمُحفِّز الحساسية نفسه مرة أخرى، فإنَّ المُحفِّز يرتبط بشكل خاص بالمناطق المكشوفة من الجسم المُضاد IgE المُلتصق بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية، فيُحفِّز هذا الارتباط هذه الخلايا لتُفرز الهستامين، والبروستاجلاندين، ووسائط كيميائية أخرى، تُسبِّب أعراض الحساسية (الشكل 51-17).

في فرط الحساسية الجهازية **Systemic anaphylaxis**، يكون تفاعل الحساسية حاداً وخطراً جداً 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 تُؤدِّي 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 الحكَّة المصاحبة للشربة، أو تضيق مجاري التنفس في الربو الخفيف. إن الإسهال الناتج عن استجابة لمسبات الحساسية في الطعام هو شكل آخر من فرط الحساسية المحلي.

### الشكل 51-17

استجابة الحساسية. عند التَّعرض الأول لمادة مُهيجة للتَّحسس، تُنشَّط الخلايا البائية لتُفرز الأجسام المُضادة من نوع IgE. تُوجد هذه الأجسام المُضادة بنسب ضئيلة جداً 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 لاثنتين من IgE متجاورين لهما النوعية نفسها للمُحدِّد على الخلايا الصارية أو الخلايا القاعدية. هذا يحثَّ الخلايا لإطلاق مادة الهستامين، ووسائط التهابية أخرى تُسبِّب أعراض الحساسية.



## الأجسام المضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

المناعة الذاتية، والحساسية (الحساسية المفرطة الأنية)، والحساسية المفرطة المتأخرة كلها أمثلة على استجابات مناعية غير مناسبة ومبالغ فيها. تنتج الأمراض المناعية عند فقدان التحمل المناعي. يُصاحب الحساسية استجابة سريعة من الخلايا الصارية عند ارتباط مُحفزات الحساسية مع IgE على غشائها. الحساسية المفرطة المتأخرة لمُسببات المرض أو المُثيرات مثل اللبلاب السام تقودها خلايا تائية مساعدة والخلايا المبتلعة الكبيرة.

الليافية، حيث يتم تشييط الخلايا التائية المساعدة. تبدأ الخلايا التائية النشطة بالدوران في الجسم، وعندما تُقابل خلايا مبتلعة هضمت مولد الضد، تبدأ بإفراز المحركات الخلوبية التي تنشط الخلايا المبتلعة. يحث هذا الخلايا المبتلعة الكبيرة لإفراز محركات خلوبية أخرى، وفي حالة اللبلاب السام، تظهر الحكمة على الجلد. إن الوقت اللازم لتنشيط الخلايا التائية المساعدة، ومن ثم تشييط الخلايا المبتلعة الكبيرة هو سبب "التأخير" في الاستجابة ضد مولدات الضد.

تحدث مضاعفات أخرى عندما تحمل أم دمها سالب العامل الرايزيسي بجنين دمه موجب العامل الرايزيسي، إذ يؤدي ذلك إلى ما يُعرف بتحلل الدم عند حديثي الولادة (الفصل الـ 12). المولود الأول لا يتأثر، ولكن بعد ولادته، واختلاط دمه مع دم الأم، يتعرض جهاز المناعة عند الأم للعامل الرايزيسي الموجب، ويتكون لديها أجسام مضادة، وخلايا ذاكرة من الخلايا البائية ضد العامل الرايزيسي الموجب. إذا حدث تعرض لدم الجنين، عند حدوث الحمل الثاني، فإن الأجسام المضادة IgG، التي تُفرزها خلايا الذاكرة عند تنشيطها، يُمكن أن تعبر المشيمة، وتُسبب تحطّم خلايا الدم الحمراء للجنين.

### يُحدد نوع زمرة الدم بالتختر

يتم فحص زمرة الدم باستغلال الأجسام المضادة IgM الجارية في الدم، التي يُفرزها الجسم ضد نوع الدم الغريب، وليس ضد زمرة الدم للشخص نفسه. إذا خلط دم من زمرة A مع مصل من شخص دمه B أو O، فإن الأجسام المضادة ضد مولد الضد A في الدم تُسبب تخثر خلايا الدم A. وهذا لا يحدث لو خلطنا دم A مع مصل من دم A أو مصل من دم AB.

في المقابل، إذا أضفنا مصلاً من شخص دمه سالب للعامل الرايزيسي إلى خلايا دم حمراء، فإن تخثرها يعني أن هذه الخلايا موجبة للعامل الرايزيسي. وبذلك يكون هذا الدم غير مناسب لنقله للمريض الذي دمه سالب للعامل الرايزيسي.

قبل عملية نقل الدم، تمنع معرفة زمرة الدم تحطّم خلايا دم المريض إذا كانت غير مطابقة للدم المنقول، كما سيوضح لاحقاً. تم التعرف إلى أكثر من 20 نوعاً من زمر الدم، إضافة إلى زمر الدم ABO والعامل الرايزيسي؛ ولكن معظمها نادر الوجود، هناك أشخاص معرضون "لعدم تطابق" زمر الدم الأخرى مع دمهم؛ لهذا يحتاجون إلى تخزين بعض دمهم الخاص قبل إجراء العملية- وهذا يُسمى بنقل الدم الذاتي *Autologous blood donation*.

### تنتج تفاعلات نقل الدم من نقل دم غير مطابق

قبل اكتشاف طرق معرفة زمرة الدم في بداية القرن العشرين، كان نقل الدم هو الملجأ الأخير بسبب خطر الموت الذي يحدث نتيجة لتفاعلات نقل الدم. يحدث تفاعل نقل الدم الآتي عندما يتلقى شخص دمًا ذا زمرة غير مطابقة. بشكل نموذجي، وخلال 6 - 8 ساعات منذ بدء عملية النقل، يلاحظ تحلل هائل لخلايا الدم المنقول. إن سبب هذا التحلل هو ارتباط الجسم المضاد IgM مع مولد الضد الغريب على خلايا الدم المنقولة وتفعيل النظام المتمم. وينتج عن ذلك تشكّل معقد الهجوم الغشائي على خلايا الدم الحمراء، ويحدث خلل أسموزي يؤدي إلى تحلل خلايا الدم الحمراء.

يوفر الجهاز المناعي في الفقرات مجالات عدّة من التأثيرات على المعالجة الطبية للأمراض. من الأمثلة على ذلك، سنناقش زمر الدم وتأثيرها في عمليات نقل الدم، واستخدام الأجسام المضادة وحيدة السلالة للتشخيص والمعالجة.

### تدلّ زمر الدم على مولدات الضد الموجودة

#### على سطوح خلايا الدم الحمراء للشخص

إنّ زمرة دم شخص ما تُحددها بعض مولدات الضد الموجودة على سطوح خلايا الدم الحمراء. مولدات الضد هذه ذات أهمية طبية؛ لأنها يجب أن تتطابق بين دم المُتبرّع ودم المُتلقي خلال عمليات نقل الدم.

#### زمر الدم ABO

تعلمت في الفصل الـ 12 عن الأساس الوراثي لزمر الدم ABO عند الإنسان. للمرجعة، هناك أليلات ثلاثة محتملة في موقع جيني واحد، هي:  $I^A$ ، أو  $I^B$  أو  $i$ . الأنتيم الذي ينتج من نسخ هذه الأليلات وترجمتها يُضيف أو لا يضيف جزيء سكر لبروتين موجود على غشاء خلايا الدم الحمراء. الأليل  $I^A$  يُضيف جلاكتوزامين، والأليل  $I^B$  يُضيف جلاكتوز، أما الأليل  $i$  فلا يُضيف أي سكر. يُوجد عند كل شخص زوج من الأليلات، لهذا يمكن للشخص الذي دمه A أن يحمل  $(I^A I^A)$ ، 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 مُعقد البروتين والسكر الموجود على سطح خلايا الدم الحمراء بوصفه مولد ضد، وتختلف مولدات الضد هذه باختلاف السكر الموجود (أو غير الموجود، كما في زمرة الدم O). يتحمل الجهاز المناعي للشخص خلايا الدم الحمراء الخاصة به وما عليها من مولدات ضد، ولكنه يصنع أجساماً مضادة لمولدات الضد المُختلفة، ما يُسبب تخثر أو تحلل خلايا الدم الحمراء الغريبة. ويبدو أنّ الجسم المضاد IgM يتم صنعه استجابة لسكر موجود على بكتيريا مُتعايشة في الأمعاء، ويلاحظ اختلاف السكر الأحادي على خلايا الدم الحمراء. فلا يتم صنع أجسام مضادة للسكر الموجود على خلايا الدم الحمراء للشخص ذاته.

#### العامل الرايزيسي Rb factor

هناك مولد ضد آخر مهم موجود على خلايا الدم الحمراء، وهو مولد ضد Rh أو العامل الرايزيسي. وكما شرحنا في (الفصل الـ 12)، فإنّ هذا البروتين يكون موجوداً (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 أجساماً مضادة ضد العامل الرايزيسي الغريب على خلايا الدم الحمراء المُقدمة له.

الهيموجلوبين الذي يتحرر من الخلايا يتحول إلى جزيء يُسمى البيليروبين *Bilirubin*، وهو سام للخلايا، ويُسبب أضرارًا بالغة للأعضاء، وبشكل خاص الكليتين. والعلاج الرئيس في هذه الحالة هو إيقاف عملية نقل الدم مباشرة، وإعطاء كميات كبيرة من السوائل داخل الأوردة "لغسل" البيليروبين من الجسم.

## الأجسام المضادة أحادية السلالة أداة ذات قيمة في التشخيص والعلاج

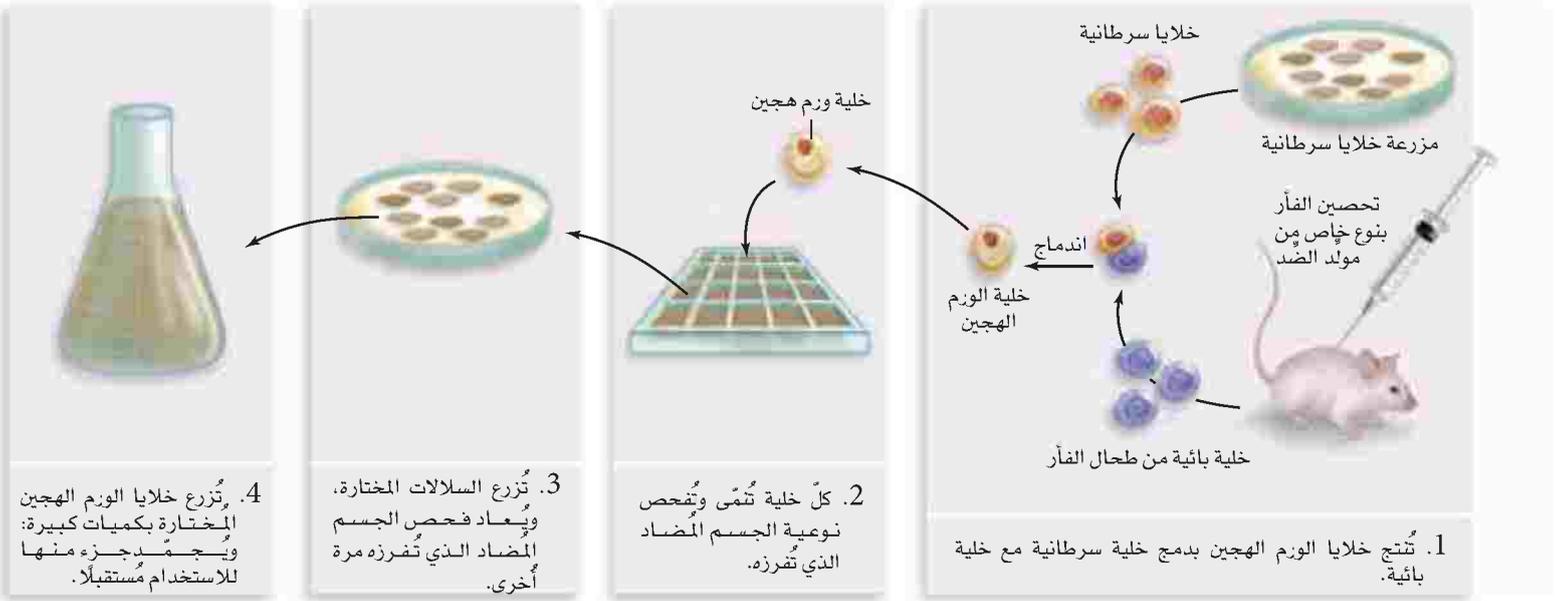
يمكن الحصول على الأجسام المضادة لمولد ضد معروف عن طريق العزل الكيميائي لمولد الضد، ومن ثم حقنه في حيوان مخبري (فقري). يسمح الحصول على الدم على فترات بعد الحقن مرات عدة بعزل الأجسام المضادة لمولد الضد هذا، الموجودة في مصل الدم. وحيث إن مولد الضد يمتلك أكثر من مُحدّد مختلف، فإن الأجسام المضادة التي نحصل عليها بهذه الطريقة تُسمى أجسامًا مضادة متعددة السلالة *Polyclonal* حيث إنها تفرز من عدد من مستعمرات الخلايا اللمفية البائية التي تختص كل واحدة منها بمُحدّد معين. إن طبيعة تعدد السلالة تقلل من حساسية هذه الأجسام المضادة إلى المُحدّدات، وهذا بدوره يؤدي إلى التفاعل العرضي مع المُحدّدات المتشابهة الموجودة على مولدات الضد المختلفة.

الأجسام المضادة وحيدة السلالة *Monoclonal antibodies*، على خلاف ذلك، تكون متخصصة في محدد واحد فقط. لتحضير الأجسام المضادة 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، إلا 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، إلا 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 النُسيلي Clonal hybrid** أو **الورم الهجين Hybridoma**. هذه الخلايا قادرة على الانقسام للأبد، وإفراز الأجسام المضادة المتماثلة وحيدة السلالة بكميات كبيرة (الشكل 51-18).

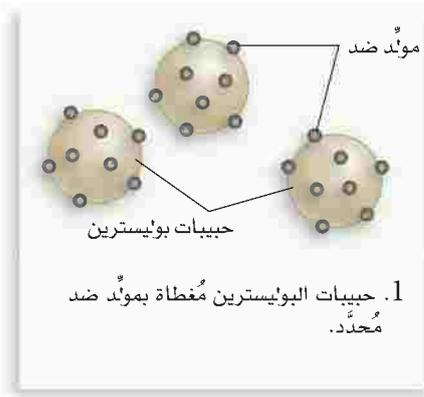
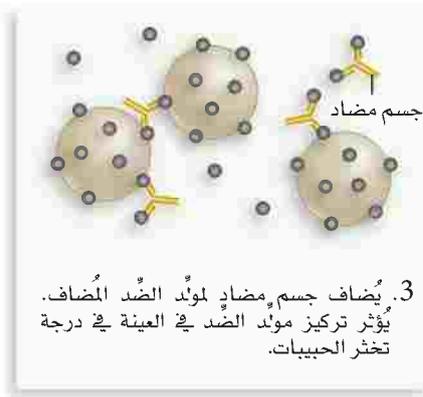
### الأجسام المضادة وحيدة السلالة والفحوص التشخيصية

سمح توافر كميات كبيرة من الأجسام المضادة وحيدة السلالة النقية بتطوير اختبارات مخبرية طبية دقيقة. تستخدم بعض فحوصات الحمل، مثلًا، الأجسام المضادة وحيدة السلالة المُنتجة ضد هرمون HCG (الذي يُفرز في بداية الحمل). ويستخدم الفحص حبيبات بلاستيكية صغيرة جدًا مُغطاة بالهرمون HCG. يتمّ تعريض هذه الحبيبات إلى أجسام مضادة لـ HCG وعينة من بول المرأة المراد فحصها. إذا كان الهرمون HCG موجودًا في البول، فإنه سيمنع الأجسام المضادة من الارتباط بالحبيبات المُغطاة بالهرمون، وسيمنع تحترها، ما يعني وجود الحمل اعتمادًا على وجود الهرمون HCG في البول (الشكل 51-19).



الشكل 51-18

إنتاج الأجسام المضادة وحيدة السلالة. لهذه الأجسام المضادة نوعية واحدة تُنتجها خلايا "الورم الهجين". تُنتج هذه الخلايا من اندماج خلية بائية مُتخصصة لنوع مُحدّد من مُحدّدات مولد الضد مع خلية سرطانية ما يعطي خلية بائية سرطانية، لا تفرز الأجسام المضادة، لكنها تُعطي الخلود لناتج الاندماج. بعد إنتاج الخلية المُهجنة تُختبر الأجسام المضادة الناتجة عن كل خلية مُهجنة لرؤية ما إذا كانت تُنتج أجسامًا مضادة نوعية ضد مولد ضد المرغوب فيه. كل خلية ورم هجين مُختارة تُنمى، وتُزرع بكميات كبيرة لإنتاج الأجسام المضادة، ويُمكن تجميدها للاستخدام فيما بعد.



## الشكل 51-19

استخدام الأجسام المضادة وحيدة السلالة للكشف عن موِّد الضِّد. هناك فحوص طبية عدة، مثل فحص الحمل، تستخدم الأجسام المضادة وحيدة السلالة. يُربط موِّد ضد مُحدَّد بكريات دقيقة من البويسترين، ويتمُّ مزجها مع العينة المراد فحصها، ويُضاف كذلك جسم مضاد وحيد السلالة خاص بموِّد الضِّد المُستخدَم. إن لم يكن هناك موِّدات ضد في العينة، فإنَّ الأجسام المضادة سوف تُخثِّر الكريات الدقيقة. إذا كان هناك موِّدات ضد في العينة، فإنها سوف ترتبط بالأجسام المضادة، ولن يتم تخثُّر الكريات الدقيقة، وهذا يدل على وجود الحمل.

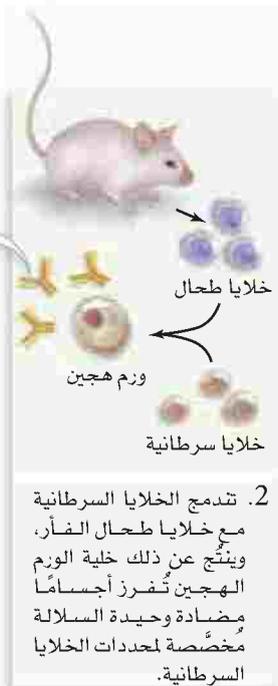
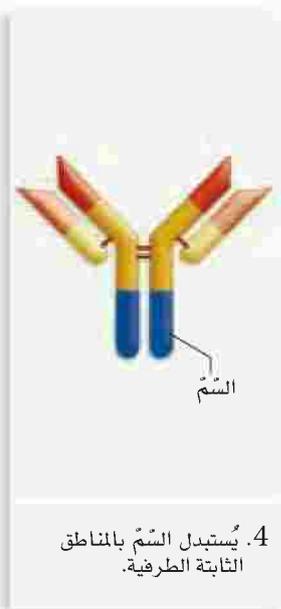
## استقصاء

5

كيف يُمكن معرفة ما إذا كانت عينة البول تحوي كميات كبيرة من الهرمون HCG من خلال اختبار التَّخثُّر؟

الأجسام المضادة وحيدة السلالة ومعالجة السرطان يُوظف العلماء تقنيات عدَّة لقتل الخلايا السرطانية عند الأشخاص الذين تطور لديهم السرطان. من هذه التقنيات، إنتاج أجسام مضادة وحيدة السلالة خاصة للخلايا السرطانية المعزولة من المريض، وربط هذه الأجسام المضادة بسُمِّ، ثمَّ حقن هذا السم المناعي Immunotoxin بالمريض. إنَّ الأقسام المتغيرة

مُتلازمة نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يتميز هذا المرض جزئيًا بتحطم الخلايا التائية المُساعدة. يمكن مُراقبة تطوُّره بفحص فعالية خلايا الدَّم البيضاء للمريض عن طريق الأجسام المضادة وحيدة السلالة ضد CD4، وهو مؤشِّر موجود على سطوح الخلايا التائية المُساعدة، وبذلك يُمكن الاستدلال على نقص أعداد هذه الخلايا.



## الشكل 51-20

إنتاج السموم المناعية. تُصنَّع الأجسام المضادة السامة لسرطان مُحدَّد عن طريق ربط القسم المتغير من الجسم الكروي المناعي للفأر بجزء من القسم الثابت للجزء الكروي المناعي للإنسان، ومع سُمِّ مثبط لإنتاج البروتين. إن عدم وجود منطقة F<sub>c</sub> كاملة يمنع الجسم المضاد السام من الارتباط مع الخلايا غير المُستهدفة التي تمتلك مستقبلات F<sub>c</sub>.

من الأجسام المُضادة توجه ارتباطها بالخلايا السرطانية فقط، ما يدخل السم المرتبط إلى الخلية السرطانية عن طريق الابتلاع المعتمد على المستقبل. فيقتل السمُّ الخلية 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. السمُّ بدوره، يتم ربطه بالقسم الثابت من الجسم المُضاد في الإنسان (الشكل 51-20). ومن المُستبعد أن تحث هذه الأجسام المُضادة استجابة مناعية. إنَّ التجارب

الطبية على مرضى سرطان مثل اللوكيميا والليمفوما أظهرت نتائج مُشجعة، وهناك تجارب يتمُّ تصميمها لتحسين فعالية هذه السموم المناعية وأمانها.

إنَّ وجود أجسام مُضادة في مصل الدَّم مُختلفة عن زمرة الدَّم للشخص نفسه جعلت من عمليات نقل الدَّم مخاطرة، وأحياناً 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. تطوَّرت تقنيات الورم الخلطي سمح بإنتاج كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة لتستخدم في تشخيص الأمراض، ومعالجة الأورام.

## مُسببات المرض التي تتهَرَّب من جهاز المناعة

8-51

هناك دليل لغاية الآن، على أنَّ هناك أشخاصاً أصيبوا بالفيروس H5N1 إلا من خلال الاتصال بالطيور.

هناك كثير من مُسببات المرض يُمكنها أن تُغيَّر مولِّدات الضد السطحية لها، لتتفادى التحطيم من قبل جهاز المناعة. ومثال آخر، كلُّ سنة، هناك نحو مليون شخص، تحت سن الخامسة مُعظمهم من الأطفال الأفارقة، يموتون بسبب الملاريا. هذا المرض الذي تحدثنا عنه في (الفصل الـ 29)، يُسببه الطفيل 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 الطفيل 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 تحثُّ مناعة ذات فعالية لبعض مراحل حياة الطفيل، وتحثُّ الجهاز المناعي للتخلص من البلازموديوم.

حتى يُنبت مُسبب المرض نفسه في جسم العائل، فإنَّه يُسبب عدوى فعَّالة، بحيث يستطيع أن يتكاثر، ويجب على هذا المُسبب أن يتهرب أو يراوغ كلاً من المناعة اللانوعية والنوعية لجهاز المناعة. هناك مُسببات مرض عدة يُمكنها أن تتلاعب بشكل مولِّدات الضد على سطحها، بحيث لا يتمُّ التَّعرُّف إليها. في هذه الحالة، فإنَّ الاستجابة المناعية تنتخب مسببات المرض المُتحوِّلة، التي بقيت حية، واستمرت في التَّسبب في العدوى. هناك مُسببات مرض أخرى تستنيط، ببساطة، طرقاً للتهرب من التحطيم الخلوي. والعدوى بمُسببات أخرى يُمكن أن تُسبب موت خلايا جهاز المناعة.

### تُغيَّر كثير من مُسببات المرض مولِّدات الضد السطحية لتفادي كشفها من قبل جهاز المناعة

قد يكون فيروس الإنفلونزا من أكبر الأمثلة عالمياً على مخلوق أو فيروس يُغيَّر مولِّدات الضد السطحية الخاصة به؛ ولهذا يتفادى التَّعرُّف إليه من قبل جهاز المناعة، أو القضاء عليه. وبسبب قابلية هذا الفيروس للتَّغير، يُنصَح بالتَّحصين ضد الإنفلونزا سنوياً.

البروتينان الموجودان على سطح غلاف فيروس الإنفلونزا، وكذلك على سطوح الخلايا المُصابة بهذا الفيروس هما هيماجلوتينين (HA) ونيورامينيداز (NA). ولأنَّ هذا الفيروس يمتلك جزيء RNA بوصفه مادة وراثية، فإنَّه يتضاعف عن طريق أنزيمات RNA فيروسية تفتقر للقدرة على إعادة التَّدقيق والتَّصحیح. نتيجة لذلك، فإنَّ الطفرات تتراكم مع مرور الوقت، بما فيها الطفرات النقطية لجيني HA و NA، ويُسمَّى هذا انجراف مولِّد الضد **Antigen drift**.

والأكثر درامية والأندر حدوثاً، هو أن تخضع بروتينات NA و HA لتغير (تحوّل) مولِّد الضد **Antigen shift**، وهو الظهور المُفاجئ لأنواع فرعية من فيروس الإنفلونزا يظهر فيها بروتين HA أو NA (أو كلاهما) بشكل مُختلف تماماً. مثل هذا التَّغير يجعل الناس أكثر عرضة للعدوى. يعمل التَّحصين بمطاعيم جديدة يتمُّ تصنيعها كلُّ سنة باستخدام سلالات حديثة من الفيروس، على تكوين مناعة لدى البشر قبل العدوى بهذه السلالات الجديدة من هذا الفيروس.

إنَّ تحوّل مولِّد الضد، ونقصان المناعة، هما سبب الاهتمام "بإنفلونزا الطيور" حديثاً، هذا النوع الفرعي من الإنفلونزا الذي يُسبب الإنفلونزا للطيور، الذي يوصف بـ H5N1، هو نوع من إنفلونزا الطيور الذي لا يمتلك الإنسان مناعة ضده. ليس

### استقصاء

لماذا استطعنا القضاء على فيروس الجدري باستخدام المطاعيم، في حين لم نتمكن من القضاء على الإنفلونزا؟

### تطورت عند البكتيريا آليات عدة للتهرب من الهجوم المناعي

السالمونيلا تايفيموريوم *Salmonella typhimurium*، مُسبب شائع للتَّسمم الغذائي، ويُمكنها التناوب بإظهار نوعين مُختلفين من بروتينات الأسواط؛ لأنَّ الأجسام المُضادة المُصنعة لنوع منهما لا تستطيع التَّعرُّف إلى البروتين الآخر، ولهذا لا تستطيع حثَّ عملية بلعمة البكتيريا.

عندما تتلصق الخلايا المبتلعة الكبيرة بكتيريا التدرُّن الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*، فإنَّ هذه البكتيريا تُنبت اندماج الأجسام المبتلعة مع الأجسام الحالة. لهذا، يُمكن لهذه البكتيريا أن تتكاثر بنجاح داخل الخلايا المبتلعة الكبيرة.

يُعدّ الشخص مصاباً بالAIDS عندما تقل أعداد الخلايا التائية المُساعدة بشكل كبير، ما يُسبب زيادة العدوى بفعل مُسببات المرض الانتهازية، والأمراض الأخرى.

### تطور العدوى بفيروس *HIV*

يسيطر جهاز المناعة بشكل مبدئي على العدوى بفيروس *HIV* بإنتاج أجسام مضادة للفيروس، وبالفضاء على الخلايا المُصابة بالفيروس عن طريق الخلايا التائية السامة. يبقى مستوى فيروس *HIV* ثابتاً في الدّم 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 لمولد الضد. ولكن في النهاية، يقتل فيروس *HIV* عدداً من الخلايا التائية المُساعدة أكبر من العدد الذي يتولد من الانقسام. تُسبب بروتينات فيروس *HIV* أيضاً نقصاً في إشهار بروتينات معقد التوافق النسيجي I- على الخلايا المُصابة، بحيث يُصبح التعرف إلى هذه الخلايا وقتلها من قِبَل الخلايا التائية السامة قليلاً جداً.

أخيراً، ولأنّ فيروس الإيدز من الفيروسات الرَّاجعة (انظر الفصل الـ 27)، فإنه يستطيع إدخال نفسه في المحتوى الوراثي للخلايا المُصابة، ويقوم بالاختباء هناك بشكل خفي. عندما تنقسم أي من هذه الخلايا، فإنّ المادة الوراثية للفيروس تكون موجودة في الخلايا المُتولدة جميعها، ويُمكن لها أن تبدأ بإنتاج الفيروس في أي وقت.

إنّ التأثير المُشترك لهذه الاستجابات للعدوى بفيروس الإيدز *HIV* هو هزيمة جهاز مناعة الإنسان. ودون حماية ضد العدوى، فإنّ أي عدوى قد تكون قاتلة. والموت بسبب السرطان يُصبح محتملاً. في الواقع، تمّ اكتشاف الإيدز بوصفه مرضاً 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 أنّ فيروس *HIV* اكتشف أخيراً، إلا أنّ الإيدز يُعدّ حاليّاً من أخطر الأمراض في تاريخ الإنسان. يُقدّر أنّ هناك ما بين 35 و42 مليون شخص يعيشون حاليّاً 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، ماتت 514 ألف شخص تقريباً بسبب الإيدز في الولايات المتحدة وحدها. إنّ معدّل الوفاة بالإيدز قريب من 100%. ولم يُسجل لفاية الآن أي شخص أصيب 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 الدّم والسائل المنوي. طوّرت مُسببات المرض طرقاً عدة استطاعت من خلالها تجنب أثر جهاز المناعة.

كثير من مُسببات المرض، مثل فيروس الإنفلونزا، يُمكنها أن تُغيّر المُحدّدات على سطحها لتجنّب التعرف إليها من قِبَل المناعة النوعية. هناك مُسببات مرض أخرى، مثل فيروس الإيدز، تُصيب الخلايا التائية المُساعدة، وتدمرها، وببساطة تُسبب الشلل لجهاز المناعة.

هناك أنواع أخرى من البكتيريا التي تستطيع اختراق السطوح المُخاطية مثل بكتيريا *Neisseria meningitidis* أو *Neisseria gonorrhoea*، ثم تُفرز أنزيمات هاضمة تحطّم الأجسام المُضادة IgA التي تحمي السطوح المُخاطية. تمنع المحفظة الخارجية لسلاسل شديدة العدوى من البكتيريا ارتباط البروتين C3b الذي يحثّ البلعمة، ما يُبطئ الاستجابة البلعمية. ولأنّ البكتيريا تُوظف أيضاً من هذه الآليات لتتجو، فإنّ الاستجابة المناعية تعمل بوصفها ضغطاً انتخابياً يُفضل تطور مثل هذه الآليات.

### يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة

#### ويثبط المناعة

من الآليات المُستخدمة لهزم جهاز مناعة الفقريات مُهاجمة الجهاز المناعي التّكفي ذاتة. تؤدي الخلايا التائية المُساعدة *CD4+* دوراً رئيساً في نشاط الجهاز المناعي؛ فالمحركات الخلوية التي تُفرزها تُؤثر بشكل مباشر وغير مباشر في نشاط خلايا المناعة الأخرى جميعها.

#### يشنّ فيروس مرض نقص المناعة عند الإنسان *HIV* و *Human immunodeficiency virus*

هجوماً مباشراً على الخلايا التائية المُساعدة (الفصل الـ 27). فهو يرتبط مع بروتين *CD4* الموجود على هذه الخلايا، ويوظف هذه البروتينات لتفعيل دخول الفيروس داخل هذه الخلايا. (يُصيب الفيروس الخلايا وحيدة النوى أيضاً؛ لأنها تمتلك بروتين *CD4* أيضاً). 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 المُسبب للإيدز. الفيروسات المُنتقلة من خلايا تائية مُساعدة *CD4+* تنتشر إلى الخلايا المُساعدة المُجاورة، فتصيبها أيضاً. الفيروس الذي يظهر باللون الأحمر في هذه الصورة المُأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، صغيرة جداً؛ نحو 200 مليون فيروس يمكن أن تستقر في مساحة تساوي مساحة النقطة في آخر هذه الجملة.

## 1-51 الجلد: خط الدفاع المناعي الأول.

- يُدافع الجلد عن الجسم بحاجز غير نفاذ تقريباً 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 أيضاً أنزيمات الليسوزايم الهاضمة.
- الجلد مأوى لكثير من المخلوقات المُتعايشة، مثل البكتيريا غير الضارة والفطريات التي تُنافس البكتيريا الضارة.
- تحتوي الخلايا الطلائية لكل من الأجهزة: الهضمي، والتنفسي، والبولي التناسلي خلايا تُفرز المُخاط الذي يُشكِّل مصيدة للأحياء الدقيقة.

## 2-51 المناعة اللانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

- يُوظف الجسم مجموعة من الدفاعات الخلوية والكيميائية اللانوعية التي تستجيب لأي عدوى ميكروبية.
- ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء ذات علاقة بالمناعة اللانوعية، هي: المبتلعة الكبيرة، والخلايا المتعادلة، والقائلات الطبيعية (الشكل 51-2).
- القائلات الطبيعية تقتل بعمل ثقوب صغيرة في غشاء الخلية الهدف عن طريق بروتينات ثاقبة، وبإفراز أنزيمات خارجية تدخل من الثقوب، وتحت الموت الخلوي المبرمج.
- تُوظف الاستجابة الالتهابية الهستامين الذي يزيد من تدفق الدم، ويزيد كذلك من نفاذية الشعيرات الدموية (الشكل 51-3).
- يؤذي الطور الحاد من الاستجابة إلى الحمى، التي تُساعد على نشاط البلعمة، وتعيق نمو الميكروبات.
- تُحدث بروتينات النظام المتمم ثقوباً في الخلايا الغازية، وتُخلِّف العامل المُمرض ببروتينات C3b، وتؤثر على الخلية للتَّحطيم (الشكل 51-4).
- يمنع الإنترفيرون العدوى الفيروسية بحث تحطم RNA.

## 3-51 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدفاع المناعي الثالث

- إن اشتغال جَنر الجُدري، وباستور بكوئيرا الطيور، أدى إلى فكرة أنه: إذا تعرَّض الشخص للمرض، فإنه لن يمرض إذا تعرَّض للمرض نفسه لاحقاً.
- تستثير مُوَدَّات الضد الاستجابة المناعية الخلوية (الشكل 51-5).
- لدى الخلايا الليمفية مُستقبلات على سطوحها يُمكنها أن تُميِّز مُوَدَّات الضد، وتوجه الاستجابة المناعية النوعية (الشكل 51-6).
- عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مُوَدَّ ضد غريب، فإنها تنقسم، وتعطي سلالة من الخلايا النشطة وخلايا الذاكرة (الاختيار السلالي).
- المناعة السائلة هي إنتاج بروتينات كروية مناعية من الخلايا البائية.
- تُوظف المناعة الخلوية الخلايا التائية التي تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تهاجم بشكل مباشر.
- 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 بيتيدية.
- تُحطَّم الخلايا الليمفية التي من المُحتمل أن ترتبط بمُوَدَّات الضد الذاتية قبل أن تطلق إلى الأعضاء الليمفية الثانوية (الشكل 51-8).

## 4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

- تتميز الخلايا التائية بعلامات على سطوحها، ولديها القدرة على التَّعرف إلى مؤشرات مُعقد التوافق النسيجي، ولها دور عند تنشيطها (الجدول 51-2).
- تتخلص الخلايا التائية السامة من الخلايا المُصابة، وتُفرز الخلايا التائية المُساعدة المحركات الخلوية.
- يتألف مُعقد التوافق النسيجي من بروتينات سكرية سطحية، ويُفسر لهذه البروتينات جينات مُوَدَّات ضد خلايا الدم البيضاء عند الإنسان (HLA).
- بروتينات مُعقد التوافق النسيجي - 1 موجودة على كل خلية ذات نواة، أما بروتينات مُعقد التوافق النسيجي - 2 فتوجد على الخلايا المُشهرة لمُوَدَّات الضد فقط.

تتعرف الخلايا التائية السامة إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتضي على هذه الخلايا بطريقة مُشابهة لطريقة القائلات الطبيعية (الشكل 51-9).

- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية استجابة لوجود مُوَدَّ ضد غريب عن الجسم، وتحت كلاً من الاستجابة المناعية الخلوية والسائلة.
- تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمُوَدَّات الضد الغريبة التي تقدمها الخلايا المُشهرة لمُوَدَّات الضد، أو الخلايا البائية.
- الخلايا التائية السامة والخلايا التائية المُساعدة تُنتج خلايا مستجيبة وأخرى ذاكرة.
- الخلايا التائية هي الخلايا الرئيسة التي توغلف رفض الأعضاء المنقولة.

## 5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

- تبدأ المناعة السائلة عندما تبدأ الخلايا البائية الساذجة بمقاومة مُوَدَّات الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وتنتهي بإنتاج البروتينات الكروية المناعية.
- تتنشَّط الخلايا البائية عند ارتباط الجزيء الكروي المناعي الذي على سطحها مع مُحدِّد ما لمُوَدَّ الضد، واستقبال الإشارات اللازمة.
- الخلايا البائية المُنشَّطة تُعطي خلايا بلازمية، وخلايا ذاكرة.
- يتألف الجزيء الكروي المناعي من سلسلتين خفيفتين، وسلسلتين ثقيلتين أطول من عددي الببتيد (الشكل 51-12).
- إن موقع الارتباط بمُوَدَّ الضد على الجسم المُضاد شق في منطقة Fab على الجزيء الكروي المناعي.
- يُمكن للأجسام المُضادة أن تُخَثَّر، أو تُرسَّب، أو تُثَلَّ مُوَدَّات الضد (الشكل 51-13).
- لكل من المجموعات الخمس من الأجسام المُضادة وظيفة مُختلفة (الجدول 51-3).
- يُنشَأ 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).
- التعرُّض الثاني للعامل المُسبِّب للمرض ينتج منه استجابة مناعية أسرع وأقوى بسبب وجود خلايا الذاكرة (الشكل 51-16).

## 6-51 المناعة الدَّاتية وفرط الحساسية

- قد يكون جهاز المناعة سبب المرض بسبب الاستجابات غير المُناسبة لمُوَدَّات ضد الدَّات، أو الاستجابة المناعية المبالغ فيها لمُوَدَّات الضد الغريبة.
- يُدعى قبول الخلايا الدَّاتية التَّحَمُّل المناعي.
- المناعة الذاتية سببها فشل عملية التَّحَمُّل المناعي.
- فرط الحساسية الأتية سببه إنتاج كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE. يحدث ارتباط مُسبَّب 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 تقريباً من التعرض الثاني.

## 7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

- تُستخدم الجزيئات المناعية لمعالجة الأمراض وتشخيصها.
- يُمكن استخدام مُوَدَّات الضد لمُطابقة مُوَدَّات ضد المتبرع مع مُوَدَّات ضد المريض عند زراعة الأنسجة.
- تُظهر الأجسام المُضادة وحيدة السلالة تخصصاً لمُحدِّد واحد فقط، ويُمكن استخدامها في كثير من الفحوصات، وفي عمل السموم المناعية.

## 8-51 مُسببات المرض التي تتهرب من جهاز المناعة

- حتى تُسبِّب المرض، يجب على مُسببات المرض أن تتهرب من المناعة النوعية والمناعيات اللانوعية.
- يُبيد عدد من مُسببات المرض إنجراف مُوَدَّ الضد، وتغيراً بمُوَدَّ الضد، فتُغير بذلك مُوَدَّات الضد السطحية لها لتجنَّب ملاحظتها من قبل جهاز المناعة.
- طُوِّرت بعض البكتيريا آليات لتجنَّب هجوم جهاز المناعة بتثبيط العمليات الخلوية الطبيعية.
- يقتل فيروس الإيدز HIV الخلايا التائية المُساعدة، ويُسبِّب تثبيط جهاز المناعة.

10. تُسمّى الأمراض التي لا يتعرف فيها جهاز المناعة إلى بروتينات مُعقد التوافق النسيجي الخاص به:
- أ. الحساسية. ب. أمراض المناعة الذاتية. ج. فرط الحساسية الآنية. د. فرط الحساسية المتأخرة.
11. افترض أنك تعرضت لجرح من الورق وأنت تدرس. فإن الاستجابة التي ستحدث في آخر الأمر هي:
- أ. تفرز الخلايا المُتضررة الهستامين. ب. تدخل البكتيريا إلى الجرح. ج. يتم تشييط الخلايا التائية المُساعدة. د. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة البكتيريا.
12. إذا أردت أن تُعالج الحساسية بالهندسة الوراثية للأجسام المضادة، بحيث تربط، وتشغل الأجسام المضادة المُسببة للحساسية، فإنك ستستهدف:
- أ. IgG. ب. IgA. ج. 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 التعرف إليها. ج. في الواقع لا تستثير استجابة مناعية؛ لأن الإنفلونزا استجابة التهابية. د. صغيرة جداً لتعمل بوصفها مولدات ضد.
14. لنفترض أنه تم اكتشاف مرض جديد يثبط جهاز المناعة. فإن الذي يوضّح أنّ 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. ج. 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 مُعقد التوافق النسيجي - 1. ب. الإنترلوكين - 1. ج. مولد الضد. د. البروتينات المتممة.

### أسئلة تحدّ

1. استلمت وظيفة في قسم تسويق مستحضرات التجميل في شركة. وبسبب المنافسة، قام نائب المدير بالإعلان عن مرطب للجلد له تأثير مُشط لجهاز المناعة. السائل مصنوع من إفرازات نباتية تعطي سوائل قوية جداً. اشرح كيف يُمكنك تسويق هذا المُنتج بوصفه منشطاً لجهاز المناعة.
2. قامت القطة التي تربيها بخدش بشرة صديقك. أصبح الجلد محمراً وحاراً ومؤلماً عند لمسه، وصديقك يعتقد أنه التقط نوعاً من العدوى. لتقادي غضبه (لأنه لا يُحب القطة)، تُحاول أن تخبره عن أنشطة جهاز المناعة اللاوعية. اشرح ماذا حدث لجلده بالضبط؟
3. يدعي بعض الناس أنهم لا يُصابون بالرُشح أبداً. كيف يُمكنك أن توضّح أنّ سبب ذلك هو اختلاف المُستقبلات على سطوح خلاياهم الخاصة؟

### اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بدأت وظيفة جديدة في مختبر أبحاث. وتُشير الإرشادات المخبرية إلى أن عليك فحص يديك من أي جرح في الجلد قبل البدء في التّعامل 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. ج. إفراز مُخاط لمحاصرة المخلوقات الدقيقة. د. كل ما ذكر.
2. الخلايا التي تستهدف خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وتقتلها هي:
- أ. المبتلعة الكبيرة. ب. القاتلات الطبيعية. ج. وحيدات النوى. د. المُتعادلة.
3. الأشكال الموجودة على الخلايا الغازية التي يتعرف إليها جهاز المناعة هي:
- أ. مولدات الضد. ب. الإنترلوكين. ج. الأجسام المضادة. د. الخلايا الليمفية.
4. الذي يعمل "بوصفه إشارات تحذيرية" لتنشيط جهاز المناعة بتنشيط الخلايا التائية المُساعدة هو:
- أ. الخلايا البائية. ب. الإنترلوكين - 1. ج. بروتينات النظام المتمم. د. الهستامين.
5. تُستدعى الخلايا التائية السامة بـ:
- أ. وجود الهستامين. ب. وجود الإنترلوكين - 1. ج. وجود الإنترلوكين - 2. د. الإنترفيرون.
6. الاستجابة الأولية للميكروبات الغازية تتضمن \_\_\_\_\_، والاستجابة المناعية الثانوية تتضمن: \_\_\_\_\_
- أ. IgG / IgA. ب. IgM / IgE. ج. IgE / هستامين. د. IgM / IgG.
7. يستطيع جسمك أن يميّز بين ملايين مولدات الضد 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 المضادة. ب. هناك ملايين عدة من جينات الأجسام المضادة المُختلفة. ج. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يحصل لها تغيّر في مولد الضد. د. كل خلية بائية تمتلك مجموعة مُختلفة من جينات البروتينات الكروية المناعية، لهذا فإنّ تحفيز خلية بائية مُختلفة يُنتج نوعاً مُختلفاً من الأجسام المضادة.
8. إذا كانت زمرة دمك AB، فمن المتوقع أن:
- أ. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولد الضد A فقط. ب. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولد الضد B فقط. ج. يتخثر دمك من الأجسام المضادة لمولدي الضد: A و B. د. لا يتخثر دمك من أي من الأجسام المضادة لمولد الضد A أو B.
9. فيروس الإيدز HIV خطر جداً؛ لأنه يهاجم:
- أ. الخلايا التي تحمل مستقبلات CD4+. ب. الخلايا التائية المُساعدة. ج. 60-80% من الخلايا التائية التي تجري في الجسم. د. كل ما ذكر.

# 52 الفصل

## الجهاز التناسلي The Reproductive System

### مقدمة

تفريد الطيور في الربيع، وصوت الحشرات من الشبائيك، ونقيق الضفادع في المُستنقعات، وعواء الذئاب في الغابات المُتجمدة الشمالية، كلها أصوات تدل على فعل التطور الضروري، أي على التكاثر. هذه الأصوات المُميّزة، إضافة إلى الألوان الزاهية لبعض الحيوانات، مثل الضفادع الذهبية الاستوائية المبينة في الصورة، تعمل على جذب رفيق التزاوج. 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

- 4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته
- عادة، تتنح بيضة واحدة في كل دورة شهرية.
  - تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية، وتُوفر الغذاء والحماية للجنين.
- 5-52 موانع الحمل وعلاج العقم
- تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانفراس.
  - يحدث العقم عند الذكور والإناث.
  - تتطلّب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة.

- 1-52 إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان
- طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتكاثر.
  - تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين.
- 2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات
- أدّى الإخصاب الداخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتكوين الجنيني للإنسان.
  - تمتلك مُعظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا.
  - تمتلك الزواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا.
  - غالبًا لا تضع الثدييات بيوضًا، ولكنها تلد صغارها.
- 3-52 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته
- تتنح الحيوانات المنوية بالملايين.
  - تُساعد الأعضاء الذكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي.
  - تُنظّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر.

# إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان



ب.



أ.

## الشكل 52-2

التَّخَنُّثُ والأُنثى أولاً. أ. سمكة الهاملت باس (الجنس *Hypoplectrus*) التي تعيش في أعماق البحار مُتَخَنِّثَةٌ، ذكر وأنثى في الوقت نفسه. خلال عملية تزاوج واحدة، قد تُغَيِّرُ السمكة في دورها الجنسي أكثر من مرة حتى أربع مرات، بحيث تتلقَّح وتُلْقِحُ. هنا في الصورة، السمكة الذكر تدور حول رفيقتها الثابتة؛ لتلقيح البيوض السابحة إلى الأعلى. ب. السمكة ذات الرأس الأزرق، *Thalassoma b.fasciatum*، هي أنثى أولاً، تتحوَّلُ الإناث فيها إلى ذكر. في الصورة، ذكر كبير، أو أنثى تحولت إلى ذكر، يُشاهد بين الإناث التي هي أصغر حجماً.

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 إناثاً، فاقترح هذا العالم أن السحالي تضع بويضات تبقى حية، حتى لو لم تلْقِح. أي إنها قادرة على التكاثر اللاجنسي في حالة غياب الحيوانات المنوية، بوصفه نوعاً من التكاثر العذري. وقد أشارت دراسات أخرى إلى أن التكاثر العذري يحدث في مجموعات أخرى من السحالي.

يُعرف نوع آخر من إستراتيجيات التكاثر بالتَّخَنُّثُ *Hermaphroditism*، حيث توجد الخصيتان والمبايض في المخلوق نفسه؛ لذا فهو يستطيع إنتاج كل الحيوانات المنوية والبويضات (الشكل 52-1أ). فالديدان الشريطية تستطيع تلقيح نفسها، وهذه الطريقة مُفيدَةٌ؛ لأنه من الصعب على الدودة الشريطية أن تُقابل دودة شريطية أخرى. في حين تحتاج الكثير من الحيوانات الخنثى إلى حيوان آخر للتكاثر. فمثلاً، تحتاج دودة الأرض إلى دودتين من أجل التزاوج، تعمل كل واحدة منها بوصفها ذكراً وأنثى في أثناء عملية التزاوج، وكل واحدة تفادر الأخرى ببويض مُخَصَّبة.

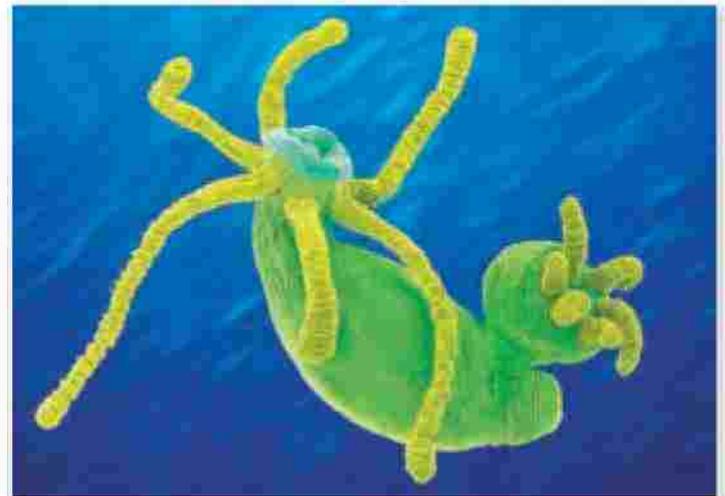
بعض أسماك قيعان البحر خنثى. الكثير من الأسماك قادرة على تغيير جنسها، وتُسمَّى هذه العملية التَّخَنُّثُ التعاقبي *Sequential hermaphroditism*. من بين أسماك الشعاب المرجانية، مثلاً، يحدث النوعان: الأنثى أولاً *Protogyny* ("الأنثى أولاً"، عندما يتغير المخلوق من أنثى إلى ذكر) والذكر أولاً *Protandry* ("الذكر أولاً"، عندما يتغير المخلوق من ذكر إلى أنثى). في

تتكاثر معظم الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، تكاثراً جنسياً. وكما ذكر في الفصل الـ 1 فإن التكاثر الجنسي يحتاج إلى نوع خاص من انقسام الخلية، هو الانقسام المُنصَّف، لإنتاج جاميتات *Gametes* أحادية المجموعة الكروموسومية. هذه الجاميتات تشمل الحيوانات المنوية *Sperm* والبويضات *Eggs*، التي تتحد عن طريق الإخصاب لاستعادة العدد الثنائي من الكروموسومات. وتتطور البيضة المُلقَّحة ثنائية المجموعة الكروموسومية، أو الزيجوت *Zygote*، بالانقسام المُتساوي إلى مخلوق جديد متعدد الخلايا.

البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والطلائعيات، والحيوانات متعددة الخلايا التي تشمل اللواسع والزقيات، إضافة إلى الكثير من الحيوانات الأعقد تركيباً، تتكاثر لا جنسياً. في التكاثر اللاجنسي *Asexual reproduction*، يُنتج عن طريق الانقسام المُتساوي خلايا مُطابقة جينياً 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 بالتبرعم *Budding*، حيث ينفصل جزء من الجسم الأبوي عن الباقي، ثم يتميز إلى مخلوق جديد (الشكل 1-52). يُمكن للمخلوق الناتج أن يصبح مستقلاً، أو أن يبقى متصلًا بالجسم الأبوي، ليُشكِّل مُستعمرة.

## طوّرت بعض الأنواع طرقاً مبتكرة للتكاثر

أحد أشكال التكاثر اللاجنسي، يدعى التكاثر العذري *Parthenogenesis*، وهو شائع في المفصليات. في هذا التكاثر، تُنتج الأنثى ذرية من بويضات غير مُلقَّحة. تتكاثر بعض الأنواع عذرياً فقط (وكلها إناث)، وبعضها يتنقل بين التكاثر العذري والجنسي، مُنتجةً أفراداً أحادية المجموعة الكروموسومية، أو ثنائية المجموعة الكروموسومية، على التوالي. في نحل العسل مثلاً، تتزاوج ملكة النحل مرة واحدة، وتُخزّن الحيوانات المنوية، وبعد ذلك تتحكّم في إطلاق الحيوانات المنوية. إذا لم يُطلق أي حيوان منوي، فإن البويضات تتطور عذرياً لتُعطى ذكراً أحادية المجموعة الكروموسومية. أما إذا لُقِّحت البويضات بالحيوانات المنوية، فإنها تتطور لإعطاء العاملات، وهي إناث ثنائية المجموعة الكروموسومية. وإذا تعرّضت البويضات المُلقَّحة للهرمونات المُناسبة، فإنها تُنتج ملكة أخرى.



الشكل 52-1

التبرعم في اللاسعات. يتكاثر هذا الحيوان اللاسع لاجنسياً عن طريق التبرعم. الحيوان الجديد نراه أقصى اليمين في الصورة.

الأسماك التي تمارس الأنثى أولاً (الشكل 52-2ب) يبدو أن تُغيّر الجنس يحدث تحت السيطرة الاجتماعية. هذه الأسماك عادةً تعيش في مجموعات كبيرة، حيث يقتصر التكاثر الناجح على واحد، أو على عدد قليل من الذكور الضخمة المسيطرة. إذا تمّ إزالة هذه الذكور، تتحوّل بعض الإناث الضخمة إلى ذكور مسيطرة.

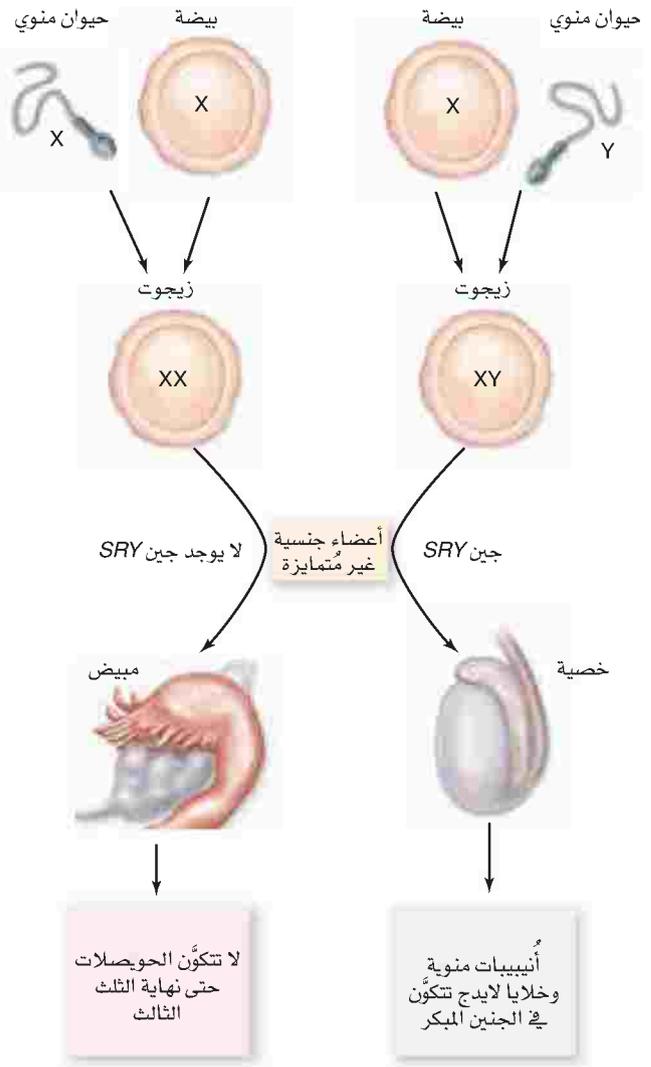
### تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين

في الأسماك التي ذُكرت، وبعض أنواع الزواحف، تُحدّث التغيّرات البيئية تغيّراً في جنس الحيوان. في الثدييات، يتحدّد الجنس في أثناء التكوين الجنيني. تكون الأجهزة التناسلية للذكر والأنثى في الإنسان مُتشابهة في أول 40 يوماً من الحمل. وخلال هذا الوقت، تُهاجر الخلايا التي ستُعطي البويضات أو الحيوانات المنوية من كيس المح إلى الأعضاء التناسلية الجنينية التي لها القابلية أن تُصبح إما مبايض في الأنثى، أو خُصى في الذكر (الشكل 52-3). لهذا السبب، يُقال: إن الأعضاء التناسلية الجنينية "غير مُتمايزة".

إذا كان الجنين ذكراً، فإنّه يحتوي على كروموسوم Y مع جين آخر يُحوّل ناتجه الأعضاء التناسلية غير المُتمايزة إلى خُصى. في الأنثى، التي تفتقد الكروموسوم Y، لا يكون الجين وناتجه من البروتينات موجودين، وعندها تتحوّل الأعضاء التناسلية غير المُتمايزة إلى مبايض. من الجينات المهمة التي تشترك في عملية تحديد الجنس جين منطقة تحديد الجنس في الكروموسوم هذا *SRY* (Sex determining region of the Y chromosome). هذا الجين محفوظ، عبر تطور المجموعات المُختلفة من الفقريات.

عندما تتكون الخصيتان في الجنين، يُفرزان هرمون التستوستيرون وهرمونات أخرى تُحفّز تكوين الأعضاء التناسلية الذكورية الخارجية والأعضاء التناسلية المُلحقة.

وإذا كان الجنين لا يحتوي على جين *SRY*، فإنّ ذلك سيؤدي إلى تكوين أعضاء تناسلية خارجية أنثوية وأعضاء مُلحقة. وبكلام آخر، فإنّ أجنة الثدييات جميعها ستُصبح إناثاً إذا لم يوجد جين *SRY*.



الشكل 52-3

تحديد الجنس في الثدييات. المنطقة المحددة للجنس في الثدييات في الكروموسوم Y تُدعى *SRY*. تتكوّن الخصيتان عندما يكون كروموسوم Y وجين *SRY* موجودين؛ أما في غيابهما فتتكوّن المبايض.

إنّ التكاثر الجنسي هو الأكثر شيوعاً بين الحيوانات، ولكن الكثير من الحيوانات يتكاثر لاجنسياً بطرق منها الانشطار، والتبرعم، أو التكاثر العذري. يتضمن التكاثر الجنسي اتحاد جاميتات من أفراد مُختلفة من النوع نفسه، مع أن بعض الأنواع الخنثى تستطيع أن تُلقح نفسها.

## الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات

2-52

لوقت التكاثر، وإحدى أهم هذه الإشارات دورة القمر. فالقمر يقترب من الأرض مرّة واحدة في الشهر، وعندها، تزداد قوة جذبهِ مُسببةً ارتفاع الأمواج في المُحيط. تشعر الكثير من الأسماك البحرية بهذه التغيّرات في الأمواج، وترتبط تكاثرها وإطلاق جاميتاتها بالدورة القمرية.

عندما بدأت الفقريات في العيش على اليابسة، واجهت خطراً جديداً هو الجفاف، وهو مُشكلة شديدة التأثير في الجاميتات الصغيرة والحساسة. على اليابسة، لا يُمكن إطلاق الجاميتات قُرب بعضها؛ لأنها سريعاً ما تجفّ، وتموت. لذلك، أدى الضغط الانتخابي الكثيف إلى تطور الإخصاب الداخلي *Internal fertilization* في فقريات اليابسة (وكذلك في بعض الأسماك). هذه العملية تعني توصيل الجاميتات الذكورية مباشرة إلى داخل الجهاز التكاثري الأنثوي. وبهذه الطريقة،

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 الذكور فتُطلق حيواناتها المنوية في مياه البحر التي تحتوي على البيوض، حيث يتمّ اتحاد الجاميتات الحرة. تدعى هذه العملية الإخصاب الخارجي *External fertilization*.

وعلى الرغم من أن مياه البحر غير ضارة بالجاميتات، فإنها تساعد على تبعثر الجاميتات بسرعة، لذلك يجب على الذكور والإناث إطلاق الجاميتات في الوقت نفسه تقريباً. ولهذا تُطلق أغلب الأسماك البحرية حيواناتها المنوية وبيوضها في فترات مُحدّدة وواضحة وقصيرة. بعض الأسماك تتكاثر مرة في السنة، وبعضها أكثر من مرة. يحتوي المُحيط على أدلة فصلية تتبّعها المُخلوقات بوصفها إشارات توحيد



أسماك ولودة تحمل صغارها الأحياء، والمُتحرّكة بداخل أجسامها. يُكمل الصغير تطوره داخل جسم الأم، ثم يُطلق على شكل مخلوق صغير بالغ ومُستقل. في الصورة قرش ليموني وضع توتًا قرشًا صغيرًا، ما زال مُرتبطًا مع أمه بالحبل السُري.

وبتضاد واضح مع الأسماك العظمية، يكون التلقيح في الأسماك الغضروفية داخليًا، حيثُ يقوم الذكر 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 الذكر والأنثى من خلال فتحة المذرق أو المجمع. يقوم الذكر في الضفادع والعلاجوم، بالإمساك بالأنثى، حيث يُطلق سائلًا مُحتويًا على الحيوانات المنوية نحو البيوض حال إطلاقها من الأنثى إلى الماء (الشكل 52-5).

على الرُغم من أن بيوض مُعظم البرمائيات تتطور جنينيًا في الماء، فإن هناك حالات استثنائية مثيرة للاهتمام (الشكل 52-6). ففي نوعين من الضفادع

#### الشكل 52-5

بيوض الضفدع تُلَقَّح خارجيًا. عندما تتزاوج الضفادع، يُحفِّز إمساك الذكر للأنثى إطلاق كميات كبيرة من البيوض الناضجة، ويُطلق الذكر فوقها حيواناته المنوية.



فإن التلقيح يقع في بيئة غير جافة، حتى لو كانت الحيوانات البالغة تعيش على اليابسة بشكل كامل.

### أدى الإخصاب الداخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتكوين الجنيني للإنسان

تمتلك الحيوانات التي تعيش على اليابسة ثلاث إستراتيجيات لتطور الجنين، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.

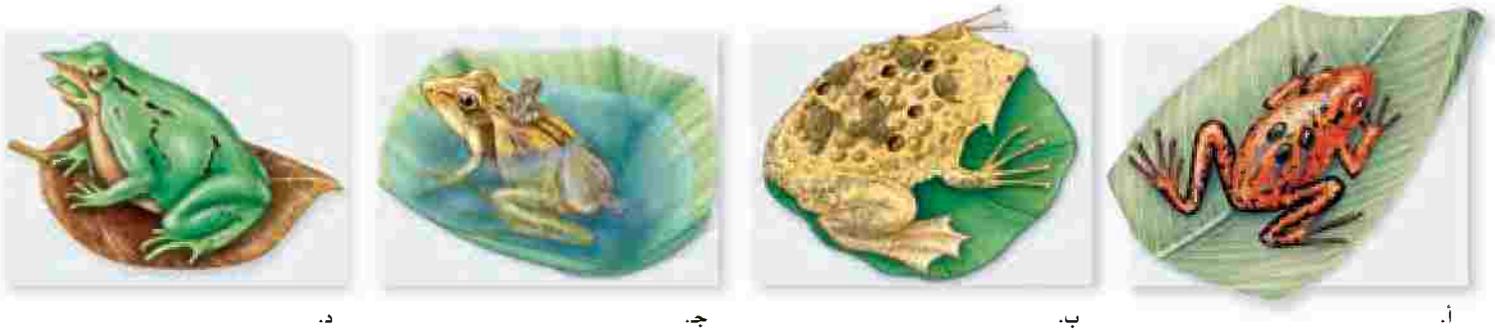
- 1. وضع البيوض Oviparity:** يحدث عند بعض الأسماك العظمية، ومُعظم الزواحف وبعض الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الثدييات، وكل الطيور. تقوم هذه المخلوقات بوضع بيوضها، بعد أن يكون تمّ تخصيبها داخليًا خارج جسم الأم لكي تكمل تكوينها الجنيني.
- 2. ولادة البيوض Ovoviviparity:** توجد عند بعض الأسماك العظمية (تضم السمكة المومس، والسمكة الفطساء، وسمك البعوض)، وبعض الأسماك الغضروفية، والكثير من الزواحف. حيث تبقى البيوض المُلقَّحة داخل الأم لتُكمل تكوينها الجنيني، ولكن الأجنة تحصل على غذائها من المَحّ الموجود في البيض. وبعد تطور المخلوق بشكل كامل تنفقس البيوض، وتخرج الصغار خارج الأم.
- 3. الولادة Viviparity:** تُوجد عند مُعظم الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الزواحف، وكلّ الثدييات تقريبًا. يتطور الصغير بشكل كامل داخل الأم، ويحصل على الغذاء من دمها عبر الحبل السُريّ *Umbilical cord*، وليس عن طريق المَحّ (الشكل 52-4).

### تمتلك معظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا

بخلاف الفقريات الأخرى، أغلب الأسماك والبرمائيات تتكاثر عن طريق الإخصاب الخارجي، على الرُغم من أن الإخصاب الداخلي يحدث في بعض مجموعات الأسماك.

#### الأسماك

التلقيح في مُعظم أنواع الأسماك العظمية خارجي، وتحتوي البيوض على كمية مَحّ كافية للإبقاء على حياة الجنين مدة قصيرة. ولكن يجب على الصغار بعد انتهاء مخزون المَحّ البحث عن غذائها من المياه المُحيطة بها. التكوين الجنيني سريع، والصغار التي تعيش تتضج بسرعة. ومع أن آلاف البيوض تُلقَّح في المرة الواحدة، إلا أن الكثير من الأفراد الناتجة تتعرض لعدوى ميكروبية، أو للافتراض، والقليل ينمو، ويصل سن النضج.



الشكل 52-6

طرق مختلفة لتطور الصغار عند الضفادع. أ. ذكر ضفدع السَّام، يحمل أبو ذنبية على ظهره. ب. في ضفادع سورينام الأنثى، يتطور الضفدع الصغير من بويضات موجودة في أكياس تفريخ على ظهر الإناث. ج. في الضفادع الكيسية الموجودة في أمريكا الجنوبية، تحمل الإناث اليرقات المتطورة في كيس على ظهرها. د. يتطور أبو ذنبية في ضفادع داروين إلى ضفادع صغيرة داخل كيس الصوت داخل الذكر، ويخرج عن طريق الفم.



الشكل 52-7

إيصال الحيوانات المنوية من الذكر إلى جسم الأنثى. السلاحف في الصورة هي أول الفقريات البرية التي طورت هذا النوع من التكاثر الذي يدعى الجماع، والذي يُناسب بشكل كبير الحياة البرية.



الشكل 52-8

يحتضن البطريق ذو العرف بيوضه. هذان الزوجان في مرحلة التمشيش يتبادلان حراسة العش ضمن طقوس مترفة.

مثلاً، تتطور البيوض في الأكياس الصوتية، وفي معدة الأبوين، وتخرج الضفادع الصغيرة من فم أوبوها.

تنقسم دورة التكوين عند معظم البرمائيات إلى مراحل جنينية، ومراحل يرقية، ومرحلة البلوغ. يتطور الجنين داخل البيضة مُعتمداً على المَح في غذائه. بعد فقس البيوض، تخرج اليرقة المائية، وغالباً ما تدعى باسم (أبو ذنبية)، الذي يسبح بحرية، جامعاً الغذاء مدة من الوقت. تنمو بعض أنواع أبو ذنبية في أسابيع قليلة من حجم لا يتجاوز رأس قلم رصاص لتصل إلى حجم السمكة الذهبية. وعندما تصل اليرقة حجماً كافياً، تدخل في مرحلة انتقالية، مرحلة التحول، التي ينتقل فيها المخلوق إلى مرحلة البالغ الذي يعيش على اليابسة.

### تمتلك الزواحف والطيور إخصاباً داخلياً وتضع بيوضاً

معظم الزواحف، وكل الطيور بيوضة. بعد إخصاب البيوض داخل المخلوق، توضع خارج جسم الأم لتكتمل تطورها.

#### الزواحف

يستخدم الذكر في الزواحف، كما في الكثير من الفقريات التي تستخدم التلقيح الداخلي، عضواً أنبوبياً، هو القضيب، لإدخال الحيوانات المنوية إلى داخل الأنثى بعملية تدعى الجماع (الشكل 52-7).

تضع أغلب الزواحف البيوضة بيضها، ثم تهجره. وتكون هذه البيوض مُحاطة بقشرة جلدية تضاف إليها في أثناء مرورها بقناة البيض، ذلك الجزء من الجهاز التناسلي الأنثوي الذي يخرج من المبيض. في أنواع أخرى من الزواحف الولودة البيوضة، تتكون بيوض تتطور إلى أجنة داخل جسم الأم، والقليل من الزواحف ولودة.

#### الطيور

تُمارس كل الطيور الإخصاب الداخلي، مع أن معظم ذكور الطيور ينقصها القضيب، لكنه في معظم الطيور (مثل البجع، والنوز، والنعام)، يتسع مذرق الذكر ليعمل قضيباً.

وحال عبور البيضة قناة البيض، فإنَّ غُدداً تُفرز بروتين الأليومين (بياض البيض) والقشرة الجيرية الصلبة التي تُميز بيوض الطيور عن بيوض الزواحف. وعلى الرغم من أن الزواحف من ذوات الدَّم البارد، فإنَّ الطيور من ذوات الدَّم الحار؛ لذلك، تحتضن الطيور بيوضها لتبقيها دافئة (الشكل 52-8). الصَّغير الذي يفقس من بيوض معظم الطيور غير قادر على الحياة من دون مُساعدة؛ لأنَّ

تختلف الأرناب والقطط عن معظم الثدييات الأخرى بأنها تحفيزية الإباضة؛ أي أنها تُنتج البويضات بالتَّحفيز. فبدلاً من أن تقوم بالإباضة بشكل دوري، تُنتج الإناث بويضات مباشرة بعد الجماع فقط، بغض النظر عن نشاطها الجنسي. ويعود السبب في ذلك إلى التَّحفيز الانعكاسي لإنتاج الهرمون المكون للجسم الأصفر. ويجعل هذا بدوره الإناث شديدة الخصوبة.

#### وحيدة المسلك، الجرابيات، والمشيميات

أقل الثدييات تطوراً، أي وحيدة المسلك **Monotremes** (مثل منقار البط)، بيوضة، مثل الزواحف التي تطورت عنها. تحتضن وحيدة المسلك صغارها داخل أعشاش (الشكل 52-19) أو داخل أكياس جرابية خاصة، ولكن الصغار التي تققس تحصل على الحليب من غدد حليبية، وذلك بمصها لجلد الأم (بسبب عدم وجود حلمات). الثدييات الأخرى جميعها ولودة، وهي تُقسَّم إلى مجموعتين أصغر بحسب كيفية إرضاعها صغارها.

**الجرابيات Marsupials**، مجموعة تشمل الأوسوم والكنغر، تلد أجنة غير مُكتملة النمو. وتُكمل الصغار نموها داخل كيس (جراب) من جلد الأم، حيثُ تحصل على غذائها من حلمات الغُدِّ الحليبية (الشكل 52-9ب).

الثدييات المشيمية **Placental mammals** (الشكل 52-9ج) تُبقي أطفالها داخل رحمها مدة طويلة من الزمن من أجل تطورها. تتغذى الأجنة عن طريق تركيب يُدعى المشيمة، التي تشق من غشاء الكوريون وبطانة رحم الأم. وبسبب القرب الشديد لأوعية دم الجنين وأوعية دم الأم في المشيمة، فإن الجنين يحصل على غذائه عن طريق انتشار الغذاء من دم الأم إلى دمه. وستناقش وظيفة المشيمة بالتفصيل في الفصل 53.

يحدث الإخصاب خارجياً في معظم الأسماك والبرمائيات، وداخلياً في معظم الفقريات الأخرى. معظم الزواحف والطيور جميعها بيوضة، حيثُ تضع البيوض الرهلية المحمية عن طريق الأغشية المقاومة للجفاف. تُعد الطيور من ذوات الدم الحار، ولهذا يجب أن تُحافظ على بيوضها دافئة عن طريق الحضن. الغالبية العظمى من الثدييات ولودة. قد تتكاثر الثدييات موسميًا، وتحدث دورة الشَّبَق في معظم الثدييات، ودورة الطمث في الإنسان والقردود. يحدث الإخصاب فقط في أثناء هذه الدورات. تختلف وحيدة المسلك والجرابيات، والمشيميات في تفاصيل أماكن تطور الجنين.



ج.



ب.



أ.

تكوينه الجنيني غير مُكتمل بعد. هذه الصغار تُربىها الآباء وتُغذيها إلى أن تنمو نحو النضج تدريجيًا.

إنَّ البيوض ذات القشرة في الطيور والزواحف تُعدُّ من أهم طرق التَّأقلم للعيش على اليابسة. فكما ذُكر في الفصل 35، 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 مباشرة، وكيس المُخ **Yolk sac**، والممبار **Allantois**. إن هذه الأغشية الجنينية معًا، إضافة إلى القشرة تؤدي دورًا مُساعدًا بمقاومة الجفاف، بحيث يُمكن وضع البيوض في أماكن جافة. وعلى العكس تمامًا، تحتوي بيوض الأسماك والبرمائيات غشاء جنينيًا واحدًا، هو كيس المُخ. 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 التكاثرية للذكر ثابتة.

#### دورات التكاثر في الأنثى

تتضمن الدورات التكاثرية في الأنثى إطلاق بيضة ناضجة من المبيض بعملية تُسمى الإباضة **Ovulation**. مُعظم إناث الثدييات تكون "في وضع التَّهَيُّج الجنسي"، أو مُتقبلة للذكور من الناحية الجنسية وقت الإباضة. وتُسمى الفترة التي تتقبَّل فيها الأنثى الذكر جنسيًا **الشَّبَق Estrus**، وتُسمى دورة التكاثر هذه **دورة الشَّبَق Estrus cycle**. تتواصل الدورات التكاثرية في الأنثى حتى تحمل.

في دورة الشَّبَق لمُعظم الثدييات، تُسبب تغيُّرات في إفراز الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات (FSH) وهرمون مُكوِّن الجسم الأصفر (LH) من الفص الأمامي للغُدَّة النُخامية، تغيُّرات في تطور خلية البيضة وفي إفراز هرمونات من المبايض (الفصل 46). يمتلك الإنسان والقرد دورات طمثية **Menstrual cycles** تُشبه دورة الشَّبَق في الثدييات الأخرى في نمط إفراز الهرمونات وفي الإباضة، لكنَّها تختلف عن الثدييات الأخرى التي لها دورات شبقية بأنها تنزف عندما تسلخ بطانة الرَّحِم الدَّاخِلية، وتُسمى هذه العملية **الطَّمث Menstruation**، ويُمكن لهذه الثدييات ممارسة الجماع في أي وقت خلال هذه الدَّورة.

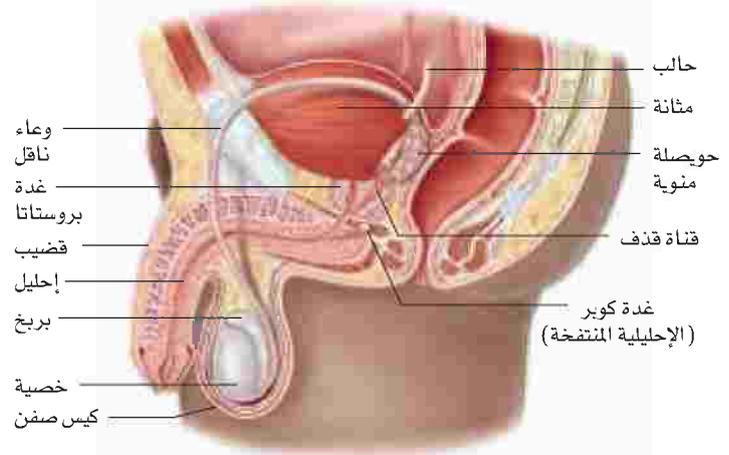
#### للشكل 52-9

التكاثر 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. ج. في المشيميات، مثل هذه الغزالة، إذ يبقى الصغير داخل رحم الأم إلى فترة أطول من الوقت، ويولد مُتطورًا بشكل أكبر.

## تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

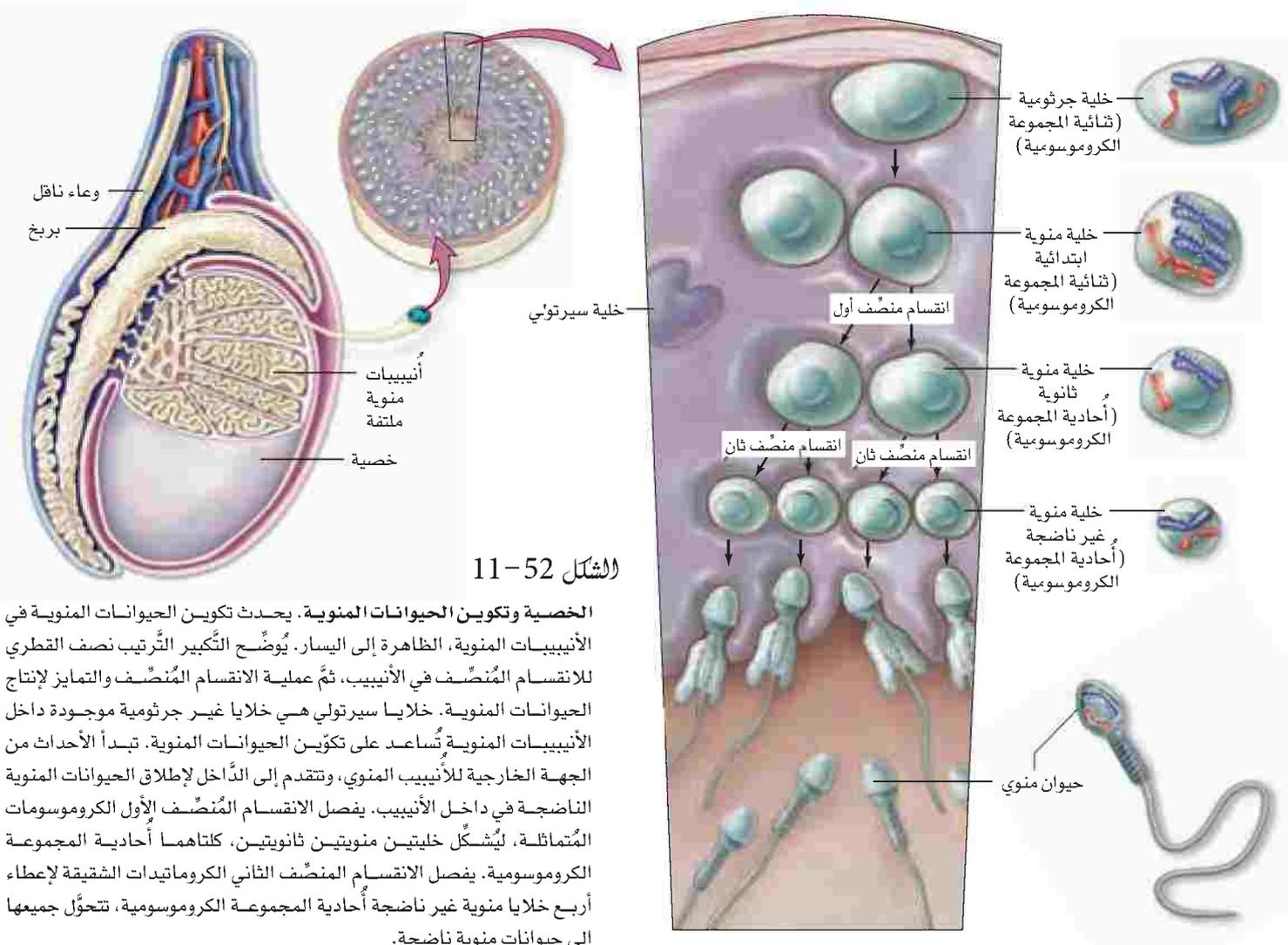
تركيب الجهاز التناسلي في ذكر الإنسان، هو التركيب نفسه لكل ذكور الثدييات، وهو موضح في (الشكل 52-10). عند تكوّن الخصيتين في جنين الإنسان، فإنها تُطوّر الأنبيبات المنوية **Seminiferous tubules**، وهي أماكن تصنيع الحيوانات المنوية، إذ يبدأ تكوين هذه الأنبيبات بعد نحو 43 - 50 يوماً من الحمل. وبعد 9 - 10 أسابيع، تبدأ خلايا **Leydig cells** التي تقع في النسيج البيني حول الأنبيبات المنوية بإفراز هرمون التستوستيرون (وهو أهم هرمون جنسي ذكري). يُحوّل إفراز التستوستيرون خلال تكوين الجنين التراكيب غير المُتميزة إلى الأعضاء التناسلية الذكورية الخارجية، القضيب **Penis** وكيس الصفن **Scrotum**، والأخير هو كيس يحوي بداخله الخصيتين. بغياب هرمون التستوستيرون، تتحوّل هذه التراكيب إلى أعضاء تناسلية أنثوية خارجية. إن هرمون التستوستيرون مسؤول عن إظهار الصفات الذكورية الجنسية الثانوية، مثل نمو اللحية، وخشونة الصوت، ونمو شعر الجسم.

تكون كل خصية، عند الإنسان البالغ، مكوّنة أساساً من أنبيبات منوية شديدة الالتواء (الشكل 52-11، يسار). ومع أن الخصيتين تتكوّنان داخل التجويف البطني، إلا أنّهما تنزلان قبل مدة قصيرة من الولادة من خلال قناة تُدعى القناة الأربية إلى داخل الصفن، الذي يُعلّقها خارج البطن. يُحافظ الصفن على



الشكل 52-10

تركيب الجهاز التناسلي الذكري في الإنسان. القضيب وكيس الصفن هما عضوا التناسل الخارجيان. الخصيتان هما الغدد التناسلية، والأعضاء الأخرى هي أعضاء جنسية مُساعدة، تُساعد على إنتاج المني وقذفه.



الشكل 52-11

الخصية وتكوين الحيوانات المنوية. يحدث تكوين الحيوانات المنوية في الأنبيبات المنوية، الظاهرة إلى اليسار. يُوضّح التكبير الترتيب نصف القطري للانقسام المنصف في الأنبيب، ثم عملية الانقسام المنصف والتميز لإنتاج الحيوانات المنوية. خلايا سيرتولي هي خلايا غير جرثومية موجودة داخل الأنبيبات المنوية تُساعد على تكوين الحيوانات المنوية. تبدأ الأحداث من الجهة الخارجية للأنبيب المنوي، وتقدم إلى الداخل لإطلاق الحيوانات المنوية الناضجة في داخل الأنبيب. يفصل الانقسام المنصف الأول الكروموسومات المتماثلة، يُشكّل خليتين منويتين ثانويتين، كلتاها أحادية المجموعة الكروموسومية. يفصل الانقسام المنصف الثاني الكروماتيدات الشقيقة لإعطاء أربع خلايا منوية غير ناضجة أحادية المجموعة الكروموسومية، تتحوّل جميعها إلى حيوانات منوية ناضجة.

الحيوانات المنوية بدرجة حرارة  $34^{\circ}$  س، وهي أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية ( $37^{\circ}$  س). تُسهم درجة الحرارة المُخفضة هذه بشكل ضروري في التطور الطبيعي للحيوانات المنوية في الإنسان.

## تنتج الحيوانات المنوية بالملايين

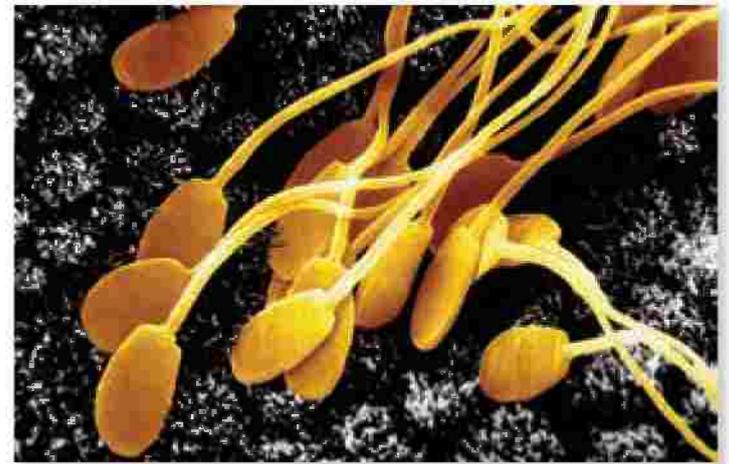
جدار الأنابيبات المنوية مُكوّن من خلايا جرثومية *Germ cells* تُدعى الخلايا المنوية الأمية أو أمهات المني *spermatogonia*، وخلايا داعمة تُدعى خلايا سيرتولي *Sertoli cells*. الخلايا الجرثومية الموجودة على السطح الخارجي للأنابيبات المنوية هي خلايا ثنائية المجموعة الكروموسومية، وهي الخلايا الوحيدة التي ستقسم انقسامًا مُنصّفًا لإعطاء الجاميتات (انظر الفصل 11)، في حين تكون الخلايا الجاميتية المُتطورة الموجودة في تجويف الأنابيبات أحادية المجموعة الكروموسومية.

## الانقسامات الخلوية المؤدية إلى تكوين حيوانات منوية

تتقسم الخلية المنوية الأمية انقسامًا مُتساويًا لإعطاء خليتين: إحداهما تدخل في الانقسام المُنصّف لإعطاء أربع خلايا تُصبح كل واحدة منها حيوانًا منويًا، أما الخلية المُتبقية من الانقسام المُتساوي فتبقى خلية منوية أمية. بهذه الطريقة، لا تنفد الخلايا المنوية الأمية في الذكور. وهكذا ينتج ما معدله 100 – 200 مليون حيوان منوي كل يوم في الذكور البالغة، ويُمكن أن يستمر الإنسان في إنتاج الحيوانات المنوية طوال فترة حياته.

تُدعى الخلايا المنوية التي تبدأ الانقسام المُنصّف الخلايا المنوية الابتدائية *Primary spermatocyte*. تحتوي هذه الخلايا في الإنسان على 23 زوجًا من الكروموسومات المُتماثلة (المجموع 46 كروموسومًا)، كل كروموسوم تم نسخه، وأصبح مُكوّنًا من كروماتيدين. في الانقسام المُنصّف الأول، تنفصل الكروموسومات المُتماثلة، فتنتج خليتان تحمّلان نصف العدد الأصلي من الكروموسومات، وتُسمّيان الخلايا المنوية الثانوية *secondary spermatocytes*. وعلى الرغم من ذلك، ما زالت الكروموسومات يتكوّن كل منها من كروماتيدين.

تبدأ الخلايا المنوية الثانوية بالانقسام المُنصّف الثاني، حيث تنفصل الكروماتيدات، وينتج عن ذلك خلايا أحادية المجموعة الكروموسومية، تُسمّى خلايا منوية غير ناضجة *Spermatids*. لهذا، يتم إنتاج أربع خلايا منوية غير ناضجة من كل خلية منوية ابتدائية (الشكل 52-11، اليمين). تُكوّن هذه الخلايا السابقة كلها النسيج الطلائّي المولد للأنابيبات المنوية؛ لأنه "يولد" الجاميتات.



أ.

للشكل 52-12

## الأنسجة الداعمة

إضافة إلى النسيج الطلائّي المولد، يحتوي جدار الأنابيب 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 الناضجة إلى حيوانات منوية ناضجة (النطف *Spermatozoa* (sperm) عن طريق ابتلاع السيتوبلازم الزائد فيها.

## تركيب الحيوان المنوي

الحيوان المنوي خلية بسيطة، تتكون من رأس، وجسم، وسوط (أو ذيل) (الشكل 52-12). يُحيط للرأس بنواة مضغوطة، وهو مُغطى بحويصلة تُسمى الجسم القمي *Acrosome*، مُشتق من أجسام جولجي. يحتوي الجسم القمي أنزيمات تُساعد على اختراق الحيوان المنوي للغلف المُحيطة بالبيضة. الجسم والذيل يُزوّدان الحيوان المنوي بقوة دافعة: داخل الذيل يُوجد سوط، وداخل الجسم يُوجد مُركز، يعمل بوصفه جسمًا قاعديًا للسوط، وتوجد ميتوكوندريا أيضًا، تولد الطاقة اللازمة لحركة السوط.

## تُساعد الأعضاء الذكورية الجنسية المُلحقة

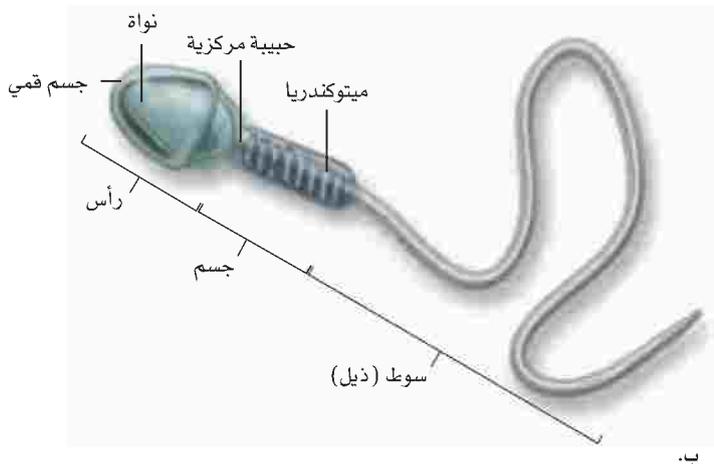
### على إيصال الحيوان المنوي

تدخل الحيوانات المنوية بعد إنتاجها في الأنابيبات المنوية، في أنبوب طويل مُلتف يُدعى البربخ *Epididymis*. ويجب أن تبقى الحيوانات المنوية هناك 18 ساعة قبل أن تُصبح مُتحرّكة. تنتقل الحيوانات المنوية من البربخ إلى أنبوب طويل آخر يُدعى الوعاء الناقل *Vas deferens*، الذي يعبر إلى تجويف البطن عن طريق القناة الأربية.

## إنتاج السائل المنوي

السائل المنوي خليط من سوائل وحيوانات منوية. يرتبط الوعاء الناقل من كل خصية مع واحدة من القنوات الخارجة من زوج من الغُدُد تُدعى الحويصلات المنوية *Seminal vesicles* (انظر الشكل 52-10)، التي تُنتج سائلًا غنيًا بالفركتوز، ويُشكّل 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



ب.

الحيوانات المنوية في الإنسان. أ. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح لُوّنت فيها الحيوانات المنوية باللون الأصفر. ب. رسم توضيحي للمُكوّنات الرئيّسة للحيوان المنوي.

## 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 الذاتي. تُطلق هذه الخلايا العصبية أكسيد النتریک (NO)، الذي يُسبب توسع شرايين القضيب. ينتفخ النسيج الانتصابي نتيجة امتلائه بالدم. هذا الضغط المتزايد في النسيج الانتصابي يضغط على الأوردة، لهذا يندفع الدم إلى القضيب، ولكنه لا يستطيع الرجوع. تمتلك بعض الثدييات، مثل الفظ، عظمة في القضيب تسهم في صلابة القضيب عند الانتصاب، في حين لا يملك الإنسان ذلك.

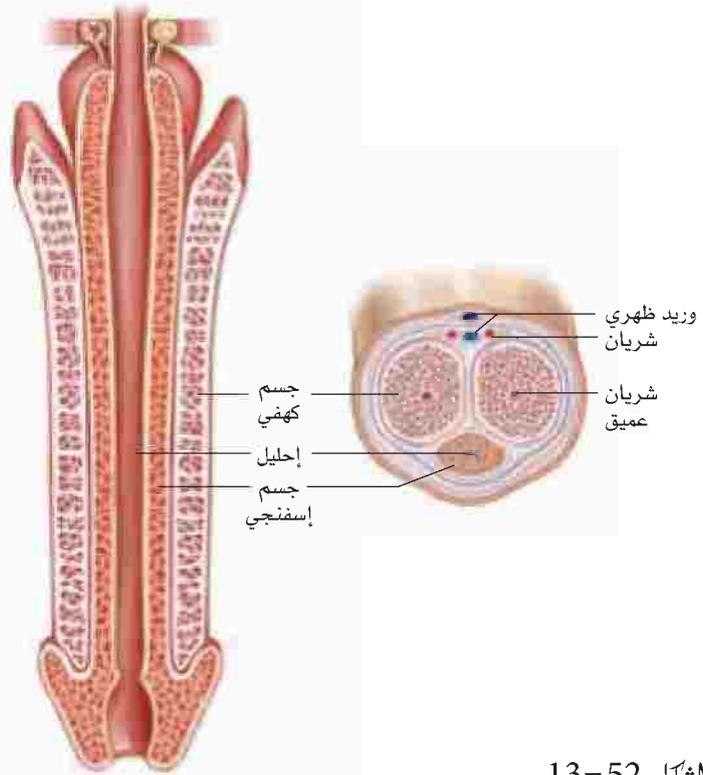
## القذف Ejaculation

يحدث القذف Ejaculation نتيجة لاستمرار الانتصاب والتَّهَيُّج، ويقذف القضيب من 2-5 مللترات من السائل المنوي المحتوي على نحو 300 مليون حيوان منوي. يحتاج الإخصاب الناجح إلى عدد كبير من الحيوانات المنوية؛ لأن الصعوبات التي يواجهها الحيوان المنوي للوصول إلى البويضة كبيرة جداً، ويجب أن يتلامس الجسم القمي لأكثر من حيوان منوي مع البويضة؛ لكي ينجح واحد منها في النفاذ إلى الدأخل (سوف يُناقش الإخصاب في الفصل 53). الذكور الذين يقذفون أقل من 20 مليون حيوان منوي يعدون عقماء. وعلى الرغم من عددها العالي، إلا أن الحيوانات المنوية لا تُشكّل إلا 1% من السائل المنوي فقط.

## تنظيم الهرمونات الوظيفية التناسلية في الذكر

كما رأيت في (الفصل 46)، يُفرز الفص الأمامي للغدة النخامية نوعين من الهرمونات المُحفِّزة للغدة التناسلية: الهرمون المُحفِّز للحويصلات (FSH) ومكوّن الجسم الأصفر (LH). وعلى الرغم من تسمية هذه الهرمونات بحسب عملها في الأنثى، فهي أيضاً ضرورية لتنظيم الوظائف الجنسية الذكورية (الجدول 52-1). في الذكر، يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي التي تُسهّل بدورها تكوين الحيوانات المنوية، أما مكوّن الجسم الأصفر فيُنشِّط خلايا ليدج لإفراز هرمون التستوستيرون.

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 الحمص، هما غدتا كوبر (الغدد الإحليلية المنتفخة) 10% Bulbourethral glands من الإفرازات إلى السائل المنوي، وتفرزان أيضاً سوائل تُبطن الإحليل، وتُرطب مقدمة القضيب، قبل الجماع.



الشكل 52-13

مقطع عرضي (اليمين) ومقطع طولي (اليسار) للقضيب. خلال الانتصاب، تمتلئ أنسجة الجسم الكهفي بالدم لزيادة حجم القضيب. الجسم الإسفنجي يمنع انضغاط الإحليل في أثناء الانتصاب.

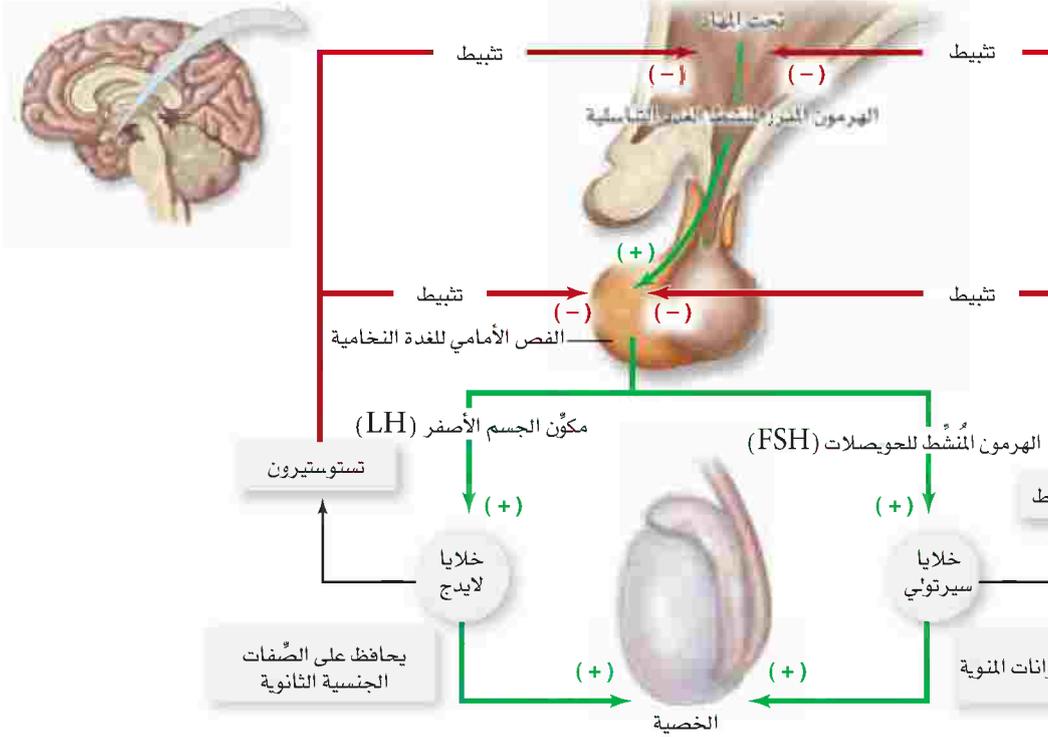
الهرمونات التكاثرية في الثدييات	الجدول 52-1
	الذكر
يُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية عبر خلايا سيرتولي.	الهرمون المُنشِّط للحويصلات
يُحفِّز إنتاج هرمون التستوستيرون عبر خلايا ليدج.	الهرمون مكوّن الجسم الأصفر
يُحفِّز تطور الصفات الجنسية الذكورية الثانوية وظهورها، والأعضاء الجنسية المُلحقة، وتكوين الحيوانات المنوية.	تستوستيرون
	الأنثى
يُحفِّز تكوين الحويصلات المبيضية وإفراز هرمون إستراديول.	الهرمون المُنشِّط للحويصلات
تحفيز الإباضة، وتحويل الحويصلة المبيضية إلى الجسم الأصفر، وإفراز إستراديول وبروجستيرون من الجسم الأصفر.	الهرمون مكوّن الجسم الأصفر
يُحفِّز تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى وظهورها؛ التحفيز الشهري للرَّحم من أجل الحمل.	إستراديول (إستروجين)
إكمال تحضير الرَّحم للحمل؛ يُساعد في الحفاظ على الصفات الجنسية الثانوية للأنثى.	بروجستيرون
يُحفِّز انقباض الرَّحم وخروج الحليب.	أكسيتوسين
يُحفِّز إنتاج الحليب.	برولاكتين

أهمية التغذية الراجعة المُثبِّطة يُمكن توضيحها عند إزالة الخصيتين؛ فبغياض هرموني تستوستيرون والمثبط، يزيد إفراز المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر من الغدة النخامية كثيرًا.

يُنتج الذكر البالغ حيوانات منوية بشكل مُستمر عن طريق الانقسام غير المُنصف للخلايا المولدة المُثبِّطة للأنيبيبات المنوية المُلتفة. يتكوّن السائل المنوي من الحيوانات المنوية التي تنتجها الخصية والسائل القادم من الحويصلات المنوية وغدة البروستاتا. يتحكّم الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات وهرمون مكون الجسم الأصفر المفرزين من الفص الأمامي للغدة النخامية في إنتاج الحيوانات المنوية وإفراز تستوستيرون من الخصيتين.

يُطبق مبدأ التغذية الراجعة المُثبِّطة للتحكم في إفراز الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر (الشكل 14-52). إذ يُحفِّز هرمون من تحت المهاد يُدعى مُفرِّز منشط الغدة التناسلية GnRH الفص الأمامي للغدة النخامية لتطلق الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر. يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي على إنتاج هرمون بروتيني يُدعى المثبط Inhibin. يقوم بتثبيط إفراز المُحفِّز للحويصلات بشكل خاص. وبشكل مُشابه، فإنّ هرمون مكون الجسم الأصفر يُحفِّز إنتاج التستوستيرون، الذي يُثبِّط بدوره إنتاج هرمون مكون الجسم الأصفر عن طريق التغذية الراجعة المُثبِّطة. بشكل مُباشر على الفص الأمامي للغدة النخامية، أو بشكل غير مُباشر بتقليل إنتاج مُفرِّز منشط الغدة التناسلية من تحت المهاد.

الشكل 14-52



التفاعلات الهرمونية بين الخصيتين والفص الأمامي للغدة النخامية. يُفرِّز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الغدة التناسلية الذي يُحفِّز الفص الأمامي للغدة النخامية على إنتاج هرموني مكوّن الجسم الأصفر والهرمون المنشط للحويصلات. يُحفِّز مكوّن الجسم الأصفر خلايا لايدج لإنتاج هرمون تستوستيرون، الذي يشترك في تطوير الصفات الجنسية الثانوية، ويُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المنشط للحويصلات خلايا سيرتولي الموجودة في الأنبيبات المنوية؛ لتسهيل تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المنشط للحويصلات كذلك خلايا سيرتولي لإفراز الهرمون المثبط. التستوستيرون والمثبط يؤثّران سلبياً عن طريق التغذية الراجعة السالبة في إفراز هرموني مكوّن الجسم الأصفر والمنشط للحويصلات، على التوالي.

## تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

4-52

*Menarche* (دورة الطمث). يُنشّط إسترايول ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى، التي تشمل نمو الثديين وظهور شعر العانة. إضافة إلى ذلك، يقوم هرمون إسترايول مع هرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون، بالإبقاء على الأعضاء الأنثوية المُلحقة، مثل قنوات فالوب، والرّحم، والمهبل.

### عادةً، تنتج بيضة واحدة في كل دورة شهرية

عند الولادة، تحتوي مبايض الأنثى نحو مليون حويصلة، تحتوي كل منها بيضة ابتدائية **Primary oocyte** تبدأ مُبكراً في الانقسام المُنصف، ولكنها تتوقف عند الطور التمهيدي من الانقسام المُنصف الأول. وتنشط بعض الحويصلات المُحتوية على البيضة الابتدائية لتتطور خلال كل دورة شهرية. عند الإنسان، تستمر الدّورة الشهرية شهراً واحداً (أو 28 يوماً تقريباً في المعدل) ويُمكن

تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي مُوضّحة في (الشكل 15-52). على عكس الخصيتين، تتكوّن المبايض بشكل أبطأ قليلاً. فبغياض التستوستيرون، يُكوّن جنين الأنثى البظر **Clitoris** والشفرتين الكبيرتين **Labia majora** من التراكيب الجنينية نفسها التي تُنتج القضيب والصفن في الذكر. لذلك، يُمكن القول: إن البظر والقضيب، والشفرتين والصفن، تراكيب مُتماثلة. والبظر، مثل القضيب، يحتوي الجسم الكهفي، ولذلك يُمكن أن ينتصب.

تحتوي المبايض تراكيب مجهرية تُسمى 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 الرئيس، إسترايول (يُدعى أيضاً إستروجين)، الذي يُحفِّز البدء بالدّورة الشهرية



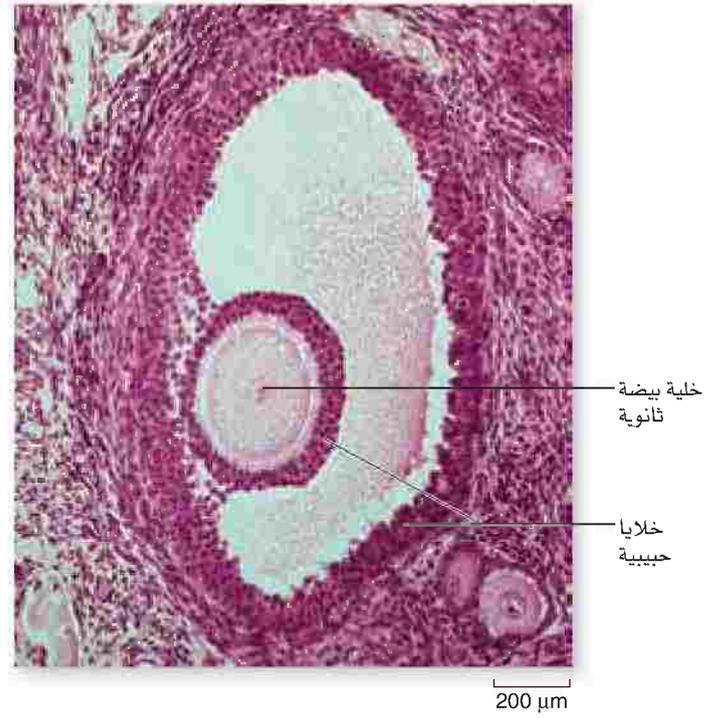
ولذلك، تحصل خلية البيضة الثانوية على مُعظم السيتوبلازم من خلية البيضة الابتدائية (انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ)، وهذا يزيد من فرصة الجنين المبكر في العيش إذا حدث لها إخصاب. أما الجسم القطبي، من ناحية أخرى، فيتحلل. تبدأ خلية البيضة الثانوية في الانقسام المُنصف الثاني، ولكنها تتوقف عند الطور الاستوائي الثاني. تخرج خلية البيضة المتوقفة على هذا الوضع من المبيض عند الإباضة، ولا تُكمل الانقسام المُنصف الثاني إلا بعد الإخصاب في قناة فالوب.

### الإباضة

إنَّ ازدياد مستوى إستراديول في الدَّم خلال الطور الحويصلي يُنشِط الفص الأمامي للغُدَّة النخامية لإفراز مكوّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة. هذا الإفراز المُفاجئ للهرمون يُسبب انفجار حويصلة جراف تامة التَّطور عند عملية الإباضة، مُطلقَةً بذلك خلية البيضة الثانوية.

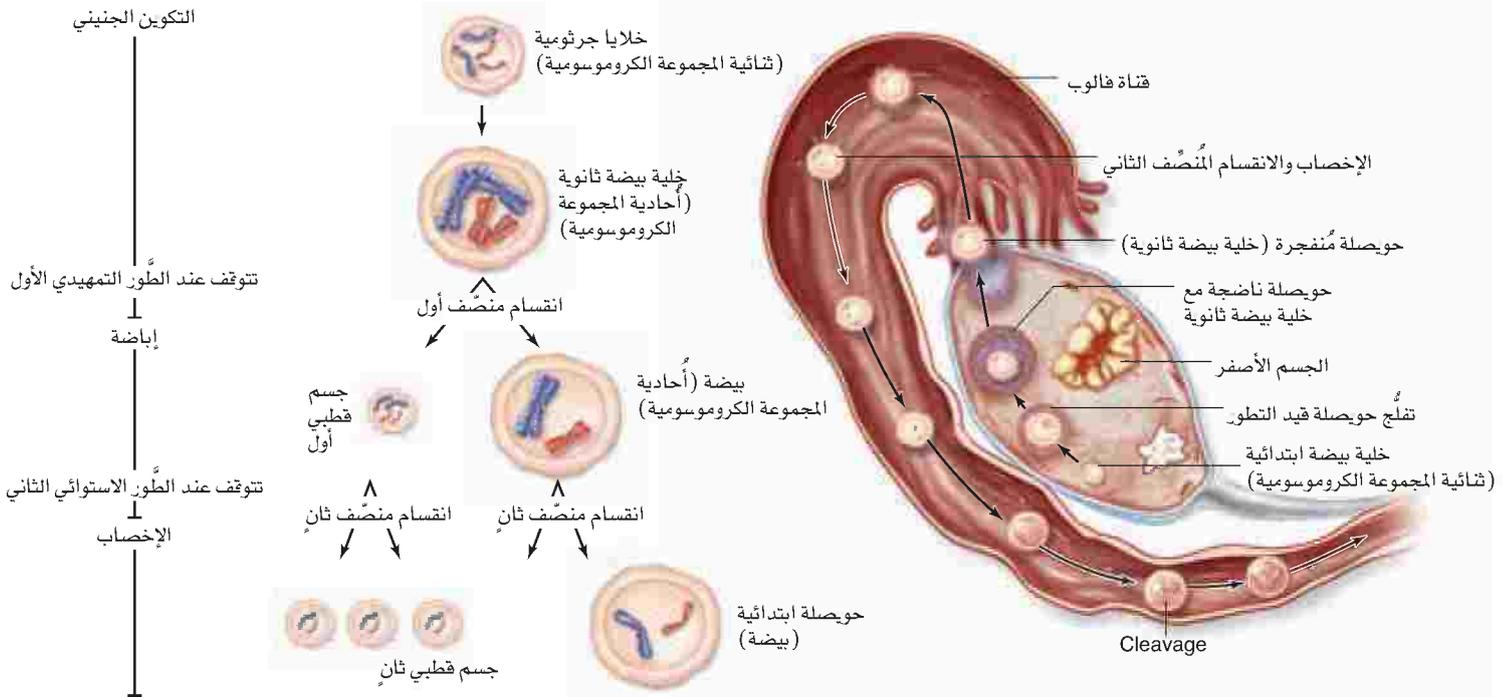
تدخل هذه الخلية المتحررة تجويف البطن بالقرب من الأهداب، أو الرِّوآئد الرِّيشية المُحيطة بفتحة قناة فالوب. تسحب الخلايا الطلائية المُهَدَّبَة المُبطنَة لقناة فالوب البيضة، وتدفعها عبر القناة إلى الرَّحم.

تتحلّل البيضة بعد يوم من الإباضة إذا لم يتم تلقيحها. أما إذا لُقِّحت، فإنَّها تُكمل الانقسام المُنصف الثاني مدفوعةً بتأثير التلقيح، مُكوّنة بيضة كاملة النُّضج، وجسمًا قطبيًا ثانيًا (الشكل 52-18). يُكوّن النحام نواتي الحيوان المنوي والبيضة الرِّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية. يحدث الإخصاب عادةً في الثُلث العلوي لقناة فالوب، ويستغرق الرِّيجوت في الإنسان 3 أيام ليصل إلى الرَّحم، و2-3 أيام أخرى ليصل إلى بطانة الرحم، وينزرع فيها (الشكل 52-19).



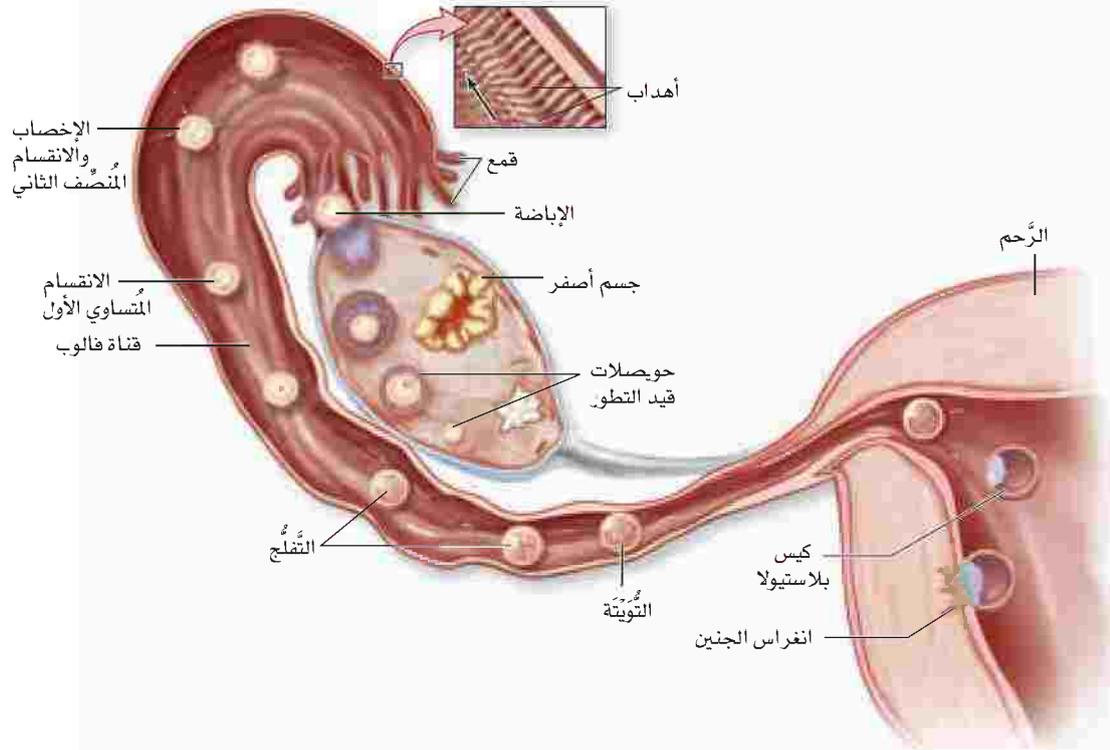
الشكل 52-17

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 يشق طريقه عبر الحلقة ليصل إلى الغشاء البلازمي لخلية البيضة الثانوية.



الشكل 52-18

أحداث الانقسام المُنصف المصاحبة لتكوين البيضة في الإنسان. خلية البيضة الابتدائية هي ثنائية المجموعة الكروموسومية. يُنتج الانقسام المُنصف الأول الجسم القطبي وخلية البيضة الثانوية، التي تُطلق في أثناء الإباضة. خلية البيضة الثانوية لا تُكمل الانقسام المُنصف الثاني إلا بعد الإخصاب؛ وهذا الانقسام يُنتج جسمًا قطبيًا ثانيًا وبيضة أحادية المجموعة الكروموسومية. يُنتج اتحاد نواة البيضة أحادية المجموعة الكروموسومية مع نواة الحيوان المنوي أحادية المجموعة الكروموسومية الرِّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.



الشكل 52-19

رحلة البويضة. تنتج خلية البويضة الثانوية داخل حويصلة، وتطلق عند الإباضة، ثم تنزل عبر قناة فالوب عن طريق أمواج من الحركة الهدبية في جدران القناة. يسافر الحيوان المنوي إلى أعلى المهبل، ويخترق خلية البويضة الثانوية، حيث تكمل الخلية الانقسام المنصف الثاني، ويحدث إخصاب البويضة الناتجة في قناة فالوب. ينقسم الزيجوت الناتج انقسامات متساوية داخل القناة، وعند وصوله الرحم، يكون على شكل كيس بلاستيولا. ينغرس الزيجوت في جدار الرحم، حيث يكمل تطوره. (تم تكبير البويضة والمراحل المختلفة للتوضيح).

### طور الجسم الأصفر

بعد الإباضة، يكمل التحفيز بهرمون مكوّن الجسم الأصفر نمو ما تبقى من حويصلة جراف لتشكل تركيباً 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 الدم بوصفها تغذية راجعة مُنبطة سلبية على إنتاج هرموني محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر من الفص الأمامي للغدة النخامية (الشكل 52-16). التأثير التثبيطي لهرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في طور الجسم الأصفر معاكس للتحفيز الذي يحدثه إستراديول على مكوّن الجسم الأصفر في منتصف الدورة، والذي أدى إلى الإباضة. يعمل التأثير التثبيطي لإستراديول وبروجستيرون بعد الإباضة بوصفهما مانع حمل طبيعياً، إذ يمنعان تطور المزيد من الحويصلات وعملية الإباضة المستمرة.

خلال طور الجسم الأصفر، يؤدي خليط إستراديول وبروجستيرون إلى جعل بطانة الرحم وعائية، وغُدّية، وغنية بحبيبات الجلّايكونجين. وبسبب المظهر والوظيفة الغُدّية لبطانة الرحم، فإنّ هذا الجزء من الدورة يُسمى **الطور الإفرازي Secretory phase** لبطانة الرحم. وهذه التغيرات تُحضّر الرحم لانغراس الجنين.

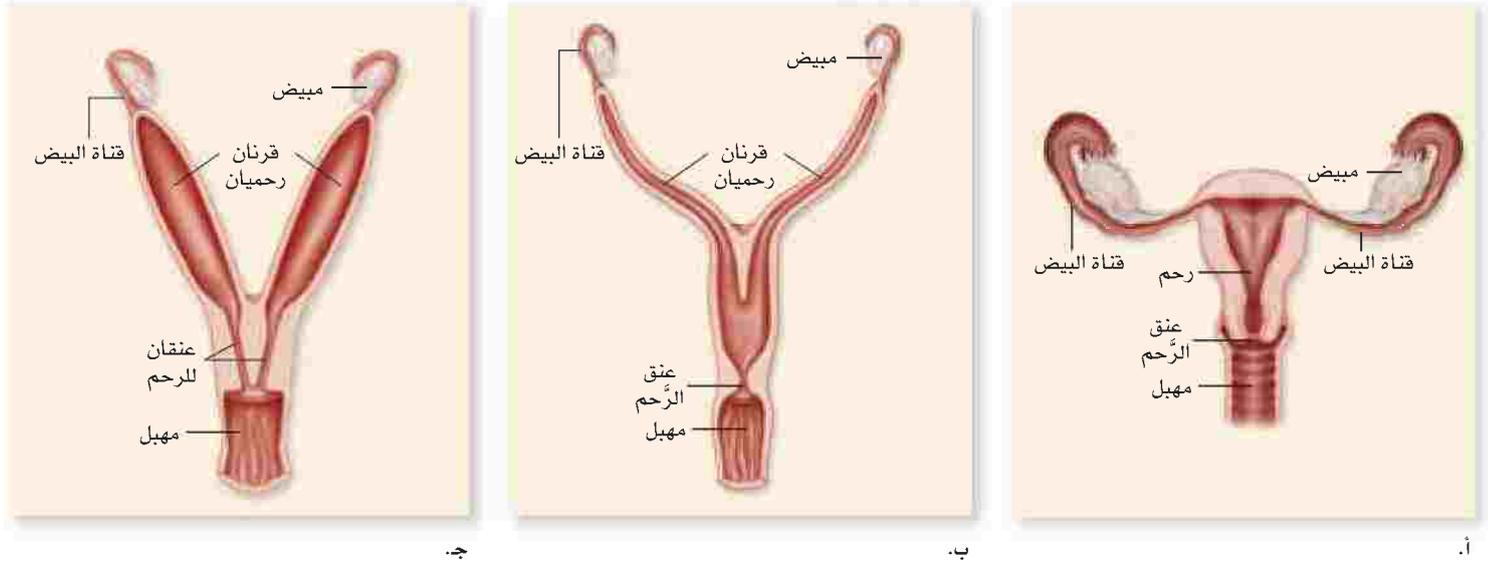
عند عدم حصول الإخصاب، يتحلل الجسم الأصفر بسبب انخفاض مستويات هرموني محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر، عند قرب نهاية طور الجسم الأصفر. يعمل إستراديول وبروجستيرون، الناتجان عن الجسم الأصفر، على تثبيط إفراز مكوّن الجسم الأصفر، اللازم لبقائه. يُؤدي اختفاء الجسم

الأصفر إلى انخفاض في مستويات إستراديول وبروجستيرون في الدم بنهاية طور الجسم الأصفر، ما يؤدي إلى انسلاخ بطانة الرحم بعملية يُرافقتها نزيف. يشكل هذا ما يُعرف بالطمث، والجزء من الدورة الذي يقع فيه الطمث (النزيف) يُسمى **طور الطمث Menstrual phase** لبطانة الرحم.

إذا أُخصبت البويضة الخارجة من المبيض، فإنّ عملية انحلال الجسم الأصفر والطمث الناتج عن ذلك لا يحدثان بسبب وجود الجنين الجديد. يحدث هذا بسبب إفراز الهرمون المُنشّط للغدد التناسلية الكوريوني البشري **human chorionic gonadotropin (hCG)**، وهو هرمون شبيه بمكوّن الجسم الأصفر يُنتج من الغشاء الكوريوني للجنين. بالمحافظة على وجود الجسم الأصفر، فإنّ هرمون **hCG** يُحافظ على تركيز عالٍ من هرموني إستراديول وبروجستيرون اللذين يمنعان الطمث، الذي ينهي الحمل. ولأنّ هرمون **hCG** يأتي من الغشاء الكوريوني للجنيني، وليس من الأم، فإنه الهرمون الذي يتمّ اختبار وجوده في فحص الحمل.

### التدبيبات ذات دورة الشبق

الطمث غير موجود في هذه التدبيبات. وعلى الرغم من أنّها تُكوّن خلايا مُنسلخة بشكل دوري من بطانة الرحم، فإنها لا تتزف في هذه العملية. تقسم الدورة إلى أربع مراحل: قبل الشبق، والشبق، وبعد الشبق، وانتهاء الشبق، وهذه المراحل تُقابل مراحل نمو بطانة الرحم، ومُنتصف الدورة، والإفراز، والطمث التي تحدث في دورة الطمث.



الشكل 52-20

مقارنة بين الأرحام في الثدييات. أ. الإنسان والرئيسيات الأخرى؛ ب. القطط والكلاب والأبقار؛ ج. الجرذان والفئران والأرانب.

تمتلك بعض الثدييات الأخرى غير الرئيسيات أجهزة تكاثرية أنثوية أكثر تعقيداً، حيث ينقسم جزء من الرحم ليُشكّل "قروناً" رحمية، كل منها يصل إلى قناة بيض (الشكل 52-20 ب، ج). القطط، والكلاب، والأبقار، مثلاً، لها عنق رحمي واحد، وقرنان رحميان يفصلهما جدار. الجرايبات، مثل الأيوسوم، فيها انفصال أكبر، لها قرنان رحميان مُنفصلان، بعنقين رحميين، ومهبلين. تمتلك ذكور الحيوانات الجرايبية قضييًّا على شكل شوكة يُمكن له أن يدخل كلا المهبلين في الوقت نفسه.

خلال كل دورة شهرية، تتكوّن حويصلات مبيضية عدّة تحت تأثير تحفيز هرمون محفّز تكوين الحويصلات، متوجّهة هذا بإباضة حويصلة واحدة تحت تأثير مكوّن الجسم الأصفر. خلال طوري الحويصلة والجسم الأصفر، تُنشّط هرمونات تفرزها المبايض تكوّن بطانة الرحم، حيث يتمكّن الجنين من الانغراس إذا حدث الإخصاب. تنطلق خلية البيضة الثانوية من المبيض عند الإباضة، وتكتمل الانقسام الثاني فقط إذا تمّ إخصابها.

## تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلقحة الحيوانات المنوية وتوفر الغذاء والحماية للجنين

تنقل قنوات فالوب Fallopian tubes (تُسمّى أيضاً قنوات الرحم أو قنوات البيض) البويضات من المبايض إلى الرحم. الرحم Uterus في الإنسان عضو عضلي يُشبه شكل ثمرة الإجاص المقلوبة، وهو يضيق لإعطاء عنق الرحم Cervix، الذي يقود إلى المهبل Vagina (الشكل 52-22 أ).

يُعطي مدخل المهبل بغشاء يُسمّى غشاء البكارة Hymen. وهذا الغشاء يُمرّق عند أول لقاء جنسي، ما يجعل هذا أول لقاء جنسي مؤلماً.

خلال الإثارة الجنسية، تمتلئ الشفرتان الصغيرتان، والبظر، والمهبل كلها بالدم، مثل عملية الانتصاب عند الذكر. يحتوي البظر على نهايات عصبية بكميات كبيرة، ولذلك فهو أكثر جزء حساس، وهو الأكثر إستجابة للتّهيج الجنسي. خلال التّهيج الجنسي، تُفرز عدّة تقع بجانب فتحة المهبل تُسمّى غدد بارثولين، سائلاً يُرطب، ويُسهّل عملية دخول القضيب. القذف من الذكر يُدخل الحيوانات المنوية التي تسبح بعيداً عن المهبل لتصل إلى قناة فالوب لتلتقي مع خلية البيضة الثانوية ليتّم الإخصاب.

## موانع الحمل وعلاج العقم

5-52

الجماع جزء مهم من حياة الإنسان العاطفية، ومع هذا ليس كل الأزواج لديهم الرغبة في الإنجاب في كل عملية جماع. خلال التاريخ، حاولت الشعوب والحضارات التّحكّم في التكاثر دون منع اللقاه الجنسي. وتُسمّى عمليات منع الحمل تنظيم الحمل Birth control. من ناحية فسيولوجية، لا يبدأ الحمل بعد الإخصاب، إنّما بعد أسبوع من الانغراس التّاجح. تُسمّى طرق تنظيم الحمل التي تعمل قبل الانغراس عادةً منع الحمل Contraception.

في معظم الفقرات، يرتبط الجماع بالتكاثر فقط. الرُّدود الانعكاسية التي تحدث في الأنثى تُحدّد التقبّل الجنسي في فترات الدّورة الجنسية، عندما تكون خصبة. في الإنسان وأنواع قليلة من القردة، تستطيع الأنثى تقبل الجنس في أي وقت من الدّورة الجنسية، هذه القابلية المطولة لها وظيفة مهمة ثانية؛ إنها تقوّي الارتباط والعلاقة العاطفية بين الفردين.

وعلى العكس، هناك أزواج يرغبون في الحمل، ولكنهم لأسباب عدة لا يحصلون على الحمل، هذه الحالة تُسمى العقم **Infertility**. وقد طُوِّرت تقنيات لمُساعدة مثل هؤلاء الأزواج للحصول على الأولاد.

### تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس

تُتبع عادة طرق عدّة، 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 اعتياداً لمنع الحمل طريقة الامتناع عن الجماع **Abstinence**. أي عدم إقامة علاقات جنسية أبداً. تُعدّ هذه الطريقة من أكثر الطرق نجاحاً بين طرق منع الحمل جميعها، ولكنها الأقل استعمالاً؛ لأنّ الامتناع عن الجماع صعب، ولا يُمكن لأحد أن يتحمّله. 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، فإنّ الإخصاب لا يتم. أحد الطُّرق لمنع وصول الحيوان المنوي هو بإحاطة القضيب أو تغليفه بغشاء رقيق، هو الواقي الذكري **Condom**. بعض الذكور لا يُحبذون استعمال هذه الطريقة؛ لأنّها تُقلّل الإحساس بالمتعة في أثناء الجماع. من ناحية المبدأ، هذه الطريقة سهلة التطبيق،

ولا يُمكن خرقها، لكنها من الناحية العملية ذات نسبة فشل تتراوح من 3-15% بسبب الاستخدام الخاطئ للواقي الذكري، أو بسبب عيب في الواقي نفسه. وعلى الرغم من ذلك، فإنّ هذه الطريقة من أكثر الطرق استعمالاً في الولايات المتحدة لمنع الحمل. يستخدم الواقي الذكري كذلك لمنع انتقال الأمراض الجنسية مثل الإيدز. فأكثر من مليار واقٍ ذكري يباع في الولايات المتحدة كل عام.

طريقة ثانية لمنع دخول الحيوان المنوي إلى الرَّحم هي بوضع غطاء على عنق الرَّحم. الغطاء يُمكن أن يكون غطاء عنق رحم **Cervical cap** محكم الإغلاق، يُلبس أياً ما عدّة، أو قبة مطاطية تُسمى الحجاب الحاجز **Diaphragm**. توضع قبل الجماع. وبسبب الاختلاف في أبعاد عنق الرحم يجب ملاءمة غطاء عنق الرحم أو الحجاب الحاجز، على أن يُستشارَ الطبيب أولاً. 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 مباشرة، قبل أن يدخل الحيوان المنوي إلى الرَّحم. هذه الطريقة تُسمى الدُّش المهبلي **Douche**. طريقة الدُّش المهبلي طريقة صعبة؛ لأنّها تتطلب الاندفاع نحو الحمام مباشرة بعد القذف، ويلزمها غسل جيد للمهبل. ويمكن أن تزيد عملية الدُّش المهبلي، في الحقيقة، من فرصة الحمل؛ لأنّها تدفع الحيوان المنوي أعلى المهبل نحو الرَّحم، ولهذا فإنّ نسبة فشل هذه الطريقة 40%.



ب



أ



د



ج

الشكل 52-21

أربع طرق شائعة لتنظيم النسل. أ. الواقي الذكري؛ ب. الحاجز والهلام القاتل للحيوانات المنوية؛ ج. أقراص منع الحمل؛ د. مدروكسي بروجستيرون.

الجدول 2-52		طرق تنظيم النسل	
الأداة	طريقة العمل	نسبة الفشل*	الإيجابيات
أقراص موانع الحمل المتناولة عن طريق الفم	هرمونات (شبيهة بالبروجستيرون وحده أو مع هرمونات أخرى) تمنع الإباضة.	1 - 5، اعتماداً على النوع	مريحة؛ فعالة بشكل كبير؛ تُؤخر بشكل كبير فوائدها الصحية ليست ذات علاقة بالحمل، مثل الحماية من سرطانات المبيض وبطانة الرحم.
الواقي الذكري	غشاء رقيق للقبض يجمع المني؛ "الواقي الأنثوي" عبارة عن غشاء يبطن جدار المهبل.	3 - 15	تستخدم بسهولة، فعالة، رخيصة، وتحمي من انتقال الأمراض الجنسية.
الحاجز	أغطية مطاطية نامعة تغطي مدخل الرحم؛ تمنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البويضة، تحمل قاتلات منوية.	4 - 25	لا توجد لها آثار جانبية خطيرة؛ يعتمد عليها إذا استخدمت بشكل صحيح؛ تُوفر حماية من انتقال الأمراض الجنسية وسرطان عنق الرحم.
أدوات داخل الرحم	أداة بلاستيكية أو معدنية توضع في الرحم، تمنع الانغراس؛ بعضها يحتوي نحاساً، وبعضها يُطلق هرمونات.	1 - 5	مريحة، فعالة؛ لا تُستبدل بشكل مُتكرر.
غطاء عنق الرحم	حاجز صغير يُغطي عنق الرحم بإحكام، يمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى البويضة، ويحمل قاتلات للحيوانات المنوية.	الاحتمالية شبيهة بالحاجز	لا توجد أعراض جانبية خطيرة؛ فعالة؛ يمكن أن تبقى في مكانها بشكل أطول من الحاجز.
الرغوة، والكريمات، والهلام، وتحاميل المهبل	قاتلات حيوانات منوية كيميائية تدخل داخل المهبل قبل الجماع؛ لمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى الرحم.	10 - 25	يمكن أن يستخدمها أي فرد غير مُحسَّس لها؛ تمنع من الإصابة ببعض الأمراض التي تنتقل جنسياً؛ لا يوجد آثار جانبية معروفة.
الكبسولات المزروعة	كبسولات تُزرع جراحياً تحت الجلد، وتُطلق بشكل بطيء هرمونات توقف الإباضة.	0.03	آمنة جداً، مريحة، وفعالة؛ تدوم فترة طويلة (5 سنوات)؛ لها فوائدها الصحية غير منع الحمل كتلك التي في أقراص منع الحمل.
حقن مادة مانعة للحمل مثل (Medroxyprogesterone; Depo - Provera)	حقن كل 3 أشهر لهرمون يتحرر بشكل بطيء، ويمنع الإباضة.	1	مريح وفعال جداً؛ لا يوجد له آثار جانبية باستثناء حدوث نزيف الطمث الشديد أحياناً.

\* نسبة الفشل تُعبر عنها كحمل حدث لكل 100 مستخدم فعلي / سنة

المصدر: النشرة الأمريكية للعقم والأمراض النسائية؛ موانع الحمل، كتيب تثقيف المريض، عدد AP005، واشنطن، دس، 1990.

تأخذ المرأة هذه الأقراص مدة 3 أسابيع من بدء الدورة؛ وفي الأسبوع الرابع، تأخذ أقراصاً خالية من الهرمونات، فيسمح ذلك بانخفاض مستويات الهرمونات في الدم، ويحدث الطمث.

منع الحمل عن طريق الفم يُعد وسيلة مهمة وفعالة لتنظيم النسل، 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 تمّ تقليل هذه الآثار بالأنواع الجديدة من الأقراص، التي تحتوي إستروجين أقل، وشبهات أخرى بالبروجستيرون. فضلاً عن ذلك، هذه الأقراص الجديدة لها فوائدها الصحية، حيث إنها تُقلل من أخطار الإصابة بسرطان المبيض والرحم وأمراض القلب، وهشاشة العظام (في النساء المتقدمات في العمر). وعلى الرغم من ذلك، فإن هذه الأقراص تزيد من خطر الإصابة بسرطان الثدي وعنق الرحم.

الطريقة البديلة هي إتلاف الحيوانات المنوية بعد دخولها المهبل باستخدام مواد قاتلة للحيوانات المنوية، أو الهلام، أو الرغوة. 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 شيوعاً لمنع الحمل في الولايات المتحدة، 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 سابقاً، فإن هذين الهرمونين يعملان عن طريق التغذية الرجعية المُثبِّطة على تثبيط إفراز هرموني محفز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر خلال طور الجسم الأصفر من دورة الإباضة، وهذا يمنع من ثم تكون الحويصلة والإباضة. كذلك تُسبب هذه الهرمونات بناء بطانة الرحم. الهرمونات في أقراص منع الحمل لها تأثير مشابه. ولأن هذه الأقراص تمنع الإباضة، فإنه لا توجد بويضات للإخصاب.

تزداد الخطورة من استخدام أقراص منع الحمل عند النساء المدخنات، وتزداد أكثر عند المدخنات فوق سن 35. إن الشائع حالياً بين النساء، هو أن فوائد الأقراص الصحية أكثر من أضرارها. وعلى الرغم من ذلك، يجب على الطبيب مساعدة كل امرأة في تحديد أضرار الأقراص المانعة للحمل ومنافعها.

### منع انغراس الجنين

إن إدخال أداة داخل الرحم (IUD) Intrauterine device، مثل اللولب أو أي أداة ذات شكل غير منتظم، يؤدي دوراً ناجحاً في منع الحمل؛ لأن التهيج الذي تحدثه يمنع الانغراس. نسبة فشل الوسائل داخل الرحمية هي من 1 - 5%. تعكس درجة فعاليتها العالية استعمالها بكثرة؛ حيث إنها يمكن أن تُستوى، بعد إدخالها الرحم. يكمن عيب هذه الطريقة الشديد في أن ثلث النساء المُستخدِيات لها يُعانيان مغصاً وآلاماً، وفي بعض الأحيان يتعرَّضن إلى نزف من الرحم، ولهذا عليهن التخلص منها. وإن هناك خوفاً من احتمال عدوى الرحم 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 حيوب منع الحمل بخمسين ضعفاً. 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 الطريقة بانتظام، بل بوصفها طريقة طارئة لمنع الحمل.

### التعقيم

التعقيم Sterilization طريقة يتم فيها قطع جراحي لجزء من الأنابيب التي تنقل الجامينات من أعضاء التناسل (الشكل 52-22). هذه الطريقة فعالة 100% تقريباً لمنع الحمل. يمكن إجراء التعقيم في الذكور أو الإناث، إذ إن هذا يمنع الحيوانات المنوية من الدخول إلى السائل المنوي في الذكور، ويمنع البويضة من الوصول إلى الرحم عند الإناث.

في الرجال، يتم التعقيم بإزالة جزء من الوعاء الناقل من كل خصية، ومن ثم ربطه. العملية مشابهة، عند النساء، وتسمى الربط الأنبوبي، وهي تتضمن قطع جزء من قناتي فالوب ثم ربط القناة بعد ذلك. في حالات نادرة جداً، يحدث إعادة ربط الأنابيب المقطوعة مع بعضها، وهذا يعيد القدرة الإنجابية. هذا الأمر أكثر شيوعاً عند الذكور، إلا أنه يحدث عند الجنسين بمعدلات منخفضة جداً، ما يُفسر عدم نجاح هذه العملية 100%.

### يحدث العقم عند الذكور والإناث

يُعرف العقم Infertility بأنه عدم الحمل بعد 12 شهراً من العلاقة الزوجية دون أي استخدام لموانع الحمل. يعود 40% من أسباب العقم إلى الرجل، 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 لتتعلمه عن العقم عند الإنسان.

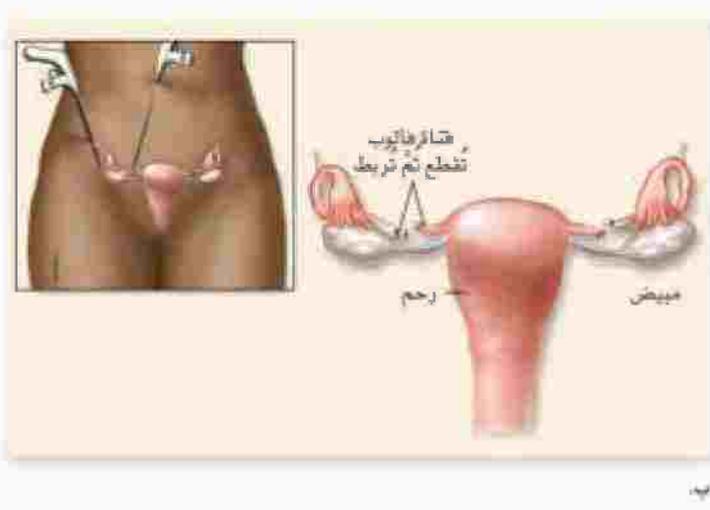
### العقم عند الإناث

يحدث العقم عند الإناث بسبب حدوث فشل في أي مرحلة من إنتاج البويضة، إلى انغراس الرُجوجوت. إن أهم المشكلات تنشأ من فشل الإباضة، ومن حدوث بعض أنواع الانسداد الميكانيكي الذي يمنع الإخصاب أو الانغراس.

إن أهم مُسبب للعقم عالمياً هو مرض الالتهاب الحوضي. يحدث هذا المرض بسبب عدوى بكتيرية بأنواع مختلفة من البكتيريا تُسبب إغلاق قناة فالوب. يُسبب هذا منع مرور الحيوانات المنوية، وانتقال البويضة المُخصَّبة إلى الرحم.

إن التهاب بطانة الرحم، أو وجود نسيج بطانة رحم خارجي شاذ، يُسبب العقم بألية تُشبه ما يحدث بمرض الالتهاب الحوضي. يستجيب الجسم لهذا النسيج الخارجي بإحاطته بنسيج ندبي يمنع نقل البويضات إلى الرحم.

من الأسباب الأخرى للعقم هو عمر الأنثى، أو انتهاء عمل المبيض المُبكر. 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 النسل من خلال التعقيم. أ. قطع الوعاء الناقل؛ (ب) ربط الأنابيب.

عن إنتاج البويضات قبل سن 40، فإن هذا يُعدّ تشخيصًا لمرض انتهاء عمل المبيض المُبكر.

إن عدم انتظام التحكم الهرموني في الإباضة الذي تمّ 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 الغُدّة التناسلية الناتج عن نقص مفرز منشط الغُدّة التناسلية. يحدث هذا بسبب تلف في تحت المهاد أو الغُدّة النخامية، أو بأي مرض يُمكن أن يُؤثر في المُستويات الطبيعية لهرمونات تحت المهاد. فمثلًا، السُّكري، أو أمراض الغُدّة الدرّيقية، أو زيادة إنتاج الأندروجينات من الغدة الكظرية تُؤثر كلها في التَغذية الرَّاجعة الهرمونية لتحت المهاد، ويمكن أن تُسبب خللاً في وظيفة تحت المهاد الطبيعية، وهذا يؤدي بدوره إلى نقص مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية، ويؤدي إلى العقم.

يحدث الخلل الهرموني أيضًا في طور الجسم الأصفر. إن انخفاض مستويات هرمون بروجسترون خلال طور الجسم الأصفر يُقلّل 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 الذكور

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. يحلّل السائل المنوي من ناحية عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وشكلها.

قد يعود سبب العقم عند الرِّجال إلى رد الفعل المناعي الذاتي تجاه الحيوانات المنوية، ما يؤدي إلى خسارة الحيوانات المنوية، إضافة إلى إصابة الغُدّة المسؤولة عن إنتاج السائل المنوي. قد يُسبب تلف الوعاء الناقل والأنابيب المنوية العقم أيضًا. ويمكن أن يشكل أي خلل في عملية نضج الحيوانات المنوية سببًا مُحتملًا للعقم.

ومع كل هذه الأسباب، فإن 5% من الرِّجال يُعانون العقم مجهول الأسباب، الذي يُمكن تعليقه بالأسباب الوراثية، حيث إن الأعداد المتأثرة تبدو متماثلة في العالم كله على الرغم من اختلاف البيئة. وفي دراسات على ذبابة الفاكهة، تبين وجود أكثر من 1500 جين مسؤول عن العقم في الذكور، 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 المُتبّع هو ذلك الذي يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في أن

معًا في أثناء الدّورة الشهرية العادية. وبسبب 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 مُبتطًا تنافسيًا لمُستقبلات الإستروجين. هذا يُؤثر من ثم في الدّورة الرَّاجعة السالبة المُتحمّكة في إنتاج إستراديول من المبايض، ما يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن 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 التناسلي 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 اصطناعيًا بتقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب (GIFT) Gametic intrafallopian transfer.

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 تحقّقه. في هذه الطريقة، يتم الإخصاب خارج الرَّحم أو داخل أنابيب الاختيار (IVF) In vitro fertilization ثم يُنقل الجنين Embryo transfer إلى الرَّحم. وإذا لم يتمكن الحيوان المنوي من إخصاب البيضة بنجاح في أنابيب الاختيار، فإنّ الحيوان المنوي يُحقن داخل البيضة بعملية تُسمّى التطعيم المجهرى للبيضة بالحيوانات المنوية Intracytoplasmic sperm injection (ICSI).

تُعدّ الولادات المُتعدّدة من مساوئ هذه الطُرق. يعود هذا التّعدّد 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 نُقلّل من عدد الأجنة المنقولة ونجّد من مُشكلة تعدّد 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 تمّ إنتاجهم عن طريق الإخصاب داخل الأنابيب. فإذا لم تنجح عملية انغراس الجنين الأول، فإنّ جنينًا آخر يُمكن إذاً نقله فيما بعد.

يُمكن منع الحمل بطرق عدة. تشمل هذه الطرق: الامتناع عن الجماع، وحواجز الحمل، والمانع الهرموني، وعمليات التّعقيم. يُمكن معالجة العقم عن طريق الهرمونات المحفّزة للإباضة، أو عن طريق التقنيات المُساعدة على التكاثر. تشمل هذه التّقنيات الإخصاب داخل الأنابيب، وحقن الحيوان المنوي داخل سيتوبلازم البيضة.

## 1-52 إستراتيجيات التكاثر عند الحيوان

- على الرغم من أن معظم الحيوانات تتكاثر جنسيًا، فإن هذه ليست الطريقة الوحيدة للتكاثر.
- يتطلب التكاثر الجنسي إنتاج جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية - بيضة وحيوان منوي - عن طريق الانقسام المتساوي، التي تتحد بعملية الإخصاب لإعطاء زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.
- يُنتج التكاثر اللاجنسي نسلاً له جينات الخلية الأبوية نفسها.
- تتكاثر البكتيريا وحيدة الخلية بالانشطار، وتتكاثر اللاسعات بالتبرعم، حيث ينفصل فيها جزء لينمو إلى مخلوق جديد مطابق.
- في التكاثر العذري، تُنتج الأم أنسلاً من بيضة غير مُلقحة. التكاثر العذري شائع في المفصليات وبعض جماعات السحالي الصغيرة.
- يُعدّ التخصب طريقة من طرق التكاثر اللاجنسي، حيث إن المبايض والخصى توجد في المخلوق نفسه، ولكن ليس من الضروري أن تلتقح نفسها.
- يُمكن أن يكون التخصب في الوقت نفسه أو بشكل مُتعاقب.
- في بعض الحيوانات، يتم تحديد الجنس بتحكّم من البيئة، ولكن في الإنسان يتم التحكم فيه جينيًا.
- إذا كان الجنين يحتوي على Y كروموسوم، الذي يحمل جين SRY، فإن الجنين يتطور إلى ذكر، والجنين الذي لا يحتوي على هذا الجين، يتطور إلى أنثى (الشكل 3-52).

## 2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني في الفقريات

- الإخصاب الداخلي شائع على اليابسة بسبب تهديد الجفاف، لكن الإخصاب الخارجي شائع في المخلوقات المائية.
- يؤدي الإخصاب الداخلي إلى وجود ثلاثة أشكال من التكوين الجنيني، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.
- تتكاثر معظم الأسماك، وكذلك البرمائيات عن طريق الإخصاب الخارجي، أما الزواحف والطيور فتستخدم الإخصاب الداخلي، وهي بيوضة.
- تتطور أجنة الزواحف والطيور داخل تجويف مليء بالسائل، ومحاط بالرهل وأغشية جنينية خارجية أخرى، وتعمل القشرة على منع الجفاف.
- الثدييات وُلودة، وتتكاثر في أوقات مختلفة من السنة.
- مُعظم الثدييات لها دورة شبق، لكن الرئيسيات لديها دورة شهرية (دورة طمث).
- تقسّم الثدييات إلى ثلاثة أصناف بحسب تكاثرها: وحيدة المسلك، والجربائيات (الكيسيات)، والشيميات.

## 3-52 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

- يبدأ الجهاز التناسلي في الذكر بإنتاج هرمون تستوستيرون والحيوانات المنوية، وينتهي بعملية قذف المنى (الشكل 10-52).
- تنتج الحيوانات المنوية أحادية المجموعة الكروموسومية بالانقسام المتساوي للخلايا المنوية الأمية بمساعدة خلايا سيرتوني (الشكل 11-52).
- تتكون الحيوانات المنوية من ثلاثة أجزاء، هي: الرأس مع الجسم القمي، والجسم الذي يحتوي ميتوكوندريا، وذيل سوطي.
- تُكمل الحيوانات المنوية تطورها داخل البربخ قبل أن تنتقل عبر الوعاء الناقل.
- المنى خليط مُقدّم يحتوي على الحيوانات المنوية وسوائل تُمرّر من الحويصلات المنوية، وغدة البروستاتا، والغدد الإحليلية المنتجة.
- يُنتج هرمون تستوستيرون من خلايا لايدج، وهو مسؤول عن ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الذكر، 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 13-52).

- القذف هو إخراج المنى من القضيب عن طريق انقباض العضلات الملساء في الوعاء الناقل والإحليل.
- وظيفة الجهاز التناسلي في الذكر يتحكم فيها الهرمونات وحلقات التغذية الراجعة (الشكل 14-52، والجدول 1-52).

## 4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

- الجهاز التناسلي في الأنثى أكثر تعقيدًا منه في الذكر، وتنتج البويضات بشكل أبطأ (الشكل 15-52).
- إذا لم يكن هرمون تستوستيرون موجودًا، فإن الجنين يُكوّن البظر والشفرتين، اللذين لهما الأصل الجنيني نفسه ومناظرين لأعضاء الجنس الذكورية.
- عند الولادة، تحتوي المبايض على ملايين الحويصلات المبيضية، وكل واحدة تحتوي على خلية بيضة، وخلايا حبيبية تُمرّر الإستروجين.
- يُشّط هرمون محفّز تكوين الحويصلات تطور الحويصلات، التي تُنتج هرمون الإستروجين، في حين يُحفّز هرمون مكوّن الجسم الأصفر الإباضة، وتكوين الجسم الأصفر، وتنتج هرمون البروجستيرون والمزيد من الإستروجين. وهذا الهرمونان مهمان لتطور بطانة الرحم وبقائها (الشكل 16-52).
- تتضمن دورة الطمث التنسيق بين الدورتين: المبيضية والرحمية.
- تتكوّن الدورة الشهرية من ثلاثة أطوار، هي: الحويصلة، والإباضة، والجسم الأصفر.
- تتكون الدورة الرحمية من ثلاثة أطوار تقابل الدورة المبيضية (الشهرية): الطمث، وتكوين بطانة الرحم، والإفراز.
- تتوقف خلية البيضة الابتدائية عند الانقسام المنصف الأول، وتُكمل خلية واحدة فقط الانقسام المتساوي الأول كل شهر. تبدأ الخلية الناتجة التي تُدعى خلية بيضة ثانوية الانقسام المتساوي الثاني، ثم تتوقف إلى أن تُخصّب البيضة (الشكل 18-52).
- خلية البيضة الثانوية تُطلق من حويصلة جراف في أثناء الإباضة، وتندفع عبر القمع نحو قناة فالوب، ثم إلى الرحم.
- إذا لُتحت هذه الخلية، فإن الزيجوت يُغادر قناة فالوب، ويكوّن كيس البلاستولا الذي ينفرس في جدار الرحم.
- في حالة عدم الإخصاب والانغراس، ينخفض إنتاج الهرمونات، ما يُسبب انسلاخ بطانة الرحم المُكوّنة خلال عملية الطمث.
- إذا حدث الانغراس، يكوّن الجنين في الإنسان هرمون منشط الغدد التناسلية الكوريني البشري، الذي يُبقي على الجسم الأصفر، ويمنع الطمث حتى تتكوّن المشيمة.
- قد تمتلك الأنثى أعضاء مُلحقة لاستقبال الحيوانات المنوية، وذات أهمية في الاستجابة الجنسية (الشكل 20-52).

## 5-52 موانع الحمل وعلاج القمّم

- على الرغم 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 2-52).
- 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، والتعقيم.
- يتراوح القمّم 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 القمّم في الذكر عادةً لانخفاض عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وعدم الاتزان الهرموني، وتلف الأوعية الناقلة أو الأنابيب المنوية.
- يُمكن أن يستخدم العلاج الهرموني وعدد كبير من التقنيات المُساعدة على التكاثر لعلاج القمّم في كثير من الحالات.

## أسئلة مراجعة

- اختبار ذاتي
- ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:
- إذا اكتشفت مخلوقاً جديداً يعيش في مياه بركة على ساحلك المُفضّل. ثمّ انفصلت إحدى زوائد هذا المخلوق عنه، ونمت بصورة تدريجية لتُكوّن مخلوقاً جديداً مطابقاً للمخلوق الأول. فهذا مثال على:
    - التكاثر الجنسي.
    - الانشطار.
    - التبرعم.
    - التكاثر المُعذري.
  - إذا قررت أن المخلوق الذي اكتشفته في السؤال الأول يستخدم التكاثر المُعذري، فإنك ستعرف أيضاً عن هذا المخلوق أنه:
    - يتكاثر لاجنسياً.
    - وجميع أفراده إناث.
    - وكل فرد من جنسه يتطور من بيضة غير مُلقحة.
    - جميع ما ذكر صحيح.
  - يختلف التَحْنُثُ المُتَعاقِبُ عن التَحْنُثُ العام في أنّ التَحْنُثُ المُتَعاقِبُ:
    - يحتوي على التراكيب التناسلية لكلا الجنسين.
    - قد يُغيّر جنسه نتيجةً للتنبية (الحث) المُجتمعي.
    - يُغيّر نوعه عند النضج.
    - يبدأ ذكراً ثمّ يتحول إلى أنثى.
  - المصطلح الذي يصف أول مرحلة لك بوصفك مخلوقاً ثنائي المجموعة الكروموسومية هو:
    - حيوان منوي.
    - بيضة.
    - جاميت.
    - زيجوت.
  - واحدة من المجموعات الآتية من الثدييات لا تُنتج فيها الأم الحليب لتُغذي صغارها:
    - وحيدة المسلك.
    - الكيسيات.
    - المشيميات.
    - جميعها تُنتج الحليب.
  - الفرق الأكبر بين دورة الشبق ودورة الطمث هو:
    - تحدث الاستجابة الجنسية فقط حول فترة الإباضة في دورة الشبق، ولكنها تحدث في أي وقت في دورة الطمث (الدورة الشهرية).
    - تحدث دورات الشبق في الرّواحف، لكن دورة الطمث تحدث في الثدييات.
    - تحدّد دورة الشبق بهرمون محفّز تكوين الحويصلات، في حين تحدّد دورة الطمث بمكوّن الجسم الأصفر.
    - دورات الشبق تحدث شهرياً، أما دورات الطمث فتحدث بشكل مُتقطع.
  - مكان تكوين الحيوانات المنوية هو:
    - البروستاتا.
    - الغدد الإحليلية المنتفخة (غدة كوبر).
    - الإحليل.
    - الأنبيبات المنوية.
  - الفرق المهم بين تكوين الحيوانات المنوية وتكوين البويضات هو:
    - تكوين الحيوانات المنوية يحتاج إلى الانقسام المُنصّف، أما تكوين البويضات فيحتاج إلى انقسام متساوٍ.
    - تكوين الحيوانات المنوية مُستمر، في حين تكوين البويضات متغير.
    - تكوين الحيوانات المنوية يُنتج جاميتات أقل لكل خلية سلفية (أصلية) مقارنة مع تكوين البويضات.
    - كل ما ذكر.
- هرمونا محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر يُنتجان من:
    - المبايض.
    - الخصيتين.
    - الفص الأمامي للغدة النخامية.
    - الغدة الكظرية.
  - يحتاج تكوين الجاميتات إلى اكتمال الانقسام المُنصّف الثاني. يحدث هذا في الأنثى:
    - خلال التكوين الجنيني.
    - عند بداية البلوغ.
    - بعد الإخصاب.
    - بعد الانغراس.
  - الطفرات التي تُؤثّر في البروتينات في الجسم القمي تُعيق وظيفة:
    - الإخصاب.
    - الحركة.
    - الانقسام المُنصّف.
    - إنتاج المنى.
  - في الإنسان، يحدث الإخصاب في \_\_\_\_\_، وانغراس الزيجوت يحدث في \_\_\_\_\_.
    - الأنبيبات المنوية، الرَّحم.
    - المهبل، قناة البيض.
    - قناة البيض، الرَّحم.
    - الإحليل، الرَّحم.
  - العُقم:
    - يحدث عند الإناث فقط.
    - مرتبط بالإباضة دائماً.
    - لم يُعرف أنه يمكن أن يكون بسبب الأمراض والإصابات المنقولة جنسياً.
    - كل هذه العبارات غير صحيحة.
  - تتكاثر الحيوانات التي تضع البيض عن طريق:
    - تلد صغاراً قادرةً على العيش وحدها.
    - تُنتج بيوضاً تُلحق في الدّاخل، وتتطور في الخارج.
    - تُنتج بيوضاً تُخصب خارجياً.
    - تحتضن البيض في الدّاخل حيث تتطور الأجنة.
  - توجد الخصيتان في كيس الصفن في الذكر بسبب:
    - الحرارة المُثلى لتكوين الحيوانات المنوية؛ أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    - الحرارة المُثلى لإنتاج الحيوانات المنوية؛ أعلى من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    - عدم وجود سعة كافية في الحوض لتحتوي الخصيتين.
    - سهولة إخراج الحيوانات المنوية خلال القذف.
- أسئلة تحدّد
- افترض أن جين *SRY* حدث فيه طفرة، بحيث لا يتمكن الجنين الذكري من إنتاج البروتينات الوظيفية من هذا الجين. ما أنواع التغيّرات التي تتوقع حدوثها في الجنين؟
  - في اعتقادك، لماذا تستخدم مُعظم البرمائيات والأسماك الإخصاب الخارجي، في حين تعتمد السحالي، والطيور، والثدييات على الإخصاب الدّخلي؟
  - كيف تشابه وظائف هرمون محفّز تكوين الحويصلات ومكوّن الجسم الأصفر في الذكر والأنثى في الثدييات؟ وكيف تختلف؟
  - أنت مُهتم بتطوير موانع للحمل تسدّ مُستقبلاً هرمون محفّز الغدد التناسلية الكورونيونشري. هل ستعمل هذه الموانع؟ لماذا ستعمل أو لا تعمل؟
  - لماذا تكون المخلوقات التي تتكاثر مُعذرياً جميعها إناثاً؟

# 53 الفصل

## التكوين الجنيني في الحَيوانات Animal Development

### مقدمة

يعتمد التكاثر الجنسي في الحيوانات جميعها، إلا القليل منها، على اتحاد جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية لتكوين خلية ثنائية المجموعة الكروموسومية تُسمى الزيجوت *Zygote*. يتطور هذا الزيجوت خلال سلسلة انقسام خلايا وتمايزها لينتج مخلوقاً متعدد الخلايا، يتكوّن من أنسجة وأعضاء مختلفة، كما تُبين الصورة. في أثناء ذلك، تنتج مجموعة من الخلايا الجنسية المُكونة للخط الجرثومي *Germ line* جانباً لتُمكن المخلوق من التكاثر جنسياً عند البلوغ. في هذا الفصل، سنركز على المراحل التي تمر بها الحيوانات السيلومية جميعها خلال التكوين الجنيني: الإخصاب، والتفلق، 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 مُشابهة في المخلوقات المختلفة.

### 5-53 تكوّن المحاور في الفقريات

- يُحدّد مُنظّم سيمان المحور الظهرى - البطني.
- المُحدّدات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفّز إشارات *Wnt*.
- تُنبت جزيئات ترميز من مُنظّم سيمان التكوين الجنيني البطني.
- يُشير الدليل إلى أنّ المُنظّمات موجودة في كلّ الفقريات.
- التّحفيز يُمكن أن يكون أولياً أو ثانوياً.

### 6-53 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، تتضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرحم.
- تُؤدّي تغيّرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة.
- حضانة المواليد صفة مُميّزة للشدييات.
- يستمر تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة بسنوات عدة.

### سجّز المفاهيم

#### 1-53 الإخصاب

- يجب أن يخترق الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة حتى يحصل التحام الأغشية الخلوية.
- يُحفّز التحام الأغشية البيضة.
- يُعيد اندماج الأنوية حالة ثنائية المجموعة الكروموسومية.

#### 2-53 عملية التفلق ومرحلة البلاستيولة

- البلاستيولة كرة مجوفة من الخلايا.
- أنماط التفلق متنوعة جداً ومختلفة.
- الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أولاً تلتزم.

#### 3-53 عملية تكوين الجاسترولا

- تُنتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية.
- تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضاً باختلاف كمية المُخ.
- الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيف للحياة على اليابسة.

#### 4-53 تكوين الأعضاء

- تُؤدّي تغيّرات في التّعبير الجيني إلى التّحديد الخلوي.
- التكوين الجنيني لأجهزة منتقاة في ذبابة الفاكهة يُوضّح تكوّن الأعضاء.
- في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبي والقطع الجسمية.
- تتمايز خلايا العرف العصبي المهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا.
- مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطوّر الفقريات.

تبدأ الخطوة الأولى في الحيوانات التي تتكاثر جنسياً جميعها باتحاد الجاميتات الذكرية والأنثوية معاً، وتسمى هذه العملية الإخصاب. كما درست في الفصل السابق، يكون الإخصاب خارجياً في الحيوانات المائية. ولكنه، يكون داخلياً في حيوانات اليابسة ليوفر بيئة رطبة للجاميتات.

أحد التحديات الفيزيائية للتكاثر الجنسي هو جمع الجاميتات معاً. وقد نشأت طرق كثيرة لتشجيع مثل هذا اللقاء. فمثلاً، تُطلق معظم اللاقريات المائية مئات الملايين من البيوض والحيوانات المنوية في المحيط المائي عند الإباضة؛ في حين تستخدم حيوانات أخرى التوقيه القمري لإطلاق الجاميتات معاً. وتلجأ حيوانات عدة تستعمل التلقيح الداخلي إلى الغزل بين الذكر والأنثى (انظر الفصل الـ 54). يكون 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 الملقحة تظهر تحدياً لهذه المرحلة، حيث إنها مُحاطة بواحد أو أكثر من غُلف الحماية. هذه الغُلف تشمل الكوريون **Chorion** في بيوض الحشرات، والطبقة الهلامية **Jelly layer** والغلاف المُحي Vitelline envelope في قنذ البحر وبيضة الضفدع، والمنطقة الشفافة **Zone pellucida** في بيوض الثدييات. بيوض الثدييات غالباً ما تكون مُحاطة بطبقة من الخلايا الداعمة المُحِبَّة (الشكل 1-53). لهذا، يُعدّ التحدي الأول في عملية الإخصاب هو في اختراق الحيوان المنوي هذه الطبقات ليصل إلى الغشاء البلازمي للبيضة.

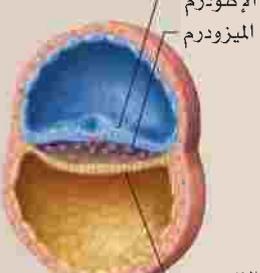
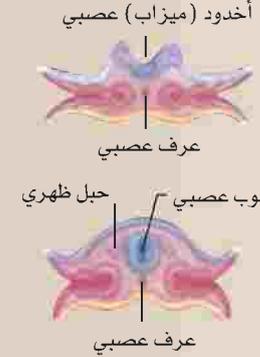
توجد عضية تُشبه الكيس تُدعى الجسم القمي (**Acrosome**) تقع بين الغشاء البلازمي والنواة في رأس الحيوان المنوي. يحوي هذا الجسم القمي أنزيمات هاضمة، تُطلق بعملية الإخراج الخلوي حال وصول الحيوان المنوي إكتودرم البيضة. تحدث هذه الأنزيمات ثقباً في طبقات الحماية، فتتمكن الحيوان المنوي من شق طريق في الغشاء البلازمي للبيضة، ومن ثمّ الدخول.

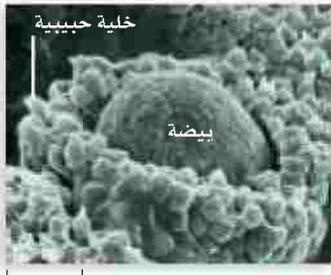
في الحيوان المنوي لقنذ البحر، تتجمّع أحاديات بروتين الأكتين لإعطاء خيوط الهيكل الخلوي تحت الغشاء البلازمي للحيوان المنوي، فتشكل زائدة ضيقة وطويلة تُسمى زائدة الجسم القمي **Acrosomal process**. تمتد زائدة الجسم القمي عبر الغلاف المحي نحو الغشاء البلازمي للبيضة، فتمر من خلالها نواة الحيوان المنوي لتدخل البيضة.

لا تتكوّن زائدة الجسم القمي في الفئران، وإنما يعبر رأس الحيوان المنوي كاملاً خلال المنطقة الشفافة المُحِبَّة بالبيضة، ثم يصل إليها، حيث يسمح التحام أغشية الحيوان المنوي والبيضة لنواة الحيوان المنوي بالمرور مباشرة لسيتوبلازم البيضة. في أنواع عدة من الحيوانات، ينتخ سيتوبلازم البيضة خارجاً عند منطقة التحام الأغشية حتى يبتلع رأس الحيوان المنوي (الشكل 1-53-2).

### يُحفّز التحام الأغشية البيضة

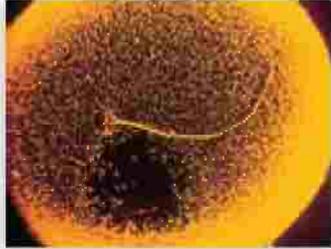
بعد الإباضة، تبقى البيضة في حالة سكون حتى يحدث الالتحام بين غشاءي الحيوان المنوي والبيضة، ما يُحفّز البيضة على استعادة النشاط الأيضي. في أغلب أنواع الحيوانات، تحدث زيادة سريعة جداً لمستويات أيونات الكالسيوم الحر داخل البيضة مباشرة بعد ملامسة الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة.

	<p>التحام جاميت ذكري أحادي المجموعة الكروموسومية وآخر أنثوي لتكوين زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.</p>	<p>الإخصاب</p>
  <p>كيس بلاستيوني</p>	<p>ينقسم الزيجوت سريعاً إلى خلايا عدة دون زيادة في الحجم العام. في الكثير من الحيوانات، تؤثر هذه الانقسامات في التطور المستقبلي؛ لأنّ الخلايا المختلفة تستقبل بروتينات مختلفة من سيتوبلازم الخلية، ومن ثم، مُحدّدات سيتوبلازمية مختلفة. ينتهي التلقح بتكوين البلاستيولة (في الثدييات تُدعى الكيس البلاستيوي)، التي تختلف في التركيب بين أجنّة الحيوانات.</p>	<p>التلقح</p>
	<p>تتحرك خلايا الجنين، مكونة ثلاث طبقات جرثومية ابتدائية: الإكتودرم، والميزودرم، والإندودرم.</p>	<p>تكوين الجاسترولا</p>
 	<p>تتفاعل الخلايا من الطبقات الجرثومية الثلاث مع بعضها لإنتاج أعضاء الجسم. في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بظهور الحبل الظهري، والحبل العصبي المجوف بعملية تُسمى تكوين الجهاز العصبي.</p>	<p>تكوين الأعضاء</p>



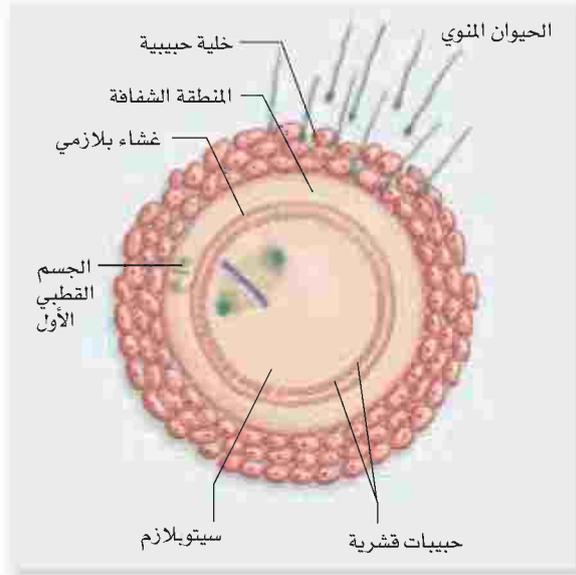
١١١ ميكروميترًا

ج.

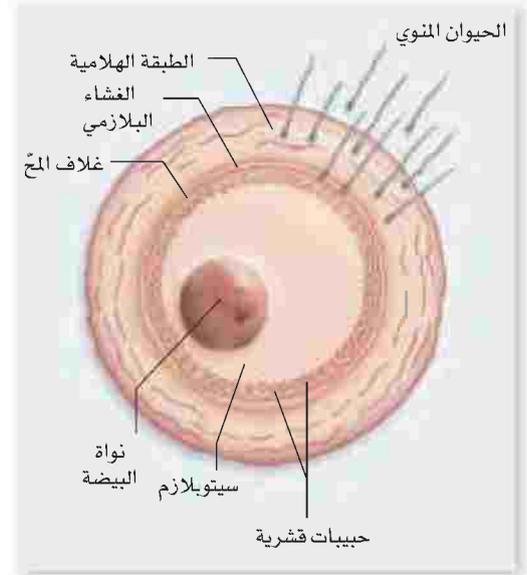


٣,٣ ميكروميترات

د.



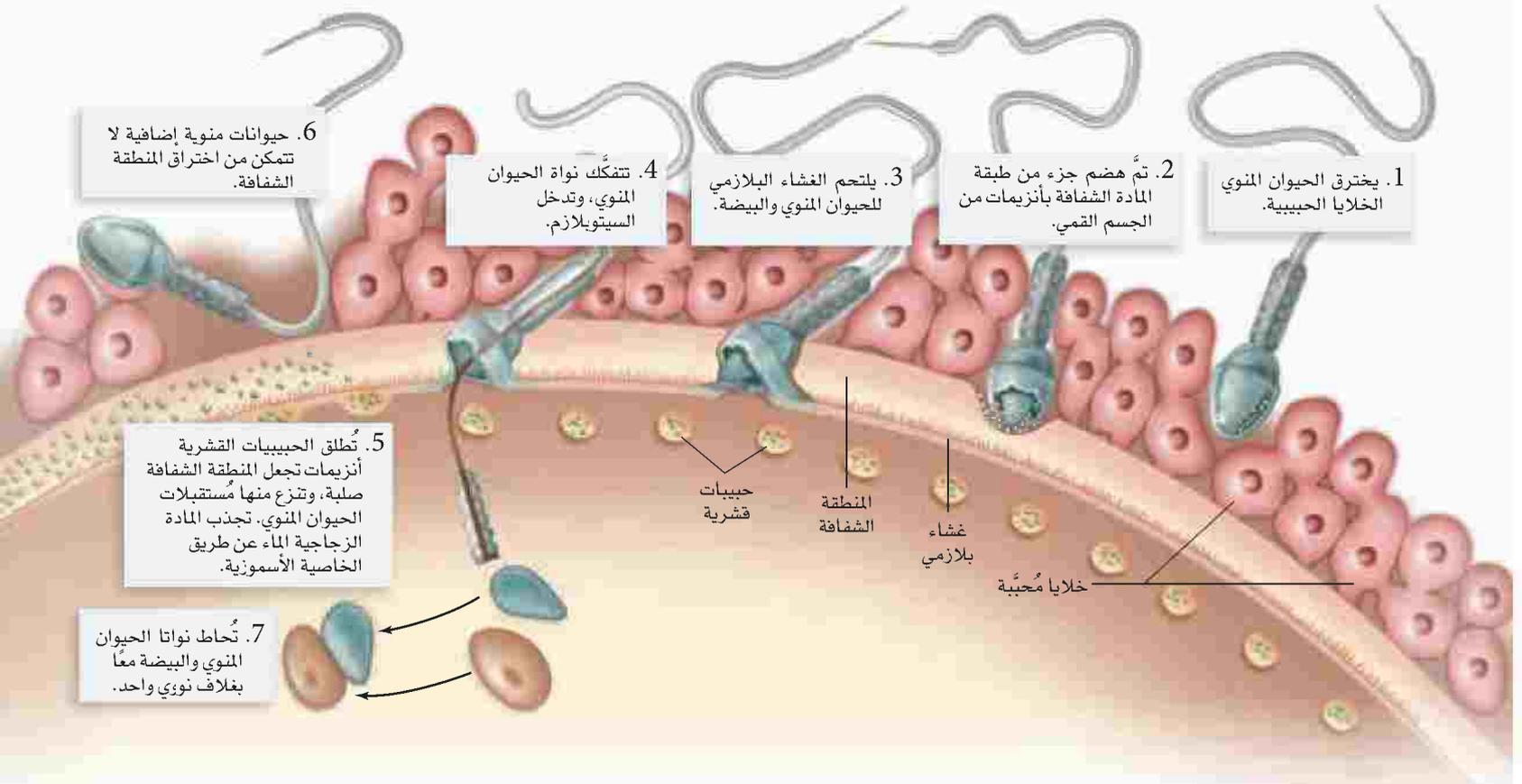
ب.



أ.

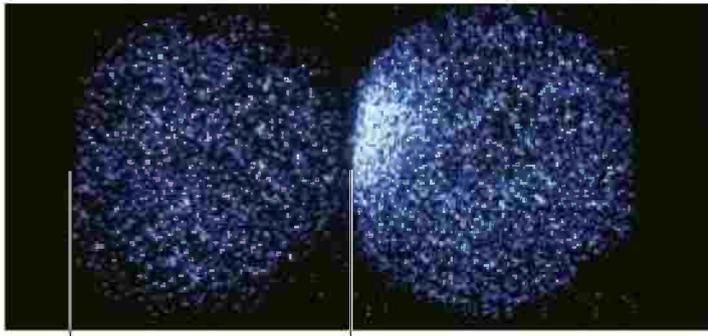
### الشكل 53-1

خلايا تكاثرية حيوانية. أ. تركيب بيضة قنفذ البحر عند الإخصاب. الأحجام النسبية للحيوان المنوي والبيضة مبيّنة في الرسم. ب. الحيوان المنوي للتديبات يجب أن يخترق طبقة الخلايا الحبيبية، ثم طبقة من البروتينات السكرية تُسمى المنطقة الشفافة قبل أن يصل إلى غشاء البيضة. صورة باستخدام المجهر الإلكتروني الماسح تُظهر ج. بيضة إنسان مُحاطة بخلايا حبيبية عدة ود. حيوانًا منويًا بشريًا على بيضة.



### الشكل 53-2

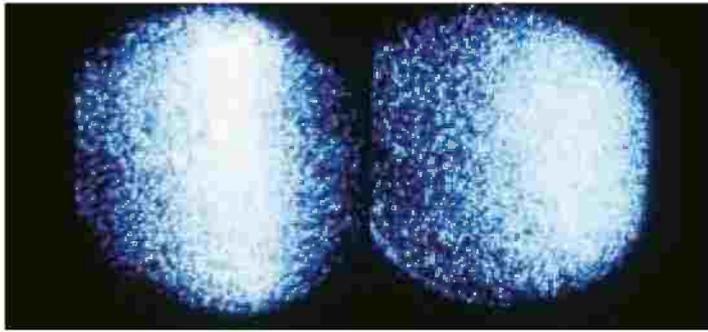
اختراق الحيوان المنوي والالتحام. يجب أن يخترق الحيوان المنوي الطبقات الخارجية حول البيضة قبل أن يلتحم الغشاء البلازمي للحيوان المنوي والبيضة. يؤدي الالتحام إلى تحفيز البيضة، ويقود إلى أحداث مُتتابعة تمنع تعدد النطف.



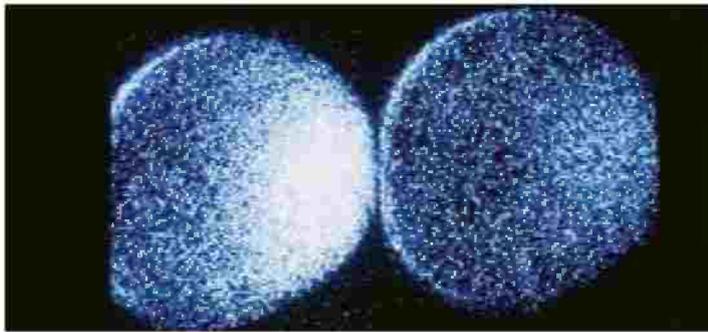
أ. مكان اتصال الحيوان المنوي



ب.



ج.



د.

الشكل 53-3

تنطلق أيونات الكالسيوم في موجة عبر بويضتين لتنفذ البحر بعد الالتقاء بالحيوان المنوي. النقاط البيضاء المضيئة هي جزيئات صبغة تُشع عند ارتباطها بأيونات الكالسيوم. موجة أيونات الكالسيوم تتحرك من اليسار إلى اليمين في هاتين البويضتين (أ-د). الببيضة التي على اليمين لُححت قبل ثوانٍ قليلة من الببيضة التي على اليسار. تستمر الموجة مدة 30 ثانية تقريباً قبل أن تغمر عرض الببيضة كاملاً.

هذا الازدياد سببه تحرُّر أيونات الكالسيوم، من المُضَيَّات الغشائية داخل الببيضة، ابتداءً بنقطة دخول الحيوان المنوي إليها واتجاهاً إلى الدَّاخل.

لقد لاحظ العلماء هذه الموجة من أيونات الكالسيوم عند تعبئة بيضة غير مُخصبة مسبقاً بصبغة تُشعَّ عندما ترتبط بأيونات الكالسيوم الحرة، ومن ثم تلقيحها (الشكل 53-3). تعمل أيونات الكالسيوم المُتحررة بوصفها رسلاً ثانوية في السيتوبلازم الخاص بالببيضة، مُحفِّزة مجموعة من التغيُّرات في نشاط البروتينات. تُسمَّى مجموعة الأحداث والتغيُّرات التي تحدث بعد التحام الأغشية تحفيز الببيضة **Egg activation**.

#### منع عمليات إخصاب إضافية

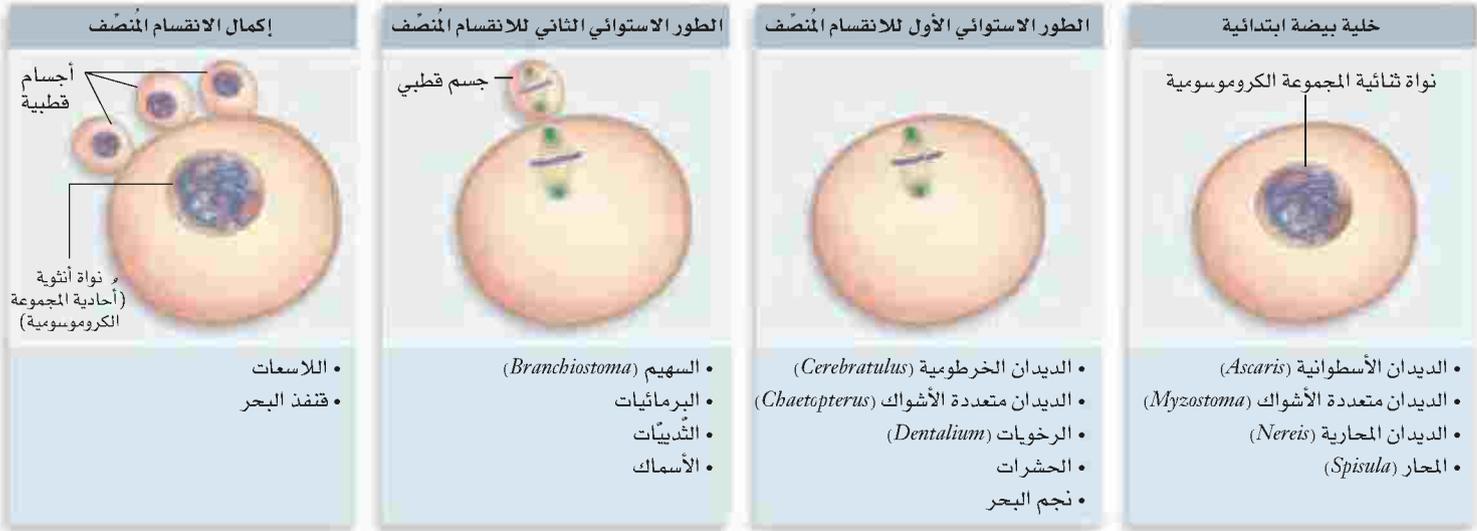
بسبب إطلاق عدد كبير من الحيوانات المنوية عند وضع البيوض أو القذف، يُمكن لأكثر من حيوان منوي أن يصل، ويحاول تلقيح بيضة واحدة. الإخصاب المُتعدّد يُنتج زيجوتاً يحتوي على ثلاث مجموعات أو أكثر من الكروموسومات، وهي حالة تُعرف بحالة تعدُّد الكروموسومات. هذه الحالة مرفوضة في التكوين الجنيني في الحيوان، على الرِّغم من أنها موجودة أكثر في عالم النبات. ولهذا، تكون الاستجابة المُبكرة للتحام الحيوان المنوي بالببيضة في حيوانات عدة بمنع التحام حيوانات منوية إضافية، وبكلمات أخرى، منع حدوث حالة تعدُّدية النُطف *Polyspermy*.

في قنفذ البحر، يؤدي التصاق غشاء الحيوان المنوي الأول إلى تغير سريع في الكمون الغشائي للببيضة، وهذا يمنع حيوانات منوية أخرى من الالتحام بالغشاء البلازمي لها. وقد بيَّنت تجارب أهمية هذا الحدث؛ حيث لُححت بيوض قنفاذ البحر داخل مياه بحر اصطناعية، ذات تركيز منخفض لأيونات الصوديوم. والمعلوم أنّ تغيُّراً في الكمون الغشائي يعود في الأغلب إلى دخول أيونات الصوديوم إلى داخل الخلية، لهذا فإنّ التلقيح داخل مياه ذات تركيز مُنخفض لأيونات الصوديوم يمنع التغيُّر في الكمون الغشائي. تكون حالة تعدُّد النُطف في هذه الظروف شائعة أكثر مما هي عليه في ماء البحر العادي.

تستعمل حيوانات أخرى طرقاً إضافية تُغيِّر فيها تركيب الأغلفة الخارجية للببيضة، ما يمنع أي حيوان منوي آخر من اختراق هذه الأغلفة. في قنفاذ البحر والثدييات، توجد حويصلات مُتخصِّصة، تُسمَّى الحبيبات القشرية **Cortical granules**. مُباشرة تحت الغشاء البلازمي للببيضة. تُطلق هذه الحبيبات مُحتوياتها بعملية الإخراج الخلوي في الفراغ بين الغشاء البلازمي والغلاف المُحِّي، أو بين الغشاء البلازمي والمنطقة الشفافة، على التوالي. في كلتا الحالتين، تنزع أنزيمات الحبيبات القشرية مُستقبلات الحيوانات المنوية عن الغلاف الخارجي للببيضة.

أخيراً، في بعض أنواع قنفاذ البحر يتّم "سلخ" الأغلفة المُحِّية عن سطح الخلية عن طريق التآثير المُشترك للأنزيمات المُختلفة للحبيبات القشرية وإطلاق المادة الزجاجية (هيالين). تقوم الأنزيمات بهضم الرُّوابط بين الغلاف المُحِّي والغشاء البلازمي؛ لكي تسمح بالانفصال. المادة الزجاجية *Hyalin* هي جزيئات كبيرة غنية بالسكر تجذب الماء بالخاصية الأسموزية إلى داخل الفراغ الموجود بين الغلاف المُحِّي ووسط الخلية، وبهذا يتم فصلهما عن بعضهما. لا تستطيع حيوانات منوية إضافية اختراق المنطقة، بين الغلاف المُحِّي المتصلب والمرتفع، الذي يُدعى الآن **غلاف الإخصاب Fertilization envelope**.

هناك حيوانات أخرى عدة لا تستعمل أي طريقة لمنع دخول حيوانات منوية إضافية إلى الببيضة. تقوم هذه المخلوقات بتحطيم أنوية الحيوانات المنوية كلها وتكسيروها، ما عدا نواة واحدة، أو تخرجها لاحقاً من الببيضة لمنع حالة تعدُّد الكروموسومات.



الشكل 53-4

مرحلة نضج البيضة عند ارتباط الحيوان المنوي في حيوانات مختارة.



الشكل 53-5

تكوين الهلال الرمادي في بيوض الضفادع. يتكوّن 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 معاً لتكوين النواة ثنائية المجموعة الكروموسومية للزيجوت. تحتاج هذه العملية إلى هجرة النواتين نحو بعضهما عبر أشعة من الأنابيب الدقيقة الرفيعة. يقوم المُركب الذي يدخل البيضة مع نواة الحيوان المنوي بتنظيم شبكة الأنابيب الدقيقة، 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 التَطورات المُعقّدة. تشمل هذه التَطورات الجنينية تنشيط البيضة، ومنع تعدّد النُطف، وإعادة ترتيب السيتوبلازم. يُمنع تعدّد النُطف عن طريق تغيير استقطاب الغشاء، وتعديل سطح البيضة. آخر مرحلة من الإخصاب هي التحام أنوية الحيوان المنوي والبيضة لإنتاج زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.

### تأثيرات أخرى لاختراق الحيوان المنوي البيضة

إضافة إلى التأثيرات السطحية التي سبق ذكرها، فإنَّ اختراق الحيوان المنوي قد يؤدي إلى حدوث ثلاثة تغييرات في البيضة: أولاً، في كثير من الحيوانات، لا تكون نواة البيضة غير المُلقّحة أحادية المجموعة الكروموسومية تماماً؛ لأنها لم تُكمل الانقسام المنصف قبل الإباضة (الشكل 53-4). يؤدي التحام غشاء الحيوان المنوي إلى تحفيز بيوض هذه الحيوانات لإكمال الانقسام المُنصف. ففي الثدييات، ينتج من هذه العملية بيضة كبيرة وحيدة، ذات نواة أحادية المجموعة الكروموسومية، مع جسم قطبي واحد أو أكثر تحوي الأنوية الأخرى (راجع الفصل الـ 52).

ثانياً، يُحفّز اختراق الحيوان المنوي في حيوانات كثيرة حركة سيتوبلازم البيضة. في (الفصل الـ 19)، ناقشنا موضوع إعادة ترتيب السيتوبلازم في البيوض المُخصّبة حديثاً للحيوانات الزقية، الذي يُؤدّي إلى إنتاج مواضع غير مُتناظرة من حبيبات صبغة تُحدّد التَطور الجيني للعضلات. في أجنّة البرمائيات، تشكل نقطة دخول الحيوان المنوي البيضة نقطة تبدأ عندها حركة السيتوبلازم في البيضة، حيث ينشأ عن هذه الحركة التَّمائل الثنائي الجانب للحيوان.

في بعض الضفادع، مثلاً، يُسبّب اختراق الحيوان المنوي دوران الغطاء الصبغي الخارجي لسيتوبلازم البيضة في اتجاه نقطة دخول الحيوان المنوي، كاشفاً الهلال الرمادي لسيتوبلازم الدّخلي مُقابل نقطة دخول الحيوان المنوي (الشكل 53-5). يُحدّد موقع الهلال الرمادي اتجاه أول انقسام خلوي. فالخط المرسوم بين نقطة دخول الحيوان المنوي والهلال الرمادي يقسم الحيوان الكامل مستقبلاً إلى نصفين: أيمن وأيسر.

ثالثاً، يتميز التَّحفيز بارتفاع حاد في تصنيع البروتين وزيادة في الأنشطة الأيضية بشكل عام. وقد وضّحت التجارب زيادة إنتاج البروتين باستخدام جزيئات الحمض النووي الريبوزي الرسول الموجودة بكثرة في سيتوبلازم البيضة عند عملية تكوينها.

في بعض الحيوانات، يُمكن أن تُنشّط البيضة بشكل اصطناعي دون اختراق الحيوان المنوي لها، عن طريق ثقب غشاء البيضة. تتطور البيضة التي تُنشّط بهذه الطريقة جنينياً بطريقة عذرية (دون تلقيح). بعض البرمائيات، والأسماك، والزواحف تعتمد بشكل كامل على التكاثر العذري، وقد سبق ذكّر هذا الموضوع في الفصل الـ 52.

## عملية التفلج ومرحلة البلاستيولة

الكمية النسبية للمُح المغذي في البيضة هي الصفة المُميزة التي تُؤثر في نمط التفلج في جنين الحيوان (الشكل 53-6). والفقرات تمتلك طرفاً مُختلفة للتكاثر تتضمن أنماطاً مُختلفة من استعمال المُح.

### التفلج في الحشرات

تمتلك الحشرات بيوضاً غنية بالمُح، وفي الفصل الـ 19 ناقشنا موضوع أدمة البلاستيولة المُدمجة في الحشرات، حيث تحدث انقسامات مُساوية عدة للنواة دون انقسام للسيتوبلازم. وبسبب عدم وجود أغشية تفصل أنوية الجنين المُبكر في الحشرات، فإن تدرجاً 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 مُح مركزية (الشكل 19-12 والجدول 53-2).

### التفلج في البيوض التي تحتوي كمية متوسطة أو قليلة من المُح

يحدث التفلج في هذه البيوض، خلال البيضة كاملة، ويسمى التفلج كامل الانشطار Holoblastic cleavage (الشكل 53-7). هذا النمط من التفلج تتميز به اللافقرات مثل الرخويات، والديدان الحلقية، وشوكيات الجلد، والزقيات إضافة إلى البرمائيات والثدييات (سيتم وصفها قريباً).

في قنفاذ البحر، يؤدي هذا التفلج كامل الانشطار إلى تكوين بلاستيولة متماثلة تتكون من طبقة واحدة من الخلايا تقريباً لها الحجم نفسه تحيط بالتجويف البلاستيولي الكروي. على العكس من هذا، تحتوي بيوض البرمائيات كمية أكثر من المُح في السيتوبلازم في منطقة نصف الكرة الخضري عنه في نصف الكرة الحيواني. ولأن انقسام المنطقة الغنية بالمُح أبداً من المناطق التي فيها مُح قليل، فإن أهدود التفلج الأفقي مُزاح أكثر إلى جهة القطب الحيواني (الشكل 53-18).

يتبع مرحلة الإخصاب المرحلة الأساسية، وهي الانقسام السريع للزيجوت التي تُكوّن عدداً أكبر وأكبر من الخلايا الصغيرة (انظر الجدول 53-1). تُسمى هذه المرحلة، عملية التفلج Cleavage، ولا يرافق هذه المرحلة زيادة في الحجم الكلي للجنين. كل خلية من كتلة الخلايا المُتماسكة تُسمى الفلجة (القطعة) Blastomere. في الكثير من الحيوانات، يُسمى طرفاً أو نهايتا البيضة والجنين الناتج لاحقاً القطب الحيواني Animal pole والقطب الخضري Vegetal pole. بشكل عام، تُكوّن فلجات القطب الحيواني الأنسجة الخارجية للجسم، في حين تُكوّن فلجات القطب الغذائي الأغشية الداخليّة.

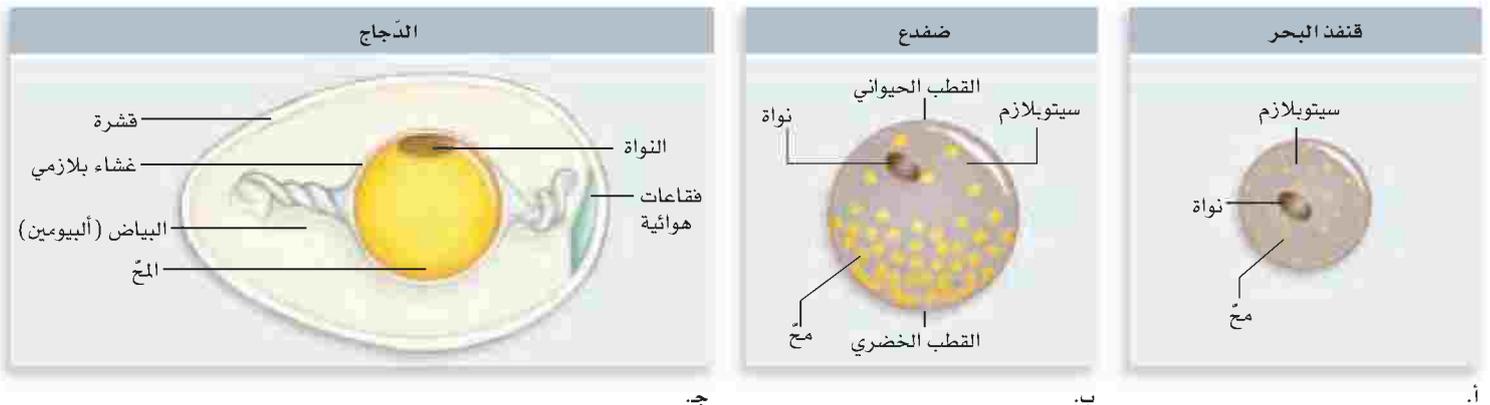
### البلاستيولة كرة مجوفة من الخلايا

في أجنة كثير من الحيوانات، تصبح الفلجات الخارجية في هذه الكرة من الخلايا التي تُكوّن خلال التفلج مرتبطة مع بعضها بمفاصل محكمة، حيث تحيط أحزمة من البروتين بالخلية، وتربطها مع جارتها بقوة (انظر الفصل الـ 9). تعمل هذه المفاصل المحكمة بوصفها سدّاً محكماً يعزل كتلة الخلايا الداخليّة عن الوسط المُحيط.

يتبع ذلك أن تبدأ الخلايا في داخل الكتلة بضحّ أيونات الصوديوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلايا. يجعل هذا التدرج الأسموزي الناتج الماء يدخل إلى مركز الجنين، ما يزيد حجم الفراغ بين الخلايا. تتجمع الفراغات لتكون فراغاً واحداً كبيراً داخل الجنين. تُسمى الكرة المُجوفة الناتجة عن الخلايا بلاستيولة Blastula (أو الكيس البلاستيولي Blastocyst في الثدييات)، أما الفراغ المملوء بسائل داخل البلاستيولة فيُسمى تجويف البلاستيولة Blastocoel (ارجع إلى الجدول 53-1).

### أنماط التفلج متنوعة جداً ومُختلفة

انقسامات التفلج سريعة جداً في مُعظم الأنواع، ويُقدّم الفصل الـ 19 مُلخصاً بمجموعة البروتينات التي تتحكم في دورة حياة الخلية في أجنة الحيوانات. أنماط التفلج مُتنوعة، وهناك طرق عدة لتقسيم السيتوبلازم في بيضة عند التفلج بقدر ما هناك قبائل في المملكة الحيوانية! لكن، ومع ذلك، نستطيع الوصول إلى التعميم:



الشكل 53-6

توزيع المُح في ثلاثة أنواع في البيوض. أ. في بيضة قنفاذ البحر، كمية قليلة من المُح تتوزع بشكل متساوٍ ونواة في المركز. ب. في بيضة الضفدع، هناك مُح أكثر، وتكون النواة مُزاحة نحو أحد الأقطاب. ج. بيضة الطيور مُعقدة، لها نواة موجودة في قرص من السيتوبلازم موجود فوق كتلة كبيرة، ومركزية من المُح.

الأنماط الرئيسية للتفج في أجنة الحيوانات الجدول 2-53

التفج كامل الانشطار

بيوض متساوية المح (تتوزع جزيئات المح بشكل متساوٍ ومتباعد)



التفج القطري  
شوكيات الجلد

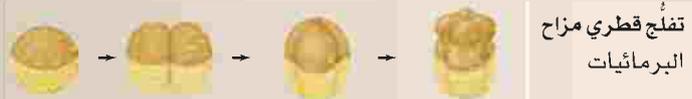


التفج الحلزوني  
الديدان الحلقية  
الرخويات  
الديدان  
المفلطحة



التفج الدوراني  
التدبيات  
الديدان  
الأسطوانية

بيوض متوسطة المح (مح متوسط قريب من القطب الخضري)



تفج قطري مزاح  
البرمائيات

التفج جزئي الانشطار

بيوض كاملة المح (مح كثيف يتوزع على الخلية كلها)



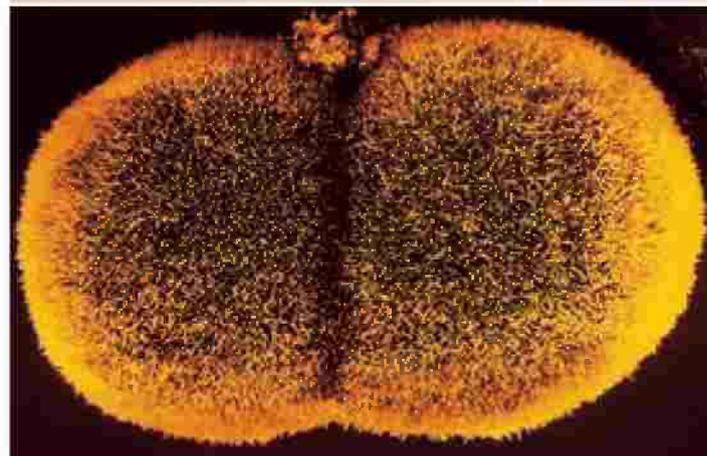
تفج قرصي  
الأسماك  
الزواحف  
الطيور

بيوض مركزية المح (المح في مركز البيضة)



التفج المدمج  
مُعظم الحشرات

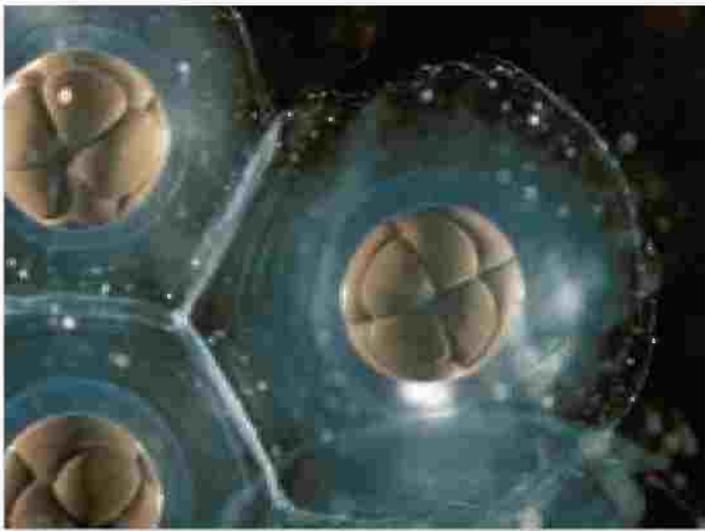
صور



3 μm

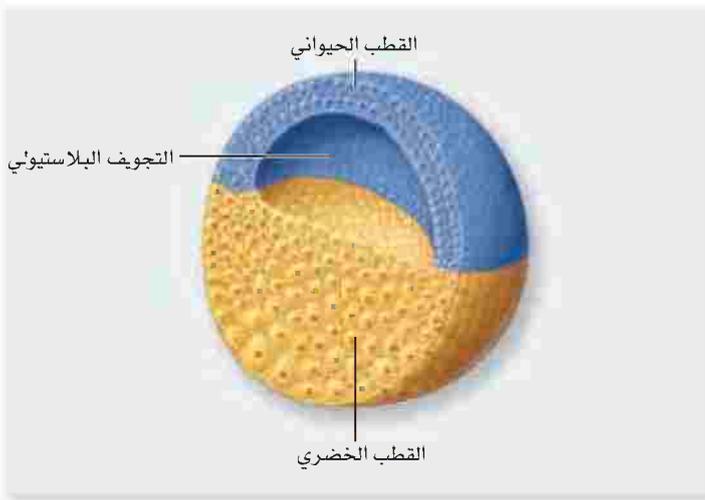
الشكل 53-7

التفج كامل الانشطار. في هذا النوع من التفج الذي تتصف به البيوض قليلة المح يحدث انقسام خلوي كامل، أي على طول الخلية.



333.3 μm

أ.



ب.

الشكل 53-8

التفج 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، مبيّنًا التجويف البلاستيولي، وخلايا كبيرة مملوءة بالمح على القطب الخضري، وخلايا صغيرة مع كمية مح قليلة عند القطب الحيواني.

وعليه، فإن التفج الكامل في بيضة الضفدع يعطي بلاستيولة غير متماثلة، حيث الفراغ البلاستيولي مُزاح إلى جهة. تتكون البلاستيولة من خلايا كبيرة تحوي الكثير من المح على القطب الخضري، وخلايا صغيرة وأكثر عددًا تحوي القليل من المح على القطب الحيواني (الشكل 53-8 ب).

التفج في البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المح تتكوّن بيوض الزواحف، والطيور، وبعض الأسماك من المح بشكل كامل تقريبًا، مع كمية قليلة من السيتوبلازم الرائق المُتموضع في قطب واحد يُسمّى القرص البلاستيولي Blastodisc. ويكون التفج في هذه البيوض محصورًا في القرص البلاستيولي فقط، فالمح هنا ليس إلا كتلة خاملة. يُسمّى هذا النوع من التفج



الشكل 53-10

أجنة الثدييات والطيور هي أكثر تشابهاً مما يظهر. بلاستيولا الثدييات (يسار)، تُدعى الكيس البلاستيولي مكونة من كرة من الخلايا هي الخلايا السطحية المغذية تحيط بتجويف يُعرف بالتجويف البلاستيولي، وكتلة خلايا داخلية. بلاستيولا الطيور (يمين) تتكون من قبة من الخلايا، هي القرص البلاستيولي، الذي يجلس على كتلة كبيرة من المخ. يُعطي القرص البلاستيولي طبقة علوية وأخرى سفلية بينهما تجويف بلاستيولا مضغوط.

فلجات لا يبدو أنها تلتزم بمصير معين أو مُحدّد. فمثلاً، إذا أُزيلت فلجة واحدة من جنين إنسان في مرحلة ثماني الفلجات (كما يحصل في عملية التشخيص الجيني قبل زرع الجنين في الرحم)، فإنّ الفلجات السبع المُتبقيّة "تنظّم" نفسها، وتتطور جنينياً لإعطاء مخلوق كامل إذا زرعت في رحم امرأة. وبشكل مماثل، إذا تمّ فصل الجنين إلى نصفين (بشكل طبيعي أو اصطناعي) تُنتج التوائم المُتماثلة. وعلى هذا يظهر أنّ وراثه مُحدّدة جينية من الأم ليس له دور مهم في التكوين الجنيني، وأنّ تركيب الجسم يُحدّده بشكل أساسي اتصال الخلايا مع بعضها.

المراحل الأولى لحدوث التمثيط في التكوين الجنيني تتم قبل عملية انغراس الجنين في الرحم الذي يقود إلى تكوين الكيس البلاستيولي. ففي مرحلة ثماني الفلجات عند مُعظم الثدييات، ينسبط السطح الخارجي للفلجات نحو بعضها في عملية تُسمى التراص **Compaction**، التي تؤدي إلى استقطاب الفلجات. الفلجات المُستقطبة بعد ذلك تدخل في انقسام خلوي غير مُتماثل. وقد أظهرت دراسات باستخدام الخلايا المزروعة أنّ الخلايا داخل الجنين تُصبح غالباً كتلة الخلايا الداخليّة للكيس البلاستيولي، في حين تُعطي الخلايا الخارجية عادة خلايا الطبقة السطحية الغذائية.

أنماط التفلج بكمية المخ وتوزيعه في البيضة. البيوض التي تحتوي كمية قليلة من المخ تفلج بشكل كامل (تفلج كامل الانشطار) أما البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المخ فلا تتمكن من التفلج الكامل (تفلج جزئي الانشطار).

تفلج جزئي الانشطار **Meroblastic cleavage** (الشكل 53-9). لا يكون الجنين الناتج عن عملية التفلج هذه دائرياً، وإنما يكون على شكل قبة رقيقة تجلس على المخ.

### التفلج في الثدييات

تحتوي بيوض الثدييات على كمية قليلة من المخ؛ ولكن مراحل التكوين الجنيني بها كثير من التشابهات مع أقربائها من الطيور والزواحف.

وبسبب عدم عرقلة المخ لعملية التفلج في بيوض الثدييات، فإنّ التفلج يعدّ كامل الانشطار، مُنتجاً الكيس البلاستيولي **Blastocyst**، الذي يتكون من طبقة واحدة من الخلايا تحيط بفراغ مملوء بسائل يُسمى التجويف البلاستيولي. وتوجد كتلة الخلايا الداخليّة **Inner cell mass** في قطب واحد من التجويف البلاستيولي (الشكل 53-10). تُشبه كتلة الخلايا الداخليّة القرص البلاستيولي في الزواحف والطيور، وهي تنقسم لإعطاء الجنين.

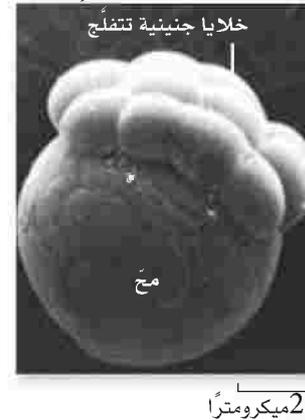
تُسمى الإكتودرم من الخلايا الطبقة السطحية الغذائية **Trophoblast**، وهي شبيهة بالخلايا التي تكوّن الأغشية التي تبطّن القشرة الخارجية القاسية لبيضة الزواحف. لقد تغيرت هذه الخلايا في أثناء تطور الثدييات لتقوم بوظيفة مختلفة: إذ يدخل جزء من الطبقة الغذائية بطانة رحم الأم (الطبقة الطلائية للرحم) حيث يُسهّم في تكوين المشيمة **Placenta**، أي العضو الذي يسمح بالتبادل بين الجنين ودم الأم. سوف نناقش المشيمة بوضوح لاحقاً.

الأنماط الرئيسة للتفلج في أجنة الحيوانات مُلخّصة في الجدول 53-2.

### الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أو لا تلتزم

تظهر الأجنة في أثناء التفلج من الخارج، مثل كرة بسيطة، أو قرص من الخلايا المُتشابهة، وهذا المظهر يبدو خادعاً في الكثير من الحيوانات؛ فمثلاً، أدى الانفصال غير المُساوي للمُحدّدة السيتوبلازمية في فلجات مُعيّنة في أجنة الزقيات الذي وصف في (الفصل الـ 19)، إلى أن تسلك الخلايا سُبلاً مُختلفة للتكوين الجنيني. وفي التجارب التي تمّ فيها تدمير أو إزالة هذه الخلايا المُلتزمة، نتجت أجنة فائدة للأُسجة التي كان من المُمكن أن تُنتجها هذه الخلايا المُلتزمة. على العكس من هذا، فالثدييات التي تملك تطوراً جنينياً منظماً بشكل عالٍ، لديها

الشكل 53-9



التفلج جزئي الانشطار. في هذا النوع من التفلج ينقسم جزء من البيضة بنشاط لتكوين كتلة من الخلايا، ويحدث مثل هذا التفلج في البيوض كثيرة المخ.

## عملية تكوين الجاسترولا

3-53

أولية، وتحوّل البلاستيولا إلى جنين مُتماثل جانبيّاً يحتوي على سلف معي مركزي، ومحاور أمامية -خلفية وظهرية- بطنية واضحة.

في تسلسل مُعقّد من التغيّرات في شكل الخلية وحركتها، تُرتّب خلايا البلاستيولا نفسها لتُشكّل خطة الجسم الأساسية للجنين. تُسمى هذه العملية تكوين الجاسترولا (التبطن) **Gastrulation**، حيث تتشكّل ثلاث طبقات جرثومية

## مصادر الطبقات الجرثومية الثلاثة في أثناء التكوين الجنيني في الفقريات

الجدول  
3-53

الإكتودرم	بشرة الجلد، الجهاز العصبي، أعضاء الإحساس.
الميزودرم	الهيكل، العضلات، الأوعية الدموية، القلب، الدم، أعضاء التكاثر، الكلية، أدمة الجلد.
الإندودرم	بطانة الجهاز الهضمي والتنفسي، الكبد، البنكرياس، الغدة الزعترية، الغدة الدرقية.

### نتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية

ينجم عن عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات بدائية جرثومية **Germ layers**: الأدمة الخارجية (إكتودرم)، والأدمة الداخلية (إندودرم)، والأدمة الوسطى (ميزودرم). للخلايا في كل طبقة مصير في التكوين الجنيني مختلف عن باقي الطبقات. **فخلايا الإندودرم (إندودرم) Endoderm** تتحرك، وتُشكّل أنبوباً يُسمّى المَعْي البدائي؛ الذي ينشأ عنه بطانة المَعْي ومشتقات المَعْي (مثل البنكرياس، والرئتين، والكبد،... إلخ). والخلايا التي تبقى في الخارج هي **الإكتودرم (إكتودرم) Ectoderm**، ومشتقاتها 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 الدموية، والأنسجة الضامة، والعضلات، والأعضاء الداخلية مثل الكليتين، والغدد التناسلية (الجدول 3-53).

تتحرك الخلايا في أثناء تكوين الجاسترولا باستخدام تغيرات عدّة في شكل الخلية. بعض الخلايا تستخدم امتدادات عريضة مملوءة بالآكتين، تُعرف بالأقدام الصفائحية **Lamellipodia**، حيث ترحل فوق الخلايا المجاورة. تُطلق خلايا أخرى زوائد ضيقة تُدعى الأقدام الخيطية **Filopodia**، تستخدمها "لمس" الخلايا الأخرى أو السطح الخارجي لها. عند الوصول إلى اتصال مقبول ومُرض بين الخلايا، تنقبض الأقدام الخيطية الكاذبة لتدفع الخلية نحو الأمام. إن انقباض حزم خيوط الآكتين مسؤول عن الكثير من هذه التغيّرات في أشكال الخلايا. فالخلايا التي ترتبط معاً بقوة عن طريق روابط خلوية أو بروتينات رابطة بين الخلايا، سوف تتحرك معاً بوصفها صفائح خلوية.

في الأجنة قليلة المحّ ومجوفة البلاستيولة، تنغمد **Invaginate** صفيحة الخلايا الموجودة في القطب الخصري نحو الداخل لتُكوّن أنبوب المَعْي البدائي. في الأجنة ذات المَحّ الكثير، وحيث يكون من الصعب تحرك هذه الخلايا لتلتف **Involute** صفائح من خلايا أصغر لولبياً إلى الدّاخل فوق السطوح القاعدية للخلايا الخارجية. تتفصل خلايا أخرى بعيداً عن الصفائح الخلوية، وتهاجر 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 مهاجرة بروتينات سكرية مُتخصّصة على سطحها، وتلتصق بجزيئات مُحدّدة موجودة على سطوح الخلايا الأخرى، أو داخل الحشوة خارج الخلوية. هذه التغيّرات في التلاصق بين الخلايا، كما وُصف في (الفصل 19)، هي أحداث أساسية في عملية تكوين الجاسترولا. إن بروتين فايبرونكتن، وهو من بروتينات الحشوة خارج الخلية ومُستقبلات المتكامل (إنترجرين) المُقابلة في الخلايا، جزيئات مُهمّة في عملية تكوين الجاسترولا في حيوانات كثيرة.

### تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضاً باختلاف كمية المحّ

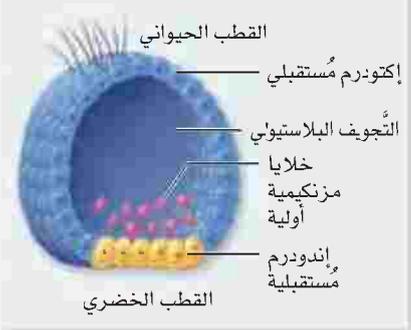
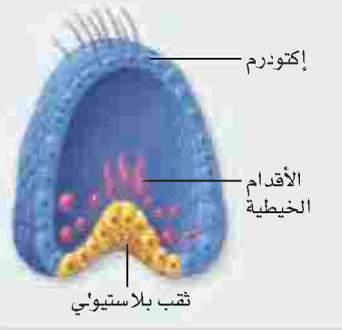
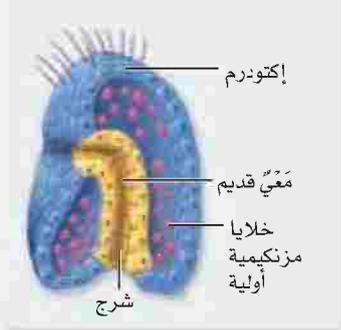
كما في عملية التفلّج، فإنّ كمية المحّ تؤثر في أنواع حركات الخلايا التي تحدث في هذه العملية. وهنا، سندرس تكوين الجاسترولا في أربعة أنواع نموذجية من الأجنة تحتوي كميات متباينة من المحّ.

#### تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر

شوكيات الجلد مثل قنفذ البحر تتطور من بيضة قليلة المحّ، وتُشكّل بلاستيولة مجوفة، مُتماثلة للخلايا. يبدأ تكوين الجاسترولا عندما تبدأ الخلايا الموجودة في القطب الخصري بتغيير أشكالها لتكون **الصفائح الخضرية Vegetal plate** المُبسطة. مثلاً لعملية الدُّخول، تنفصل تحت مجموعة من الخلايا في هذه الصفيحة عن جدار البلاستيولة، وتتحرك داخل فجوة التّجويف البلاستيولي. تشكل تحت المجموعة هذه الخلايا **الميزوكمية الأولية Primary mesenchyme cells** التي تُشكّل فيما بعد الميزودرم، وتستخدم الأقدام الخيطية للهجرة داخل التّجويف البلاستيولي (الشكل 53-11). وفي النهاية، تتموضع هذه الخلايا في الزوايا الجانبية من التّجويف البلاستيولي، حيث تُكوّن هيكل اليرقة.

#### الشكل 53-11

عملية تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر. أ. يبدأ تكوين الجاسترولا بتكوين الصفيحة الخضرية ودخول الخلايا المزنكيمية الأولية (الميزودرم مُستقبلاً) إلى داخل التّجويف البلاستيولي. ب. يتكون الإندودرم بعد ذلك من انبعاج باقي خلايا الصفيحة الخضرية، وامتداد الأنبوب الخلوي لإنتاج المعى الابتدائي. ج. الخلايا التي تبقى على السطح تُكوّن الإكتودرم.



جـ.

ب.

أ.

أخيراً، تضغط طبقة الخلايا المتحركة لولبياً على السطح الداخلي للجهة المُقابلة في الجنين، مُزيله الفراغ البلاستيولي ومُنتجة المَعْي القديم والتقب البلاستيولي. في هذه الحالة، يكون الثقب البلاستيولي مملوفاً بخلايا المَخ، فتتكوّن السداة المَحْيَة **Yolk plug** (الشكل 53-12 ب، ج). تُعطي طبقة الخلايا الخارجية الناتجة عن هذه الحركة الإكتودرم، وتشكل الطبقة التي في الدّاخل الإندودرم. أما الخلايا التي تتحرك لولبياً فوق الشفتين الظهرية والبطنية (شفتي ثقب البلاستيولة المفصولتين يفصل بالسداة المَحْيَة) فتهاجر بين الإكتودرم والإندودرم لتُشكّل طبقة جرثومية ثالثة تُدعى الميزودرم (الشكل 53-12 ج-هـ).

### عملية تكوين الجاسترولا في الطيور

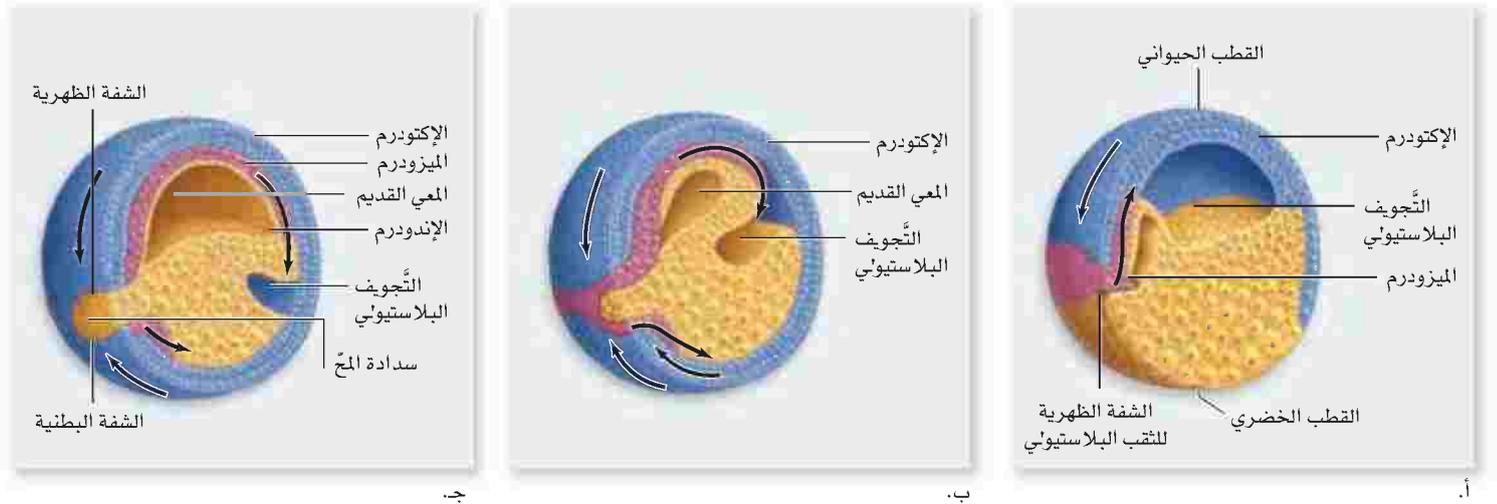
في نهاية عملية التفلج في الطيور أو الزواحف، يكون الجنين المُتطور عبارة عن قبة صغيرة من الخلايا تُسمى أدمة البلاستيولا **Blastoderm**، التي تجلس فوق كرة كبيرة من المَخ (الشكل 53-13 أ). ونتيجة لذلك، فإنّ عملية تكوين الجاسترولا تكتمل بطريقة مُختلفة.

في الطيور، تنفصل أولاً خلايا أدمة البلاستيولا إلى طبقتين، وتتكون فجوة التجويف البلاستيولي بين الطبقتين (الشكل 53-13 ب). تُعطي الطبقة السفلية، العميقة من أدمة البلاستيولا ثنائية الطبقات الأنسجة خارج الجنينية فقط (كما سَنُوضّح لاحقاً)، في حين تشق الخلايا الخاصة بالجنين من طبقة الخلايا العلوية لأدمة البلاستيولا. وعلى هذا، فإنّ الطبقة العلوية لأدمة البلاستيولا تُعطي الطبقات الجرثومية الثلاث.

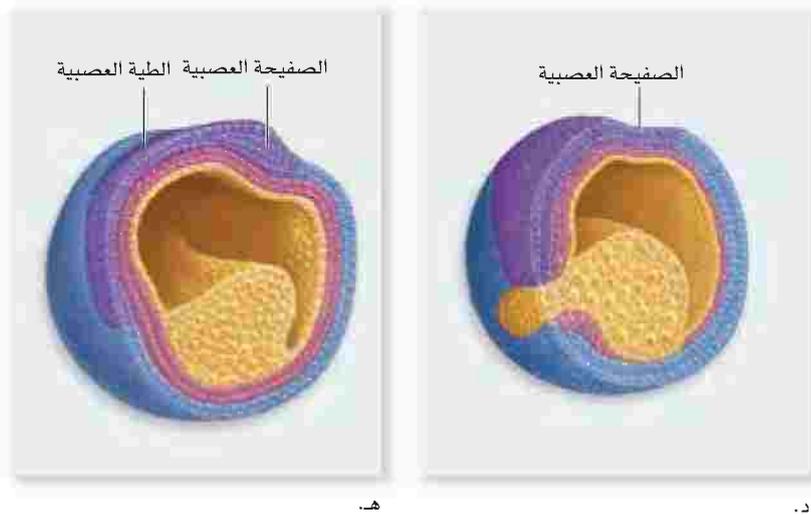
بعد ذلك، تتبعج الخلايا الباقية في الصفيحة الخضرية داخل التّجويف البلاستيولي لتُكوّن الإندودرم، مُشكلة تريبياً يُشبه كرة التّسّس المُنبعجة. أخيراً، تتصل الخلايا المُتحركة للدّاخل على شكل أنبوب بالجهة المُقابلة من الجاسترولا، فتتوقف عن الحركة. يُسمى هذا التّركيب المُجوّف الناتج عن هذا الانغماد المَعْي القديم **Archenteron** وهو سلف للقناة الهضمية مُستقبلاً. تُسمى فتحة هذا المَعْي، أي الشرج لاحقاً، الثقب البلاستيولي **Blastopore**. وستكوّن فتحة ثانية في مكان التصاق المَعْي مع الجاسترولا في الجهة المُقابلة، لتُكوّن الفم لاحقاً (الشكل 53-11). الحيوانات التي يتكوّن فيها الشرج أولاً، تُمّ الفم تُسمى ثانوية الفم **Deuterostomes**، كما مرّ معنا في (الفصل الـ 32).

### عملية تكوين الجاسترولا في الضفادع

تحتوي البلاستيولة في البرمائيات على مخّ غير مُتماثل التوزيع، والخلايا المملوءة بالمخّ في القطب الخضري أقل عدداً، ولكنها أكبر حجماً من الخلايا الخالية من المخّ في القطب الحيواني. وعلى هذا، تكون عملية تكوين الجاسترولا أكثر تعقيداً عما هي في قنفذ البحر. في الضفادع، تتبعج طبقة الخلايا السطحية أولاً إلى الدّاخل مكونة شقاً صغيراً هلالياً الشكل، ويبدأ هذا الشق بتكوين ثقب البلاستيولة. يتبع ذلك، تحرك خلايا القطب الحيواني بشكل لولبي نحو الدّاخل فوق الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي (الشكل 53-12 أ)، التي تتكون في المكان نفسه الذي تكوّن فيه الهلال الرّمادي للبيضة الملقحة (الشكل 53-5).



### 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 التّجويف 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. ج. تُكوّن حركة الخلايا إلى الدّاخل تجويفاً جديداً يُعرف بالمَعْي القديم ليحل مكان التّجويف 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 ثمّ يتكون الأنبوب العصبي. الخلايا العصبية من الإكتودرم تظهر باللون الأرجواني.

تبدأ بعض الخلايا السطحية في التَّحْرُك نحو خط الوسط، حيث تنفصل عن صفيحة الخلايا السطحية، وتدخل إلى الداخل، التَّجويف البلاستيولي. ويتكوَّن أخدود (شق) على طول خط الوسط مُظهرًا ومُعلِّمًا مكان هذا الدُّخول (الشكل 53-13 ج). يدعى هذا الأخدود المناظر لثقب بلاستيولا متطاول الخط البدائي **Primitive streak**. تُهاجر بعض الخلايا عبر الخط البدائي، وتعتبر التَّجويف البلاستيولي لتأخذ مكان الخلايا في الطبقة السفلى، وتُسمى هذه الخلايا المهاجرة الإندودرم. تُهاجر خلايا أخرى عبر الخط البدائي جانبيًا إلى المنطقة الوسطى لتُشكِّل الميزودرم. أما الخلايا المُتبقية على السطح، التي لا تدخل الخط البدائي فتُشكِّل الإكتودرم.

### عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات

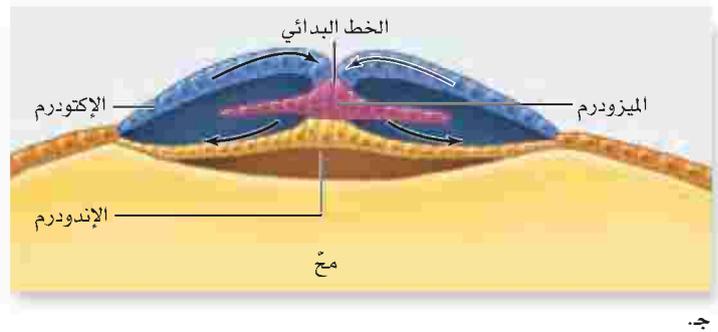
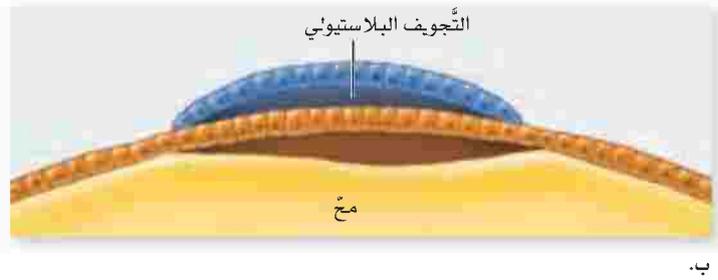
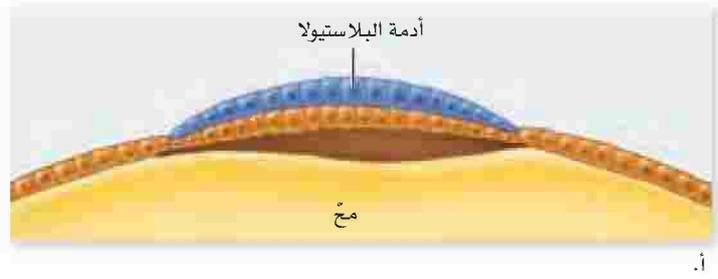
عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة إلى حد ما لما هي عليه في الطيور. في كلا النوعين، يتطور الجنين من مجموعة مُبسطة من الخلايا، أدمة البلاستيولا في الطيور، أو كتلة الخلايا الدَّاخلية في الثدييات. وعلى الرُّغم من انبساط خلايا الطبقة الأُولية في الطيور الناتج عن ضغطها على كتلة المَح، فإن خلايا الكتلة الداخلية في الثدييات تنبسط على الرُّغم من غياب المَح.

في الثدييات، يجعل وجود المشيمة المَح غير ضروري؛ حيث يبدأ الجنين في الحصول على غذائه من الأم حال حدوث الانفراس في جدار الرحم. وتستمر عملية تكوين الجاسترولا، وكأنها تجلس على كرة من المَح.

يتكون الخط البدائي، في الثدييات، وتُعطي حركة الخلايا داخله الطبقات الجرثومية الأُولية، تمامًا كما في الطيور (الشكل 53-14). وبشكل مُشابه، فإن أجنة الثدييات تُكوِّن المَح "المفقود" بتكوين كيس المَح من الخلايا خارج الجنينية التي تُهاجر بعيدًا عن الطبقة السفلى لأدمة البلاستيولا، وتُبطِّن تجويف الفراغ البلاستيولي.

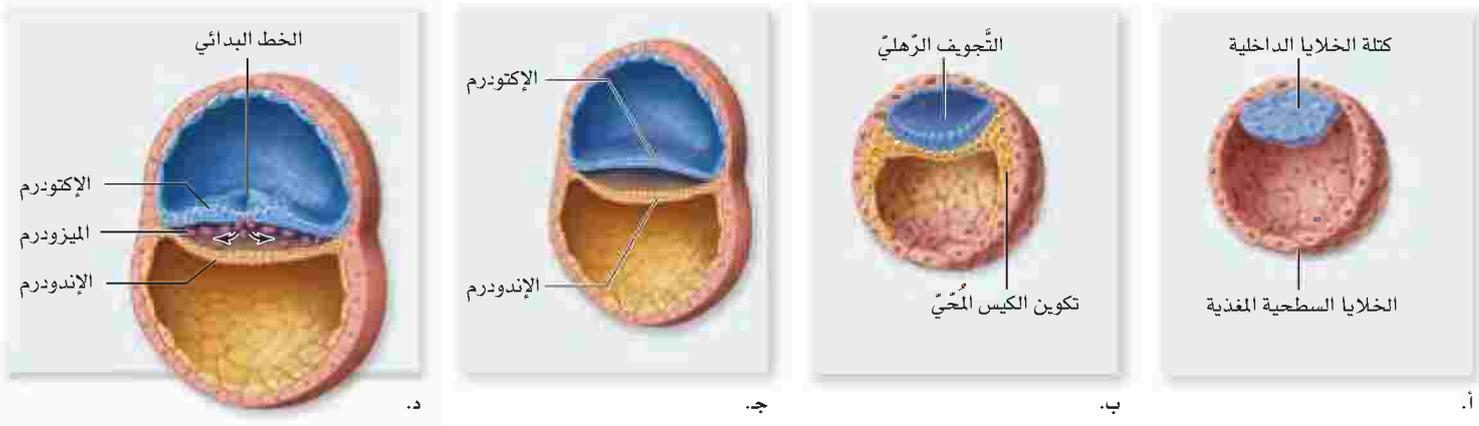
### الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيف للحياة على اليابسة

نوعًا من أنواع التَّكْيُف للحياة البرية، تتطور أجنة الزواحف، والطيور، والثدييات داخل غشاء الرَّهْل **Amniotic membrane or amnion** (الفصل الـ 35). هذا الغشاء وأغشية أخرى كثيرة تتكون من الخلايا الجنينية، لكنها تقع خارج جسم الجنين. لهذا السبب، فإنها تُسمى **الأغشية الجنينية الخارجية** **Extra embryonic membranes**، وهي تشمل الرَّهْل، والكوريون، وكيس المَح، والممبار.



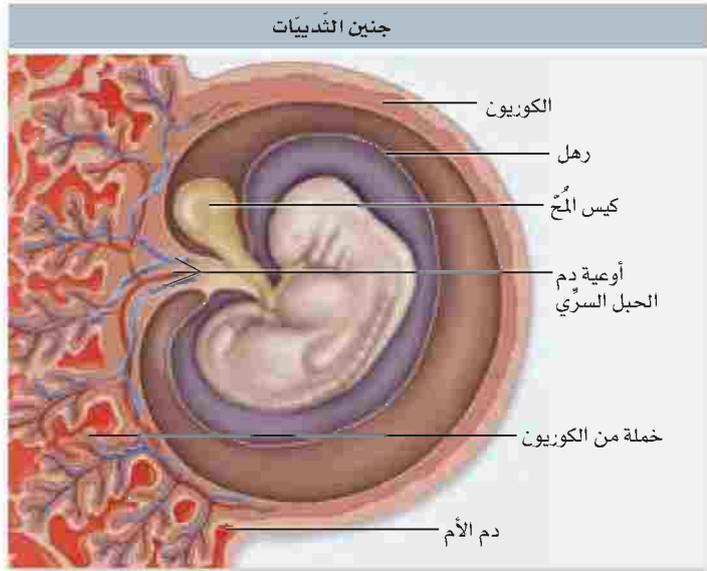
الشكل 53-13

تكوين الجاسترولا في الطيور. أ. تتكون البلاستيولة من قرص من الخلايا يجلس أعلى كتلة كبيرة من المَح. ب. يستمر تكوين الجاسترولا بانفصال أدمة البلاستيولا إلى طبقتين. تُشتق الطبقات الجرثومية الثلاث كلها من الطبقة العُلوية لأدمة البلاستيولا. ج. تُعطي الخلايا التي تُهاجر عبر الخط البدائي إلى داخل الجنين الميزودرم أو الإندودرم المُستقبلي. الخلايا التي تبقى في الطبقة العلوية تُعطي الإكتودرم.

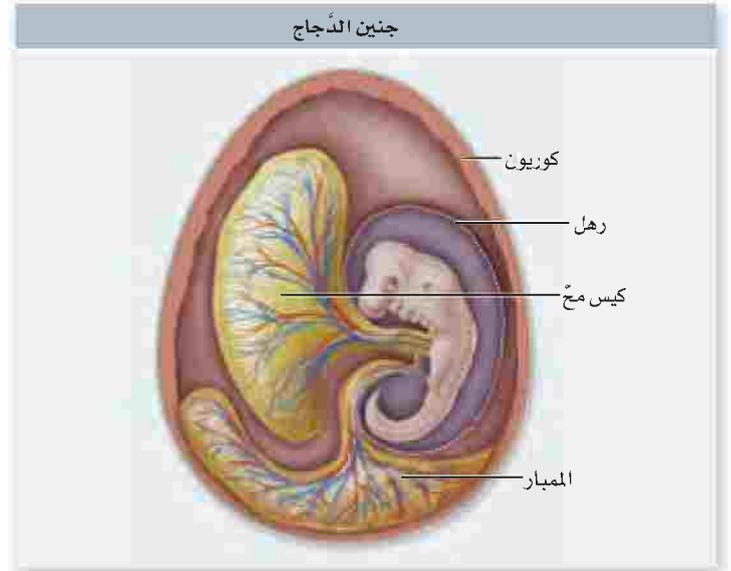


الشكل 53-14

تكوين الجاسترولا في الثدييات. أ. مقطع عرضي من التَّجويف البلاستيولي عند نهاية التَّفْلُج. ب. يتكون التَّجويف الرَّهْلِي بين كتلة الخلايا الدَّاخلية وقطب الجنين. في الوقت نفسه، تتسطح كتلة الخلايا الداخلية، وتتفصل إلى طبقتين تُعطيان الإكتودرم والإندودرم. ب. وج. تُهاجر خلايا الطبقة السفلية لتُبطِّن التَّجويف البلاستيولي لتُكوِّن كيس المَح. د. الخط البدائي يُكوِّن الإكتودرم، والخلايا التي سَتُكوِّن الميزودرم تُهاجر إلى الدَّاخل، بالطريقة نفسها لتكوين الجاسترولا في الطيور.



ب.



أ.

### الشكل 53-15

الأغشية المحيطة بالجنين خارجياً. الأغشية المحيطة بالجنين خارجياً في (أ) جنين الدجاج و (ب) جنين الثدييات يتشابهان في بعض الصفات. ولكن في جنين الدجاج، يستمر نمو الممبار، ويلتحم مع الكوريون تحت قشرة البيضة مباشرة، حتى يقوم بعملية تبادل الغازات. أما جنين الثدييات، فيُسهَم الممبار في تكوين الأوعية الدموية للحبل السري الذي يتشكّل.

في الثدييات، تغرس خلايا الطبقة السطحية المغذية الموجودة في الكيس البلاستيولي في جدار الرحم لتُصبح غشاء الكوريون (الشكل 53-15ب). ويُسهَم ذلك الجزء من الكوريون المُتصل مع جدار الرحم في تكوين المشيمة. يتكوّن الجزء الآخر من المشيمة من نسيج مُتحوّر من رحم الأم، كما سنوضح لاحقاً. يُسهَم الممبار في الثدييات في تكوين الأوعية الدموية التي سينشأ عنها الحبل السري، لكي يصل دم الجنين إلى المشيمة، حيث يتم تبادل الغازات.

تُعطي عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية تنشأ عنها أنسجة الجسم جميعها. في قنafa البحر، تتطلب عملية تكوين الجاسترولا تكوين الإندودرم باننعاج البلاستيولة، وتتكوّن خلايا الميزودرم من خلايا سطحية أخرى. في الفقريات التي تحتوي بيوضها على كمية متوسطة إلى كبيرة من المَح، عملية تكوين الجاسترولا ناتجة عن حركة الخلايا السطحية خلال ثقب البلاستيولة أو الخط البدائي، على التوالي. إن عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة بتمثيلتها في الطيور. تشمل الأغشية الجنينية الخارجية في الحيوانات الرهلية (مثل الزواحف، والطيور، والثدييات) كيس المَح، والرهل، والكوريون، والممبار.

في الطيور، ينشأ الرهل والكوريون من التواءين يتموان ليُحيطا بالجنين بشكل كامل (الشكل 53-15أ). الرهل هو الغشاء الداخلي الذي يُحيط بالجنين، ويُعلقه خلال السائل الرهلي *Amniotic fluid*، مُقلداً بهذا البيئة المائية لأجنة الأسماك والبرمائيات. أما الكوريون فيقع بجانب قشرة البيضة، وينفصل عن الأغشية الأخرى بتجويف يُسمّى السيلوم الجنيني الإضافي *Extraembryonic coelom*.

يؤدي كيس المَح **Yolk sac** دوراً جوهرياً في تغذية أجنة الطيور والزواحف؛ وهو موجود في الثدييات أيضاً، إلا أنه لا دور له في تغذية الجنين. ينشأ غشاء الممبار **Allantois** بوصفه كيساً خارجاً من المَعى، ويعمل بوصفه خزاناً لحمض البوليك الذي يُفرز مع البول في الطيور. خلال التكوين الجنيني، يتمدد غشاء الممبار في الطيور ليُشكّل في النهاية كيساً يتحد مع طبقة الكوريون الخارجية، تحت قشرة البيضة مباشرة. يشكّل التحام غشاءي الممبار والكوريون وحدة وظيفية تُدعى غشاء الكوريون الممباري. يقوم هذا الغشاء بتقريب الأوعية الدموية للجنين، الموجودة في غشاء الممبار من قشرة البيضة المُتقبّبة من أجل تبادل الغازات. وعليه، يُعدّ غشاء الكوريون الممباري الغشاء التَنفسي لجنين الطيور.

## تكوين الأعضاء

4-53

تكوين الأعضاء تتبع بسرعة تكوين الجاسترولا مباشرة، وفي بعض الحيوانات، حتى قبل انتهاء مرحلة الجاسترولا. تتحوّل الأنسجة، خلال مراحل التكوين الجنيني المُتتابة إلى أعضاء، وتتخذ فيها الأجنة شكلها الخاص والفريد (انظر الجدول 53-1).

تؤسس عملية تكوين الجاسترولا خطة الجسم الأساسية، وتصنع ثلاث طبقات جرثومية أولية لأجنة الحيوان. وهذا يهيئ لمرحلة **تكوين الأعضاء Organogenesis** - تكوين الأعضاء في أماكنها الصحيحة - التي تحدث نتيجة لتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث وبينها. لهذا، فإن مرحلة

## تؤدي تغيرات في التعبير الجيني إلى التحديد الخلوي

تحتوي الخلايا في جسم الحيوان جميعها، ما عدا القليل جداً من الخلايا المتخصصة التي فقدت أنويتها، طاقم المعلومات الوراثية نفسه. وعلى الرغم من أن الخلايا جميعها متماثلة وراثياً، فإن الحيوان البالغ يحوي عشرات إلى مئات أنواع الخلايا المختلفة، ويظهر كل نوع منها معلومات وراثية خاصة من المجموع العام للمعلومات الوراثية في المخلوق. لم تفقد الخلايا الأخرى المعلومات الوراثية، وإنما فقدت القدرة على التعبير عنها جينياً. والسؤال هو: ما العوامل التي تحدّد الجينات التي يراد إظهار صفاتها في خلية معيّنة؟

يُحدّد موقع الخلية في الجنين مصيرها إلى حدّ كبير. لهذا، فإنّ تغيير موقع الخلية يمكن أن يُغيّر مصيرها، كما ذكرنا في (الفصل الـ 19). ولكن هذا صحيح إلى حد ما في التكوين الجنيني للخلية. في مرحلة ما، يُصبح مصير الخلية ثابتاً ومُحدّداً، في عملية تُسمّى التحديد الخلوي **Cell determination**.

يمكن لمصير الخلية أن يُؤسّس بوراثية مُحدّدة سيتوبلازمية أو تفاعل الخلايا المُتجاورة مع بعضها. تُسمّى العملية التي تقوم بها خلية أو مجموعة من الخلايا بتوجيه خلايا مُجاورة لسلوك مصير مُحدّد التحفيز **Induction**. فإذا وضع حاجز غير مُتقبّب، مثل ورق السيلوفان، بين النسيج المُحفّز والنسيج المُستقبل، فإنّ عملية التحفيز لا تحدث. وعلى عكس ذلك، فالغشاء المُتقبّب، الذي يسمح بمرور البروتينات من خلاله، يسمح بحدوث عملية التحفيز.

في مثل هذه التجارب، استنتج الباحثون أنّ الخلايا المُحفّزة تُفرز جزيئات ترميز بين الخلايا المُتجاورة قادرة على تغيير التعبير الجيني في الخلايا الهدف. وسوف نتعلم المزيد عن أصل التحفيز الجيني في مكان لاحق في هذا الفصل.

## التكوين الجيني لأجهزة مُنتقة في ذبابة الفاكهة يُوضّح تكوّن الأعضاء

في (الفصل الـ 19)، لاحظت أنّ صنع تراكيز مُختلفة من بروتين مُحدّد للشكل يُؤدي إلى اختلاف في تحديد مصير خلايا على طول المحور الأمامي-الخلفي، والمحور الظهرى-البطني. يُشكّل هذان المحوران جهاز تحكّم لتحديد مواقع أنسجة وأعضاء داخل جنين ذبابة الفاكهة. في هذا الجزء، سنتعرف إلى التكوين الجنيني لثلاثة أعضاء مُختلفة، هي: الغدة اللعابية، والقلب، والقصبه الهوائية في الجهاز التنفسي.

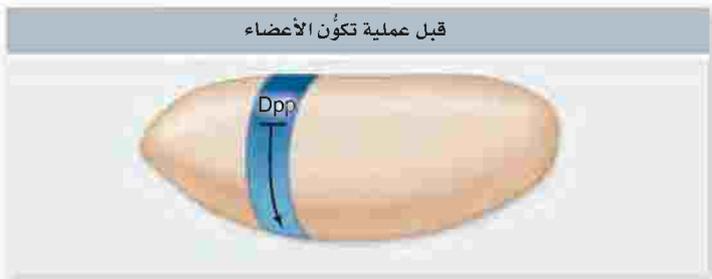
### التكوين الجيني للغدة اللعابية

يرقة ذبابة الفاكهة نهما، وتلتهم الطعام باستمرار، لذلك تمتلك غدة لعابية نشطة جداً. تنشأ خلايا الغدة اللعابية الابتدائية من انبعاث أنبوبي بسيط من خلايا الإكتودرم على السطح البطني من قطعة الرأس الثالثة.

تتطوّر الغدة اللعابية جنينياً فقط من شريط أمامي من الخلايا التي تعبر عن الجين المسمى مشط الجنس المختزل *(sex combs reduced) (scr)*. إذ لا تظهر الغدة اللعابية في الأجنة التي لا يوجد لديها جين *(scr)*، وقد أظهرت التجارب أنّ توسيع التعبير عن جين *(scr)* على طول المحور الأمامي-الخلفي يُؤدي إلى تكوين خلايا ابتدائية للغدة اللعابية إضافية على طول الجنين.

يُعدّ الجين *(scr)* واحداً من الجينات المثلية من مُعقّد قرون الاستشعار القديمة *Antennapedia*. حيث إنّه مسؤول عن عوامل الاستنساخ التي ترتبط بالمادة الوراثية DNA لتقوم بعملية تنظيم التعبير الجيني (الفصل الـ 19). إنّ أحد أهداف جين *(scr)* هو جين رأس الشوكة *(fork head) (fkh)* الذي يمتلك مكاناً في منطقة المُحفّز يرتبط به ناتج جين *(scr)*. يُعدّ جين *fkh* ضرورياً لعملية تطور الخلايا الإفرازية إلى خلايا لعابية، حيث إنّه المسؤول عن إنتاج عامل استنساخ مهم في توجيه جينات الغدة اللعابية للتعبير عن نفسها. لهذا، يُمكن القول: إنّ جين *(scr)* يُحفّز تعبير *fkh* في المنطقة الأمامية لتكوين الغدة اللعابية.

يُحدّد التأثير المثبط للبروتين، *Decapentaplegic (Dpp)* (يترجم حرفياً "شلال الخمس عَشرة" لأنه مسؤول عن تكوين خمس عَشرة صفيحة افتراضية وغيابه يسبب شلال إنتاجها)، الذي يُعبّر عنه في منطقة الظهر، المكان البطني للغدة اللعابية. إن تنشيط التفاعلات المسؤول عنها بروتين *Dpp* يُثبّط تكوّن الغدة اللعابية في الخلايا المُجاورة. وهذا يجعل تطور الغدة اللعابية محصوراً فقط في منطقة الخلايا الخاصة الموجودة في الطبقة الجرثومية الخارجية (الشكل 16-53). في الأجنة التي حدث بها طفرات في جين *Dpp* أو أي بروتين يدخل في التفاعلات المسؤول عنها هذا البروتين، ظهرت الغدة اللعابية على كامل الطبقة الجرثومية الخارجية للقطعة الثالثة، وليس فقط في البقعة البطنية منها.



أ.



ب.

(الشكل 16-53)

تكوّن الغدة اللعابية في ذبابة الفاكهة. تُحدّد خلايا الغدة اللعابية المُستقبلية بتقاطع المحاور الأمامية - الخلفية، والظهرية - البطنية. أ. قبل عملية تكوّن الأعضاء، يتمّ التعبير عن جين مشط الجنس المختزل *(sex combs reduced) (scr)* في الخلايا الأمامية (المنطقة المُظلّلة بالأزرق). في الوقت نفسه، يُمرز بروتين شلال الخمس عَشرة *(Dpp)* من الخلايا على الجانب الظهرى من الجنين، ليُشكّل تدرّجاً في الاتجاه الظهرى البطني. يُحدّد *Dpp* مصير الخلايا الظهرية، ويمنع تكوّن الغدة اللعابية. ب. خلال عملية تكوّن الأعضاء، تتطور الغدة اللعابية في المناطق التي يعبر فيها عن جين *Scr* ولكن لا يوجد هناك *Dpp*. تبدأ الغدة اللعابية في التكوّن بالجهة البطنية على شكل انبعاث للطبقة الجرثومية الخارجية على جانبي القطعة الرأسية الثالثة (الشفة).

## التكوين الجنيني للقلب

ينشأ القلب من الميزودرم في كل الحيوانات، وهو أول عضو يعمل وظيفياً 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 المستقبل، 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 لقاء الضوء على المحافظة التطورية، وجد العلماء عائلات جينية شبيهة بكل من جينات ذبابة الفاكهة الثلاثة السابقة في الفئريات. فضلاً على ذلك، تؤدي أعضاء هذه العائلات الجينية دوراً مهماً في تطور القلب.

لا تتضمن هذه المحافظة التطورية تركيب هذه الجينات فقط، بل وظيفتها أيضاً. فقد وجد العلماء أيضاً أن تطور الميزودرم القلبي يعتمد على التأثير التحفيزي للطبقات الجرثومية المجاورة في كل من حشرة ذبابة الفاكهة والفئريات. في الفئريات، ينشأ القلب إلى الداخل، وعلى هذا، فإن الإشارات التحفيزية تأتي من الإندودرم الواقع تحتها. في ذبابة الفاكهة، يتكون الوعاء الدموي الظهري في موقع سطحي أكثر، وعليه يكون هناك تأثير تحفيزي لإشارات قادمة من الإكتودرم.

وعلى الرغم من اختلاف المصادر، فإن إشارات الترميز التي تُظلم التعبير عن هذه الأنواع الثلاثة المختلفة من عوامل الاستنساخ تم الحفاظ عليها بين ذبابة الفاكهة والفئريات. ومع الأخذ في الحسبان أهمية القلب وتشابه وظيفته في المخلوقات



ب. (الشكل 53-17)

عملية تكوين القلب يتم التحكم بها جينياً في ذبابة الفاكهة. جين يُدعى *tinman*، مسؤول عن تكوين الوعاء الدموي الظهري (شبيه القلب). أ. اللون البني للصبغة يظهر التعبير الجيني لجين *tinman* في الأجنة الطبيعية التي يتطور عندها الوعاء الظهري على طول مركز الجنين. ب. غياب الوعاء الدموي الظهري في الأجنة التي حدث بها طفرة في الجين *tinman*.

(استقصاء)

لماذا تعتقد أن علماء الوراثة سموا هذا الجين *tinman* ؟

الحية فإنه، ليس من المستغرب أن تقوم عائلات جينية متماثلة بتحويل الطبقة الجرثومية الوسطى إلى قلب في ذبابة الفاكهة والفئريات.

## التكوين الجنيني للقصبات الهوائية: تشكيل التفرعات

كما درست في (الفصلين الـ 34 و 49)، تتبادل الحشرات الغازات عن طريق جهاز أنابيب رفيعة ومتفرعة يُسمى **القصبات الهوائية Tracheae**. تُعد عملية التفرع المُتكرّر للأنابيب الطلائية البسيطة التي تؤدي إلى تكوين الجهاز القسبي مثالاً على **التشكيل التفرعي 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 المولدة للألياف (FGF) Fibroblast Growth Factors**، التي ترتبط إلى مستقبل مفسفر تايروسين (انظر الفصل الـ 9) من أجل تحفيز تضاعف الخلايا الهدف. وفي مثال آخر مثير على المحافظة التطورية، وُجد أن FGF شبيه بناتج جين عدم التفرع *branchless* في الثدييات مطلوب لتكوين ممرات الحويصلات الهوائية في رئاتها.

يُفرز FGF، في كل من الحشرات والثدييات، من خلايا مزنكيميّة مجاورة للأنبوب الطلائي. ويرتبط FGF بعد ذلك مع مستقبلاته على غشاء الخلايا الطلائية مُحفزاً إياها لتتقسم، وتتمو خارجاً، لتكوين برعم أنبوب جديد.

## في الفئريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبي والقطع الجسميّة

تبدأ عملية تكوين الأعضاء في الفئريات بتكوين صفتين شكليتين لا توجدان إلا في الحبلليات: **الحبل الظهري Notochord** و**الحبل العصبي الظهري Dorsal nerve cord** (انظر الفصل الـ 35). وتعرف عملية التكوين الجنيني للحبل العصبي الظهري بتكوين **الجهاز العصبي أو التعصبن Neurulation**.

### تكوين الأنبوب العصبي

يتكون الحبل الظهري من الميزودرم، ويبدو واضحاً بعد الجاسترولا تماماً. وهو أول قضيب مرن موجود في الخط الوسطي الظهري في أجنة الفئريات كلها. وعلى الرغم من أن وظيفة الحبل الظهري هي الدعامة، فإنه يُستبدل به العمود الفقري في الحبلليات لاحقاً. بعد تكوّن الحبل الظهري، تبدأ خلايا في الجهة الظهرية للإكتودرم موجودة فوق الحبل الظهري في التغلظ لإعطاء **الصفائح العصبية**.

تغلظ الخلايا ينتج عن استمالة خلايا موجودة في الجهة الظهرية للإكتودرم. تأخذ هذه الخلايا بعد ذلك شكل إسفين (وتد) نتيجة لانقباض خيوط الأكتين فيها. هذا التغير في الشكل يجعل النسيج العصبي يلتف مُعطياً **الأخدود العصبي Neural groove** الذي يمتد على طول المحور الطولي للجنين. بعد ذلك، تتحرك نهايتا الأخدود العصبي نحو بعضهما وتلتحمان، لتكوين أسطوانة مُجوّفة تُدعى **الأنبوب العصبي Neural tube** (الشكل 53-18). في النهاية، 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

عند التصاق الخلايا مع جاراتها من خلايا.

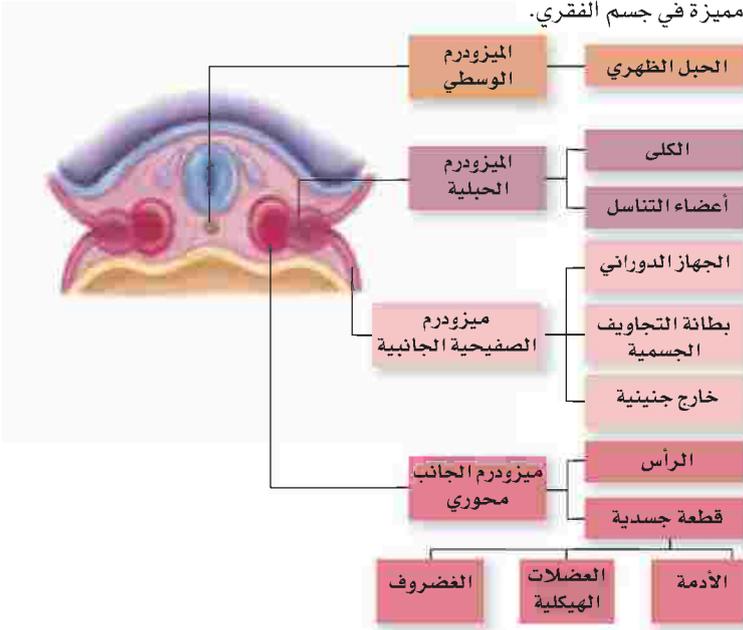
الفلقات الجسدية نفسها تراكيبٌ جنينية مؤقتة، إذ سرعان ما تتحول بعد تكوينها مباشرة، لإعطاء العضلات الهيكلية، والهيكل العظمي، والأنسجة الضامة. إن عدد الفلقات الجسدية المُتكوّنة في الجنين خاص لكل نوع من الحيوانات؛ فمثلاً، يكون الدجاج 50 فلكة جسدية، في حين تُكوّن بعض أنواع الأفاعي 400 فلكة جسدية تقريباً.

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، ويحيط بها بشكل كامل. وبسبب هذا التحرك، فإن 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) ويصبح السيلوم فيما بعد تجويف الجسم في المخلوق البالغ. ويبيّن (الشكل 53-19) مخرجات الميزودرم في الأجنة الرّهلية.

## تتمايز خلايا العرف العصبي المهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا

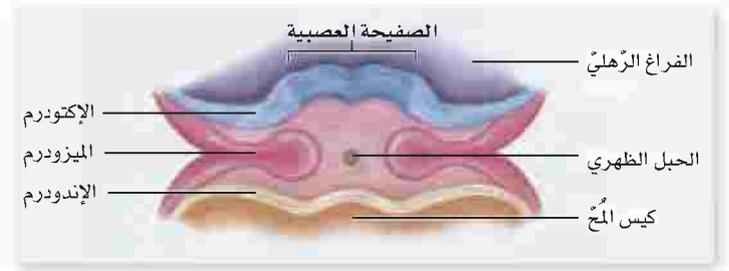
تحدث عملية تكوين الجهاز العصبي (التّعبصن) في الحبلات جميعها، وهذه العملية تحدث في السهيم، وهو حيوان حبلي لاقثري، بشكل مشابه لما يحدث في الإنسان. لكن عملية التّعبصن في الفقريات يرافقها أحداث أخرى إضافية. فقبل أن تلتحم نهايتا الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي، ينفصل تجعّص صغير من الخلايا عن الطرفين (النهائيتين) لإعطاء -**العُرف العصبي Neural crest**- بين السطح العلوي للأنبوب العصبي وسطح الإكتودرم (الشكل 53-18 ج).

مثالاً لحركة الخلايا المكثفة خلال التكوين الجنيني في الحيوانات، تُهاجر خلايا العرف العصبي بعيداً 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.

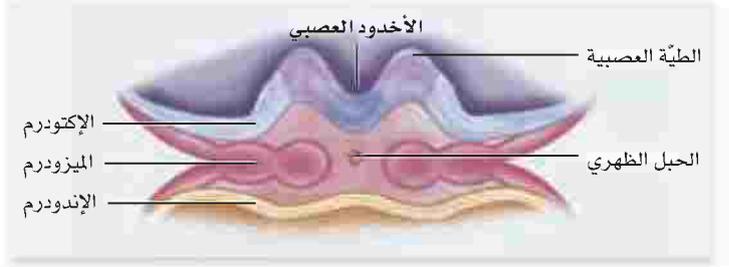


(الشكل 53-19)

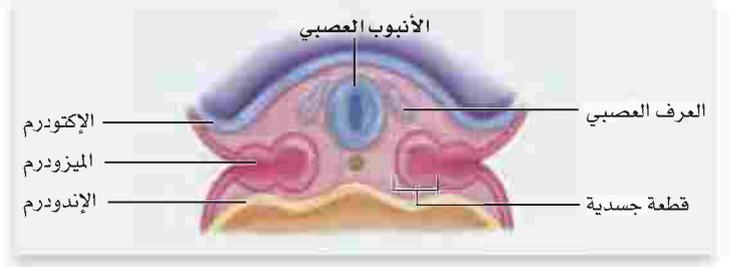
مشتقات الميزودرم في الطيور والثدييات.



أ.



ب.



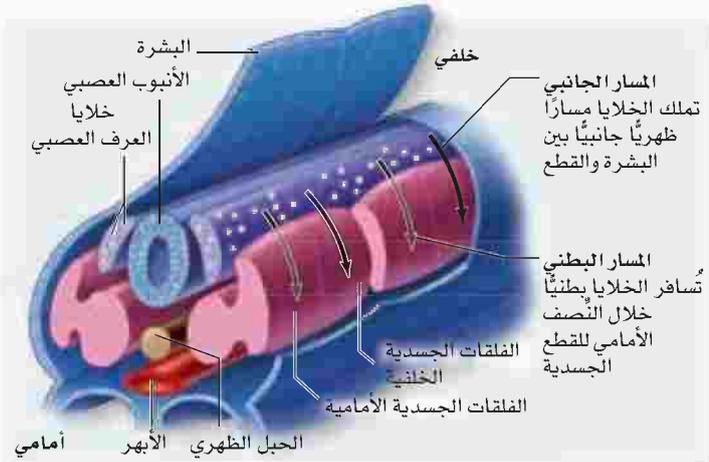
ج.

## الشكل 53-18

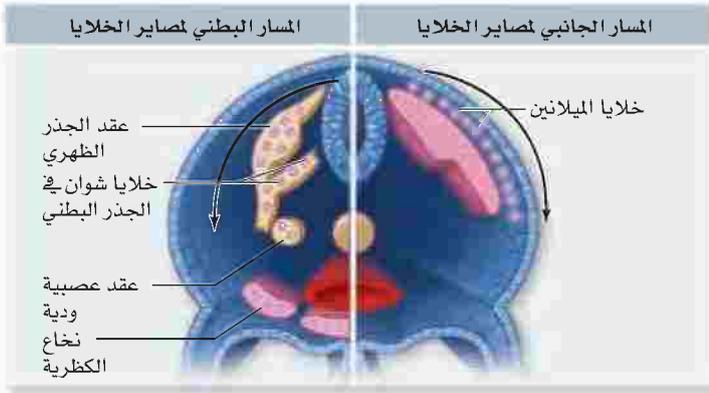
تكوين الأنبوب العصبي في الثدييات. أ. تتكوّن الصفيحة العصبية من الإكتودرم فوق الحبل الظهري. ب. تحطوي خلايا الصفيحة العصبية لتكوين الأخدود العصبي. ج. يُغلق الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي الذي سيُصبح الدماغ والنخاع الشوكي فيما بعد عند إغلاق الأنبوب العصبي، وتتمايز بعض الخلايا من الحافة الظهرية للأنبوب العصبي لإعطاء العرف العصبي، وهو خلايا مهاجرة 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 فلكة جسدية واضحة، إلا أنه يبقى على شكل فلقات جسدية، لتكوّن العضلات الهيكلية للوجه، والفكين، والحلق.

تبدأ القطع الجسمية في التكوّن على شكل موجة أمامية خلفية، وعلى فترات مُنتظمة يسهلُ تحديد وقتها، مثلاً باستخدام صبغات حيوية، تُصنع الخلايا دون قتلها، حيث تُصبغ القطع الجسمية عند تكوّنها في جنين الدجاج. تقوم الخلايا الموجودة على الأطراف في الميزودرم السابق لتكوّن القطع بإعطاء أوامر للخلايا الداخليّة للتكثف، ولتنفصل على شكل قطع جسمية عند أوقات محددة (مثلاً، كل 90 دقيقة في جنين الدجاج). هذا "التوقيت" يبدو أنه مُنظّم عن طريق إشارات ترميز تحدث



أ.



ب.



الشكل 20-53 ج.

مسارات هجرة خلايا العرف العصبي الجذعي ومصايرها. أ. أول موجة من خلايا العرف العصبي الجذعية تُهاجر بطنيّاً عبر النصف الأمامي لكل قطعة جسدية، في المقابل، تُفادر الموجة الثانية من خلايا العرف العصبي الجذعية ظهريّاً، وتُهاجر في الفراغ بين البشرة والقطع. ب. تُميّز الخلايا المُهاجرة بطنيّاً إلى أنواع مُختلفة من الخلايا المُتخصّصة، في حين تُميّز خلايا العرف العصبي التي تُهاجر جانبيّاً لإعطاء خلايا الميلانين الموجودة في الجلد. ج. تؤدي طفرة في الجينات المسؤولة عن وجود خلايا العرف العصبي وبقائها في الثدييات جميعها إلى بقع بيضاء في بطن ومقدمة الرأس لأطفال البشر والفئران! كل فرد غير متماثل الجينات لهذه الطفرة، ولهذا فهو يمتلك نصف عوامل البقاء فقط، مقارنة مع الأفراد غير المُصابين.

يعتمد تمايز خلايا العرف العصبي على مسارها في أثناء هجرتها وموقعها النهائي. 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). كل مجموعة من خلايا العرف العصبي تُعطي أنواعاً متنوعة من الخلايا.

### هجرة خلايا العرف العصبي القحفية

تُسهّم خلايا العرف العصبي في الرأس في تكوين الأنسجة الهيكلية والرابطة في الوجه والجمجمة، وتُميّز 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 العصبي في الرأس: الموجة الأولى تنتج التراكيب الظهرية والبطنية، والأخرى تنتج تراكيب ظهريّة فقط، وتكوّن إلى حد بسيط الفصروف والعظم. وقد أظهرت تجارب نقل الأنسجة أنّ القدرة التطورية الكامنة للموجتين من الخلايا متماثلة، إلا أنّ 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 النصف الأمامي لكل قطعة جسدية مُجاورة إلى المواقع البطنية (الشكل 20-53).

يُشكّل بعض هذه الخلايا العصبونات الحسية في العقدة العصبية للجذر الظهري، التي تُطلق زوائدها لترتبط محيط الجسم مع الحبل الشوكي (راجع الفصل الـ 44). تتخصص خلايا أخرى كخلايا شوان، التي تعزل الألياف العصبية لتسهيل نقل السيالات عبر الأعصاب الطرفية. وتُشكّل خلايا أخرى أعصاب العقد الذاتية، التي تُنظّم عمل الأعضاء الداخليّة والخلايا الغُدّية في نخاع الغدة الكظرية (الشكل 20-53 ب). التّشابه الكيميائي بين هرمون إبينفرين والناقل العصبي نورإبينفرين، الذي تُفرزه العصبونات الودية في الجهاز العصبي الذاتي، قد يكون سببه أنّ كلا من نخاع الغدة الكظرية والعصبونات الودية مُشتق من العرف العصبي.

### خلايا العرف العصبي الجذعية: المسار الجانبي

المجموعة الثانية من خلايا العرف العصبي الجذعية تُهاجر من الأنبوب العصبي إلى الفراغ تحت سطح الإكتودرم، فتحل الفراغ حول جسم الجنين كاملاً. هناك، تُميّز الخلايا إلى خلايا الصبغية في الجلد (الشكل 20-53 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 20-53 ج).

وبسبب تأثير مسار هجرة خلايا العرف العصبي في مصيرها، فإنّ دراسات وأبحاثاً أُجريت للتعرّف إلى الجزيئات التي تتحكم في مسار هجرة مثل هذه الخلايا. ويُعتقد أنّ جزيئات الالتصاق على سطح الخلايا، وفي الحشوة خارج

تتضمن تراكيب نشأت من خلايا العرف العصبي. فقد أصبحت الفقريات مفترسات ذات سرعة عالية في السباحة، ومعدلات أيض عالية. سمح هذا التسارع في الأيض بزيادة مستوى النشاط مقارنة مع ما كان قائماً بين الحبيبات البدائية. ومن التغيرات التطورية الأخرى التي ارتبطت مع مشتقات خلايا العرف العصبي القدرة على تحديد الفريسة الأفضل، والتوجه مكانياً بشكل أفضل لالتقاط الفريسة والاستجابة السريعة إلى المعلومات الحسية. إن تطور خلايا العرف العصبي والتراكيب المشتقة منها كانت خطوات مهمة في تطور الفقريات (الشكل 53-21).

التحكم الجيني في عملية تكوين الأعضاء في الفقريات واللافقريات يعتمد على عائلات من جزيئات إشارات الترميز الخلوية وعوامل الاستنساخ. يستعمل التحكم

في تطور القلب جنينياً في ذبابة الفاكهة، والثدييات، البروتينات نفسها. عملية تكوين الجهاز العصبي (التعصب) تكون الجهاز العصبي الأساسي في الفقريات. تنشأ خلايا العرف العصبي، من الأنبوب العصبي، وتهاجر إلى أماكن مختلفة لتكون أنواعاً من الخلايا المتنوعة. يؤدي العرف العصبي إلى تكوين وظهور أعضاء وتراكيب عدة تبعاً لحياة الحيوان الفقري وتأقلمه مع الوسط.

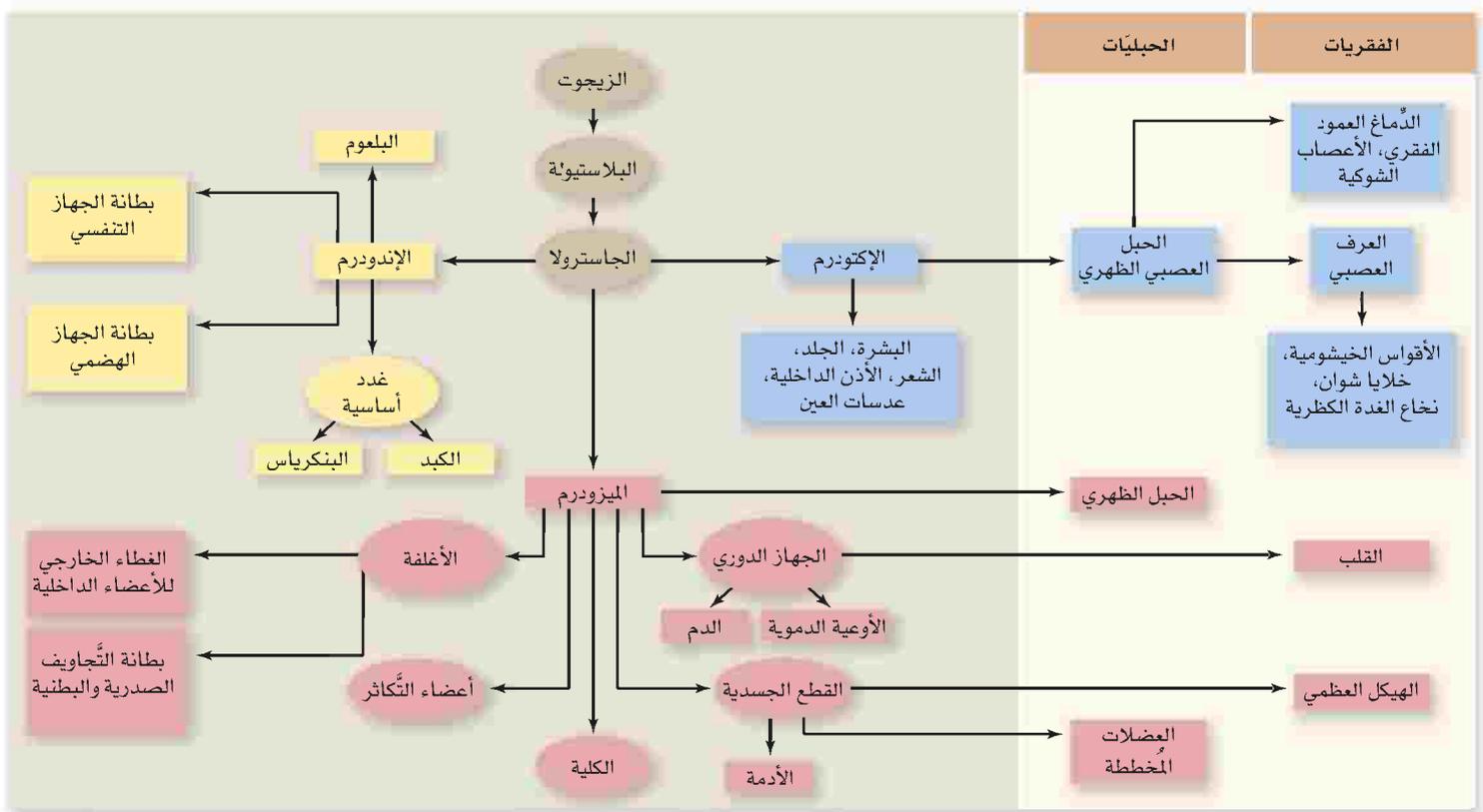
الخلية تؤدي دوراً مهماً في هذا الأمر. فمثلاً، بروتين كادهرين *N-cadherin* موجود على سطح خلايا العرف العصبي، وتساعد قلة إنتاجه على انفصال هذه الخلايا من الأنبوب العصبي. وبعد مغادرتها الأنبوب العصبي، تظهر على سطح خلايا العرف العصبي مستقبلات المتكامل *Integrin*، فتساعد على التعرف إلى مسارها الذي سوف تهاجر فيه.

### مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطور الفقريات

الحبيبات 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 التركيب بتبادل الغازات بشكل أكبر. لهذا، يُعد تطور الحُجر الخيشومية حدثاً مهماً في الانتقال من التغذية الترشيفية إلى الافتراس، الذي يحتاج إلى مُعدّل أيض عالٍ.

في أثناء تطور الحُجر الخيشومية، تُشكّل بعض خلايا العرف العصبي الرأسية حواجز غضروفية بين الشقوق البلعومية الجنينية. خلايا عرفية أخرى تُحفز جزءاً من الطبقة الجرثومية الوسطى لتشكّل العضلات على طول الغضروف، وتشكّل خلايا عرف عصبية رأسية أخرى أيضاً الأعصاب التي تحمل السيالات العصبية بين الجهاز العصبي المركزي وهذه العضلات.

كثير من التكيّفات الفريدة للفقريات التي ساعدتها على عيشها في بيئات مختلفة



الشكل 53-21

الأنسجة الأساسية المشتقة من الطبقات الجرثومية الثلاث التي تتكوّن خلال عملية تكوين الجاسترولا الأعضاء والأنسجة التي في الجسم كلها، ولكن خلايا العرف العصبي التي تتكوّن من الإكتودرم تُعطي تراكيب موجودة في الفقريات، مثل الأقواس الخيشومية وعظام الوجه والجمجمة.

## كيف يعمل المُنظّم؟

المُنظّم مجموعة من الخلايا تُفرز جزيئات إشارة قابلة للانتشار، تُرسل معلومات تحديد المكان إلى الخلايا المُجاورة. كما شاهدنا في السابق، يمتلك المُنظّم تأثيراً قوياً في التكوين الجنيني للأنسجة المُحيطة. تعمل هذه الإشارات بوصفها مرشداً يخبر الخلايا المُحيطة ببعدها أو قربها من المُنظّم. كلما اقتربت الخلية أكثر من المُنظّم، زاد تركيز جزيئات الإشارة (محدد الشكل) (مُوضَّح في الشكل 53-23). تُعدّ جزيئات الإشارة ومحددات الشكل القابلة للانتشار التي تفرزها جزءاً من طريقة واسعة الانتشار لتحديد المسافات النسبية، ومصابير الخلايا في أثناء التكوين الجنيني للفقريات.

## عمل محددات الشكل

يُمكن دراسة عمل محدد الشكل باستخدام أجزاء معزولة من البلاستيولة. تُقسّم البلاستيولة إلى شطرين: الشطر الحيواني (الغطاء الحيواني) والشطر الخضري (الغطاء الخضري). إذا أزيلت الأغشية الحيوانية من بلاستيولة الضفدع، وُزعت وحدها، فإنها سوف تُكوّن خلايا البشرة المُشتقة من الإكتودرم فقط. ويحدث الشيء نفسه إذا وُزعت الأغشية الخضرية، إذ إنها ستُشكّل خلايا الإندودرم فقط. ولكن إذا وُزعت الأغشية الحيوانية مع الأغشية الخضرية، فإن الأغشية الحيوانية ستُشكّل تراكيب الميزودرم.

لم يتم التعرف إلى الجزيئات المسؤولة عن هذا التحفيز بشكل كامل. لكن يمكن أن يتدخل في ذلك أعضاء من عائلة عامل النمو المحول بيتا Transforming growth factor beta (TGF-B). تشمل هذه العائلة آكتيفين activin وبروتينات Xenopus nodal-related proteins (Xnrs) (الجينات المنتجة لها تحدد التناظر اليميني-الشمالي). تتراوح الأدلة على التأثير التحفيزي لها بين التأثير غير المباشر: توقيت ونمط التعبير يتماشيان مع النسيج المُحفّز، إلى تضبيب هذه البروتينات من الأجنة المُتطورة باستخدام محاليل مُتخصصة تثبط التعبير الجيني.

## منشأ المُنظّم

بقيت مُشكلة كيف تُصبح الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي منظم سبيمان، وكيف تكتسب قدرتها على تحديد مصير الخلية على طول المحور البطني-الظهري

في التكوين الجنيني للحيوانات، يُحدّد موقع الخلايا النسبي في طبقات جرثومية مُعيّنة، وإلى حد كبير، الأعضاء التي ستنشأ عن هذه الخلايا. لقد لاحظت في ذبابة الفاكهة أن 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 يتم 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 التجريبي.

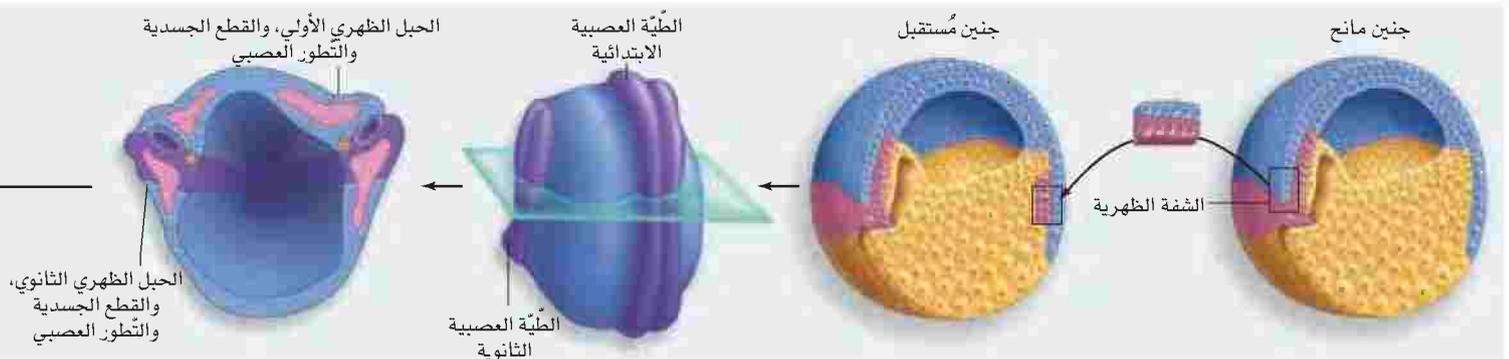
## يُحدّد مُنظّم سبيمان المحور الظهري-البطني

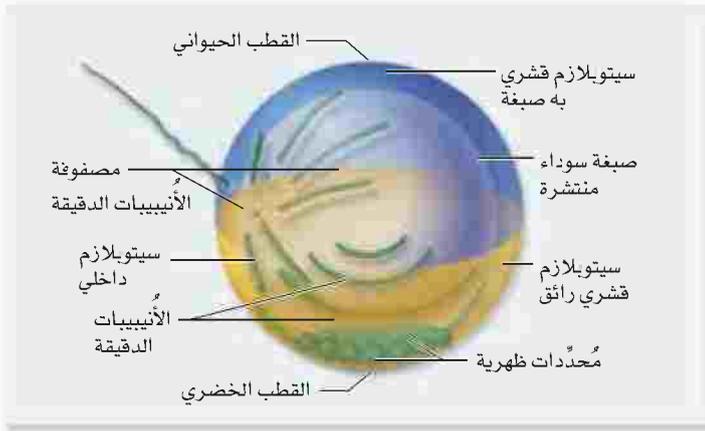
حلّ عالم الأحياء الألماني الشهير هانز سبيمان وطالبه هيلد مانجولد لُغز المحاور في بداية القرن العشرين. عادة، تُعطي الخلايا المُشتقة من الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي في جنين ضفدع في مرحلة الجاسترولا الحبل الظهري. أزال سبيمان ومانجولد خلايا من الشفة الظهرية لجنين، وزرعاها في مكان مُختلف في جنين آخر (الشكل 53-22). وقد وُزعت هذه الخلايا في المكان الذي سوف يُعطي البطن في المُستقبل. لقد وجدوا أن بعض الأجنة أعطت حبلين ظهريين: واحد طبيعي ظهري والآخر على طول البطن. فضلاً على ذلك، تكوّنت مجموعة كاملة من التراكيب المحورية الظهرية (مثل الحبل الظهري، والأنبوب العصبي، والقطع الجسدية) في الجهة البطنية في معظم هذه الأجنة.

وعند استخدام بلاستيولات عدة متبرعة ومضيفة مختلفة جينياً، تمكّن العالمان من إظهار أن الحبل الظهري الثاني الذي نتج عن زراعة خلايا الشفة الظهرية يحتوي خلايا مضيفة، وأخرى مزروعة. وهكذا، فإن الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية عملت بوصفها مُنظّمات Organizer، تُحفّز الخلايا التي يُمترض أن تُعطي بشكل طبيعي تراكيب الجلد والبطن لتكوّن تراكيب المحور الظهري. فخلايا البطن يجب أن تحتوي بشكل واضح على معلومات جينية لبرنامج التطور المحوري الجنيني الظهري، إلا أنها لا تعبر عنها في أثناء التطور العادي؛ بل إن إشارات من الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية جعلتها تفعل ذلك.

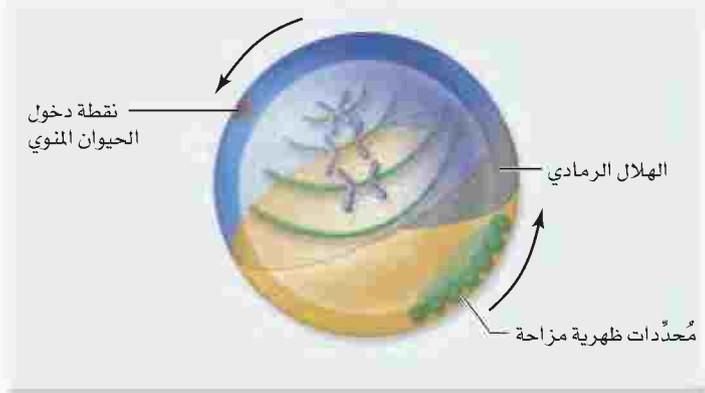
## الشكل 53-22

تجربة سبيمان ومانجولد لزراعة الشفة الظهرية. حفّز نسيج من الشفة الظهرية من جنين معطٍ تكوين محور ثانٍ من منطقة البطن المُستقبلي، لجنين مُستقبل ثانٍ.

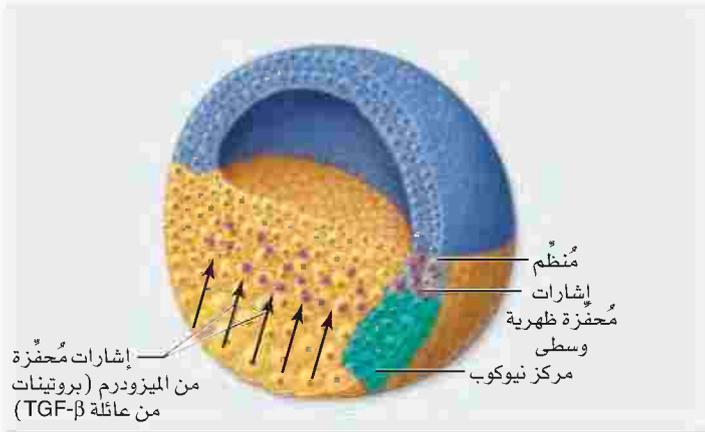




أ.



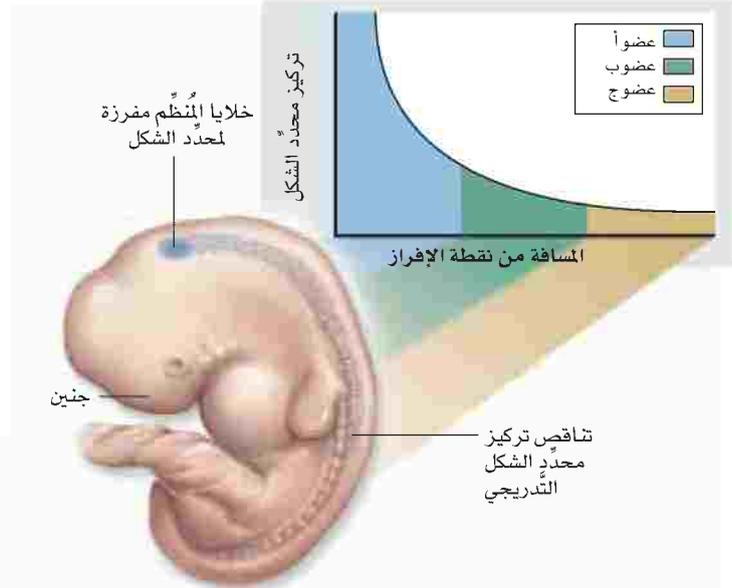
ب.



ج.

### الشكل 24-53

تكوين مُنظم سيمان. أ. مُحدّات ظهرية موجودة على القُطب الخضري لبيضة ضفدع غير مُلقحة. عند الإخصاب، تتكون مصفوفة من الأنيبيبات الدقيقة عند منطقة دخول الحيوان المنوي. تُنظم هذه الأنيبيبات أنيبيبات دقيقة متوازية لتُبتن النُصف الخضري للبيضة بين القشرة والسيتوبلازم. ب. يمتطي السيتوبلازم القشري والمُحدّات الظهرية هذه الأنيبيبات الدقيقة المتوازية، لتنتقل إلى منطقة مقابلة لنقطة دخول الحيوان المنوي. ج. الخلايا التي ترتب هذه المُحدّات الظهرية المُنقولة تكوّن مركز نيوكوب، الذي يُطلق جزيئات إشارة قابلة للانتشار، وهذه الجزيئات تُحوّل خلايا تعلوها موجودة في المنطقة الحدودية الظهرية إلى منظم. يتكون المنظم في منطقة الهلال الرمادي، الذي نراه بعد إعادة ترتيب السيتوبلازم عند الإخصاب.



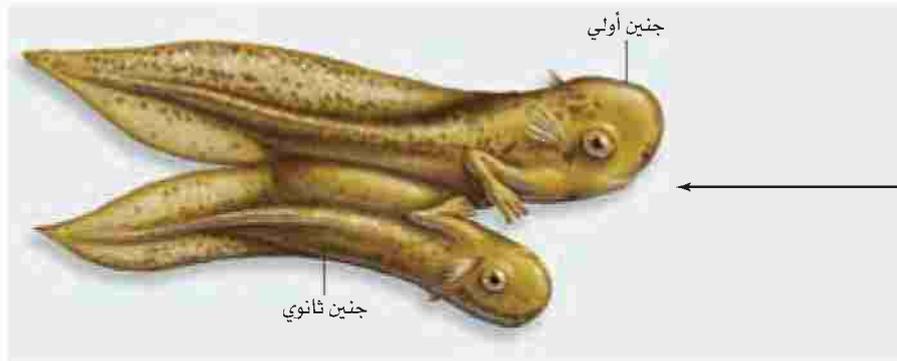
### الشكل 23-53

ينشأ المنظم تدريجاً في تركيز محدد الشكل. في أثناء انتشار محدد الشكل من منطقة المنظم، يصبح أقل تركيزاً. التراكيز المختلفة من محدد الشكل تحفز تكوين أعضاء مختلفة.

قائمة. في الضفادع، كما هو في ذبابة الفاكهة، تبدأ هذه العملية خلال عملية تكوين البيضة في الأم. في ذلك الوقت، تُصنع مُحدّات ظهرية تشفرها الأم، وتوضع داخل البيضة المُتطورة، وتتراكم إحداها في القُطب الخضري للبيضة غير المُلقحة. عند الإخصاب، تُسبب إعادة ترتيب السيتوبلازم انتقال هذه المُحدّات إلى الجانب الظهرية المُستقبلي في البيضة.

أولاً، تتكوّن إشارة عند نقطة دخول الحيوان المنوي، فتبدأ تكوين مصفوفة الأنيبيبات الدقيقة، التي تُمكن كلاً من الغشاء البلازمي للبيضة والسيتوبلازم القشري الذي يليه من الدوران حول سطح السيتوبلازم الأعمق. هذا الدوران ينقل المُحدّات الظهرية التي تشفرها الأم إلى الجهة المُقابلة من نقطة دخول الحيوان المنوي في البيضة (الشكل 24-53 أ، ب). في بعض الضفادع، يتشكل الهلال الرمادي مُقابل نقطة دخول الحيوان المنوي، كما ذكر سابقاً، وهذا الهلال يُحدّد المكان المُستقبلي للشفة الظهرية.

تستقبل الخلايا المُتكونة في هذه المنطقة خلال عملية التفلج (وتُدعى مركز نيوكوب Nieuwkoop center نسبة إلى العالم الذي درسها) المُحدّات



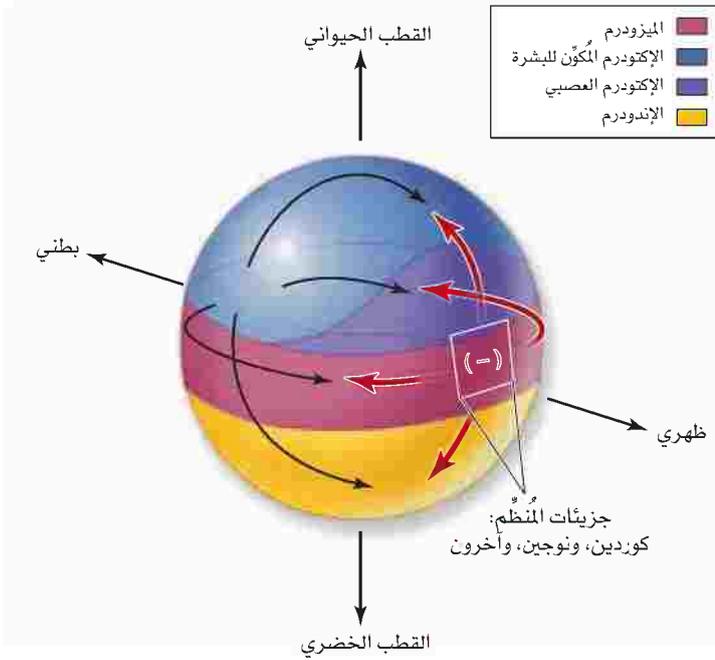
## يُشير الدليل إلى أن المُنظّمات موجودة في كل الفقريات

هناك مجموعة من الخلايا في الدجاج تقع على حدّ الخطّ البدائي، وتُسمى عقدة هُنسن **Hensen's node** وتعمل بشكل مُشابه لعمل الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي: فعقدة هنسن تُحفّز تكوين محور ثانٍ عند زراعتها في منطقة أخرى من جنين الدجاج. وقد أثبتت دراسات حديثة أنّ عقدة هنسن تؤدي دوراً شبيهاً بِمُنظّم سبيمان، إذ تُفرز جزيئات تُثبّط التكوين الجنيني البطني. تُشبه هذه الجزيئات ما هو موجود في جنين الضفدع. ومرة أخرى، تُوضّح هذه التجارب المحافظة التّطورية لجينات مُعيّنة في تطور الحيوان.

إضافة إلى هذا، تعمل إشارات من الحبل الظهرية على تشكيل الأنبوب العصبي. يُفرز الحبل الظهرية جزيئات إشارة تُدعى القنفذ الصوتي **Sonic hedgehog (Shh)**، التي تُشبه جزيء **hedgehog** في ذبابة الفاكهة. يؤدي الترميز بجزيئات **Shh** دوراً في تحديد مصير خلية بطنية بتأثيرات مُعتمدة على الجرعة شبيهة بتلك الموصوفة في بروتينات عائلة **TGF-β** التي سبق ذكرها. بهذه الطريقة، فإنّ التّحفيز عن طريق الحبل الظهرية يجعل القنفذ الجسدية تعطي الفقرات، والأضلاع، والعضلات، والجلد اعتماداً على مستويات **Shh** الذي تتعرض له الخلايا.

## التّحفيز يُمكن أن يكون أولياً أو ثانوياً

عملية التّحفيز التي اكتشفها سبيمان تبدو نمطاً أساسياً للتكوين الجنيني عند الفقريات. التّحفيز بين الطبقات الجرثومية الثلاث: الإكتودرم، والميزودرم،



الشكل 53-25

وظيفة مُنظّم سبيمان. المُنظّم عبارة عن بيئة مناسبة لجزيئات ترتبط مع بروتينات **BMP4** وتُنظّم عملها. هذه البروتينات هي مُحددة شكل تُحدّد مصاير خلايا الطبقة المتوسطة البطنية، عندما تكون بتركيز عالية.

الظهرية التي تحركت خلال الدوران القشري. تُسبب المُحدّدات الظهرية تغييراً في التّعبير الجيني في هذه الخلايا، مُنتجة جزيء إشارة يحفز الخلايا فوقها لتتحول إلى الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي (الشكل 53-24 ج).

## المُحدّدات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفّز إشارات **Wnt**

تقترح التجارب التي أُجريت في السنوات العشر الأخيرة أنّ المُحدّدات 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 تُؤثّر في التكوين الجنيني لعدد من التراكيب في كلّ من الفقريات واللافقريات. يُؤدي تشغيل مسار **Wnt** في الخلايا الخضرية الظهرية من مركز نيوكوب، إلى تنشيط عامل استساخ يدخل بدوره النواة ليُنشّط التعبير عن جينات ضرورية لتحديد المُنظّم.

## تُثبّط جزيئات ترميز من مُنظّم سبيمان

### التكوين الجنيني البطني

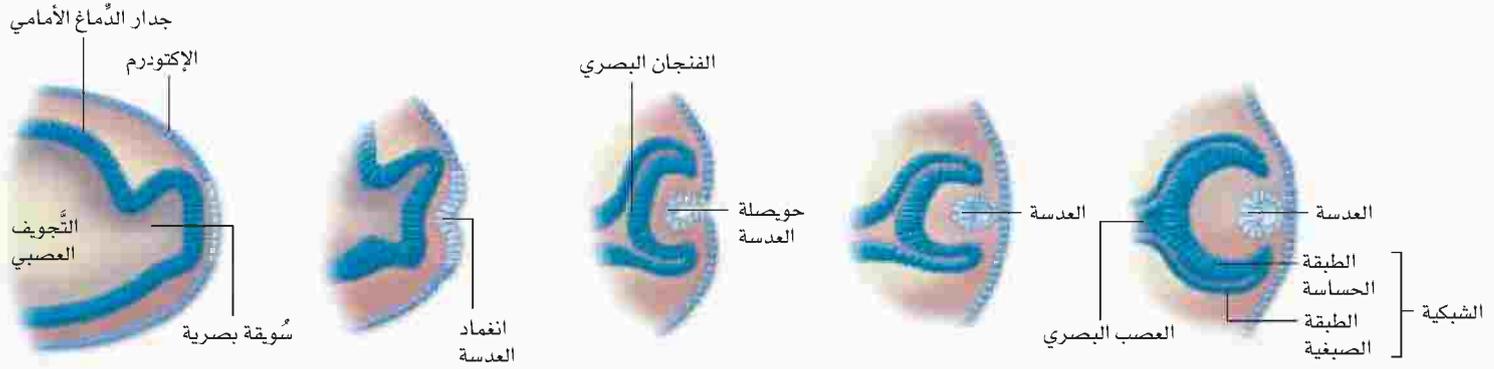
استغرق الأمر عقوداً للوصول إلى هوية الجزيئات التي تصنعها خلايا مُنظّم سبيمان ووظيفتها، التي تُحدّد مصاير خلية الميزودرم الظهرية في الضفادع. وكان الكشف المُفاجئ باستخدام تجارب حديثة أنّ خلايا الشفة الظهرية لا تُحفّز التكوين الجنيني الظهري مباشرة. بل إن التكوين الجنيني للميزودرم الظهري ناتج عن تثبيط التكوين الجنيني البطني.

### يُفرز بروتين يُدعى بروتين مشكل العظم **Bone Morphogenetic Protein 4 (BMP4)**

في جنين الضفدع، فالخلايا التي تملك مستقبلات لبروتين **BMP4** لها القدرة على إعطاء مُشتقات الميزودرم. ويتحدّد مصير خلايا الميزودرم بكمية المُستقبلات التي ترتبط مع بروتين **BMP4**: كلما زاد عدد جزيئات **BMP4** المُرتبطة زاد تحفيز الميزودرم إلى مصيرها.

يكون دور المُنظّم بإنّاج جزيئات تثبيطية يُمكن لها أن ترتبط مع **BMP4** وتمنعها من الارتباط مع المُستقبلات، وتُدعى هذه الجزيئات مضادات **BMP4**. لقد تمّ التّعرف إلى نحو 13 جزيئاً موجوداً في مُنظّم سبيمان، ووظيفتها على ما يبدو أنها مضادات **BMP4**. تضم هذه بروتينات نوجين **Noggin**، وكورودين **Chordin**، والدِكوبف **Dickkopf**، وسيربيرس **Cerberus**. يدخل نوجين و **BMP4** أيضاً في تكوين المفاصل في أصابع القدم واليد، ولهذا فإنّ البشر الذين يملكون طفرة نقية لبروتين نوجين يمتلكون مفاصل ملتصمة.

وعلى هذا، فإنّ اختلاف كميات الجزيئات المُثبّطة التي تتبع من مُنظّم سبيمان تُؤدي إلى انخفاض في مستوى وظيفة **BMP4** في الاتجاه البطني - إلى الظهرية. ترتبط أبعد الخلايا عن المُنظّم مع أعلى مستويات **BMP4** وتتمايز إلى تراكيب الميزودرم البطني مثل الدّم والأنسجة الضامة. ترتبط الخلايا التي تقع على منتصف الطريق من المُنظّم مع كمية متوسطة من **BMP4**، وتتمايز إلى ميزودرم متوسط الكمية، ويكوّن أعضاء مثل الكلى والأعضاء التناسلية. أما عند مستويات عالية من المُضادات، فإنّ ارتباط **BMP4** يُثبّط بشكل كامل في المُنظّم نفسه. وعلى هذا، فإنّ هذه الخلايا تتبنى أكثر المصاير الظهرية للميزودرم، معطية بذلك القطع الجسدية. يمتد أثر المُنظّم إلى الإكتودرم؛ لأن تثبيط **BMP4** في الإكتودرم يُؤدي إلى تكوين النسيج العصبي بدلاً من البشرة (الشكل 53-25).



الشكل 53-26

التكوين الجنيني لعين الفقريات بالتحفيز. ينمو امتداد من السويقة البصرية حتى يلامس سطح الإكتودرم، حيث يُحفز مقطعاً من الإكتودرم لينفصل، ويكوّن العدسة. تنشأ تراكيب أخرى للعين من السويقة البصرية، حيث تقوم خلايا العدسة بالتبادل بتحفيز تكوين المستقبلات الضوئية في الفرجان البصري.

سوف تتطور طبيعياً إلى بشرة الجلد (كالموجودة في البطن مثلاً). عند حصول هذه العملية، تتكون العدسة في خلايا إكتودرم البطن في المنطقة التي زرعت فيها السويقة. تتكون هذه العدسة بسبب إشارات التحفيز التي ترسلها السويقة الموجودة أسفلها مباشرة.

والإندودرم - يُشار إليه بالتحفيز الأولي Primary induction. إن عملية التمايز التي تُكوّن الجهاز العصبي المركزي في أثناء مرحلة تكوين الجهاز العصبي يتفاعل بين الجهة الظهرية للإكتودرم والجهة الظهرية للميزودرم الذي ينتج عنه الأنبوب العصبي، مثالاً على التحفيز الأولي.

أما التحفيز الذي يحدث بين أنسجة تمّ تحديدها بحسب مسار تطور جنيني مُعيّن فيسمى التحفيز الثانوي Secondary induction. التكوين الجنيني لعدسة العين مثال على التحفيز الثانوي. في الفقريات، تتطور العين بوصفها امتداداً للدماغ الأمامي، إذ تنمو سويقة خارجاً حتى تتلامس تقريباً مع طبقة خارجية سطحية (الشكل 53-26). عند نقطة فوق السويقة النامية مباشرة، تنفصل طبقة من الإكتودرم السطحية، مكونة عدسة شفافة. يحتاج تكوين العدسة من الإكتودرم السطحية إلى تحفيز من الإكتودرم العصبي الذي يقع تحته مباشرة. كان هذا واضحاً بتجارب الزراعة التي قام بها سيمان. فعندما تبدأ السويقات البصرية للعينين في البروز من الدماغ وقبل تكوين العدسة، كانت تُزرع واحدة من السويقات البازغة، وتزرع مباشرة تحت طبقة خارجية سطحية في المنطقة التي

الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي، وعقدة هُسن في أجنة الحيوانات الرهلية تؤديان دورين متماثلين في عملية تكوّن المحاور في الفقريات. عن طريق تثبيط جزيئات BMP4، يحفز المُنظّم الإكتودرم ليكون النسيج العصبي والطبقة المتوسطة، لتكوّن الميزودرم الظهري. يؤدي الحبل الظهري دوراً في إظهار الأنبوب العصبي والقطع الجسدية بوجود جزيئات Shh. يؤدي التحفيز الأولي بين الطبقات الجرثومية إلى تكوين الجهاز العصبي في الفقريات، في حين يعمل التحفيز الثانوي على تكوين تراكيب، مثل عدسة العين.

## التكوين الجنيني في الإنسان

6-53

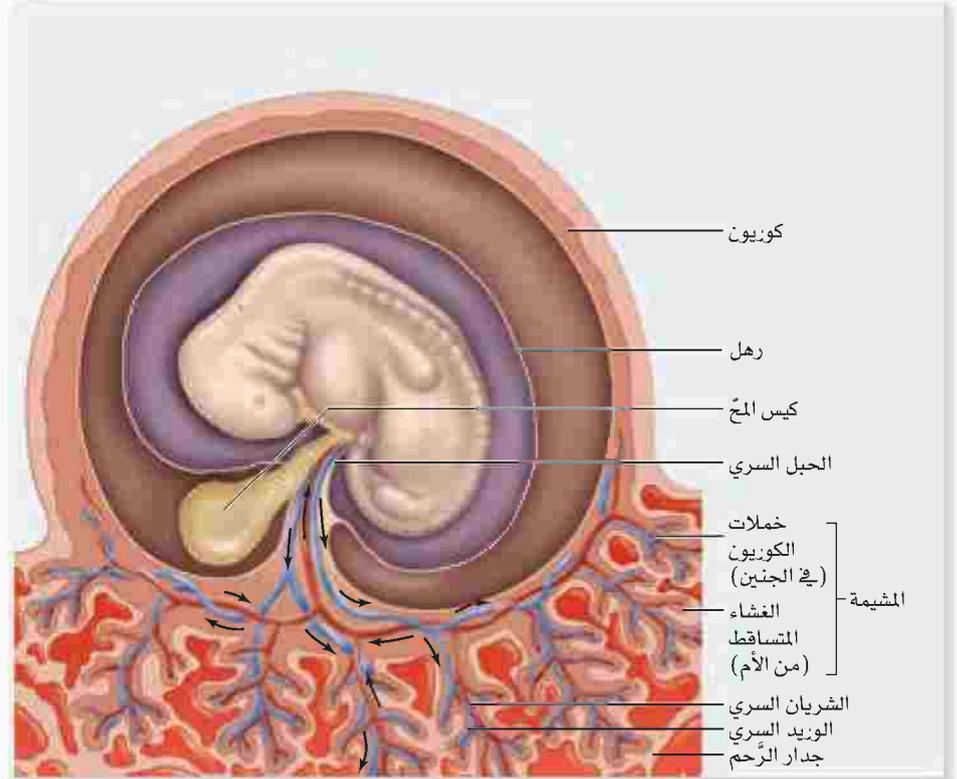
### في الثلث الأول من الحمل، يدخل الزيجوت في مراحل تطوّر وتمايز سريعة

يمرّ الجنين، بعد 30 ساعة من الإخصاب، بالتفجّل الأول، ويحدث التفجّل الثاني بعد 30 ساعة أخرى. يصل الجنين الرحم، بعد 6-7 أيام من الإخصاب، حيث يكون قد تميّز إلى كيس بلاستيولي. كما ذكرنا سابقاً، يتكون الكيس البلاستيولي

يستمر تطور الجنين في الإنسان من الإخصاب إلى الولادة 266 يوماً، أو تسعة أشهر. تُقسّم هذه المدة إلى ثلاث فترات تسمى أثلاثاً Trimesters. وقد قمنا بوصف تطور الجنين، كما يحدث في كلّ ثلث. وقد لخصنا لاحقاً، الولادة (الوضع)، ورعاية المولود، وتطور ما بعد الولادة للمواليد.



ب.



أ.

## الشكل 53-27

تركيب المشيمة. أ. تحتوي المشيمة على مكّون للجنين، هو الخملات الكوزيونية، ومكوّن من الأم، هو الغشاء المتساقط. يدخل الدّم غير المحمّل بالأكسجين للجنين القادم من الشرايين السرية (الشرايين الجنينية) (تظهر باللون الأزرق) المشيمة، حيث يلتقط الأكسجين والغذاء من دم الأم. ثم يعود الدّم المحمّل بالأكسجين في الوريد السري (يظهر باللون الأحمر) إلى الجنين. ب. لاحظ أنّ الجنين وعمره 7 أسابيع مُحاط بالكيس الرهلي المملوء بالسائل.

أحد الهرمونات التي تُفرزها المشيمة يُدعى هرمون مُنشّط 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 بروجسترون، 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 تقريباً.

يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع (الشكل 53-28 أ). إذ تتكون العينان، ويكون القلب الأنبوبي الحجيرات الأربع للقلب، ويبدأ بالنبض المُنسق، كما سيصنع

من كتلة خلايا داخلية سوف تُكوّن 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 مُحفّزاً تكوين الرَّهْل 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 كل من الأم والجنين بشكل كبير إلا أنهما لا يختلطان. تقوم المشيمة بتبادل الغازات، وإيصال الغذاء إلى الجنين، وإزالة سمّية بعض المركبات التي قد تدخل الدورة الدموية الجنينية، وتؤدي المشيمة دوراً في إفراز بعض الهرمونات. لا تتمكن المشيمة من منع بعض المواد، مثل الكحول، والمخدرات، والمضادات الحيوية، من الدخول إلى الجنين.



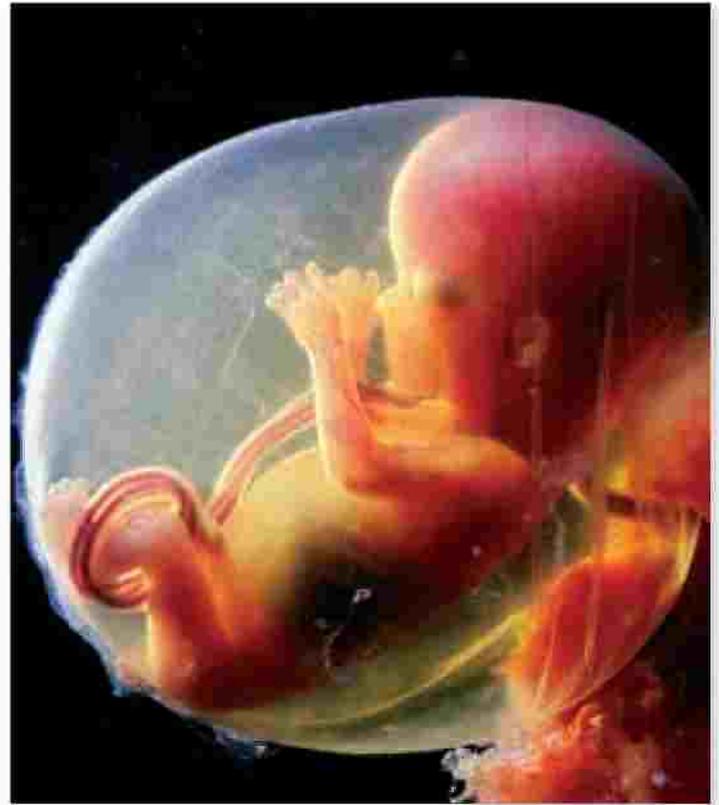
ب.



أ.



د.



ج.

الشكل 28-53

التكوين الجنيني في الإنسان. أ. 4 أسابيع، (ب) 7 أسابيع، (ج) 3 أشهر، و (د) 4 أشهر.

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، يتميز انتقال الجنين من غير مُخلَق Embryo إلى مُخلَق Fetus. في هذا الوقت، تكون الأعضاء الأساسية في الجسم جميعها موجودة وفي مكانها المُناسب.

### الشهر الثالث

يظهر الجهاز العصبي، وتبدأ اليدين والرَّجلان في الحركة (الشكل 53-28 ج). ويبدأ الجنين في إظهار تعابير الوجه، ويظهر الجنين أفعالًا مُعكسة بدائية مثل المصّ والرَّكل.

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 المُنشَط للحويصلات (FSH) والمُنشَط للجسم الأصفر (LH)، ما يؤدي إلى منع الإباضة. ويحافظ هذان الهرمونان أيضًا على الرحم ويهيئانه للطلق والولادة، ويُحفزان 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.

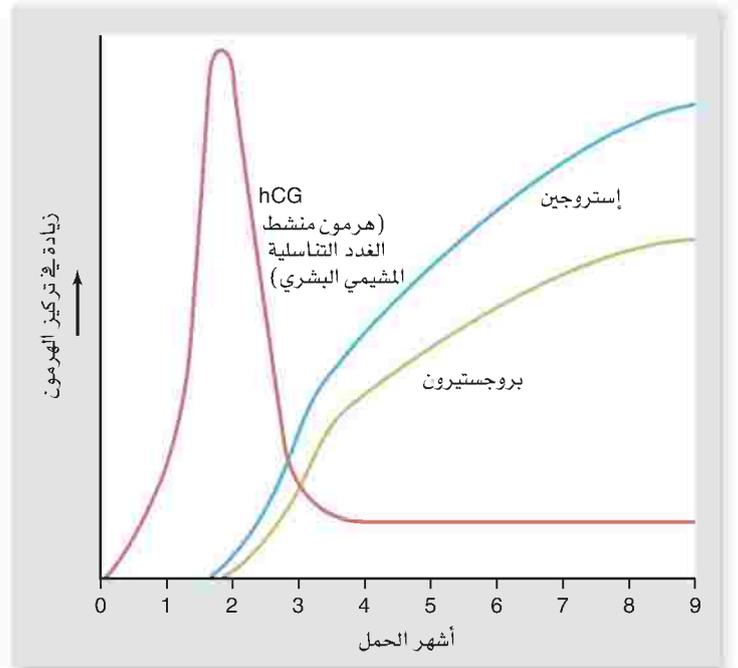
### في الثلث الثالث، تنضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرحم

تكون هذه الفترة فترة نمو ونضج للأعضاء بشكل تام. إذ يتضاعف وزن الجنين مرات عدة، علمًا بأنَّ 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 قُدِّر 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 نمو دماغه، وتُنتج خلايا عصبية جديدة حتى بعد الولادة بأشهر.

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 التكوُّن. ويصبح طول الجنين 5 ملم. على الرُّغم من أنَّ أحداث التكوين الجنيني أصبحت مُتقدمة، فإن نساء كثيرات لا يكتنُّ مُدركات بأنَّهن حوامل عند هذه المرحلة. تحدث مُعظم حالات الإجهاض التلقائي كثيرًا في أثناء هذه الفترة بسبب خلل أو علة 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، والرَّجلان، والركبتان، والأظافر، والأصابع كلها تظهر، ويظهر أيضًا ذيل عظمي صغير، ما يذكرنا بماضيها 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

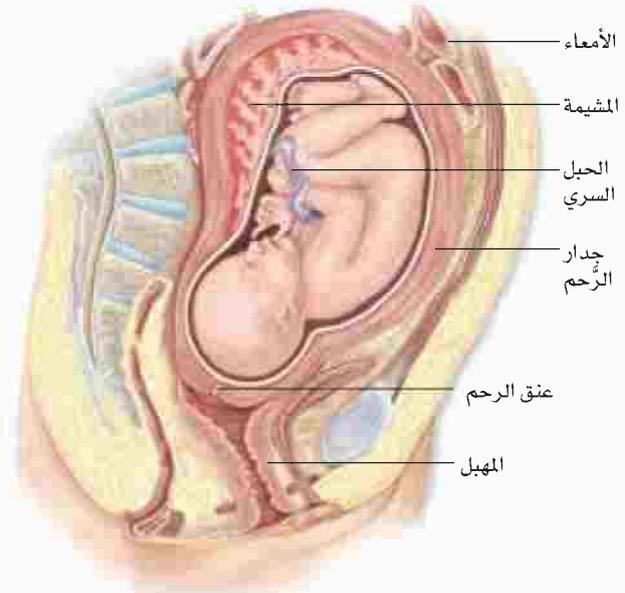
إن التراكيز المرتفعة لهرمونات إستراديول وبروجستيرون التي تفرز من المشيمة تمنع الإباضة وتكوين جنين جديد خلال الحمل. ما التأثير المتوقع لهذه التراكيز المرتفعة في غياب الحمل؟

## تؤدي تغيرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة

في بعض الثدييات، يُحفز 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 بروتاجلاندين الذي يُحفز عضلات الرحم الملساء بالانقباض بقوة.

لا تمتلك الغدة الكظرية في أجنة الإنسان هذه الكتلة من الخلايا، لذلك فإن الولادة في الإنسان لا تبدأ بهذه الطريقة. يُطلق رحم الأم بروتاجلاندين بسبب ارتفاع مستويات إستراديول من المشيمة. يُشجع إستراديول الرحم أيضاً على تصنيع كميات أكثر من مستقبلات أكستوسين، بحيث يُصبح الرحم أكثر استجابة لهرمون أكستوسين بشكل مُتزايد.

يبدأ البروستاجلاندين انقباضات الرحم، ولكن تغذية راجعة حسية من الرحم تُحفز إنتاج أكستوسين من الفص الخلفي للغدة النخامية. ويعمل كل من بروتاجلاندين وأكستوسين على تحفيز انقباضات الرحم، دافعةً الجنين إلى الأسفل (الشكل 53-30). وتقوم تغذية راجعة إيجابية بتسريع انقباضات الرحم ما يؤدي 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 مولوداً حديث الولادة *Neonate*.



الشكل 53-30

وضع الجنين قبل الولادة مباشرة. يُغيّر الجنين الموجود في الرحم من تشريح الأم بشكل كبير. تُرفع المعدة والأمعاء بعيداً إلى الأعلى، مع عدم شعور بالراحة نتيجة لضغط الجنين على أسفل الظهر. في الولادة الطبيعية، يخرج الجنين من عنق الرحم الذي يجب أن يتوسع بشكل كبير ليُسمح للجنين بالمرور.

بعد الولادة، تقذف انقباضات مستمرة للرحم المشيمة والأغشية المرافقة لها، التي تُسمى معاً الخلاصة *Afterbirth*. ولا يزال الحبل السري مربوطاً مع الطفل، حيث يقوم الطبيب أو القابلة بربط الحبل وقطعه لتحرير المولود. يمنع تجلط الدم وانقباضات عضلات الحبل نزف الدم الشديد.

## حضانة المواليد صفة مميزة للثدييات

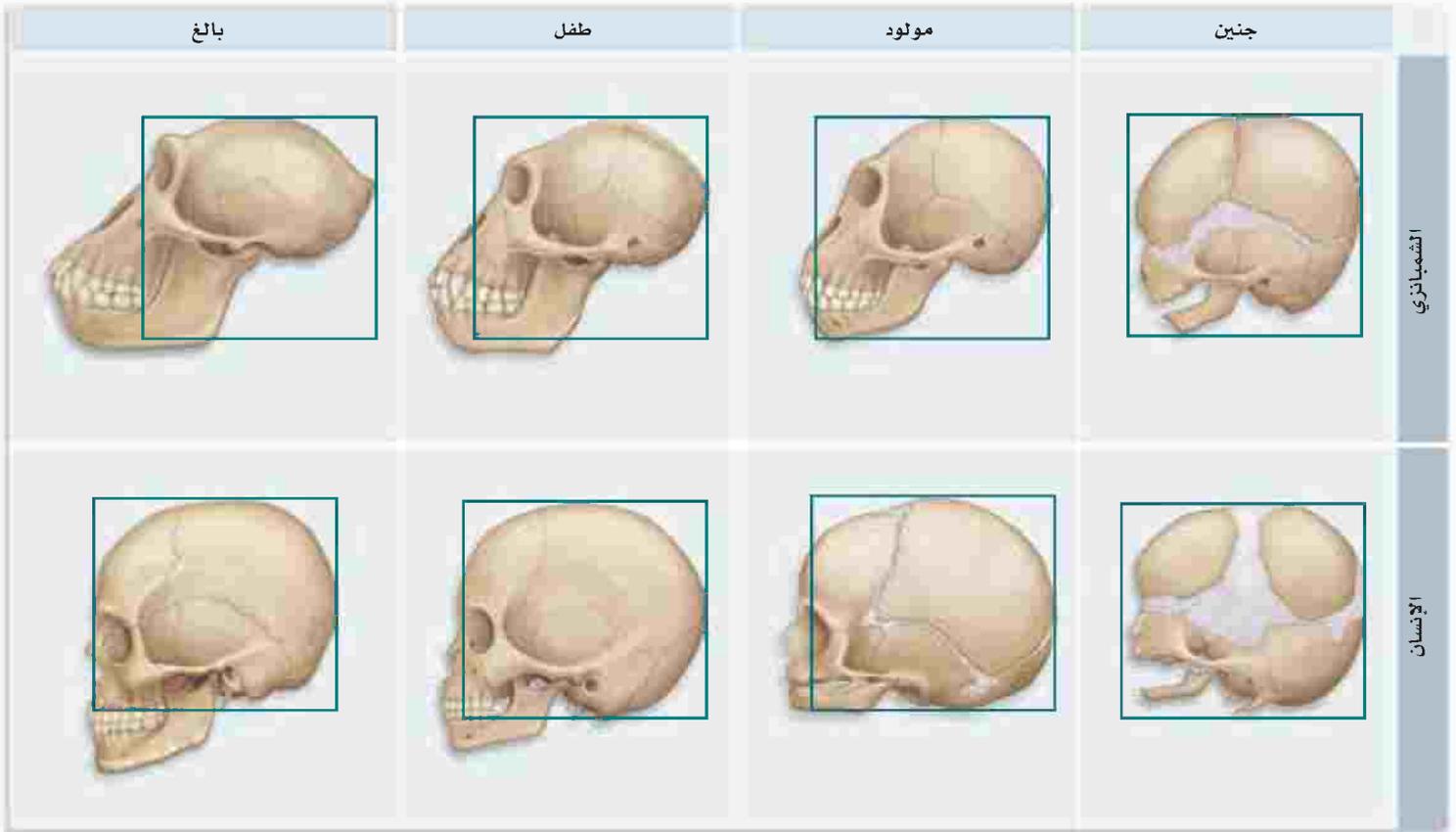
يحدث إنتاج الحليب، أو الإدرار *Lactation*، في حويصلات الغدد الحليبية عندما يتم تحفيزها من القسم الأمامي للغدة النخامية بإفراز هرمون البرولاكتين. يسير الحليب المُنتج من الحويصلات عبر قنوات، ومن ثم إلى حلمات الرضاعة. خلال الحمل، تُشجع المستويات العالية من بروجسترون تكوين الحويصلات الحليبية، في حين تشجع المستويات العالية من إستراديول تكوين القنوات الحوصلية. ولكن، هرمون إستراديول يُثبط تأثيرات البرولاكتين على الغدد الحليبية، ويثبط هذا الهرمون إنتاج البرولاكتين عن طريق تشجيع إنتاج الهرمون المثبط للبرولاكتين من تحت المهاد. لذلك، تنتهي الغدد الحليبية في أثناء الحمل، ولكنها لا تنتج حليباً.

بعد التخلص من المشيمة عقب الولادة، تنخفض مستويات إستراديول وبروجسترون بسرعة في دم الأم. يؤدي هذا الانخفاض إلى السماح للجزء الأمامي للغدة النخامية بإفراز هرمون بروتولاكتين الذي يقوم بتحفيز الحويصلات الحليبية على إنتاج الحليب. تُحفز إشارات حسية مُرتبطة بعملية مصّ الطفل للحليب (الرضاعة) الجزء الخلفي للغدة النخامية على إفراز أكستوسين الذي ينشط العضلات الملساء حول حويصلات الحليب، فتقبض، وتدفع الحليب من حلمات الرضاعة. يُعرف هذا المسار بمنعكس إدرار الحليب *Milk let-down reflex*، وهو موجود في ثدييات أخرى. يسبب إفراز أكستوسين خلال الإرضاع انقباض عضلات الرحم، مثلما يحدث خلال الولادة. ويُساعد هذا الرحم ليعود إلى وضعه الطبيعي قبل الولادة.

يُسمى أول حليب يُنتج بعد الولادة اللبأ *Colostrum*، وهو سائل مصفر مُغذٍ وغني بأجسام مضادة من الأم. تبدأ صناعة الحليب بعد 3 أيام من الولادة. أمهات كثيرات يرضعن سنة أو أكثر. وعندما يتوقفن عن الإرضاع، فإن الحليب يتراكم في الثدياء مُحفزاً الدماغ 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. ولأن الأعضاء تنمو بنسب مختلفة، وتتوقف عن النمو في أوقات مختلفة، فإن النسب الجسمية للوليد تختلف عما هي في البالغ. فالرأس، مثلاً أكبر في المواليد الجدد، ولكنه ينمو بعد الولادة بشكل بطيء مقارنة ببقية أجزاء الجسم. يُدعى مثل هذا النمو الذي تنمو فيه المكونات بمعدلات مختلفة النمو مُختلف الأقيسة *Allometric growth*.



### الشكل 31-53

النمو مُختلف الأقيسة. ينمو الفك في صغير الشمبانزي بسرعة أكبر من باقي الرأس. ولهذا، يكون شكل رأس الشمبانزي البالغ مُختلفًا عن شكل رأس وليد الإنسان، ينمو الفك بمعدّل قريب من بقية الرأس. ولهذا يكون شكل الرأس، في البالغ شبيهاً بما هو عند المواليد الجُدد.

تبدأ المراحل الحرجة من التكوين الجنيني عند الإنسان مُبكراً 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 الدماغ بعد الولادة. تُبقي هرمونات في دم الأم على البيئة المُغذية للرحم واللازمة لنمو الجنين؛ تُحفّز تغيّرات في إفرازات ومستويات الهرمونات الولادة والإرضاع.

في مُعظم الثدييات، يُعدّ نمو الدماغ ظاهرة جنينية (تحدث في مرحلة تكون الجنين). في قرود الشمبانزي مثلاً، ينمو الدماغ والعظام المُحيطة به المُكوّنة للجمجمة قليلاً بعد الولادة، في حين يستمر نمو عظام الفك. لهذا، يختلف رأس قرد الشمبانزي البالغ عن شكل رأس الشمبانزي الجنين (الشكل 31-53). في جنين الإنسان، بالمقارنة، ينمو الدماغ والقحف المُحيط بالدماغ، وعظام الفك بالمعدّل نفسه. لهذا، لا تتغير نسب الفك إلى القحف بعد الولادة. ولذا، يبدو شكل رأس الإنسان البالغ والجنين متماثلين.

إنّ حقيقة استمرار نمو الدماغ لدى الإنسان بعد الولادة بوضع سنوات يُشير إلى أهمية التّغذية، وإلى أهمية أمان البيئة في تلك المرحلة، من أجل تطوير القدرة الكامنة لذكاء الشخص.

## 1-53 الإخصاب

- أول مرحلة في المخلوقات التي تتكاثر جنسياً كلها هي الإخصاب- اتحاد الجاميتين الذكري والأنثوي (الجدول 1-53).
- يحدث الإخصاب على ثلاث مراحل، هي: اختراق الحيوان المنوي والتحام الأغشية، وتشيط البيضة، والتحام النويات.
- لكي يقوم الحيوان المنوي بتلقيح بيضة، يجب عليه أن يخترق الطبقات الخارجية ليصل إلى الغشاء البلازمي (الشكل 1-53).
- يحتوي الجسم القمي على أنزيمات هاضمة تمكن الحيوان المنوي من عبور الطبقات الخارجية نحو البيضة.
- التحام الغشاء البلازمي في كل من البيضة والحيوان المنوي يسمح لنواة الحيوان المنوي بالعبور مباشرة إلى سيتوبلازم البيضة.
- التحام الأغشية البلازمية يُطلق عملية تحفيز البيضة عبر إطلاق الكالسيوم الذي يُحفز تغيرات في البيضة (الشكل 2-53).
- منع تعدد النطف يشمل تغيرات في الكيمون الغشائي، وتعديل الغلاف الخارجي للبيضة.
- اختراق الحيوان المنوي له تأثيرات أخرى في البيضة: يكتمل الانقسام المنصف؛ وتحدث إعادة ترتيب السيتوبلازم، ويتصنع البروتين (الشكل 4-53، و5-53).
- ينتهي الإخصاب عند اتحاد نواة حيوان منوي أحادي المجموعة الكروموسومية مع نواة بيضة أحادية المجموعة الكروموسومية.

## 2-53 عملية التفلج ومرحلة البلاستيولة

- المرحلة الثانية في التكوين الجنيني الحيواني هي الانقسامات السريعة في الزيجوت لإنتاج كمية كبيرة من خلايا صغيرة.
- التفلج سلسلة دورية من الانقسامات الخلوية التي لا تزيد من حجم الجنين، وإنما تُنتج خلايا أصغر تدعى الفلجات.
- تكون الفلجات الخارجية مرتبطة مع بعضها بروابط قوية، وتؤدي عملية ضخ أيونات الصوديوم إلى الفراغات داخل الخلايا إلى تكوين تدرج أسموزي، يجلب الماء ويكوّن كرة من الخلايا تدعى البلاستيولة.
- أنماط التفلج متنوعة، وتتأثر بكمية المَح (الجدول 2-53).
- عملية التفلج في الثدييات كاملة الانشطار، ولكن الكيس البلاستيولي المجوف يحوي كتلة خلوية داخلية شبيهة بالقرص البلاستيولي الموجود في الزواحف والطيور (الشكل 10-53).
- الفلجات قد تلتزم بمسارها التطوري أو لا تلتزم.

## 3-53 عملية تكوين الجاسترولا

- تؤسس عملية تكوين الجاسترولا لخطة الجسم الأساسية، وهي تكوّن الطبقات الجرثومية الثلاث في جنين الحيوان.
- تُشكّل الجاسترولا الطبقات الجرثومية الثلاث: الإندودرم، والإكتودرم، والميزودرم (الجدول 3-53).
- تتحرك الخلايا خلال عملية تكوين الجاسترولا باستخدام طرق متنوعة لتغيير الشكل، كالانبعاث، أو حركات أخرى مثل الحركة اللولبية، والإدخال، وانفصال الصفائح.
- تعتمد حركة الخلايا خلال مرحلة تكوين الجاسترولا على كمية المَح أيضاً.
- في الخلايا قليلة المَح، يبدأ تكوين الجاسترولا في الحركة اللولبية للخلايا من الصفيحة الخضري المنبسطة لتكوين المَعّي البدائي.
- في الصفاد، تُهاجر طبقة من الخلايا نحو القطب الخضري، ومن ثم تتحرك لولبياً لتُحيط بالمَح عبر الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي (الشكل 12-53).
- في الطيور، تنفصل أدمة البلاستيولة لتكوين التجوف البلاستيولي، وتهاجر خلايا سطحية عبر الخط الابتدائي (الشكل 13-53).
- تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيه بما عند الطيور (الشكل 14-53).
- كعملية تأقلم للحياة البرية، تكون الأنواع الرهلية أغشية عدة خارج الجنين: الكيس المَعّي، والرّهل والكويون، والممبار، الذي يُغذي الجنين، ويحميه (الشكل 15-53).

## 4-53 تكوين الأعضاء

- يتم في هذه المرحلة تكوين الأعضاء في مكانها المناسب بتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث أو بينها.
- إلى حد كبير، يُحدّد موقع الخلية في الجنين مصيرها، في عملية تُسمى التّحديد الخلوي.
- يُمكن التأسيس لمصير الخلية بوراثة مُحدّدت سيتوبلازمية من الأم، وعن طريق تفاعل للخلايا، يُسمى الحث. (الأشكال 16-53، و17-53).
- في الفقريات، يبدأ تكوين الأعضاء بعملية تكوين الجهاز العصبي، وتكوين القطع الجسدية (الأشكال 18-53 - 20-53).
- مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطور الفقريات، وأدى وجودها إلى كثير من الأدوار البيئية (الشكل 21-53).

## 5-53 تكون المحاور في الفقريات

- حدّد علم الأجنة التجريبي كيفية اختيار مصير الخلية في المحور الظهرى-البطني.
- يُحدّد المحور الظهرى-البطني عن طريق مُنظم سبيمان. المنظمات هي مجموعة من الخلايا التي تنتج تدرجاً من جزيئات الإشارات القابلة للانتشار، والتي تنقل معلومات موقعية إلى الخلايا الأخرى (الأشكال 23-53 و24-53).
- يبدأ تكوين المحور بمُحدّدت ظهريّة تشفرها الأم، وهي ربما تكون حمضاً نووياً ريبوزياً رسولاً، الذي يُنقل  $180^\circ$  بعيداً عن نقطة دخول الحيوان المنوي.
- مُحدّدت الشكل جزيئات قد تكون مُثبّطة، أو مُحفّزة للتكوين الجنيني على طول مسار مُعيّن، ويقوم مُنظم سبيمان بتحفيز تكوين الجانب الظهرى بمنع تطور الجانب البطني (الشكل 25-53).
- التحفيز الأولي يحدث بين الطبقات الجرثومية الثلاث، والتحفيز الثانوي بين أنسجة تمّ تحديدها مسبقاً.

## 6-53 التكوين الجنيني في الإنسان

- يستمر التكوين الجنيني في الإنسان 266 يوماً، ويُقسّم إلى ثلاث مراحل، كلُّ مرحلة 3 شهور تُسمى الأثلاث.
- تهضم الخلايا السطحية المغذية جدار الرّحم، وتغرز فيه.
- في فترة الثلث الأول من الحمل، يعايش الزيجوت أحداثاً سريعة من التطور والنّمايز.
- يكون غشاء الكويون، وأنسجة من بطانة الرّحم المشيمة خلال الأسبوع الثاني (الشكل 27-53).
- تحدث عملية تكوين الجاسترولا في الأسبوع الثاني، وفي الأسبوع الثالث تحدث عمليتا تكوين الجهاز العصبي وتكوين القطع الجسدية، وتظهر الأوعية الدّموية.
- يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع، إذ يبدأ الذراعان والرّجلان في الظهور.
- في الشهر الثاني، يستمر تكوين الأعضاء، فتتكون الأطراف، والأصابع، والذليل.
- يتميز الأسبوع الثامن بانتقال الجنين من مرحلة الجنين غير المُخلّق إلى مرحلة الجنين المُخلّق، عندما تأخذ الأعضاء كلها مكانها في الجسم.
- يتكوّن الجهاز العصبي في الشهر الثالث.
- في الثلث الثاني من الحمل يستمر النمو، ويتطور شكل الجسم أكثر.
- الثلث الثالث هو فترة النمو، تتضح فيه أعضاء الجنين، ويصبح قادراً على العيش خارج الرّحم.
- تبدأ الولادة بإفرازات قشرية ستيرويدية من الجزء القشري من الغدة الكظرية التي تُحفّر إنتاج البروستاجلاندين، الذي يُسبب انقباضات الرّحم.
- تتطلب حضانة الطفل انعكاسات عصبية هرمونية، تُسبب إنتاج الأكسيتوسين وإفراز الحليب.
- يستمر التكوين الجنيني حتى بعد الولادة، حيث تنمو الأعضاء بسرعات مُختلفة، وهو ما يُدعى النّمو مُختلف الأقيسة (الشكل 31-53).

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. رزقت ابنة عم لك بتووم. وقد أخبرتك بأن التووم نتج عن تلقيح حيوانين منويين لبيضة واحدة. ستجيبها:
  - أ. نعم، صحيح؛ هذه أكثر طرق تكوين التوائم شيوعاً.
  - ب. غير صحيح؛ لأنه لا يمكن لحيوانين منويين أن يُلقَّحا ببيضة واحدة؛ لأنَّ حيواناً منوياً واحداً يعبر عنق الرحم.
  - ج. غير صحيح؛ لأنَّ الحبيبات القشرية تمنع اختراق أكثر من حيوان منوي للبيضة.
  - د. غير صحيح؛ لأنَّ البيضة غير المُلقَّحة تنقسم تلقائياً، وتتمودون 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 المنصف؛ فهي تنتج من استساخ 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 النُطف.
  - ج. تغيُّرات سيتوبلازمية.
  - د. كل ما ذكر.
4. واحد مما يأتي يحدث إذا ضرب شعاع من الأشعة الكهرومغناطيسية الفلجعات 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 التكاثري.
5. الذي يؤدي دوراً كبيراً في تحديد كيفية حدوث انقسام السيتوبلازم في أثناء التفلج هو:
  - أ. عدد الكروموسومات.
  - ب. كمية المُح.
  - ج. مكان القطب الخضري.
  - د. جنس الجنين.
6. تُعدُّ عملية تكوين الجاسترولا حدثاً مهماً في عملية التكوين الجنيني؛ لأنَّ هذه العملية:
  - أ. تُحوِّل الكرة المجوفة من الخلايا إلى تركيب ثنائي التماثل جانبياً.
  - ب. تُؤدِّي 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. النُسر.
  - د. لا تُشبه أي مخلوق؛ إنما هي خاصة بالثدييات.

8. القطع الجسدية:

- أ. تبدأ بالتكوُّن 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 النهاية هي:
- أ. التفلج.
  - ب. تكوين الجهاز العصبي.
  - ج. تكوين الجاسترولا.
  - د. الإخصاب.
10. واحدٌ مما يأتي يصلح أن يكون مُحفِّزاً ثانوياً:
- أ. تكوين العدسة في العين بسبب تحفيزها من الإكتودرم العصبي.
  - ب. التمايز خلال تكوين الجهاز العصبي بسبب الإكتودرم الظهري والإندودرم.
  - ج. أ و ب.
  - د. لا شيء مما ذكر.
11. تعتقد عمته 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. الشفة 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 عضليًا 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 تحدُّ

1. افترض أنك اكتشفت نوعاً جديداً من المخلوقات لم يُدرَس التكوين الجنيني فيه. كيف يمكنك معرفة المرحلة التي يتمُّ فيها تحديد مصير الخلية؟
2. نظرت، وأنت تدرس لترى قطك المدلل يتصرف بشكل سخيف. استخدم هذه اللحظة بوصفها لحظة للتعليم، 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 "منظمات" في أثناء التكوين الجنيني. ما نوع الخلايا التي استعملها؟ كيف توصلنا إلى أنَّ هذه الخلايا تعمل بوصفها منظمات؟