

الفسيولوجيا علم وظائف الأعضاء المقارن



د/ جياه السودان إبراهيم عثمان
أستاذ مشارك علم الحيوان
كلية العلوم - جامعة الخرطوم



مؤسسة شباب الجامعة
40 ش د/ مصطفى مشرفة
تليفاكس: 4839496 الإسكندرية

Email: shabab.elgamaa@yahoo.com

الفسيولوجيا علم وظائف الأعضاء المقارن

تأليف

د. حياة السودان إبراهيم عثمان

استاذ مشارك / علم الحيوان

كلية العلوم - جامعة الخرطوم

٢٠٠٩

الناشر

مؤسسة شباب الجامعة
٤٠ ش. د. مصطفى مشرفة

الإسكندرية تليفاكس: ٤٨٢٩٤٩٦

Email: Shabab Elgamaa@yahoo.com

* دكتورة حياة السودان إبراهيم

* من مواليد أم درمان.

* تحصلت على الدرجات العلمية التالية :

B.Sc. (1973) من جامعة الخرطوم

M.Sc. (1979) من جامعة الخرطوم

Ph.D. (1983) من جامعة لندن / المملكة المتحدة.

* تعمل بجامعة الخرطوم منذ تخرجها في عام 1973
وقد تخصصت في علم وظائف الأعضاء.

* تشغل الآن منصب أستاذ مشارك بقسم علم الحيوان.

* صدر لها كتاب «الفسيوولوجيا، علم وظائف الأعضاء العام»
(1999) عن مؤسسة شباب الجامعة - أسكندرية .

* عضو منظمة نساء العالم الثالث للعلوم (Twows)

إهداء

أهدى هذا الكتاب إلى ذكرى أمي الخالدة

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

تمهيد

أقدم للطالب والقارئ العربي هذا الكتاب والذي جاء ليكمل كتابي عن «علم وظائف الاعضاء العام» (1999). هذا ويمثل الكتابات منهجاً لتدريس مادة الفسيولوجيا لطلاب الجامعات وعليه أمل أن يسد الكتابان معاً بعض النقص الموجود في المكتبة العربية في هذا المجال. قد قمت في هذا الكتاب باستعراض الآليات الفسيولوجية الخاصة بالحيوان.

شمل بعضها أوجه المقارنة بين جميع الرتب الحيوانية تقريباً؛ وظيفة وتطور الجهاز العصبي (الفصل الثاني والرابع)، آليات الاحساس (الفصل الثالث)، الجهاز الهضمي (الفصل الخامس)، التنفس (الفصل العاشر)، الجهاز الدوري (الفصل الثامن).

بينما اقتصر بعضها على آليات فريدة «كجهاز الغدد الصماء عند الحشرات» (الفصل السابع). كذلك تضمن الكتاب بعض الآليات الهامة؛ مثل الحركة (الفصل السادس) التنظيم الأسموزي والخراج (الفصل التاسع) أيض الطاقة وتنظيم درجة الجسم (الفصل الحادي عشر).

هذا وقد خصصت الفصل الأول لاستعراض بعض النظريات والخواص البيوكيميائية الهامة لربط فسيولوجيا الأعضاء بفسيولوجيا الخلية.

وقد اعتمدت في كتابي على استخدام اللفظ المبسط والشرح المباشر؛ وحتى لا أعزل القارئ عن الأصول الأجنبية لكثير من المصطلحات فقد درجت على ذكر المصطلح في البداية باللغة الإنجليزية.

أننى أمل وأنا أقدم هذا الكتاب، أن يشكل وحدة متكاملة مع كتابى «علم
وظائف الأعضاء العام» (1999) وأن يصبح نواة لتجميع المزيد من آليات الأداء
الوظيفى الفريدة فى المملكة الحيوانية. كما أمل أن يسهم كل من يقرأ هذا
الكتاب فى ابداء ملاحظتهم سواء فى مادة الكتاب أو فى الطريقة التى قدمت بها
النص حتى أستفيد منها مستقبلاً.

فى ختام هذا التمهيد لا يسعنى إلا أن أتقدم بالشكر لمؤسسة شباب
الجامعة بالأسكندرية لقيامها بطبع ونشر هذا الكتاب.

د. حياة السودان إبراهيم

محتويات الكتاب

صفحة

الفصل الأول

مقدمة

3	1-1	جوهر الفزيولوجى
5	1-2	النظريات الفزيائية والكيمياوية
25	1-3	الطاقة
46	1-4	الأنزيمات
60	1-5	آليات التنظيم الأيضية

الفصل الثانى

وظيفة الجهاز العصبى

84	2-1	الخلايا العصبية
85	2-2	الخلايا الداعمة
87	2-3	الإشارات العصبية
91	2-4	التشابكات العصبية
95	2-5	الناقلات العصبية

الفصل الثالث

آليات الاحساس

104	3-1	الاحساس بالمواد الكيماوية
106	3-2	الاحساس بالمؤثرات الميكانيكية
112	3-3	الاحساس بالمؤثرات الكهربائية
113	3-4	الاحساس بالمؤثرات الحرارية
115	3-5	الاحساس بالمؤثرات الضوئية

الفصل الرابع

تطور الجهاز العصبي

- 134 4-1 الأجزاء الرئيسية للجهاز العصبي المركزي للفقاريات
- 139 4-2 الجهاز العصبي المستقل
- 143 4-3 بعض خصائص الجهاز العصبي
- 145 4-4 سلوك بعض الحيوانات التي لا تمتلك جهازا عصبيا
- 148 4-5 تحديد الاتجاه بواسطة الحيوانات

الفصل الخامس

جهاز الغدد الصماء عند الحشرات

- 157 5-1 مراحل نمو الحشرات
- 158 5-2 تنظيم النمو عن طريق الهرمونات
- 163 5-3 تأثير الهرمونات المختلفة على النسيج الطلائى

الفصل السادس

الحركة

- 170 6-1 انقباض العضلات
- 172 6-2 التنظيم العصبي - عضلى
- 175 6-3 عضلات الطيران عند الحشرات
- 177 6-4 الميكانيكية العضو - هيكلية
- 182 6-5 الهيكل العظمى

الفصل السابع

التغذية، الهضم، الامتصاص

- 190 7-1 عملية الهضم
- 191 7-2 التغذية
- 201 7-3 نظرة عامة على الجهاز الهضمى
- 209 7-4 الغدد خارجية الافراز

الفصل الثامن

الجهاز الدورى

225	التشريح الوظيفى للقلب عند الفقاريات	8-1
233	ديناميكية الدم	8-2
237	الجهاز الشراياني	8-3
241	الجهاز الوريدي	8-4
241	الشعيرات الدموية	8-5
244	الجهاز الليمفاوى	8-6
246	تنظيم وظيفة القلب والأوعية	8-7
251	استجابة القلب والأوعية للتمارين الرياضية	8-8
253	استجابة القلب والأوعية للغطس تحت الماء	8-9

الفصل التاسع

التنظيم الأسموزى والاخراج

259	مشاكل التنظيم الأسموزى .	9-1
263	التنظيم الأسموزى بواسطة الحيوانات	9-2
265	الطبقة الطلائية كنسيج منظم للأسموزية	9-3
267	أعضاء التنظيم الأسموزى عند الفقاريات	9-4
273	أعضاء التنظيم الأسموزى عند اللافقاريات	9-5
277	التنظيم الأسموزى داخل الماء	9-6
281	التنظيم الأسموزى على اليابسة	9-7
287	مثال كلاسيكى	9-8
289	اخراج الفضلات النيتروجينية	9-9

الفصل العاشر

جهاز التنفس

- 301 الرئية عند الفقاريات : تنفس الهواء 10-1
- 318 الخياشيم عند الفقاريات : تنفس الماء 10-2
- 326 تنظيم عملية تبادل الغازات والتنفس 10-3
- 328 التحكم فى عملية التنفس بواسطة الجهاز العصبى 10-4
- 330 استجابة الجهاز التنفسى لاختلاف تركيز الغازات 10-5
- 332 الاستجابة للغطس تحت الماء 10-6
- 332 الاستجابة للتمارين الرياضية 10-7
- 335 نظم أخرى لنقل الغازات 10-8
- 337 كيف تتنفس البيضة؟ 10-9
- 340 * تجمع الأكسجين داخل العوامات. 10-10

الفصل الحادى عشر

أيض الطاقة وتنظيم درجة حرارة الجسم

- 347 ما هو أيض الطاقة ؟ 11-1
- 348 تصنيف الحيوانات حسب درجة حرارة الجسم 11-2
- 350 حجم الجسم ومعدل الأيض 11-3
- 352 تأثير درجة الحرارة على الحيوان 11-4
- 356 التكيف الحرارى 11-5
- 359 الصفات الحرارية للحيوانات (أ) 11-6
- 361 الاستراتيجيات الحرارية للحيوان 11-7
- 362 الصفات الحرارية للحيوانات (ب) 11-8
- 373 المنظم الحرارى للثدييات 11-9
- 376 التنظيم الحرارى أثناء التمارين الرياضية 11-10
- 378 السكون. 11-11
- 381 طاقة الحركة 11-12

الفصل الأول

المقدمة

الفصل الأول

المقدمة

يمكننا تعريف الفزيولوجيا المقارنة على أنها دراسة لوظائف الأعضاء المختلفة للحيوانات، وكذلك وظائف الأجزاء المكونة لهذه الأعضاء ويظل الهدف الأسمى هو الفهم الكامل، ومن الناحية الفزيائية والكيميائية، للآليات التي تعمل داخل الكائن الحي وعلى كل المستويات من مستوى العضيات إلى مستوى الحيوان الكامل. وهذا الهدف، في الحقيقة، طموح جداً إذ حتى الكائنات وحيدة الخلية تكون على درجة عالية من التعقيد. لهذا السبب كان من المفيد تقسيم علم وظائف الأعضاء إلى العديد من التخصصات الجزئية، مثل فزيولوجيا الخلية، فزيولوجيا الأعضاء المختلفة من تنفسية وهضمية... الخ. بالرغم من التقسيمات المختلفة، يوجد العديد من التداخلات والنظريات المشتركة والتي تظهر عبر علم وظائف الأعضاء مما يجعل منه نسيجاً واحداً. كذلك اتضح أن النظريات المشتركة قد نشأت نتيجة لخواص المادة والطاقة.

كما وجد أن الوظائف المختلفة للجسم تتطلب تكامل نشاط العديد من الأنشطة والأعضاء. مثلاً لا يستطيع المخ أن يؤدي وظيفته من غير أن يصله امداد مستمر من الدم؛ يُضخ إليه بواسطة القلب. كما لا يستطيع القلب أن يبقى حياً ولو لدقائق من غير أن يصله امداد من الأكسجين توفره الرئيتان، ولا تستطيع الرئيتان أن تعملان من غير اشارات عصبية لعضلات التنفس تأتي من المخ... وهكذا.

1-1 جوهر الفزيولوجي

سنتناول فيما يلي القليل من النظريات الأساسية التي هي من صميم دراستنا لوظائف الأعضاء المختلفة عند الحيوان. كما ستظهر لنا العديد من هذه النظريات عند دراستنا لوظائف الأعضاء المختلفة في الفصول التالية .

1-1-1 اعتماد الوظيفة على الشكل:

تعتمد الحركة عند الحيوان على شكل العضلات والعناصر الهيكلية؛ وعلي
الكيفية التي تتصل بها العضلات مع العناصر الهيكلية مثل العظام. في هذا
المثال البسيط يتضح بصورة جلية كيفية اعتماد الوظيفة على الشكل. ولكن
تصبح هذه الظاهرة أكثر غموضاً، لكنها ليست أقل واقعية، عندما ننظر إلى
النظم الأقل مثل الأنسجة، الخلايا والعضيات. إحدى أكثر الأمثلة التي تمت
دراستها هي تركيب جزيئات الانقباض، الأكتين والميوسين، والتركيب الدقيق
لالياف العضلات، إذ أن فهمنا لهذا التركيب ساعدنا على فهم آلية انقباض
العضلات. أيضاً تنطبق النظرية القائلة بأن الوظيفة تعتمد على الشكل على
المستوى البيوكيميائي حيث نجد أن تغيير شكل جزئي البروتين، ونقل الأنزيم،
عن طريق تسخينه إلى ما فوق 40° مئوية يفقده وظيفته الحيوية.

1-1-2 الوراثة والفرولوجي

يعمل الانتقاء الطبيعي من أجل الحفاظ على ما نطلق عليه germ line
DNA وهو الذي يحافظ على استمرارية النوع، أما الأجزاء التي تجعل الحيوان
أقل ملائمة لبيئته فيتم حذفها. كما ذكرنا سابقاً، تعتمد الوظيفة على الشكل،
هذا أيضاً ينطبق على عملية الانتقاء الطبيعي. لكن بما أن عملية التطور لا تعمل
إلا في نطاق القوانين الكيميائية والفرزيائية؛ نجد أن طبيعة ووظيفة النظم الحية
محدودة بالخواص الفرزيائية والكيميائية للجزيئات المكونة لها.

يخدم الشكل الجسماني والوظائف المختلفة للأعضاء بقاء DNA من جيل
إلى آخر. إذن توجد علاقة تكافلية سمبوزية بين جزئي DNA وباقي الكائن الحي
لا يستطيع أحدهما التواجد دون الآخر. فالأعضاء تدين بوجودها لجزئي DNA
ولا يستطيع جزئي DNA البقاء والاستمرار من جيل إلى آخر إلا من خلال الحياة
القصيرة للكائن الحي.

لهذا السبب يتم تكريس كل وظائف الجسم المباشرة والغير مباشرة لتناول وتحويل الطاقة والمواد من البيئة لضمان بقاء النوع

1-1-3 نظرية الاتزان (الثبات) الداخلي

أول من نوه إلى أهمية الثبات الداخلي homeostasis هو العالم الفرنسي كلودبيرنارد Claude Bernard في القرن التاسع عشر، حينما لاحظ مقدرة الحيوانات على الحفاظ على مكونات سوائل الجسم ضمن حدود ضيقة مما يساعد الحيوان على العيش في البيئات المختلفة وقد أطلق عليها لفظ البيئة الداخلية milieu interieur يتم تنظيم البيئة الداخلية بواسطة كائنات وحيدة الخلية كما يتم بواسطة الفقاريات المعقدة. في الأخيرة، يتم الحفاظ على مكونات السائل الذي يحيط بالخلايا، السائل البيئي، في حدود ضيقة وكذلك بالنسبة لدرجة حرارة الجسم الداخلية عند الثدييات والطيور.

تمكنت الكائنات وحيدة الخلية من غزو المياه العذبة لأنها تستطيع الحفاظ على مكونات السيتوبلازم عن طريق النفاذية الاختيارية للغشاء والنقل النشط للأيونات وغيرها من الطرق التي تبقى على ثبات هذه المكونات داخل السيتوبلازم مختلفا عن البيئة الخارجية. تعمل نفس الآليات عند الكائنات متعددة الخلايا التي تنظم السائل البيئي أو البيئة الداخلية. هذا وتعتمد معظم عمليات التنظيم في الكائنات متعددة الخلايا على آلية التغذية المرتجعة حيث يتطلب التنظيم الاختبار والتصحيح المستمرين.

1-2 النظريات الفزيائية والكيميائية

تشكل الكائنات الحية الموجودة على كوكب الأرض تنوعاً كبيراً، فهي تتراوح من الفيروسات، البكتيريا والكائنات وحيدة الخلية إلى الفطريات، النباتات الخضراء، الحيوانات اللافقارية والحيوانات الفقارية. بالرغم من هذا التنوع إلا

أن النظم الحية، تشترك جميعاً في بعض الأساسيات. فكل الحيوانات والنباتات والكائنات الدقيقة تتكون من نفس العناصر الكيميائية العضوية والغير عضوية. كذلك تتم كل العمليات المكونة للحياة داخل وسط مائى وهى بذلك تعتمد على الخواص الكيميائية والفزيائية لهذا المحلول الفريد الواسع الانتشار.

يتفق معظم علماء البيولوجى الآن على أن العمليات البيوكيميائية والفزيولوجية للكائنات الحية تعتمد على الخواص الكيميائية والفزيائية للعناصر والمركبات التى تكون النظم الحية. للوهلة الأولى يبدو ذلك تبسيطاً مخلأً، لأن خواص النظم الحية تبدو أكثر احكاماً وتعقيداً من أن توصف بأنها خليط من العناصر والمركبات؛ وفى هذا يكمن جزء من الاجابة. فالنظم الحية ليست خليطاً كيميائياً بسيطاً ولكن تراكيب غاية فى التنظيم تتكون من جزيئات معقدة. تساهم الجزيئات الكبيرة الحجم فى تنظيم وتوجيه النشاط الكيميائى للنظم الحية. بينما تعطى العضيات مثل غشاء الخلية، الليزوسومات والميتوكوندريا بنية تركيبية للنظم الحية وذلك عن طريق فصلها إلى حجيرات وحجيرات جزئية مما يساعد الجزيئات على أداء وظائفها المختلفة.

1-2-1 الذرات الروابط والجزيئات

يتكون 99 بالمئة من حجم الحيوان من الهيدروجين، الاكسجين، النيتروجين والكربون وهى موجودة فى جسم الإنسان بالنسب التالية (النسبة المئوية للعدد الكلى للجزيئات). الهيدروجين بنسبة 63 بالمئة ؛ والاكسجين بنسبة 5.5 بالمئة، الكربون بنسبة 9.5 بالمئة والنيتروجين بنسبة 1.4 بالمئة.

إن التواجد البيولوجى لهذه المواد «تقريباً فى كل الكائنات الحية» ليس بمحض الصدفة، كما يقول جورج فالد George Wald. ولكنه نتيجة للخواص المعينة لهذه المواد التى جعلتها مناسبة لكيمياء الحياة. سنقوم أولاً باستعراض

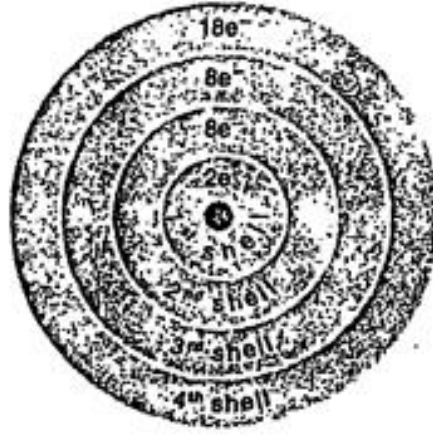
العوامل الفيزيائية التي تؤثر على التركيب الكيميائي للمادة، ثم بعد ذلك نتعرض لملاحظة فالذ، متناولين فقط بعض الخواص البسيطة.

تتكون كل ذرة من نواة من البروتونات (وهي تحمل شحنة موجبة) والنيوترونات (لا تحمل أى شحنة) تحيط بها «سحابة» من الالكترونات (وتحمل شحنة سالبة) يساوى عددها عدد البروتونات داخل النواة، لذلك لا تحمل الذرة، داخل العناصر الطبيعية أى شحنة كهربائية. تتوزع الالكترونات (e^-) على العديد من المدارات orbits بحيث تشغل بعض المواضع باحتمالات أكبر من غيرها. هذا التوزيع منتظم جداً بحيث يكون للذرة التي تحتوى على 2 إلكترون مداراً واحداً حول النواة كما في جزيء H_2 والهيليوم (الشكل 1-1).



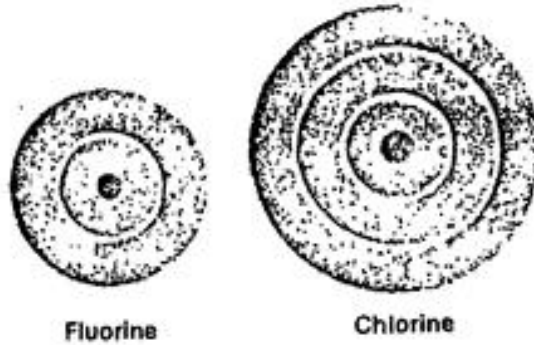
الشكل 1-1 ذرة هيدروجين يوجد بها إلكترون واحد فى المدار الأول
ذرة He يوجد بها 2 e^-

بالنسبة للذرات التي تحتوى على 3 إلى 10 الالكترونات (Li, Be, B, C, N, O, F, Ne) يكتمل المدار الأول حينما يحتله 2 الالكترون. تحتل، باقى الالكترونات المدارات التي تليه إلي أن يصل عددها 8 الالكترون لكل مدار (الشكل 1-2) (2 فى الأول، 8 فى كل من الثانى والثالث، 18 فى الرابع وهكذا). بحيث تكون الذرات التي يكتمل مدارها الخارجى أى لا تستطيع تقبل أى الالكترون إضافى، مستقرة وتقاوم التفاعلات الكيميائية كالغازات الخاملة inert gases مثل الهيليوم He والنيون Ne.



الشكل 1-2 عدد e- اللازمة لملء ال 4 مدارات الاولى

لكن لمعظم العناصر الأخرى مدارات خارجية غير مكتملة، لذلك تتفاعل مع غيرها من الذرات. مثلاً للهيدروجين اليكترونا واحداً في مداره الواحد وللأكسجين فقط 6 اليكترونات بدلاً عن 8 في المدار الخارجى (الشكل A 1-3) لذلك لكل من ذرة O_2 ، ذرة H_2 ميل للمشاركة فى الاليكترونات لتكمل كل منهما مدارها الخارجى وتصبح مستقرة. بالرغم من أن لعدد الاليكترونات فى المدار الخارجى تأثير هام على الخواص الفيزيائية وتفاعل الذرة، أيضاً هنالك بعض الخواص الفيزيائية الأخرى الهامة التى تحدد الخواص الكيميائية للذرات. إحدى هذه العوامل هو حجم (أو وزن) الذرة. فكلما كانت الذرة ثقيلة (أى ازداد عدد البروتونات والنيوترونات داخل النواة) كلما زاد عدد الاليكترونات التى تحيط بالنواة.



الشكل 1-3 ذرتى فلورين وكورين

عندما يزيد عدد الالكترونات عن 10 يتكون مدار ثالث وتصبح الكترونات التكافؤ valency ، أى الموجودة على الغلاف الخارجى، أكثر بعدا عن النواه لذلك تكون أقل ارتباطا بالنواه. مثال ذلك يكون Cl والذى يمتلك 7 الكترون فى المدار الثالث أقل تفاعلا من F الذى يمتلك 7 الكترون فى المدار الثانى (الشكل B 1-3) لكل من الذرتين ميل إلى اكتساب اليكترون واحد لتكملة المدار الخارجى. يكون هذا الميل أكبر فى F نتيجة للجاذبية الكهروستاتية العالية من النواة التى تقل بالنسبة للكورين حيث يبعد المدار الثالث عن النواه. كنتيجة لذلك تكون للذرات الصغيرة روابط أقوى وأكثر ثباتا من الذرات الكبيرة الحجم.

1-2-2 ملائمة (H₂, O₂, C & N₂) للحياة

إذا نظرنا إلى الجدول النورى (الجدول 1-1) نجد أن من بين المواد الشائعة على سطح القشرة الأرضية (الجدول 1-2) فقط (H₂, O₂, C & N₂) لها مدارى اليكترونات أو أقل؛ He و Ne غازان خاملان بينما يكون B و F أملاحاً نادرة الوجود ويكون المعدنان Na و Be روابط سهلة التفكك بالعكس يكون (H₂, O₂, C & N₂) روابط تساهمية covalent قوية عن طريق مشاركة (1, 2, 3, 4) اليكترون على التوالى لتكمل المدار الخارجى.

الجدول 1-1 الجدول النورى - يشير كل من الصفوف إلى مدار مختلف - العناصر التى تظهر بالخط السميك لها أهمية فيزيولوجية فى حالتها الأيونية

First shell	1																2	
	H																He	
Second shell	3	4											5	6	7	8	9	10
	Li	Be											B	C	N	O	F	Ne
Third shell	11	12											13	14	15	16	17	18
	Na	Mg											Al	Si	P	S	Cl	Ar
Fourth shell	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
	K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr
Fifth shell	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
	Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe
Sixth shell	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
	Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn
Seventh shell	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104
	Fr	Ra	Ac	Th	Pa	U	Np	Pu	Am	Cm	Bk	Cf	Es	Fm	Md	No	Lr	

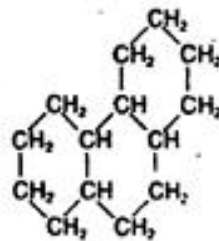
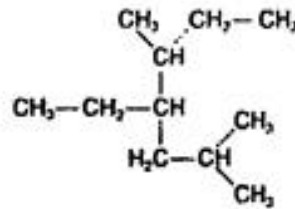
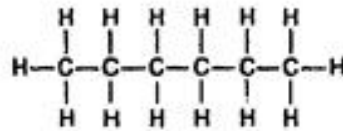
55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
Ce	Pr	Nd	Pm	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb	Lu			
80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96
Th	Pa	U	Np	Pu	Am	Cm	Bk	Cf	Es	Fm	Md	No	Lr			

الجدول 1-2 العناصر الكيميائية التي يحتويها جسم الإنسان مقارنة
مع العناصر الموجودة في ماء البحر وعلى القشرة الأرضية
النسبة المئوية من العدد الكلي للذرات

القشرة الأرضية		ماء البحر		جسم الانسان	
O	47	H	66	H	63
Si	28	O	33	O	25.5
Al	7.9	Cl	0.33	C	9.5
Fe	4.5	Na	0.28	N	1.4
Ca	3.5	Mg	0.033	Ca	0.31
Na	2.5	S	0.017	P	0.22
K	2.5	Ca	0.006	Cl	0.03
Mg	2.2	K	0.006	K	0.06
Ti	0.46	C	0.0014	S	0.05
H	0.22	Br	0.0005	Na	0.03
C	0.19			Mg	0.03
<	0.1	<	0.1	<	0.01 كل الباقي

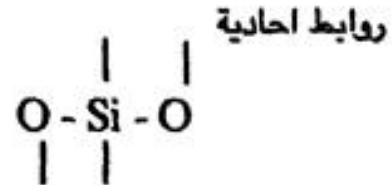
لماذا تكون الروابط القوية أو الثابتة مهمة؟ ليتخيل القارئ الفوضى التي يمكن أن تحدث إذا كانت الروابط الكيميائية داخل جزيء DNA غير ثابتة. نادرا ما تتغير (أي تحدث طفرات) للروابط بين العناصر المكونة للجزيء (H₂, C & P) أثناء عملية الاستنساخ (في المتوسط تحدث أقل من طفرة للجين لكل من 10,000 عملية استنساخ). بالرغم من أن حدوث الطفرات من حين إلى آخر يكون ضروريا لعملية التطور، إلا أن تماسك الكائن الحي والنوع على المدى القصير يكون ضروريا (أي استقرار جزيء DNA والجزيئات الكبيرة الأخرى).

3 من 4 من العناصر المهمة بيولوجيا وهي O_2 ، N_2 ، C بين المواد الوحيدة في الطبيعة التي تكون روابط مزدوجة أو روابط ثلاثية بذا يزداد تنوع التركيب الجري للمواد التي تكونها هذه العناصر مثلا يستطيع O_2 أن يتحد مع C مكونا ثاني أكسيد الكربون $O = C = O$ نتيجة لوجود الرابطة المزدوجة يكون CO_2 خامل نسبيا وذلك يستطيع الانتشار بسهولة من مصدر تكونه ويعاد استخدامه في عملية التمثيل الضوئي بواسطة النباتات الخضراء. إن مقدرة ذرة الكربون لتكوين 4 روابط أحادية أو 2 رابطة مزدوجة جعلتها تكون العديد من المركبات والتوافقيات مع نفسها ومع غيرها من الذرات. بإمكان ذرة الكربون تكوين سلاسل مستقيمة أو متفرقة (الشكل 1.4) ؛ وبتحاديها مع ذرات أخرى توفر تنوعا لانهايا من الاشكال الجزئية والتراكيب.



الشكل 1-4 الهياكل الجزئية المختلفة التي تكونها ذرات الكربون

إذا أخذنا السيليكون من نفس العمود ويقع تحت C على الجدول الدوري (الجدول 1-1) . بالرغم من خواصة الشبيهة بالكربون إلا أنه ليس كمثل الكربون فهو كبير الحجم ولا يكون روابط مزدوجة ، لذلك يرتبط مع ذرتي O₂ بواسطة



تاركا المدارات الخارجية غير مكتملة بالنسبة للثلاث ذرات التي تكون ثاني أكسيد السيليكون SiO₂ بما أن الميل لتكوين روابط مزدوجة لا يتحقق لذلك يتحد مع غيرها مكونة بوليمو كبير من حبات الرمل أو الصخور. لذلك يتضح أن Si بالرغم من خواصة الشبيهة بالكربون ، فهو أنسب لتكوين الصخور بدلا عن مشاركته على مجال واسع في تكوين الجزئيات البيولوجية الكبيرة.

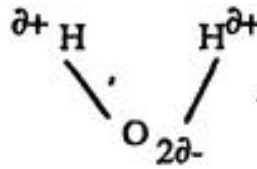
بالاضافة إلى العناصر الأربع الهامة بيولوجيا، هناك بعض العناصر الأخرى لا تقل عنها أهمية وإن كانت موجودة بكميات قليلة وهي تشمل الفسفور والكبريت وأربع عناصر معدنية (Na⁺, K⁺, Mg⁺⁺ & Ca⁺⁺) وأيون الكلوريد Cl⁻

1-2-3 الماء

الماء جزء لا يتجزأ من الحياة ولكن نسبة إلى كونه شائع جداً فغالبا ما ينظر إليه بعدم مبالاة كمادة خاملة تملأ المساحات الموجودة داخل الانظمة الحية. الحقيقة بالطبع هي أن الماء مادة عالية التفاعل، تختلف فزيائيا وكيميائيا عن معظم السوائل الأخرى. يمتلك الماء العديد من الصفات الغير عادية والمميزة الهامة جدا للنظم الحية. في الحقيقة، ستكون الحياة كما نعرفها غير ممكنة إذا لم يكن للماء هذه الخواص. يتكون معظم وزن جسم الكائن الحي من الماء وحتى حيوانات اليابسة يحتوى جسمها على 75 بالمئة أو أكثر من الماء، هذا ويتم توجيه معظم المجهود الفزيولوجي للحيوان نحو الحفاظ على ماء الجسم وثبات مكوناته.

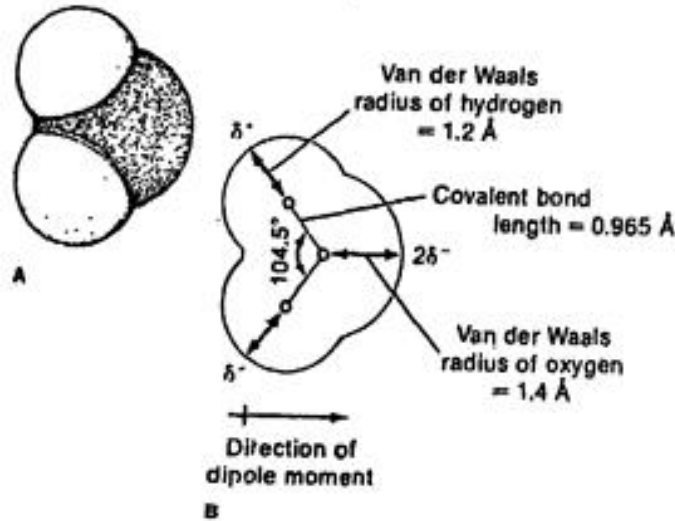
سنتناول فيما يلي تركيب جزيء الماء وتنشأ منه مباشرة خواص الماء التي نعتقد أنها هامة للحياة.

ترتبط ذرة O_2 مع ذرتي H_2 بين جزيئات الماء بواسطة روابط تساهمية قطبية polar covalent bonds تنشأ القطبية أو اختلاف توزيع الشحنة الكهربائية، نتيجة للشحنة الكهربائية السالبة العالية لذرة O_2 بالمقارنة مع H_2 . تجعل هذه الشحنة السالبة العالية الإلكترونين الموجودين على ذرتي H_2 يحتلان مكانا أقرب لذرة O_2 من ذرة H_2 نفسها لذلك تكون الرابطة 40 بالمئة أيونية.



تشير δ إلى الشحنة الجزئية المحلية

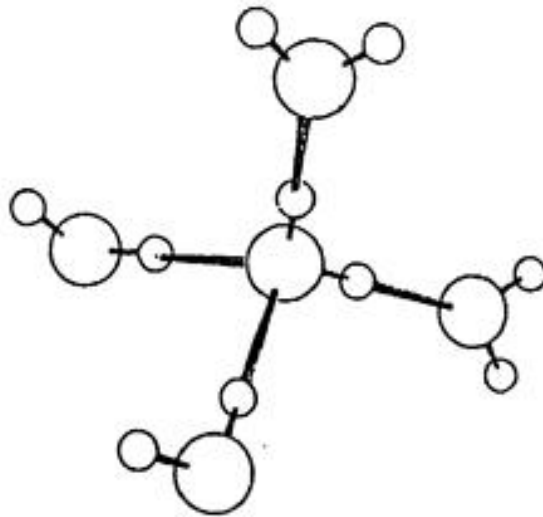
يمكن أيضا تمثيل جزيء الماء كما في الشكل (1-5) حيث تكون الزاوية بين الرابطتين اللتين تجمعان ذرة O_2 مع ذرتي H_2 104.5° بدلا عن 90° .



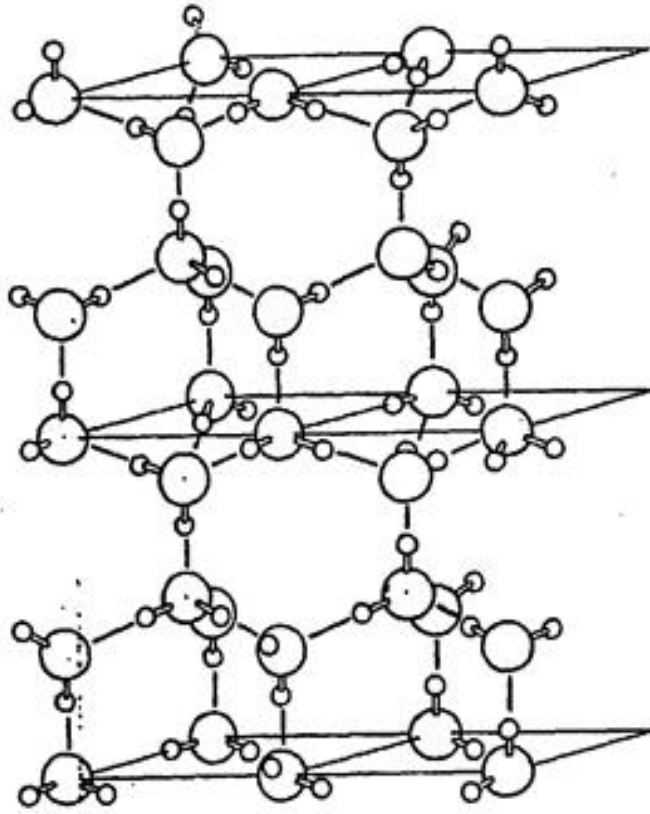
الشكل 1-5 رسومات توضح العلاقة بين نرات O_2 , H_2 داخل جزيء الماء (A) النموذج الثلاثي الابعاد (B) أطوال وزوايا الروابط

جاء اتساع الزاوية هذا نتيجة للطبيعة الشبه قطبية للرابطة H-O، يختلف H_2O إلى درجة كبيرة جدا فزيائيا وكيميائيا لمركبات الهيدروجين الأخرى مثل H_2S . فهو يتصرف كمغناطيس نو قطبين كهربيين $+ve$ ، $-ve$ (الشكل 1.5). لهذا السبب فهو يميل إلى أن ينتظم داخل مجال كهروستاتي.

أهم خواص الماء الكيميائية هي مقدرته على تكوين روابط هيدروجينية بين البروتونات التي تحمل شحنة موجبة والأكسجين الذي يحمل شحنة سالبة بين كل الجزئيات المتجاورة للماء (الشكل 1.6) ترتبط في كل جزئ ماء 4 من 8 من الأليكترونات في المدار الخارجى للأكسجين بروابط تساهمية مع $2H$. هذا يترك 2 زوج من الأليكترونات يتفاعل بحرية كهروستاتياً. (أى ليكون روابط هيدروجينية) مع H^+ للجزئ المجاور. لأن زاوية الرابطة التساهمية تساوى 105° تقريبا لذلك ترتبط جزئيا مع الماء مكونه شكل رباعى الوجوه المثلية tetrahedral . وهذا هو أساس التركيب البلورى لمعظم أنواع الثلج شيوعا (الشكل 1.7).



الشكل 1-6 4 جزئيات ماء ترتبط بواسطة روابط هيدروجينية



الشكل 7-1 التركيب البلوري للثلج

خواص الماء :

الرابطة الهيدروجينية التي تربط جزيئات الماء ببعضها البعض غير ثابتة وغير مستقرة ، يتراوح عمر الرابطة الهيدروجينية داخل الماء بين 10^{-11} ، 10^{-01} ثانية، وتحتاج إلى $4.5k \text{ cal/mol}$ لكسر الروابط الهيدروجينية في حين أن الرابطة التساهمية O-H داخل جزيء الماء تحتوي على طاقة مقدارها $110k \text{ cal/mol}$

بالرغم من قوتها المتواضعة إلا أن الرابطة الهيدروجينية تزيد من الطاقة الاجمالية المطلوبة لفصل أحد جزيئات الماء عن باقي الجزيئات. لهذا السبب تكون درجة نوبان ودرجة غليان ودرجة تبخر الماء أعلى من مركبات الهيدروجين الأخرى مثل H_2S ، HF ، NH_3 ، بين مركبات الهيدروجين الشائعة نجد أن للماء فقط درجة غليان تصل 100° مئوية وهي أعلى من درجة الحرارة الشائعة على

سطح الأرض. أيضا طبيعة الترابط بين جزيئات الماء جعل للماء توترا سطحيا عاليا surface tension وقوة تماسك cohesion عالية. كما أن المحيطات والبحار كانت ستتحوّل إلى تليج ما عدا الطبقة السطحية في حالة ما إذا كان التليج أكثر كثافة من الماء، ويتكون من تحت إلى أعلى. أما كون التليج أقل كثافة من الماء فذلك لأن لبلوراته بنية تشابكية مفتوحة، بينما الماء، الذي تترايط فيه الجزيئات عشوائيا تكون فيه الجزيئات أكثر تجمعا مع بعضها وبالتالي أكثر كثافة.

الماء كمحلول

الماء هو أكثر المحاليل «شمولية» universal تكون هذه الخاصية نتيجة ثابت العزل الكهربائي dielectric constant العالى للماء وهو ناتج عن القطبية الكهروستاتية للماء. [ثابت العزل الكهربى العالى يعنى أنه يقلل من القوة الكهروستاتية لأى مادة تذوب فى الماء حسب المعادلة التالية:

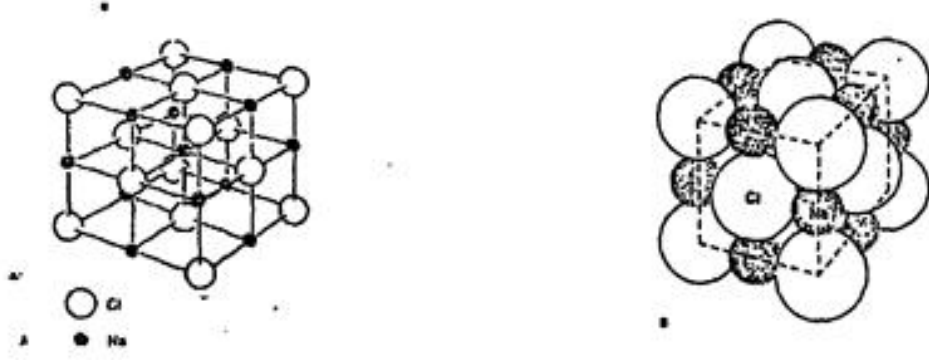
$$F = f_1 f_2 / Ed^2$$

حيث F القوة بالدين dynes بين الشحنتين f_1, f_2 , d المسافة بالسنتيمترات بين الشحنتين و E هو ثابت العزل الكهربائي للماء.]

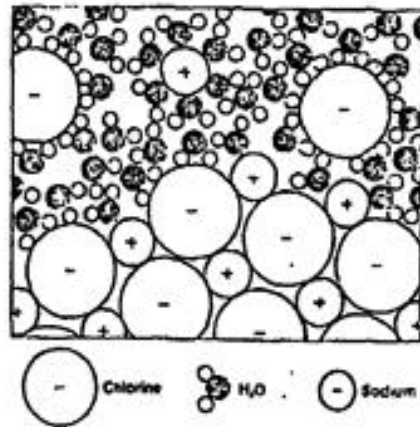
هذا يتضح أكثر بالنسبة للمواد الأيونية أو الالكتروليت وتشمل الأملاح، الأحماض والقواعد والتي تتفكك جميعها إلى أيونات عند إذابتها فى الماء (المواد التى لا تتفكك مثل السكر، الكحول والزيت يطلق عليها لا الكتروليت).

يوضح الشكل (1.8) انتظام أيونات Na^+ و Cl^- داخل بلورة NaCl وتتكون البلورة نتيجة للجاذبية الكهروستاتية بين أيونات Na^+ بالشحنة الموجبة وأيونات Cl^- ذات الشحنة السالبة. هذا ولا تستطيع المحاليل الغير قطبية مثل hexane إذابة NaCl لأنه لا يوجد مصدر للطاقة بداخلها ليفصل أحد الأيونات عن باقى البلورة. لكن يستطيع الماء إذابة NaCl؛ كما يستطيع إذابة معظم المواد الأيونية والأملاح، الأحماض والقواعد، لأن جزئ الماء ذو القطبين يستطيع التغلب على

التفاعلات الكهروستاتية بين الأيونات كما هو موضح بالشكل (1-9) يجذب أيون O^{2-} إلى أيون Na^+ بينما يجذب البروتون H^+ إلى أيون Cl^- وتكون النتيجة تجمع جزيئات الماء حول الأيونات المنفردة فيما يعرف بالتذابوب solution أو التميؤ .hydration

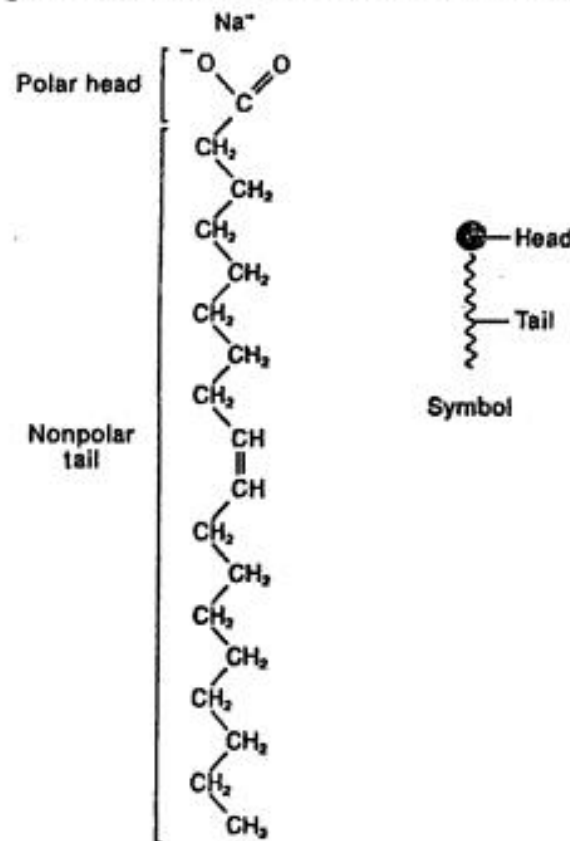


الشكل 1-8 A التركيب الداخلي لبلورة NaCl B - توضيح الحجم النسبي لأيونات Cl^- و Na^+

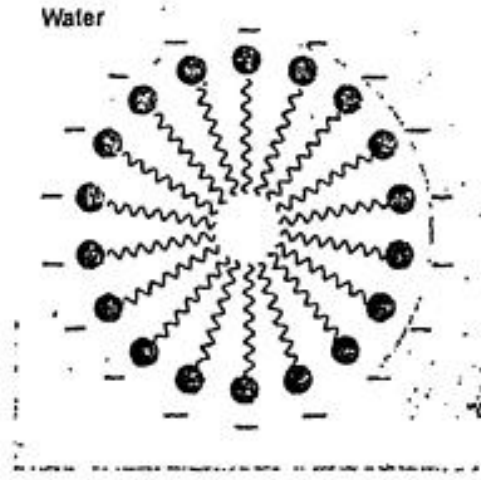


الشكل 1-9 حلماة الاملاح بواسطة جزيئات الماء تتجذب O^{2-} إلى الأيونات الموجبة بينما تتجذب H^+ إلى الأيونات السالبة

أيضا يذوب الماء بعض المواد العضوية كالكحول والسكر، وهي لا تتأين في المحلول، لكن لهذه الجزيئات العضوية مزايا قطبية. بخلاف ذلك لا يستطيع الماء إذابة المواد الغير قطبية مثل الدهون والزيوت لأنها لا تستطيع التفاعل معها عن طريق الروابط الهيدروجينية. لكن يتفاعل الماء جزئيا مع المركبات amphipathic التي تحتوي على مجموعة قطبية ومجموعة غير قطبية مثل جزيء الصابون (الشكل 1-10) الذي له قطب محب للماء Hydrophilic وقطب كاره للماء hydrophobic إذا تم خلط الماء مع Na oleate سيتسبب الماء في تحويله إلى حبيبات صغيرة وتنظم حبيباته كما موضح بالشكل (1-11) حيث تكون الأجزاء الكارهة للماء في الداخل بينما تكون الأجزاء القطبية المحبة للماء للخارج. نفس السلوك تظهره الليبيدات الفسفورية الموجودة على غشاء الخلية.



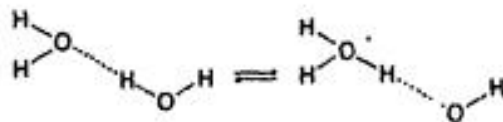
الشكل 1-10 تركيب أحد جزيئات الدهن القطبية الرأس، sodium oleate (والرمز الذي يشير لها)



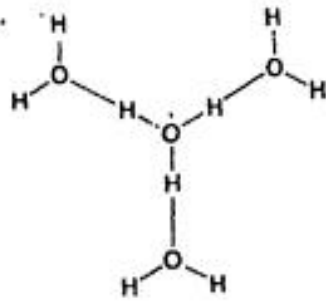
الشكل 1-11 انتظام ليبد قطبي داخل مذيب قطبي مثل الماء
تتجنب الأطراف الكارهة للماء ملاسة جزيئات الماء فتتجمع في الوسط

تأيين الماء

يمكن توضيح الروابط الهيدروجينية داخل جزيء الماء كما في الشكل (1-12) الذي يوضح أن الروابط التساهمية قد تتبادل مع الروابط الهيدروجينية. بحيث تكون 3 ذرات H مع ذرة O أيون هيدرونيوم hydronium وزمزه H_3O^+ تاركة ذرة أكسجين أخرى متحدة مع ذرة H واحدة مكونه أيون الهيدروكسيل ورمزه OH^- . هذا الاحتمال في الحقيقة ضعيف جداً. عند أي وقت يحتوى ليتر الماء عند درجة حرارة 25° مئوية فقط على 1.0×10^{-7} mol من أيون H_3O^+ ومثله OH^- . تجذب الأقطاب الموجبة لأيون H_3O^+ جزيئات H_2O الغير مفككة مكونة H_3O^+ ثابتة (الشكل 1-13) يكتب تفكك الماء هكذا.



الشكل 1-12 تكوين أيونات الهيدرونيوم

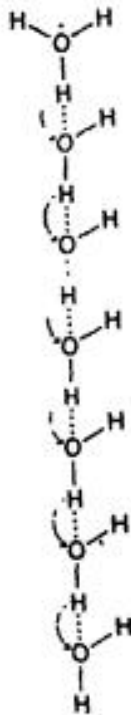


الشكل 1-13

أيونات الهيدرونيوم داخل الماء ترتبط
مع 3 جزيئات ماء بواسطة روابط هيدروجينية



لكن يجب تذكر أن البروتون H^+ لا يوجد حراً داخل الماء وإنما كجزء من
أيون H_3O^+ . لكنه قد يحول جزيء H_2O إلى H_3O^+ أو قد يحول H_3O^+ أحد



البروتونات إلى جزيء ماء آخر (الشكل 1-14) يتم هذا
التسلسل إلى مسافات طويلة ولكن لا ينتقل أي بروتون إلا
مسافة قصيرة. هذه السلسلة المكونة من انتقال واحلال
البروتون شبيهة بما يحدث في بعض العمليات البيوكيميائية،
مثل عملية التمثيل الضوئي وعملية التنفس الخلوي (التي سوف
نتعرض لها لاحقاً ضمن هذا الفصل).

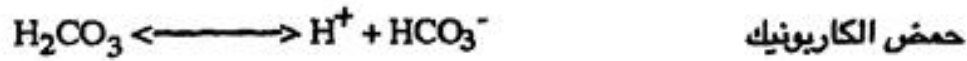
الشكل 1-14

انتقال البروتونات بين جزيئات الماء - يتحول كل جزيء لمدة وجيزة إلى أيون
هيدرونيوم

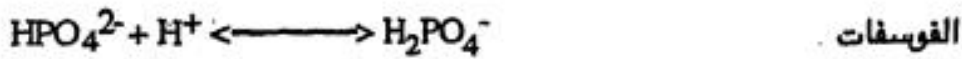
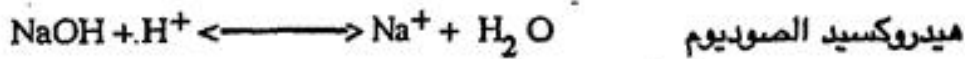
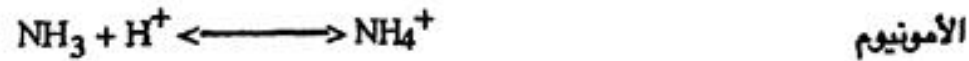
الأحماض والقواعد :

أى مادة تمنح بروتونات تعتبر مادة حمضية وأى مادة تستقبل البروتونات تعتبر مادة قاعدية وعليه فإن H_3O^+ حامض وأن OH^- قاعدة.

أمثلة للأحماض



أمثلة للقواعد

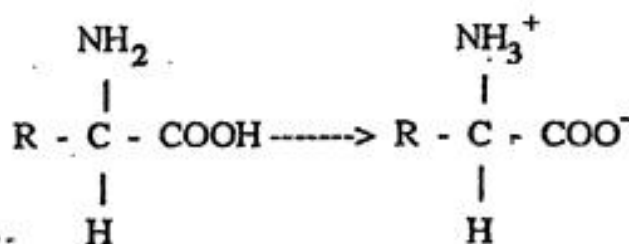


لمعرفة المزيد من الأحماض والقواعد يرجى مراجعة الفصل (24) من كتاب علم وظائف الأعضاء العام (1999).

أهمية pH البيولوجية :

تركيز H^+ ، OH^- مهم فى النظم البيولوجية، لأن البروتونات تستطيع التحرك بحرية لترتبط بالمجموعات سالبة الشحنة ومن ثم تعادلها . كذلك تعادل

OH^- المجموعات موجبة الشحنة. هذه المقدرة على معادلة الوسط ذات أهمية خاصة بالنسبة للأحماض الأمينية والبروتينات التي تحتوى على كل من المجموعة الكربوكسيلية (سالبة الشحنة) والمجموعة الأمينية (موجبة الشحنة) وبذلك توجد داخل المحلول بتركيب ثنائى القطبين.

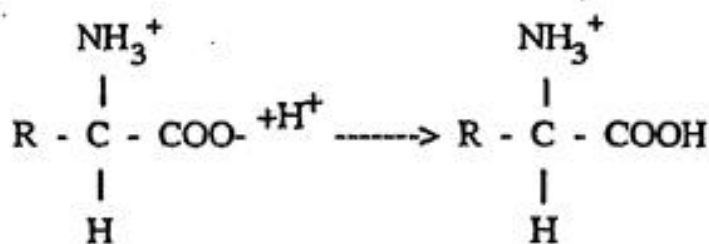


غير مفكك

أيون أمفوتيرى ذو شحنة موجبة

فى طرف وشحنة سالبة فى الطرف الآخر Zwitterion

عند PH معينة (نقطة التعادل الكهربى isoelectric point) يكون صافى الشحنة فى كل من الأيون الغير مفكك والأيون الأمفوتيرى مساويا لصفر. فى حالة انخفاض pH فإن تركيز H^+ سيزداد وعليه سيقوم بمعادلة COO^- وينتج عنه أن عدد كبير من جزئيات الحمض الأمينى سوف تحمل صافى شحنة موجبة



هذا ويحدث العكس عند ارتفاع pH.

لكل من الأيونات الامفتورية نقطة تعادل كهربى - أى قيمة- pH يكون عندها صافى الشحنة (من ناحية احصائية) مساو لصفر ليس للعديد من الاحماض الامينية مجموعات امفوتيرية غير المجموعة ألفا COOH - وألفا NH_2

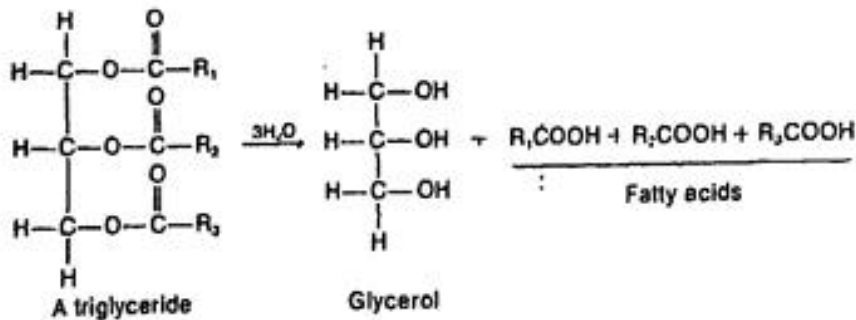
- لكن البعض مجموعات كاربوكسيلية وأمينية إضافية والتي يمكن أن تعبير حمضية أو قاعدية. تحدد هذه المجموعات الجانبية القابلة للتفكك الخواص الكهربائية للجزئ وتجعله حساسا لـ pH. تتضح أهمية هذه الحساسية في تغييرها خواص الموضع النشط للإنزيمات مما يجعل تكوين مركب «أنزيم مادة» أكثر احتمالا عند pH متلى سنتعرض له لاحقا في نهاية هذا الفصل.

1-2-4 الجزئيات البيولوجية :

إن مقدرة الكربون على تكوين روابط عالية الاستقرار هي التي جعلت منه عنصرا مناسباً لتكوين الجزئيات البيولوجية فهو يمثل العمود الفقاري للأربع أصناف من المواد العضوية الموجودة في الكائنات الحية، اللبيدات، الكربوهيدرات، البروتينات والأحماض النووية.

اللبيدات :

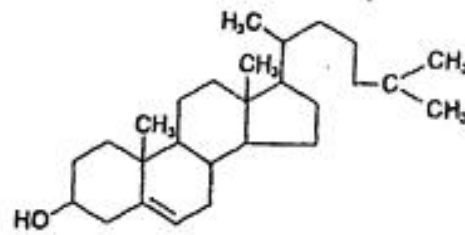
اللبيدات من أبسط أنواع الجزئيات البيولوجية ومن أمثلتها الدهون. يتكون جزئى الدهن من جزئى جليسرول يرتبط مع أحماض دهنية لذلك تسمى بالجليسريدات الثلاثية triglyceides. تتم مسماها جزئى الدهن بإضافة H^+ و OH^- وعليها يتحول إلى مكوناته أى الجليسرول والأحماض الدهنية. ويحتوى كل منهما على عدد زوجى من ذرات الكربون (الشكل 1-15).



الشكل 1-15 حلماة أحد الجليسريدات الثلاثية ترمز R إلى حمض دهني

قد يحتوى الحمض الدهنى على روابط مزدوجة بين بعض ذرات الكربون ويكون فى هذه الحالة غير مشبعاً unsaturated أو قد تتشعب السلسلة بذرات H^+ مكونة حمض دهنى مشبع saturated. تحدد كل من درجة التشعب وطول سلسلة الحمض الدهنى (أى عدد ذرات الكربون الخواص الفزيائية للدهن مثل درجة الزوبان.

للدهون ذات السلاسل القصيرة الغير مشبعة درجة ذوبان منخفضة (الجدول 1-3) حيث تكون سائلة (أى زيتاً) عند درجة حرارة الغرفة العادية. أما الدهون المشبعة ذات السلاسل الطويلة فتكون جامدة عند درجة حرارة الغرفة هذا ويعتقد أن الدهون المشبعة تتحول بسهولة إلى كوليسترول (الشكل 1-16) وهو يسبب تصلب الشرايين عند الانسان. تعمل الدهون كمخزون للطاقة ويتم تجميعها داخل النسيج الدهنى عند الفقاريات. عادة يعطينا 1g من الدهن 2 ضعف الطاقة التى تنتج عن 1g من الكربوهيدرات (الجدول 1-4).



الشكل 1-16 تركيب الكوليسترول

فى الليبيدات الفسفورية يتم احلال احدى السلاسل الدهنية للجلسريدات الثلاثية بواسطة مجموعة تحتوى على الفوسفات تدخل الليبيدات الفسفورية فى تكوين الأغشية البيولوجية لأن لها طرف ينوب فى الماء hydrophilic وطرف ينوب فى الدهون lipophilic هذا يكون طبقة تسمح بالانتقال بين المرحلتين المائية والدهنية. تشمل مجموعة الليبيدات الأخرى المهمة بيولوجيا الشمع waxes، الهرمونات الستيرويدية steroid hormones والستيرول sterols. وكذلك الليبيدات الجليكولية Glycolipids و Sphingolipid.

الجدول 1-3 درجة ذوبان بعض الاحماض الدهنية .
للدغون الغير مشبعة درجة ذوبان أقل من الدغون المشبعة

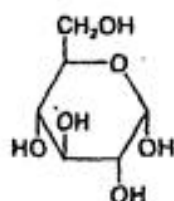
الحمض الدهنى	التركيب	درجة الذوبان (°C)
الدغون المشبعة		
Lauric acid	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{10} \text{COOH}$	44
Palmitic	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{14} \text{COOH}$	63
Arachidic	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{18} \text{COOH}$	75
Lignoceric	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{22} \text{COOH}$	84
الدغون الغير مشبع		
Oleic	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{14} (\text{CH})_2 \text{COOH}$	13
Linoleic	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{11} (\text{CH})_2 \text{COOH}$	-5
Arachidonic	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_7 (\text{CH})_2 \text{COOH}$	-50

الجدول 1-4 كمية الطاقة بالكيلو سعر الجرام
التي تنتجها المواد الغذائية المختلفة

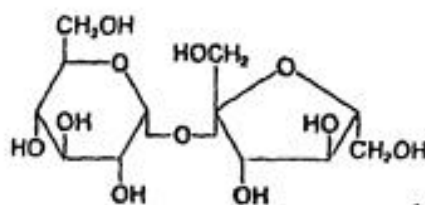
الطاقة kcal/g	المادة
4.0	الكربوهيدرات
4.5	البروتينات
9.5	الدغون

الكربوهيدرات :

لجزئ الكربوهيدرات نسبة واحد كربون إلى 2 هيدروجين إلى واحد أكسجين. كيميائيا هي polyhydroxy aldehydes or ketones وهي تشمل السكريات الأحادية monosaccharides والثنائية disaccharides (الشكل 1-17) والبوليمرات التي تعرف بالنشا Starches (الشكل 1-18).

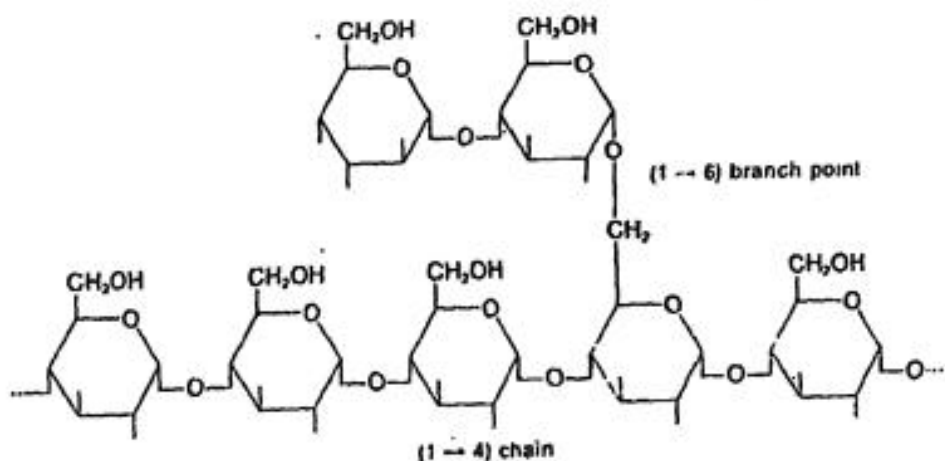


A A monosaccharide



B A disaccharide

الشكل 1-17 A تركيب أحد السكريات الأحادية، الجلوكوز B تركيب أحد السكريات الثنائية، سكروز



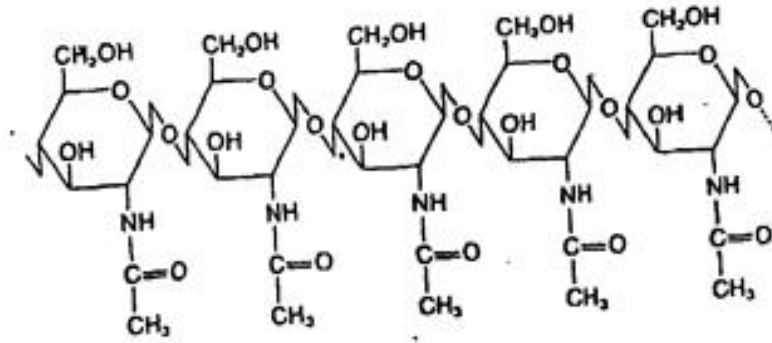
الشكل 1-18 تركيب أحد عديدات السكر، جليكوجين يحدث التفرع بعد كل 8 إلى 10 وحدات جلوكوز

للسكريات الاحادية شكل دائري. توجد 1 ذرة كربون خارج الحلقة وتكمل 1 اكسجين الحلقة.

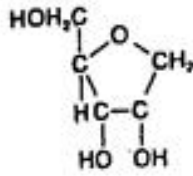
الجلوكوز سكر أحادي ثلاثي (الشكل 1-17A) يتم تصنيعه بواسطة النباتات الخضراء من الماء و CO_2 بواسطة عملية التمثيل الضوئي. كل الطاقة التي يتم اصطيادها بواسطة النباتات الخضراء ويتم نقلها كطاقة كيميائية إلى عالم الحياة (أي كل الأنسجة النباتية والحيوانية) يتم توصيلها عبر هذا السكر الأحادي السداسي، الجلوكوز. كما سنلاحظ لاحقا يتم هدم الجلوكوز جزئيا أو كليا إلى H_2O و CO_2 اثناء عملية التنفس الخلوي مع تحرير الطاقة الكيميائية التي تم تخزينها داخل الجزيء اثناء عملية التمثيل الضوئي. أيضا تحتوي الخلايا على نظم تصنيع يتم بواسطتها تحويل جزيء الجلوكوز إلى سكر أحادي آخر أو إلى سكر ثنائي مثل السكروز (الشكل 1-17B) أو إلى نشأ (الشكل 1-18).

تخزن الخلايا الكربوهيدرات في شكل نشأ. يوجد النشأ عند الحيوان في شكل جليكوجن glycogen (الشكل 1-18). ولأنه يحتاج إلى قدر قليل من الماء لذلك يكون مثاليا كمخزون مركز من الغذاء. يوجد الجليكوجن عند الفقاريات في شكل حبيبات صغيرة داخل خلايا الكبد والعضلات. أيضا تكون بوليمرات الكربوهيدرات مواد بنائية مثل الكيتين chitin وهو المكون الأساسي للهيكل الخارجي للحشرات والقشريات وهو بوليمر يحتوى على سكر سداسي يتصل بحمض أميني D-glycosamine (الشكل 1-19) ومثل السيليلولوز (بوليمر من أصل نباتي) فهو مرن ويزوب في الماء.

أحد السكريات الخماسية الهامة هو سكر الريبوز (الشكل 1-20): أحد مكونات الأحماض النووية.



الشكل 1-19 تركيب أحد وحدات الببتيد كيتين chitin
يتكون من بلمرة n-acetyl glucosamine



الشكل 1-20 السكر الخامس ريبوز ribose

البروتينات :

أكثر الجزئيات العضوية في الخلايا الحية تعقيداً وكثرة هي البروتينات حيث تكون 50 بالمئة من الوزن الجاف للخلية تتكون البروتينات من الأحماض الأمينية (الجدول 1-5) تنقل كل المعلومات الوراثية التي يتم تشفيرها داخل جزئ DNA في الأول إلى جزئيات بروتينات، فتتحول الشفرة إلى تسلسل أحماض أمينية amino acid sequence وهي المحدد الرئيسي لصفات أى جزئ بروتينى.

يتم في الجدول (1-6) تصنيف البروتينات على أساس الوظيفة البيولوجية مع القليل من الأمثلة. جميع لأحماض الأمينية التي تكون البروتينات من النوع ألفا. بما أن المجموعة الأمينية تنشأ من ذرة الكربون ألفا لذلك تختلف الأحماض الأمينية، وعددها 20، عن بعضها البعض بالنسبة لتركيب المجموعة الجانبية (الشكل 1-21).

الجدول 1-5 المجموعات الجانبية. للامحاض الامينية

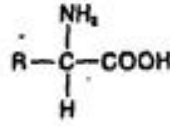
الشانعة (عددنا 20) راجع الشكل 1-21

Glycine (Gly)	-H	Cysteine (Cys)	-CH ₂ -SH
Alanine (Ala)	-CH ₃	Methionine (Met)	-CH ₂ -CH ₂ -S-CH ₃
Valine (Val)	$\begin{array}{l} \text{CH} \\ / \quad \backslash \\ \text{CH}_3 \quad \text{CH}_3 \end{array}$	Aspartic acid (Asp)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{O} \\ // \\ \text{O}^- \end{array}$
Leucine (Leu)	$-\text{CH}_2-\text{CH} \begin{array}{l} \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \end{array}$	Glutamic acid (Glu)	$-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{O} \\ // \\ \text{O}^- \end{array}$
Isoleucine (Ile)	$-\text{CH} \begin{array}{l} \text{CH}_2-\text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \end{array}$	Asparagine (Asn)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{O} \\ // \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Phenylalanine (Phe)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{CH}=\text{CH} \\ \text{CH}-\text{CH} \end{array}$	Glutamine (Glu)	$-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{O} \\ // \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Proline (Pro)	$\begin{array}{c} \text{O}=\text{C} \\ \\ \text{CH}-\text{CH}_2 \\ \quad \\ \text{N}-\text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \end{array}$	Tyrosine (Tyr)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{CH}=\text{CH} \\ \text{CH}-\text{CH} \end{array} \text{C}=\text{OH}$
Tryptophan (Trp)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{CH} \\ \text{CH} \\ \text{NH} \\ \text{CH} \end{array}$	Histidine (His)	$-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{CH} \\ \text{NH} \\ \text{N} \\ \text{CH} \end{array}$
Serine (Ser)	-CH ₂ -OH	Lysine (Lys)	$-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{+}{\text{N}}\text{H}_3$
Threonine (Thr)	$-\text{CH} \begin{array}{l} \text{CH}_3 \\ \text{OH} \end{array}$	Arginine (Arg)	$-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{NH}_2 \\ \text{NH}_2^+ \end{array}$


الجدول 1-6 تصنيف البروتينات حسب الوظيفة

الموضع والوظيفة	مثال	نوع البروتين
حلمأة بعض الببتيدات نقل الالكترونات	Trypsin Cytochrome c	انزيمات
تحكم داخل الخلايا يرتبط Ca^{2+} تنظيم انقباض العضل	Calmodulin Tropomyosin	التنظيم
زالال البيض بروتين اللبن	Ovalbumin Casein	التخزين
ينقل O_2 في الدم ينقل الأحماض الدهنية في الدم	Hemoglobin Serum albumen	النقل
الخيوط الثابتة في الليفة العضلية الخيوط المتحركة في الليفة العضلية	Myosin Actin	الانقباض
تهاجم الاجسام الغريبة تجلط الدم - يمنع فقدان الدم	Antibodies Fibrinogen	الوقاية أو الدفاع
سم الكويرا - يمنع استقبال الناقلات العصبية	Bungarotoxin	السموم
ينظم أيض الجلوكوز يحفز نمو العظام	Insulin Growth hormone	الهرمونات
يفلف الخلايا والجدر الجلد، الريش، الاظافر الهيكل الخارجى للحشرات الحرير - خيوط العنكبوت	Glycoproteins α Keratin Sclerotin Fibroin	بروتينات ميكلية

Common to all
amino acids



A General structure of α -amino acids

<u>R group</u>	<u>Name of amino acid</u>
H—	Glycine
CH ₃ —	Alanine
HOCH ₂ —	Serine
 CH ₂ —	Phenylalanine

B Examples of side groups

الشكل 1-21 A- تركيب أحد الأحماض الأمينية ترمز R إلى مجموعة جانبية
B - 4 أمثلة للمجموعات الجانبية التي توجد في الأحماض الأمينية (راجع الجدول 1-5)

يعرف تسلسل الأحماض الأمينية الذي يميز جزئ البروتين بالتركيب الأولي primary . وفيه تتحد الأحماض الأمينية بواسطة روابط ببتيدية لتكون عدد ببتيد عن طريقة ازالة جزئ ماء. قد يتكون جزئ البروتين من واحد، 2 أو العديد من السلاسل الببتيدية التي قد ترتبط بروابط تساهمية أو بواسطة روابط أخرى أضعف (مكونا الشكل الرباعي للبروتين).

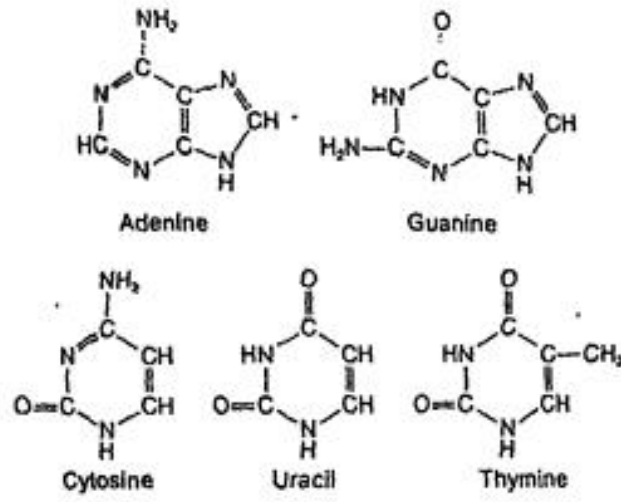
يحدد التركيب الأولي الشكل الذي يتخذه الجزئ في الأبعاد الثلاثية (الشكل الثلاثي) وهذه تعتمد على تركيب المجموعات الجانبية.

التركيب الثانوي وهو على شكل (1) حلزوني α -helix ويوجد في البروتينات الليفية fibrous مثل تلك التي تكون الشعر، الأظافر، المخالب، الصوف، القرون، والريش. (2) شكل صفائح مثنية pleated sheats ويوجد في الحرير silk الذي تنتج بودة فراشة الحرير.

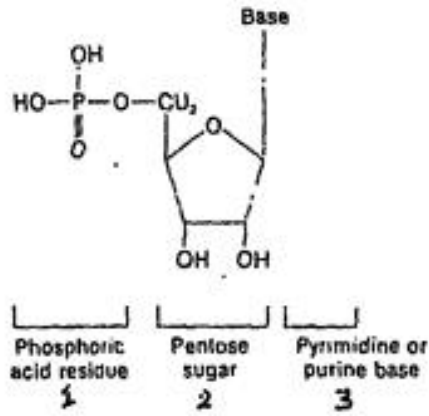
الأحماض النووية :

يحمل جزئ حمض دى أوكسى ريبونيوكليك deoxyribonucleic اختصارا DNA فى نظام القواعد المتتالية شفرة بالمعلومات التى تمر من كل خلية إلى الخلايا البنيوية ومن جيل إلى جيل. تتم ترجمة المعلومات داخل جزئ DNA عبر جزئ حمض ريبونيوكليك ribonucleic acid اختصارا RNA ومن ثم إلى تسلسل الأحماض الأمينية المكونة لجزئ البروتين .

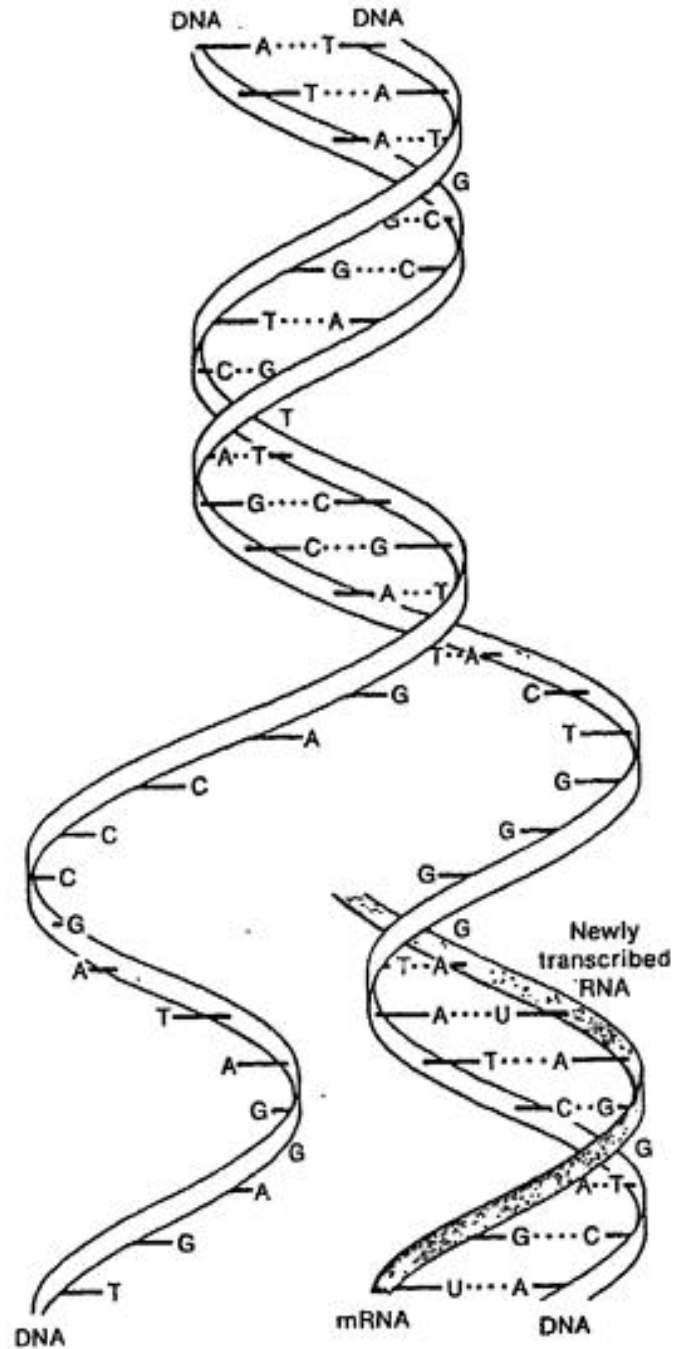
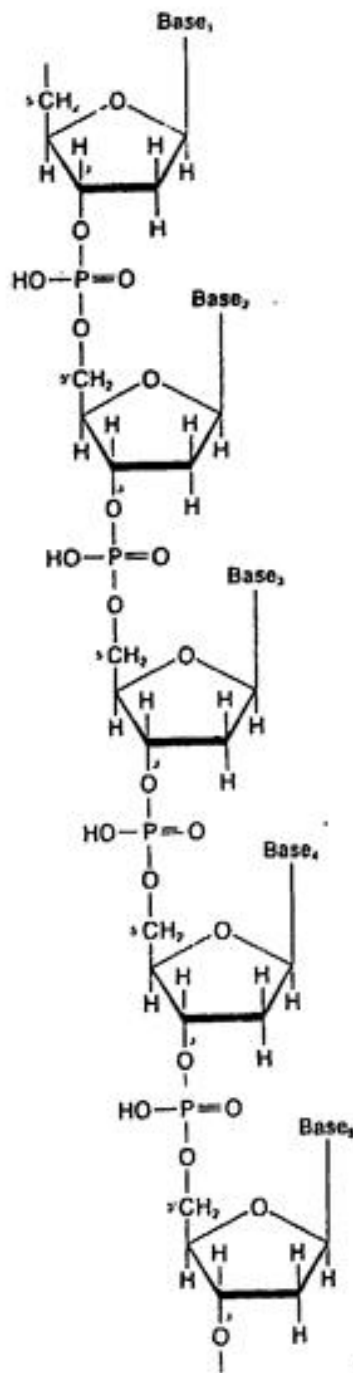
الأحماض النووية عبارة عن بوليمرات للنوكليوتيدات Nucleotides والتى تتكون كل منها من قاعدة من البريميدين pyrimidine أو البورين purine (الشكل 1-22) ، سكر خماسى ومجموعة فوسفات (الشكل 1-23). يوجد 5 نوكليوتيدات ، أدنين adenine ، ثيمين thymine ، جوانين guanine وسيستوسين cystosine وتوجد جميعها فى جزئ DNA . ويوجد يوراسيل uracil بدلا من ثيمين فى جزئ RNA . يتكون العمود الفقرى لجزئ DNA من السكر الخماسى ومجموعة الفوسفات (الشكل 1-24) ترتبط الفوسفات بين الموضع 3' لحلقة السكر الخماسى والموضع 5' لحلقة السكر الخماسى الذى يليه. تمتد القواعد للخارج وتسلسلها هو الذى يحدد المعلومات الجينية التى يحملها الجزئ. يلتف الجزئ من شكل حلزوني مكونا من خطين تربطهما روابط هيدروجينية بين الثيمين والأدينين وبين السيستوسين والجوانين كما هو موضح فى الشكل (1-25). إن أبعاد التركيب الجزئ لا تسمح بتكوين تسلسل آخر لذلك يعمل خطى DNA عند انفصالهما كقالب لتكوين الخط المقابل له. كذلك يعمل كقالب لتكوين خط RNA الرسول (mRNA) كما هو موضح بالشكل (1-25). بعد تكوينه على جزئ DNA يترك mRNA النواة ويذهب إلى الريبوسومات التى تقوم بقراءة المعلومات التى يحملها الجزئ ومن ثم تترجم إلى أحماض أمينية. تتكون الشفرة الجينية من 4 حروف (A, G C, T) تتحد فى كلمات تتكون كل منها من 3 أحرف .



الشكل 1-22 القواعد البورين والبيريميدين



الشكل 1-23 تركيب أحد الأحماض النووية
(1) مجموعة فوسفات (2) سكر خماسي (3) قاعدة بوريدن أو بيريميدين



الشكل 1-24 تركيب شريط واحد لـ DNA

الشكل 1-125 الاستنساخ : تكوين mRNA

1-3 الطاقة

يمكن النظر للحيوانات على أنها آلات: كما فى جميع الآلات أى حادثة مهما يكن عدم أهميتها يصحبها تحويل للطاقة من نوع إلى آخر. هذا حقيقى حتى حينما تكون اجزاء الآلة من الصغر مثل الجزئيات المتفاعلة.

يتم تزويد الحيوان بالطاقة عن طريق عمليتى الهضم والأيض، حيث يتم تحويل الطاقة الكيميائية الموجودة داخل جزئيات الطعام إلى صورة يستطيع الجسم الاستفادة منها. بالإضافة إلى الطاقة المستهلكة فى أنشطة مثل الحركة، انقباض العضلات ونقل المواد نقلا نشطا عن الأغشية البيولوجية، يحتاج الحيوان إلى الطاقة الكيميائية لتصنيع المواد المركبة التى تتكون منها العضيات والخلايا والأنسجة. لأن الحيوان يحتاج إلى صيانة مستديمة لذلك يجب أن يأخذ جزئيات الطعام باستمرار ليستمد منها الطاقة اللازمة لأداء وظائفه ولإصلاح مائلف. إذا فشل الحيوان فى أخذ الطعام فإنه يهلك.

كل التحويلات الكيميائية للطاقة التى تتم داخل الكائن الحى يطلق عليها مصطلح الأيض metabolism. تتم عمليات الأيض، داخل الخلايا، عبر مسارات metabolic pathways، يحتوى المسار على آلاف التفاعلات المختلفة. هذا ولاتحدث التفاعلات عشوائيا، لكن فى تسلسل منظم، حيث يتم تنطيعها بواسطة العديد من آليات التحكم الجينية والكيميائية. بالإضافة إلى انتظام الجزئيات والذرات داخل تراكيب معينة، فإن ما يحيز النظم الحية عن الغير حية هو الأيض الخولى Cellular metabolism.

عمليات الأيض الخولى عند الحيوانات نوعان :

1- استخلاص الطاقة الكيميائية من جزئيات الطعام ثم استخدام هذه الطاقة لتأدية الوظائف المختلفة.

2- تحويل جزيئات الطعام الكيميائيا إلى جزيئات صغيرة لتصنيع أنواعا أخرى من الجزيئات البيولوجية.

سنتناول فيما يلي الديناميكية الحرارية والنظريات الكيميائية التي تصاحب تحويل واستخدام الطاقة داخل الخلايا. لذلك سنتناول الآليات التي يتم بواسطتها استخلاص الطاقة من جزيئات الطعام والطريقة التي تصبح بها الطاقة متاحة للعمليات الفزيولوجية المختلفة التي تتطلب طاقة والتي سنتعرض لها في فصول هذا الكتاب المختلفة.

1-3-1 الطاقة : التعريف والنظريات :

يمكن أن نعرف الطاقة على أنها المقدرة على أداء عمل. هذا ويعرف العمل على أنه ناتج القوة في المسافة.

$$W = FD$$

$$W = \text{العمل} , F = \text{القوة} , D = \text{المسافة}.$$

مثلا حينما تقوم القوة برفع حمل يساوي وزنه 1kg إلى ارتفاع 1m يكون العمل الميكانيكي مساويا 1m.kg. بمجرد رفع الكتلة فانها تحتوى، نسبة إلى وجودها المرتفع، طاقة كامنة تساوي 1m.kg والتي يمكن أن تتحول إلى طاقة حركية kinetic energy إذا سمحنا للوزن بأن يهبط. هناك أيضا أنواع مختلفة للطاقة وتشمل الطاقة الميكانيكية الكامنة (مثل الزنبرك المشدود أو الوزن المرتفع)، طاقة كيميائية كامنة (مثل الجازولين، الجلوكوز)، طاقة ميكانيكية حركية (جسم واقم)، الطاقة الحرارية، (وهي عبارة عن طاقة حركية عند المستوى الجزئى).

الطاقة الكهربائية والطاقة الاشعاعية. سنتناول فيما يلي الطاقة الكامنة فى التركيب الجزئى للمواد وهى ما يعرف بالطاقة الكيميائية.

قبل أن نستعرض القانون الأول والثاني
للديناميكية الحرارية thermodynamics.

ينص القانون الأول على أن الطاقة في الكون لا يمكن أحداثها أو فقدانها.

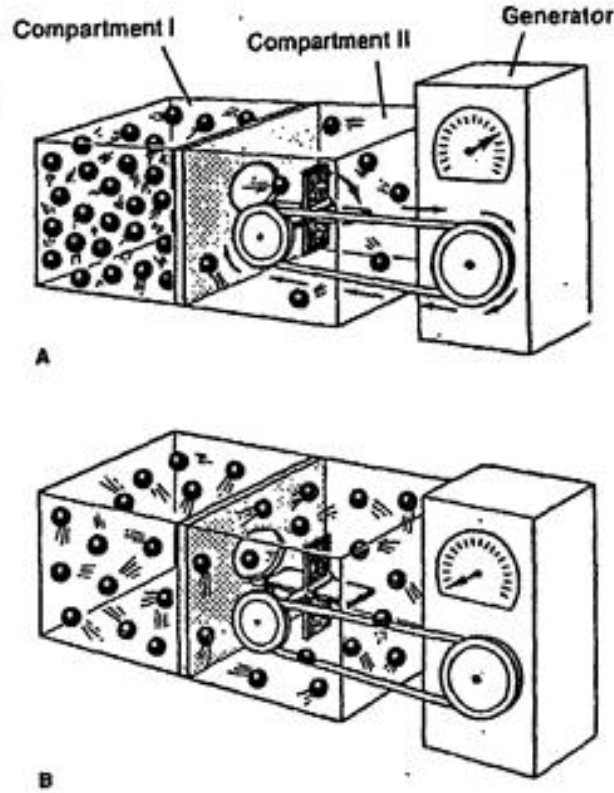
ينص القانون الثاني على أن كل الطاقة الموجودة في الكون ستتحول في
النهاية إلى حرارة ويصبح تنظيم المادة عشوائيا أى أنه داخل النظام المغلق
سوف تزداد الانتروبيا entropy تدريجيا وأن كمية الطاقة الصالحة لاداء عمل
نافع سوف تقل. يشير لفظ انتروبيا entropy إلى درجة العشوائية داخل النظام.

يحتوى النظام المرتب على طاقة نتيجة ترتيبية (عدم عشوائيته) لأنه حينما
يصبح غير مرتبا (أى عندما يزيد الانتروبيا) فإنه يؤدي عملاً. يتضح ذلك فى
الشكل (1-26A) الذى يوضح جزئيات غاز داخل نظام افتراضى مكون من
حجرتين تفتحان على بعضهما. فى البداية يكون الغاز مختصرا على الحجرة 1.
فى الحقيقة، هذه الحالة لا تنشأ ذاتيا بل يتم أحداثها عن طريق استهلاك طاقة
مثلا بواسطة مكبس. يكون الغاز، داخل الحجرة 1 فى حالة ترتيب. حينما يسمح
للغاز بالتسرب من الحجرة 1 إلى الحجرة II، يزداد انتروبيا النظام (أى يصبح
النظام أكثر عشوائية). يولد تحرك جزئيات الغاز من الحجرة 1 إلى الحجرة II
طاقة يمكن الاستفادة منها بتحويلها إلى عمل عن طريق وضع جهاز عند الفتحة
بين الحجرتين.

حينما يصبح النظام عشوائيا تماما (أى تصل الانتروبيا قيمة مقبولة) لا
يمكن الحصول على عمل اضافى بالرغم من أن جزئيات الغاز تبقى فى حركة
مستديمة (الشكل 1-26B).

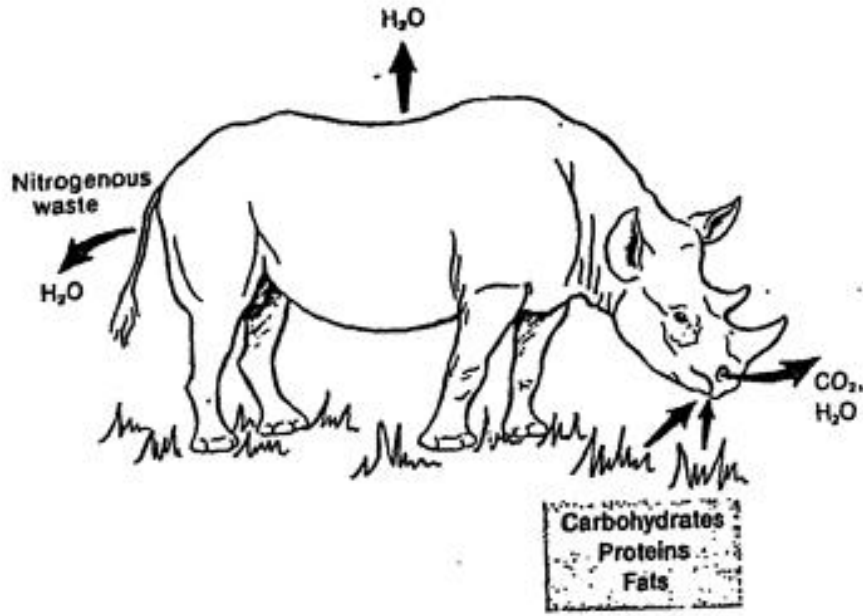
حينما ينمو الحيوان من البويضة إلى الحيوان الكامل فإن الترتيب يزداد،
لذلك أعتقد أن النظم الحية لا تحقق القانون الثاني للديناميكية الحرارية. ولكن

يجب أن نتذكر أن القانون يعنى النظم المغلقة والحيوان ليس بواحد منها. فالكائنات تحقق نتروبييا منخفضى جدا على حساب الطاقة التى تستمدتها من البيئة المحيطة.



الشكل 1-126 توضيح كيفية تحرير الطاقة عند الانتقال من حالة تكون فيها الانتروبييا منخفضة A إلى حالة تزداد فيها الانتروبييا B تستقل الطاقة المحررة فى أداء عمل (راجع النص)

بذلك فإن حيوانا يأكل، يهضم ويهدم العشب بكميات تسمح بالحفاظ على وزن ثابت فهو يزيد من انتروبييا المواد التى يتغذى عليها (الشكل 1-27) وحيث يتم تحويل الجزيئات المرتبة جدا داخل العشب إلى H_2O , CO_2 ومواد نيتروجينية صغيرة الحجم، محررة بذلك الطاقة المخزونة. فغاز CO_2 والماء H_2O يمثلان حالة أقل ترتيبا بالنسبة لجزيئات الطعام. والتكسير الأيضى للسليولوز يمثل حالة ازدياد فى الانتروبييا. فى ذات الوقت تستخدم خلايا الحيوان جزءا من الطاقة الكيميائية الموجودة داخل جزيئات الطعام، لمقابلة احتياجها من الطاقة. ونلاحظ هنا أن ذلك لا يتعارض مع انقانون الثانى الديناميكية الحرارية.



الشكل 1-127 تناول الطعام بواسطة الحيوان يزيد من انتروبييا جزيئات الطعام التي تتحول إلى جزيئات أصغر حجما وتحتوى على طاقة أقل - تستخدم بعض الطاقة المحررة بواسطة الحيوان لأداء الوظائف النشطة المختلفة

خلاصة القول إن انخفاض الانتروبييا بالنسبة للحيوان يحدث على حساب ازدياد الانتروبييا لجزيئات المواد المتناولة التي تنتجها النباتات الخضراء مستخدمة الطاقة الشمسية.

تعمل النظم الحية تحت ظروف ضغط ودرجة حرارة متوحدة نسبيا، لأنه لا يوجد سوى فروق بسيطة فى الضغط ودرجة الحرارة بين أجزاء الجسم المختلفة للكائن الحى. يشار للطاقة التي يستفاد منها فى أداء عمل بالطاقة الحرة وتنسب بالمعادلة التالية :

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

H هى الحرارة التي يتم توليدها أو امتصاصها بواسطة التفاعل (أيضا تسمى انثالبيسى). T درجة الحرارة القصوى S الانتروبييا (cal/mol.k).

يتضح من هذه المعادلة أن التفاعل الذي لا ينتج عنه اختلاف في الحرارة ($\Delta H=0$) يصاحبه انخفاض في الطاقة الحرة (أي أن ΔG تكون سالبة) إذا كان هناك ازدياد في الانتروبيا (أي ΔS تكون موجبة) والعكس صحيح. بما أن سير التفاعل يكون في اتجاه ازدياد الانتروبيا (القانون الثاني) فإن التفاعلات الكيميائية سوف تحدث ذاتيا إذا تسببت في ازدياد الانتروبيا (أي انخفاض الطاقة الحرة ، ΔG سالبة). أي أن انخفاض الطاقة الحرة هو القوة المحركة للتفاعلات الكيميائية وهو المسار الحتمي تجاه ازدياد الانتروبيا. هذا ويتطلب الهدم الحتمي للطاقة الكيميائية المفيدة إلى طاقة حرارية لا يستفاد منها، أن النظم الحية، يجب أن تحصل على طاقة جديدة من وقت لآخر لكي تحافظ على تركيبها ووظيفتها. في الحقيقة، أحد أهم الخواص المميزة التي تميز النظم الحية من المادة الغير حية هو المقدرة على الحصول على طاقة مفيدة من البيئة.

ماعدا بعض أنواع البكتريا والطحالب التي تحصل على الطاقة من أكسدة مواد غير عضوية والكائنات الدقيقة التي تتغذى عليها، فإن جميع الحياة على وجه الأرض تعتمد على الطاقة المشعة من الشمس. مصدر هذه الطاقة الكهرومغناطيسية (وتشمل الضوء المرئي) هو تحويل الطاقة النووية إلى طاقة إشعاعية. جزء بسيط جدا من هذه الطاقة يصل الأرض وجزء بسيط جدا منه يتم امتصاصه بواسطة النباتات الخضراء اثناء عملية التمثيل الضوئي. تستخدم هذه الطاقة لتصنيع جزئ الجلوكوز من H_2O , CO_2 . تعتمد كل الحيوانات على هذه الطاقة الموجودة داخل الجزئيات العضوية التي يتم تصنيعها بواسطة النباتات الخضراء.

تأخذ الحيوانات آكلة العشب herbivorous هذه المواد مباشرة من النباتات، بينما تأخذها آكلات اللحوم carnivorous عند مستوى ثان، ثالث أو رابع بتغذيتها على حيوانات أخرى.

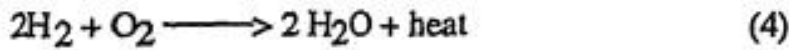
1-3-2 تحويل الطاقة الكيميائية بواسطة النقل المتزامن :

هناك العديد من أنواع التفاعلات الكيميائية، لكن يمكننا توضيح خواص معدل التفاعلات والطاقة بواسطة تفاعلات بين A, B لتعطي C, D

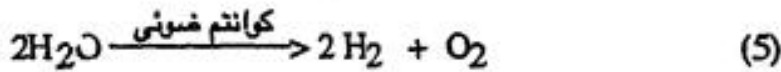


هذا التفاعل، كما تشير الأسهم، انعكاسي. نظريا كل التفاعلات الكيميائية انعكاسية، إذا لم يتم ازالة النواتج. ولكن تكون القابلة لأن يستمر التفاعل إلى الأمام، في بعض التفاعلات، كبيرة جداً بحيث يمكن اعتبارها غير انعكاسية. يميل التفاعل لأن يسير إلى الأمام، (أي تحتوى النواتج على طاقة حرة أقل من المواد المتفاعلة، أي أن ΔG تكون سالبة).

في هذه الحالة تحتوى المواد المتفاعلة على طاقة كامنة أكثر من النواتج ويقال عن التفاعل أنه مولد للحرارة exergonic أو exothermic مثال ذلك أكسدة الهيدروجين .



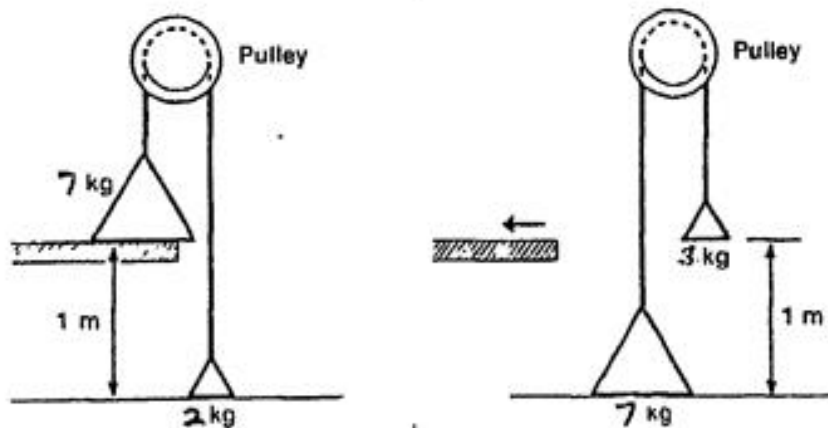
يتم عكس هذا التفاعل بواسطة الطاقة التي يتم اصطيادها بواسطة الكلوروفيل داخل النباتات الخضراء اثناء عملية التمثيل الضوئي.



هذا التفاعل الذي يتطلب طاقة هو مثال للتفاعل الممتص للحرارة endergonic أو endothermic بعض التفاعلات البيوكيميائية مولدة للحرارة والبعض الآخر ممتص للحرارة. لايمثل النوع الأول مشاكل تذكر من ناحية الطاقة لأنها تستمر بمفردها تحت الظروف الملائمة. لكن يحتاج النوع الثاني لأن

يزود بالطاقة. تتم هذه العملية داخل الخلايا عن طريق العمليات المتزاوجة
coupled reactions والتي يتم أثناءها نقل الطاقة من جزئ إلى آخر عن طريق
مادة وسيطة intermediate

يوضح الشكل (1-28) مثال شبيه بالتفاعلات المتزاوجة حيث يفقد جسم
يزن 7kg (على اليسار) طاقته الكامنة حينما يسقط من علو 1m. في هذه الحالة
يقوم برفع جسم يزن 2kg (على اليمين) مسافة 1m. لأن الجسمين موصولان
بواسطة حبل فوق بكرات pulleys فإن سقوط 7kg متزوج مع رفع 2kg. يتضح
أن الجسم الساقط يستطيع أن يرفع جسماً آخر فقط إذا كان يكبره وزناً. بالمثل
فإن التفاعل المواد للحرارة يستطيع أن يسير تفاعلاً ممتصاً للحرارة فقط إذا
حرر الأول طاقة أكثر مما يحتاجه التفاعل الثاني، نتيجة لذلك تفقد بعض الطاقة
في شكل حرارة وتكون درجة الكفاءة أقل من 100 بالمئة.

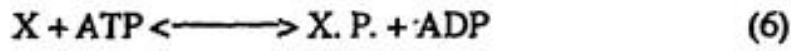


الشكل 1-28 نموذج آلي لتوضيح التفاعل المتقارن - سقوط الجسم الذي يزن 7 kg
يؤدي إلى رفع الجسم الآخر الذي يزن 2 kg

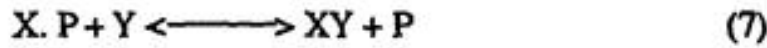
1-3-3 جزيء ATP

أكثر المواد الغنية بالطاقة شيوعاً هو أدنوسين ثلاثي الفوسفات adenosine
triphosphate اختصاراً ATP (الشكل 1-29) نوضح دور ATP في تسيير

التفاعلات التي تحتاج طاقة عن طريق التزاوج بهذا التفاعل بين مركبين X , Y

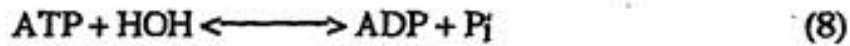


$$\Delta G^\circ = -3.0 \text{ k cal/ mol}$$



$$\Delta G^\circ = -2.3 \text{ k cal/ mol}$$

مجموع الطاقة التي يتم تحريرها بواسطة هذين التفاعلين (-5.3k cal) يساوى مجموع اختلافه الطاقة الحرة للتفاعلين الأساسيين



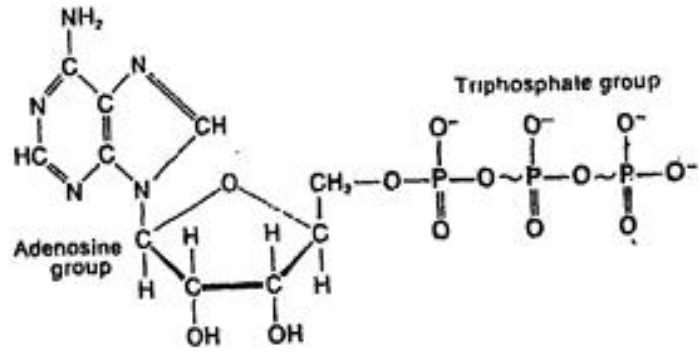
$$\Delta G^\circ = -7.3 \text{ k cal/ mol}$$



$$\Delta G^\circ = +2.0 \text{ k cal/ mol}$$

بذلك وبالرغم من أن ΔG° لتفاعل X, Y لها قيمة موجبة (+2.0 kcal) لكن لأن ΔG° حلمأة جزيء ATP أكبر وسالبة (-7.3 kcal) إذن يكون صافى ΔG° للتفاعل المتزاوج سالبا. أى أن التفاعل يولد الطاقة ويذل يسير للأمام.

توجد مركبات أخرى تحتوى على مجموعة فوسفات عالية الطاقة. فمثلا arginine phosphate و creatine phosphate يعملان كمخزن للطاقة للتصنيع ATP سريعا من ADP أثناء النشاط العضلى وتسميان phosphagens يوجد creatine phosphate عند الفقاريات فقط بينما يوجد arginine phosphate فى كل من الفقاريات واللافقاريات.



الشكل 1-29 تركيب جزئى ATP

1-3-4 معدلات التفاعل ودرجة الحرارة

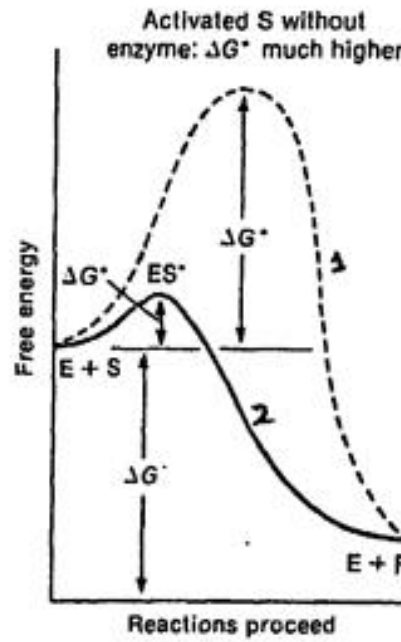
يعتمد معدل سير التفاعل على درجة الحرارة. ذلك ليس بمستغرب إذ أن درجة الحرارة تعبر عن تحرك الجزيئات. فكلما زادت درجة الحرارة ازداد معدل تحرك الجزيئات. بذلك يزداد معدل تصادم الجزيئات فى الوحدة الزمنية وبذا تزداد درجة التفاعل.

تسمى الطاقة المطلوبة لجعل 2 جزئى يتفاعلا حينما يصطدمان ببعضهما بطاقة التنشيط الحرة أو طاقة التنشيط activation energy. متطلبات التنشيط ضرورية للتفاعلات المولدة للحرارة كما للتفاعلات الماصة للحرارة. يوضح الشكل (1-30) العلاقة بين طاقة التنشيط وسير التفاعل، يجب أن تزود المواد أولا بطاقة تكفى لجعلها تتفاعل. بما أن التفاعل ينتج عنه طاقة حرة إذن فالطاقة المحتواة فى النواتج أقل من الطاقة المحتواة فى المواد المتفاعلة.

فى الصناعة، يمكن الاقلال من معدل التفاعل والطاقة (أى درجة الحرارة المطلوبة لتنشيط المواد المتفاعلة) عن طريق استخدام مواد محفزة catalysts. وهى مواد تساعد على سير التفاعل ولكن لا يتم استهلاكها ولا تتغير أثناء سير التفاعل .

يتم في الخلية الحية تحفيز التفاعلات بواسطة محفزات بيولوجية تعرف بالانزيمات enzymes. يوضح الشكل (1-30) تخفيض طاقة التنشيط بواسطة أحد الأنزيمات. ليس للأنزيم أى تأثير على الاختلاف العكسى للطاقة الحرة وبذلك درجة الأتزان equilibrium point لكنه يزيد المعدل فقط.

ساعد وجود الانزيمات فى اتمام التفاعلات، التى كان مقدرا لها أن تأخذ وقتاً طويلاً، وذلك عند درجة حرارة يحتملها الكائن الحى. ميزة هامة أخرى للمواد المحفزة هو أنها تساعد على تنظيم معدل سريان التفاعل. مثال H_2 والذي ينفجر عند اكسدته فى غياب البلاطين ولكن عند اضافة البلاطين فهو ينظم معدل أكسدة H_2 بواسطة O_2 . وبالمثل يتم تنظيم معظم التفاعلات البيولوجية بواسطة مقدار أو نشاط (أى الكفاءة التحفيزية) لبعض الأنزيمات.



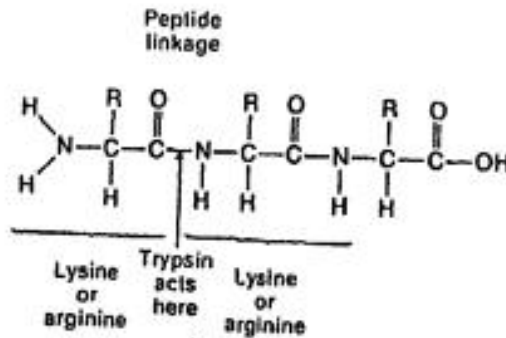
الشكل 1-30 طاقة التنشيط (1) فى غياب الانزيم (2) فى وجود الانزيم

1-4 الانزيمات

الانزيمات جزئيات بروتينية، يقاس نشاط الانزيم أو مقدرته التحفيزية بواسطة إجمالي حركته turnover number وهي عدد جزئيات المادة التي تتفاعل مع جزئ واحد من الانزيم في الثانية، لتعطي النواتج. تحتاج معظم الانزيمات إلى وجود مساعد cofactor يكون عبارة عن ذرة حديد أو جزئ صغير يتحد مع جزئ البروتين الرئيسي مكونا مركب الانزيم النشط، وبالعكس تحتاج بعض الانزيمات إلى ازالة جزء منها لتصبح نشطة.

1-4-1 خاصية الانزيم :

يحفز كل أنزيم ، إلى درجة ما ، بعض أنواع التفاعلات دون غيرها. تعمل بعض الانزيمات على أنواع معينة من الروابط ولذلك قد تعمل على مواد مختلفة تتفق في أنها تمتلك تلك الرابطة المعينة. مثلا التفاعل الذي يتم تحفيزه بواسطة انزيمات هدم البروتينات هو حلمأة الروابط الببتيدية . يقوم تريپسين trypsin بحلمأة أى ببتيد تكون فيه المجموعة carbonyl جزءاً من عنصر arginine أو lysine بغض النظر عن موقعها داخل السلسلة الببتيدية (الشكل 1-31).



الشكل 1-31 حلمأة الرابطة C-N بواسطة trypsin بين 2 ليسين أو 2 أرجنين أو بين ليسين وأرجنين

1-4-2 النشاط التحفيزي:

خاصية الانزيم ناتجة من أن المواد المتفاعلة تناسب "fit" مع جزء معين من سطح الانزيم يعرف بالموضع النشط active site. يعتقد أن الموضع النشط يتكون من المجموعات الجانبية لبعض الأحماض الأمينية التي تقترب من بعضها في التركيب الثلاثي للانزيم. ترتبط هذه المجموعات الجانبية مع جزيء المادة المتفاعلة بواسطة روابط كهروستاتية، روابط هيدروجينية وروابط فاندروال wander waal's. لمعظم الأحماض الأمينية الموجودة عند الموضع النشط مجموعات جانبية قابلة للتأين، قد تساعد في ربط المواد المتفاعلة والمساعدة وربما تساعد في سير التفاعل نفسه.

تستند عملية التحفيز بواسطة الانزيمات على آلية التفاعلات العضوية. لقد ذكر لينينجر (1977) Lehringer 4 عوامل رئيسية يعتقد في أنها تساهم في التحفيز الكبير لمعدل التفاعلات بواسطة الانزيمات.

1- قد تحمل بعض الانزيمات المواد المتفاعلة، بحيث تضعها في الاتجاه المناسب الذي يسمح للمجموعات المتفاعلة أن تكون قريبة من بعضها مما يزيد احتمال تفاعلها.

2- قد يتفاعل الانزيم مع المواد مكوناً وسيطاً غير مستقر الذي يدخل بسهولة في تفاعل ثان مكوناً النواتج.

3- قد تعمل المجموعات الجانبية عند الموضع النشط كمانحات أو مستقبلات بروتون فتحدث بذلك التفاعلات الحمضية أو القاعدية.

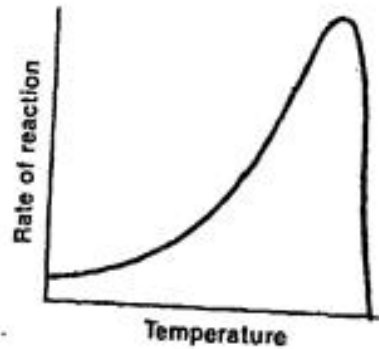
4- قد يحدث ارتباط الانزيم مع المادة المتفاعلة «شد» داخلي في الرابطة «المعينة» فيزيد بذلك احتمال كسرها. في كل الحالات يزيد تكوين مركب

الانزيم - المادة enzyme substrate complex اختصارا ES من احتمال التفاعل.

عند انتهاء التفاعل ينفصل الانزيم تاريخا النواتج. ويصبح الانزيم حرا ليرتبط مع جزيء آخر من المادة المتفاعلة. بما أن ES يستمر لزمان محدد فيمكن أن يتحول كل الانزيم إلى ES إذا كان تركيز المادة المتفاعلة عالى بالنسبة لتركيز الانزيم.

1-4-3 درجة الحرارة ومعدل التفاعل

أى ارتفاع فى درجة الحرارة فوق الطبيعى يؤدي إلى أن يفقد الانزيم تركيبية الثلاثى وبالتالي يفقد وظيفته. لهذا السبب تعطى التفاعلات المحفزة انزيميا عند رسم معدل التفاعل مع درجة الحرارة بيانا كما هو موضح فى الشكل (1-32). عند ارتفاع درجة الحرارة يحدث ارتفاع فى معدل التفاعل نتيجة لزيادة الطاقة الحركية لجزيئات المواد المتفاعلة. حينما ترتفع درجة الحرارة أكثر من ذلك يزداد تعطيل الانزيم نتيجة لتغيير تركيبه الثلاثى عندما تضعف الروابط الهيدروجينية وغيرها.



الشكل 1-32 أختلاف معدل التفاعل المحفز انزيميا مع اختلاف درجة الحرارة

الجدول 1-7 الطاقة الحرة الناتجة عند حلمأة

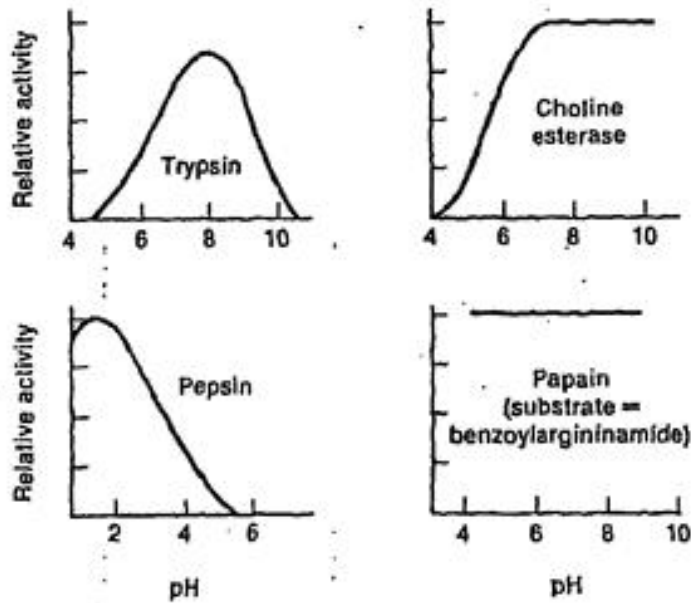
بعض المركبات التي تحتوى على الفوسفات

المادة	$\Delta G^*/kcal$	
فوسفو كرياتين	-10.3	Phosphocreatine
أستيل فوسفات	-10.1	Acety phosphate
فوسفو أرجنين	-7.7	Phosphoarginine
ATP	-7.3	ATP
جلوكوز -1- فوسفات	-5.0	Glucose-1- phosphate
فركتوز -6- فوسفات	-3.8	Fructose-6-phosphate
جلوكوز -6- فوسفات	-3.3	Glucose -6-phosphate
جلسرول -1- فوسفات	-2.3	Glycerol-6-phosphate

عند درجة حرارة معينة (درجة الحرارة المثلى) optimum temperature يساوى معدل تحطيم الانزيم بواسطة الحرارة الزيادة فى التفاعل بين الانزيم والمواد ويلغى الاثران الناتجان عن ازدياد درجة الحرارة بعضهما. عند درجة الحرارة تلك يصل معدل التفاعل اقصاه. ثم عند ازدياد درجة الحرارة عن ذلك، يزداد تحطيم الانزيم وينخفض معدل التفاعل سريعاً. إن حساسية الانزيمات والبروتينات الأخرى لدرجة الحرارة تفسر ما لدرجة الحرارة المرتفعة من تأثير قاتل على الحيوانات.

1-44 حساسية الانزيم لدرجة الحمضية

عادة ما تساهم الروابط الكهروستاتية لتكوين ES بما أن H^+ , OH^- يمكن أن يعمل كأيونين مناوئين للمواقع الكهروستاتية فيمكن أن تغيران من معدل التفاعل. لذلك ليس بمستغرب إذا أثر pH الوسط على فعالية الانزيم (الشكل 1-33) بحيث يكون لكل انزيم pH مثالية يعمل عندها.

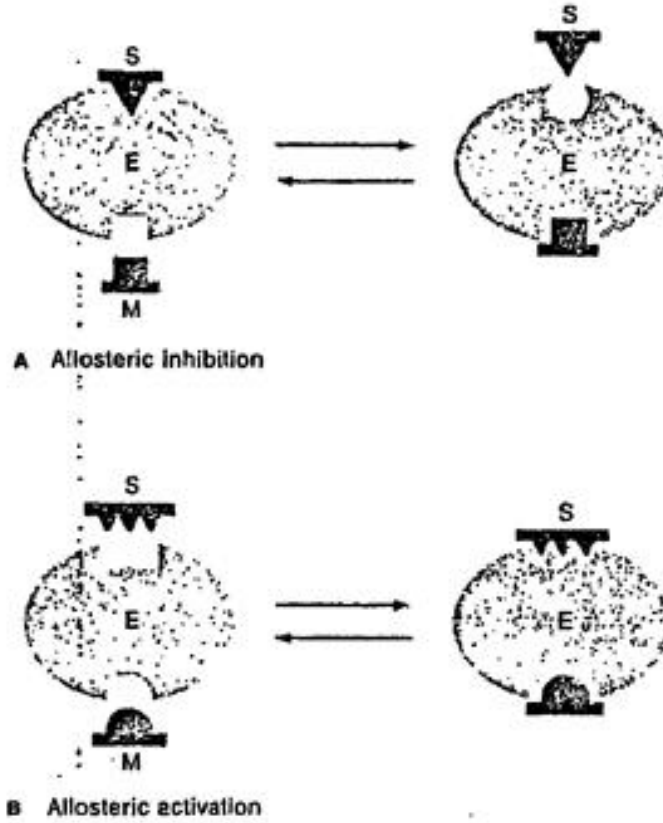


الشكل 1-33 تأثير pH على نشاط الانزيمات

1-45 تعديل نشاط الانزيم:

يخضع نشاط بعض الانزيمات للتنظيم بواسطة بعض المواد المنظمة أو المعدلة modulators، والتي تتفاعل مع موضع على جزيء الاتزان سم يختلف عن الموضوع النشط، يعرف بالموضع الألوستيري allosteric site وحينما ترتبط به المادة المعدلة يحدث تغيرا في التركيب الثلاثي للانزيم هذا يغير من شكل الموضوع النشط (الشكل 1-34) وبذلك يقلل أو يزيد من قابلية الانزيم للمواد

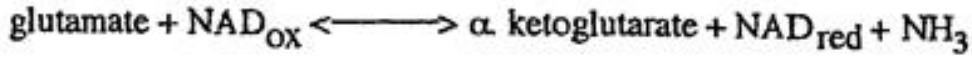
المتفاعلة. تعمل الانزيمات التي تخضع لمثل هذا التعديل عند مواقع هامة في المسارات الأيضية حيث يلعب تعديل نشاطها دوراً هاماً في التحكم في تلك المسارات.



الشكل 1-34 تأثير الالوستيري على نشاط الانزيم عن طريق تغيير شكل الموقع النشط (A) في حالة التنشيط (B) في حالة التثبيط

مساعداات الانزيمات :

كما ذكرنا سابقاً، تحتاج بعض الانزيمات إلى مساهمة جزيئات صغيرة تعرف بالمساعداات cofactors . أحد مجموعات المساعداات عبارة عن جزيئات عضوية تسمى coenzymes والتي تقوم بتنشيط الجزء البروتيني لقبولها لذرات الهيدروجين أو البروتونات من ES . مثلاً يتطلب الانزيم جلوتاميت glutamate مساعد nicotinamide adenine dinucleotide اختصاراً NAD لازالة ذرات H من جلوتاميت

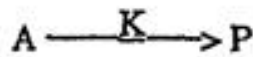


هذا وتحتوى العديد من المساعدات على الفيتامينات كجزء منها. بما أن الجزء البروتينى من الانزيم لا يستطيع العمل بدون المساعد فليس بمستغرب أن الفقر ببعض الفيتامينات يتسبب فى العديد من التأثيرات الباثولوجية. وتحتاج انزيمات أخرى إلى بعض الأيونات المعدنية لأداء وظيفتها (موضحة بالجدول 1-8). لأيون الكالسيوم أهمية خاصة لأنه يختلف عن الأيونات الأخرى الهامة فزيولوجيا، مثل Cl^- , K^+ , Na^{2+} , Mg^{2+} وهى موجودة بكميات غير محدودة، فى أنه يوجد داخل الخلايا بكميات منخفضة جدا، أقل من 10^{-6}M .

يتم تنظيم أيون Ca^{2+} داخل الخلية بواسطة غشاء الخلية وكذلك بواسطة الميتوكوندريا. بهذه الطريقة تستطيع الخلية التحكم فى نشاط الانزيمات المرتبطة بأيون Ca^{2+} . تشمل الأنشطة التى يتم تنظيمها بواسطة تركيز أيون Ca^{2+} انقباض العضلات، إفراز الناقلات العصبية والهرمونات، نشاط الاهداب، تكوين الانبيبات الدقيقة والحركة الأميبية.

1-4-6 الطاقة الحركية للانزيمات :

يعتمد معدل سير التفاعل على تركيز المواد، النواتج، والانزيمات. للتبسيط دعنا نتخيل أن النواتج تتم ازلتها وقتيا. فى هذه الحالة، يتحدد معدل التفاعل بتركيز المواد المتفاعلة أو الأنزيم . لنفترض كذلك أن الأنزيم موجود بكمية فائضة، بحيث أن تركيز المادة A يحدد معدل تحويلها إلى النواتج P



يمكن التعبير عن معدل التحويل بواسطة

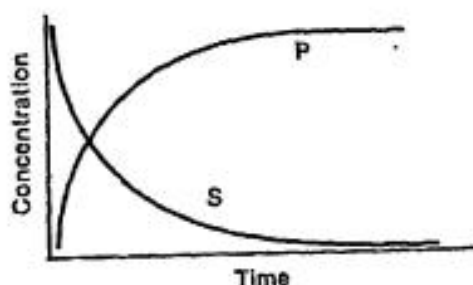
$$\frac{-d[A]}{dt} = K[A]$$

الجدول 1-8 بعض الانزيمات ومعدلات الانزيمات
التي تحتاج أو تحتوي على أيونات معدنية مساعدة

الانزيم	الايون
Alcohol dehydrogenase	Zn^{2+}
Carbonic anhydrase	Zn^{2+}
Troponin	Ca^{2+}
Phosphodiesterase	Ca^{2+}
Phosphohydrolases	Mg^{2+}
Phosphtraserases	Mg^{2+}
Arginase	Mn^{2+}
Phosphotransfe kases	Mn^{2+}
Cytochromes	Fe^{2+} or Fe^{3+}
Peroxidases	Fe^{2+} or Fe^{3+}
Tyrosinase	Cu^{2+}
Cytochrome oxidase	Cu^{2+}
Pyruvate phosphorinase	$K^{+} + Mg^{2+}$
Plasma membrane ATP ase	$Na^{+} + K^{+} & Mg^{2+}$

حيث A هو تركيز المادة الوقتي، K ثابت المعدل rate constant للتفاعل
و $-d[A]/dt$ هو معدل تحويل A إلى P.

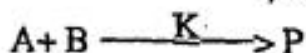
في الشكل (1-35) تم رسم اختفاء A وظهور P كدالة من الزمن. لاحظ أنه
مع انخفاض [A] أسياً تزداد [P] أسياً. تظهر الدالة الأسية دائماً عندما يكون
معدل التغير في كمية ما (أي $d[A]/dt$) متناسب مع القيمة الوقتية لتلك الكمية
(أي [A]).



الشكل 1-35 تغيير تركيز المواد المتفاعلة (S) والناتج (P) أثناء سير التفاعل $S \rightarrow P$

يقال عن الطاقة الحركية لمثل هذا التفاعل أنه من الدرجة الأولى first order (الشكل 1-36B) يقاس ثابت المعدل للتفاعل من الدرجة الأولى بواسطة S^{-1} . يمكن أن يعكس ثابت المعدل ليُعطي ثابت الزمن الذي يقاس بواسطة S^{-1} .
بذلك للتفاعل من الدرجة الأولى، الذي له ثابت معدل $10/S$ ، ثابت وقت $1/10 S$.

بالنسبة لتفاعل بين مادتين A, B في وجود الإنزيم

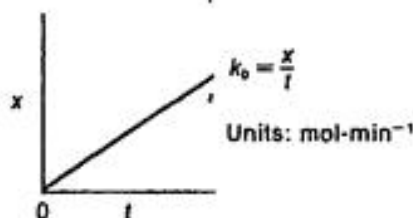


يتناسب معدل اختفاء A مع الناتج [A] [B]

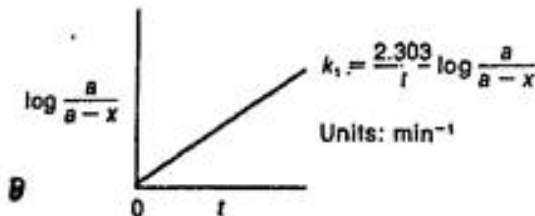
$$\frac{-d[A]}{dt} = K [A]$$

يستمر هذا التفاعل بطاقة حركية من الدرجة الثانية second - order

جدير بالذكر أن درجة التفاعل لا يتم تحديدها بواسطة عدد المواد المتفاعلة ولكن بواسطة المواد الموجودة في تراكيز تحدد المعدل rate-limiting بذلك إذا كانت B موجودة بوفرة كثيرة يصبح التفاعل $A + B \rightarrow P$ من الدرجة الأولى إذ يتم تحديد المعدل بواسطة مادة واحدة هي A. لا يعتمد معدل التفاعل على تركيز المواد إذا كان الانزيم موجودا في تركيز محدود وكل جزئيات الانزيم مرتبطة بالمواد (أي أن الانزيم مشبع) يسير مثل هذا التفاعل وفق الطاقة الحركية ودرجة -الصفـر zero-order (الشكل 1-36A).



A Zero order



الشكل 1-36 A تفاعل درجة-الصفـر و B تفاعل درجة - الأولى ترمز X إلى كمية المادة (S) التي تتفاعل خلال الزمن t وترمز كذلك إلى المادة عند A في الزمن - نلاحظ أن الرسم B هو شبه لوغاريتمي لذلك يمثل الخط المستقيم علاقة أسية زمنية.

التركيز المنخفض للمادة يكون التعادل من الدرجة الأولى (أي $V_0 \propto [S]$). عند التركيز العالي للمادة يصبح التفاعل درجة - صفر لان كل الانزيم مشبع بالمادة وتركيز الانزيم وليس المادة يحدد V_0 (الشكل 1-37). في الخلية الحية، نجد كل درجات التفاعل وكذلك خليط من تلك الدرجات.

1-4-7 قابلية الانزيم للمادة

إن أقصى معدل لأي تفاعل V_{max} يحدث حينما تكون كل جزئيات الانزيم قد تشبعت بالمادة. أي حينما يكون S موجودة بكثرة ويصبح E هو الذي يحدد معدل التفاعل (الشكل 1-37).

لكل تفاعل انزيمي V_{max} خاص به يميزه عن غيره. بالرغم من أن كل الانزيمات من الممكن أن تصبح مشبعة، إلا أنها تظهر اختلافات في التركيز S الذي يمكن أن يحدث عنده التشبع السبب في ذلك أن الانزيمات تختلف في قابليتها تجاه المواد enzyme-substrate affinity كلما زادت قابلية الانزيم والمادة إلى تكوين مركب ES كلما ارتفعت نسبة الانزيم الكلى - E_t المرتبط كمركب ES عند أي تركيز للمواد S . بالعكس كلما قلت قابلية الانزيم كلما انخفض تركيز S الذي يحدث التشبع. هناك علاقة حميمة بين قابلية S إلى E وبين الطاقة الحركية للتفاعل.



تم اقتراح نظرية فعالية وطاقة الانزيمات بواسطة ميكلس L-Michaelis ومنتن M.L.Menten عام (1913) ثم أضيف إليها بواسطة بيرجس Briggs وهالدين. Haldane معادلة Michaelis-Menten.

$$V_0 = \frac{V_{max} [S]}{K_M + [S]}$$

حيث V_0 معدل التفاعل المبدئي عند تركيز مادة $[S]$

V_{max} معدل التفاعل مع المزيد من المادة

K_M ثابت michaelis-menten

لنأخذ الحالة الخاصة حينما تساوى $V_0 = 1/2 V_{max}$ إذا نحصل على

$$\frac{V_{max}}{2} = \frac{V_{max} [S]}{K_m + [S]}$$

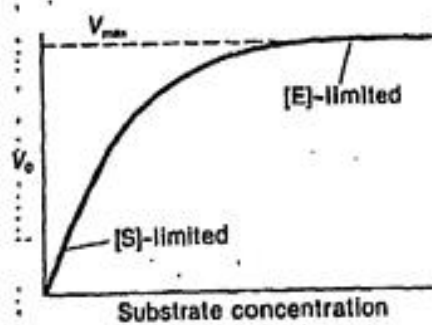
عندما نقسم على V_{max}

$$\frac{1}{2} = \frac{[S]}{K_m + [S]}$$

ثم نغير التنظيم لنحصل على

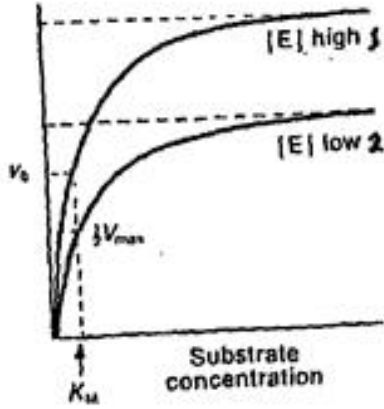
$$K_m + [S] = 2 [S]$$

$$K_m = [S]$$



الشكل 1-37 ازدياد معدل التفاعل V_0 مع ازدياد تركيز المادة (S) إلى أن يصل درجة قصوى V_{max} عندها تصبح تركيز الانزيم (E) هو الذي يحكم معدل التفاعل

إذن K_m تساوى تركيز المادة الذي يكون عنده معدل التفاعل مساويا لنصف المعدل عند درجة التشبع. بالنسبة لأنزيم معين والمادة التي يعمل عليها فهو يساوى تركيز المادة الذي يكون عنده معدل التفاعل الابتدائي مساويا $1/2 V_{max}$ يمكننا أن نقول أن K_m تمثل تركيز المادة التي يكون عندها نصف الانزيم متحد مع المادة أى $[Et]/[ES] = 2$ هذا ولا تعتمد K_m على تركيز الأنزيم بل على قابليته للمادة، يوضح الشكل (1-38) K_m لأحد الانزيمات عند تركيزين مختلفين.



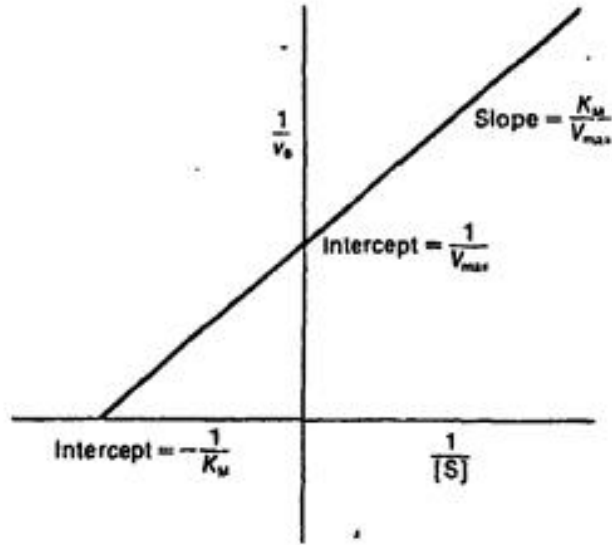
الشكل 1-38 أو ثابت Michaelis - menten K_m وهو يساوي تركيز المادة عند V_0 يساوي $1/2 V_{max}$ (١) تركيز عالي للإنزيم (٢) تركيز منخفض

كما يتضح من الشكل (1-38) فإن الرسم يكون hyperbolic ولا يمكن رسمه إلا بواسطة العديد من القراءات. لكن يمكننا رسمه بطريقة أخرى من نقاط بسيطة مستعملين القيمة التبادلية Lineweaver-Burk form

$$\frac{1}{V_0} = \frac{K_m}{V_{max}} + \frac{1}{[S]} + \frac{1}{V_{max}}$$

وينتج عنه خطا مستقيم بميل K_m / V_{max} ويقاطع المحور $1/V_0$ عند $1/V_{max}$ والمحور $1/[S]$ عند $1/K_m$ (الشكل 1-39).

جدير بالذكر أن معادلة M-M لا تقتصر على التفاعلات بينا الإنزيمات والمواد، لكن يمكن تطبيقها على أي نظام يظهر طاقة تشبع كما موضح بالشكل (1-37).



شكل 1-39 رسم line weaver-burk plot

يقطع الرسم المحور السيني عنده $-1/k_M$ $-1/[S]$

والمحور الصادي عند $1/V_{max}$ (راجع النص)

1-48 تثبيط الأنزيمات

تقوم بعض الجزئيات بتثبيط عمل الانزيمات. يحدث التثبيط في الخلايا الحية كوسيلة للتحكم في التفاعلات الانزيمية. يمكن أن يبطل عمل الانزيم بواسطة مواد تكون روابط تساهمية مستقرة مع مجموعات موجودة على الموضع النشط وبذلك تحول دون تكون ES. يكون هذا النوع من التثبيط غير قابل للانعكاس irreversible. لكن يوجد نوعان من التثبيط القابل للانعكاس reversible، (1) تنافسي competitive، يمكن عكسه بزيادة تركيز المواد المتفاعلة و (2) غير تنافسي noncompetitive لا يمكن عكسه بهذه الطريقة. يعمل النوع المنافس مباشرة على الموضع النشط وهو يشبه المواد المتفاعلة في تركيبه الكيميائي، وهو ينافس مع المادة على الموضع النشط بذلك فإن ازدياد تركيز أحدهما يقلل فرصة ارتباط الآخر.

يمكن تمييز المثبط المنافس من الغير منافس فى رسم lineweaver Burk (الشكل 1-40) حيث يزيد المثبط المنافس من ميل الخط أى يقلل من معدل التفاعل (الشكل 1-40A) . لكن يبقى التقاطع عند المحور $1/V_0$ كما هو أى عند $1/[S] = 0$.

يحدد التقاطع مع محور $1/[S]$ قيمة K_m . يلاحظ أن هذه القيمة تزداد مع ازدياد تركيز المثبط $[I]$. كلما قل ثابت التفكك K_i للمركب EI كلما احتجنا إلى تركيز أكبر من S ليزيح المثبط عن الموضع النشط .

أيضا تحدث المثبطات الغير تنافسية ازدياد فى ميل الخط Lineweaver-Burk (الشكل 1-40A) لكن يصاحب هذا انخفاض فى معدل التفاعل عند تركيز المواد غير المحدود أى ازدياد القيمة التى يتقاطع فيها الرسم مع $1/V_0$. ينتج هذا عن فشل المادة فى ازاحة المثبط غير التنافسى من الموضع الألوستيرى. كما أن تقاطع الخطوط عند نفس النقطة على المحور $1/[S]$ يدل على أنه لا يوجد تغيير فى قيمة K_m . هذا ويساوى تأثير المثبط الغير تنافسى تخفيض الانزيم ليس بمستقرب أن K_m لا تتغير إذا لا تعتمد K_m على تركيز الانزيم كما ذكرنا سابقا.

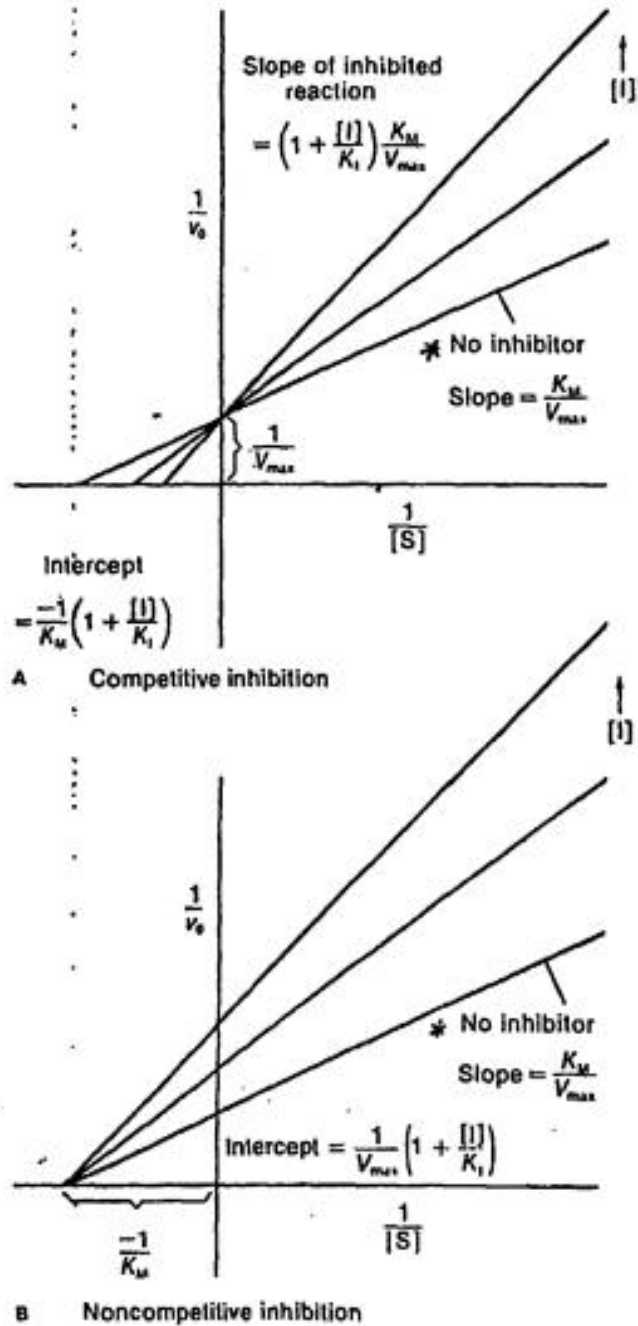
5-1 آليات التنظيم الايضية :

بدون تنظيم معدلات التفاعلات فإن الأيض الخلوى يكون غير متكامل وغير موحد. وستكون الظواهر الطبيعية عند الحيوان مثل النمو والتميز والصيانة مستحيلة، بغض النظر عن الاستجابات التعويضية للألة البيولوجية للاجهاد الذى يفرض من الخارج.

يوجد 3 أنواع رئيسية من التحكم الأيضى

- 1- التحكم الجينى على تصنيع الأنزيم.
- 2- التغذية المرتجعة السالبة
- 3- التحكم فى نشاط الانزيم.

سنتناول فيما يلي كل من هذه الخطوات بشئ من التوضيح:



شكل 1-40 line weaver-burk plot A تشييط تنافسي B تشييط غير تنافسي

مقارنة بالتفاعل الغير مشبب * راجع النص

1 - التحكم الجيني

تمثل عدد جزئيات الانزيم الموجودة داخل الخلية دالة من معدل التصنيع ومن معدل تحطيم جزئيات الانزيم.

يؤدي ازدياد درجة حرارة الانزيم إلى فقدان وظيفة الانزيم كذلك يتم تحطيم الانزيمات بواسطة الانزيمات التي تهدم البروتينات proteolytic en. يتم تنظيم معدل تصنيع الأنزيم بواسطة آليات جينية. هذا يسمح بتصنيع الانزيم بعد تعرض الخلايا لجزئيات المواد المتفاعلة أو أي جزئيات شبيهة.

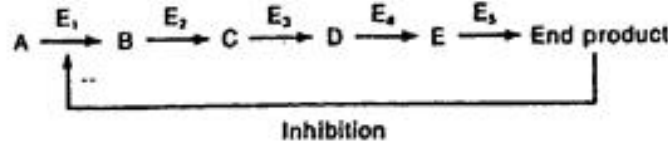
هذا يمثل نوع من الاقتصاد في تصنيع الانزيم عند الطلب. أحيانا تتحكم النواتج النهائية في تصنيع الانزيم. إذا بدأت النواتج تتجمع (أي سبب كأن لا تستخدم بواسطة الخلية يتم تعطيل المسار التصنيعي برمته عن طريق انخفاض تصنيع الانزيم المنظم.

لنظم التنظيم الجينية أهمية عظمى أثناء تطور الكائن. فكل خلية جسدية للحيوان تحتوي على نفس المعلومات مشفرة في جزيء DNA. لكن تحتوي الانسجة المختلفة على كميات مختلفة من الانزيمات المشفرة جينيا. أتضح أن بعض الجينات في النسيج تعمل بينما البعض الآخر لا يعمل. قد يحدث هذا الوضع نتيجة لحدث الانزيمات أو قهرها - كاستجابة لاختلافات في البيئة الكيميائية المحلية للخلايا والأنسجة المختلفة للكائن الحي في طور التحور.

2- التغذية المرتجعة السالبة:

لبعض المسارات الأيضية آليات مضمنة بداخلها للتحكم المباشر (أي ليس جينيا) (الشكل 1-41) حيث يعمل الانزيم الأول كمنظم لأن نشاطه يخضع للتعديل بواسطة النواتج النهائية. وعادة ما يكون التحكم في شكل تثبيط. هذا التثبيط

بواسطة الناتج النهائي يمنع تراكم النواتج لأنه يخفض من معدل المسار بكامله. يحدث التفاعل بين جزئ الناتج النهائي والأنزيم على موضع بخلاف الموضع النشط. أى عن طريق آلية ألوستريك.



شكل 1-41 تثبيط ألوستيري لأحد الأنزيمات بواسطة الناتج النهائي (راجع النص)

3- التحكم في نشاط الأنزيم

أتاح احتياج بعض الأنزيمات، إلى عوامل مساعدة مثل الأيونات، للخلايا وسيلة أخرى لتنظيم معدل سير التفاعل. يعتمد تركيز بعض الأيونات داخل الخلية على الانتشار والنقل النشط عبر غشاء الخلية. بتنظيم مستوى تركيز المساعد (أى الأيون) تستطيع الخلية التحكم في نشاط الأنزيم. وأحد من أهم العوامل المساعدة هو تركيز أيون Ca^{2+} الذى يلعب دوراً هاماً فى العديد من الوظائف البيوكيميائية للخلية. دور Ca^{2+} كرسول ثان ومنظم داخل الخلية ناتج من التركيز المنخفض جداً لأيون Ca^{2+} داخل السيتوبلازم (أقل من $10^{-6}M$). لذلك أى تغيير ولو كان ضئيلاً جداً فى اندفاع Ca^{2+} إلى داخل الخلية يمكن أن ينتج عنه فرق كبير فى نسبة Ca^{2+} داخل الخلية هذا وقد يحدث أيون Ca^{2+} تأثيره على الأنزيمات عن طريق الارتباط الألوستيري.

1-5-1 إنتاج ATP أيضاً

لتوضيح ذلك نحتاج إلى تشبيه الحيوان ، مرة أخرى، بالآلة. إذا قارنا استخدام الحيوان للطاقة باستخدام سيارة للطاقة لوجدنا أن الاثنين يحتاجان للتزويد بالوقود من جين إلى آخر. لكن استخدامها للطاقة يختلف على الأقل في

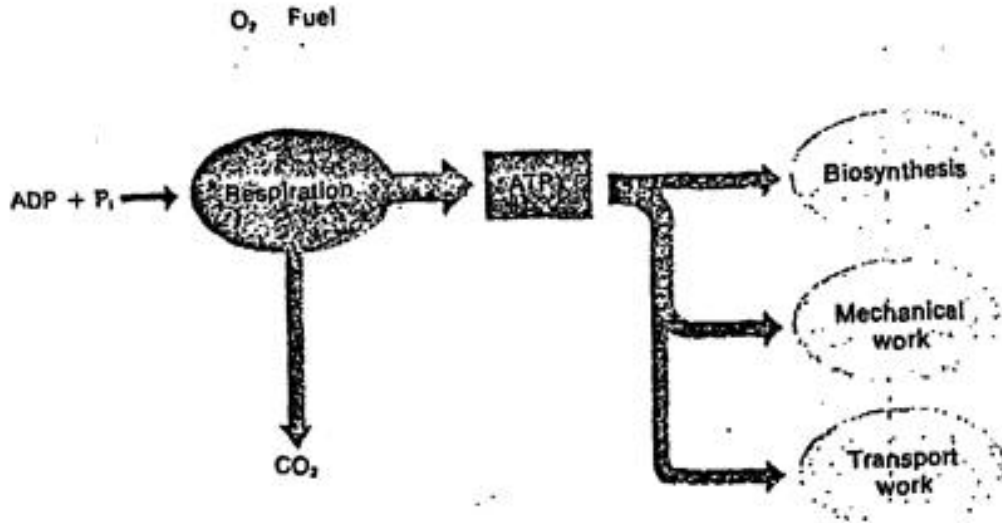
نقطة جوهرية واحدة. يتم داخل السيارة أكسدة جزيئات البنزين إلى H_2O , CO_2 في خطوة اشتعال واحدة، يزيد بعدها ضغط الغاز داخل الاسطوانة (السيلندر) نتيجة للحرارة المتولدة عن هذا التأكسد السريع. فتدفع بالمكبس (إي البستون) أعتمد هذا التحويل على درجة الحرارة العالية للبنزين المشتعل. أى تم تحويل الطاقة الكيميائية للبنزين مباشرة إلى طاقة حرارية وقد امكن استغلال الحرارة لتعطى عملا فقط نتيجة للاختلاف الكبير فى درجة الحرارة والضغط بين جزيئين من الآلة.

بما أن النظم الحية لا تستطيع سوى تحمل فروقات بسيطة فى درجة الحرارة والضغط، فإن الحرارة الناتجة فى خطوة الاشتعال الوحيدة كما فى مثال السيارة أعلاه ستكون غير مجدية فى تزويد النظم الحية بالطاقة. لهذا السبب فقد طورت النظم الحية آليات أيضا لتحويل الطاقة الكيميائية على عدة مراحل عن حريق مجموعة من التفاعلات المنفصلة أو المستقلة.

يتم الاستفادة من الطاقة الموجودة داخل المواد الغذائية عن طريق تكوين مواد وسيطة تحتوى طاقة أقل، فى كل خطوة يتم فقدان بعض الطاقة فى شكل حرارة بينما ينتقل الباقي كطاقة حرة داخل النواتج. ثم يتم نقل الطاقة أخيراً إلى الوسيط عالى الطاقة ATP وغيره من الوسائط التى تستخدم بواسطة الخلايا لأداء الوظائف المختلفة. (الشكل 1-42).

يتم استخلاص الطاقة الكيميائية من 3 أصناف من جزيئات الطعام، الكربوهيدرات، الدهون والبروتينات بعد عملية الهضم تدخل هذا المواد الجسم كسكريات أحادية، أحماض دهنية وأحماض أمينية على التوالي. ثم تدخل هذه الجزيئات الأنسجة والخلايا حيث ، (1) يتم تكسيرها مباشرة إلى جزيئات أصغر لاستخلاص الطاقة أو لاعادة تنظيمها فى جزيئات أخرى، (2) يتم بناءها فى جزيئات كبيرة مثل الجليكوجين، الدهون أو البروتينات. باستثناءات بسيطة (3)

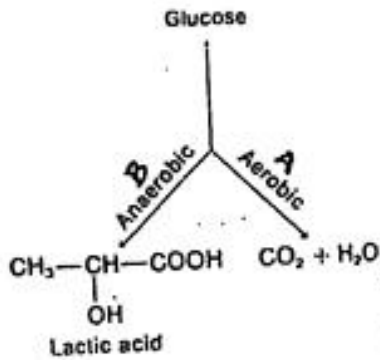
يتم أيضا هدم هذه المواد إلى H_2O , CO_2 ويوريا. تقريبا، يتم تجديد كل الاجزاء المكونة للخلية بواسطة اجزاء تصنع حديثا من المواد البسيطة.



شكل 1-42 استخدام ATP بواسطة الانظمة البيولوجية

يمكن لبعض المخلوقات البسيطة وتشمل بعض أنواع البكتريا والخمائر وكذلك بعض الكائنات وحيدة الخلية أن تعيش تحت ظروف لاهوائية anaerobic (أى فى غياب O_2). تقع الحيوانات اللاهوائية فى مجموعتين (1) ملزم Obligatory وهى لا تستطيع النمو فى وجود O_2 مثل Botulism Bacterium و (2) اختياري facultative وهى تنمو وتتكاثر فى وجود أو فى غياب O_2 مثل الخمائر Yeasts. تحتاج الفقاريات ومعظم اللافقاريات إلى جزئى O_2 للتنفس الخلوى. لكن حتى هذه الحيوانات لها بعض الأنسجة التى تستطيع التنفس اللاهوائى لمدة من الزمن تبني أثناءها ما يعرف بدين الأكسجين الذى يتم ازالته عند توفر O_2 . يفهم مما سبق ذكره أن هناك مسارين أيضيين لتوفير الطاقة أيضا فى عالم الحيوان. (1) المسار الهوائى الذى يتم فيه أكسدة جزئيات الطعام إلى CO_2 وماء بواسطة O_2 الجزئى و (2) المسار اللاهوائى حيث يتم

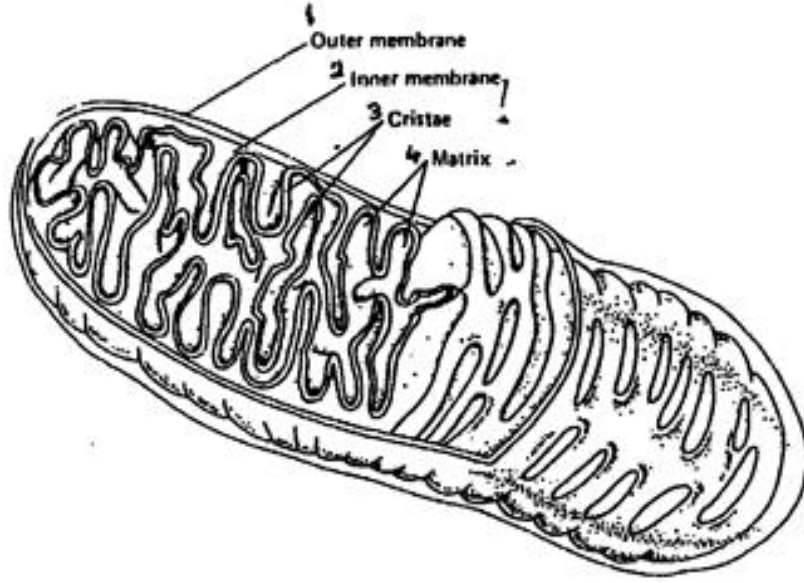
أكسدة الطعام جزئياً (أى تاكسد غير مكتمل) إلى حمض لاكتيك lactic (الشكل 1-43) يساوى مقدار الطاقة التى يتم تحريرها بواسطة المسار (2) كسرا من المسار (1) لهذا السبب تعيش الخلايا التى لها معدل أيض عالى لفترة بسيطة من الزمن فى غياب O_2 مثال لذلك الخلايا العصبية للمخ عند الثدييات، التى تموت أو تتعطل وظيفتها إذا حرمت من O_2 لبضع دقائق.



شكل 1-43 المسار الهوائى و B المسار اللاهوائى لايض الجلوكوز

يتم الأيض الهوائى داخل الميتوكوندرىا (الشكل 1-44) يحتوى الميتوكوندرىون على غشاء خارجى وآخر داخلى لا يرتبطان ببعضهما ولكل منهما وظيفة مختلفة عن الأخر. يكون الغشاء الداخلى ثنيات تزيد من سطح الغشاء الداخلى مقارنة مع الغشاء الخارجى. الغشاء الداخلى هام جداً لانتاج ATP أثناء الأيض الهوائى. يحتوى الميتوكوندرىون على DNA الذى يقوم باعادة نسخ الميتوكوندرىا، الريبوسومات والأجسام الكثيفة.

توجد الميتوكوندرىا بكميات كبيرة داخل الخلايا النشطة، تتراوح بين 800 و2500 فى خلية الكبد وهى تتجمع داخل الخلية فى المناطق التى يوجد فيها نشاط عالى يتطلب استخدام ATP.



شكل 44-1 رسم ثلاثي الابعاد لميتوكوندريون (1) غشاء خارجي
(2) غشاء داخلي (3) cristae (4) matrix

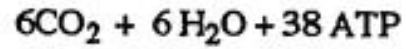
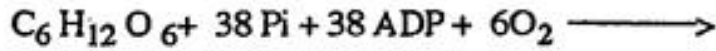
1-5-2 الأوكسدة الضسفرة وتحول الطاقة :

عند أكسدة جزئ الجلوكوز يتم تحرير الطاقة أى يزداد الانتروبي



$$\Delta G^* = - 686 \text{ kcal/ mol}$$

أى يتم تحرير 686 kcal عند أكسدة جزئ جلوكوز واحد، إذا تم حرق جزئ الجلوكوز فى خطوة واحدة تظهر هذه الطاقة كحرارة. لكن ما يحدث اثناء التنفس الخلوى عبارة عن أكسدة تدرجية لجزئ الجلوكوز يتم خلالها اصطياد بعض الطاقة فى جزئ ATP الذى يتم تكوينه عن طريق فسفرة جزئ ADP. ويصبح التفاعل الكلى داخل الخلية كما يلى :

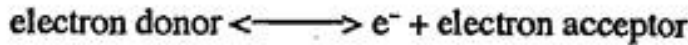


$$\Delta G^{\circ} = -420 \text{ kcal/mol}$$

تظهر 420 Kcal كحرارة ويتم تضمين 266 Kcal في 38 جزيء من

ATP (7 Kcal/mol ATP)

كيف يتم نقل الطاقة من جزيء الجلوكوز إلى جزيء ATP ؟ لنجيب على ذلك دعنا نقر بأن أكسدة جزيء عبارة عن انتقال الالكترونات من ذلك الجزيء إلى جزيء آخر. في تفاعل أكسدة - اختزال يتم أكسدة الجزيء المختزل (مستقبل الالكترونات) بواسطة الجزيء المؤكسد (مانح الالكترونات)



في كل مرة تنتقل فيها الالكترونات من جزيء مختزل إلى جزيء مؤكسد يتم

تحرير الطاقة.

إذا شبهنا المقدره على منح الالكترونات بالضغط SI تضغط الماء الموجود في مكان عالي مثلاً) أنكر، إذا كان للجزيء ضغط e^{-} عالي يقال أن له قوة اختزال كامنة عالية وسوف يعمل كمادة مختزلة أما إذا كان له ضغط e^{-} منخفض فسيعمل كمادة مؤكسدة.

ويتناسب الفرق في الطاقة الحرة مع الفرق في ضغط الالكترونات للجزيئين

مختزل - مؤكسد.

تنتقل e^{-} ، في اثناء التنفس الهوائى، من مستوى ضغط إلى مستوى أقل

حتى تصل المستقبل الاخير وهو جزيء O_2 . من المحتمل أن جزيء O_2 أصبح

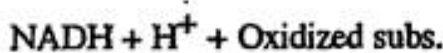
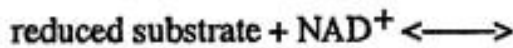
مؤكسدا نهائيا نتيجة للضغط e^- المنخفض جدا وكذلك وجوده بكثرة في الجو نتيجة لعملية التمثيل الضوئي بواسطة النباتات الخضراء.

إحدى وظائف الأيض الخلوي هو النقل المتدرج للـ e^- من الجلوكوز إلى O_2 في سلسلة من الخطوات الصغيرة بدلا عن خطوة وحيدة حيث يتم نقل e^- عبر مجموعة من المستقبلات والمانحات المتدرجة في الضغط الكـ e^- بحيث يتم الاستفادة في الطاقة في تصنيع جزئ ATP.

1-5-3 الانزيمات المساعدة التي تنقل الالكترونات:

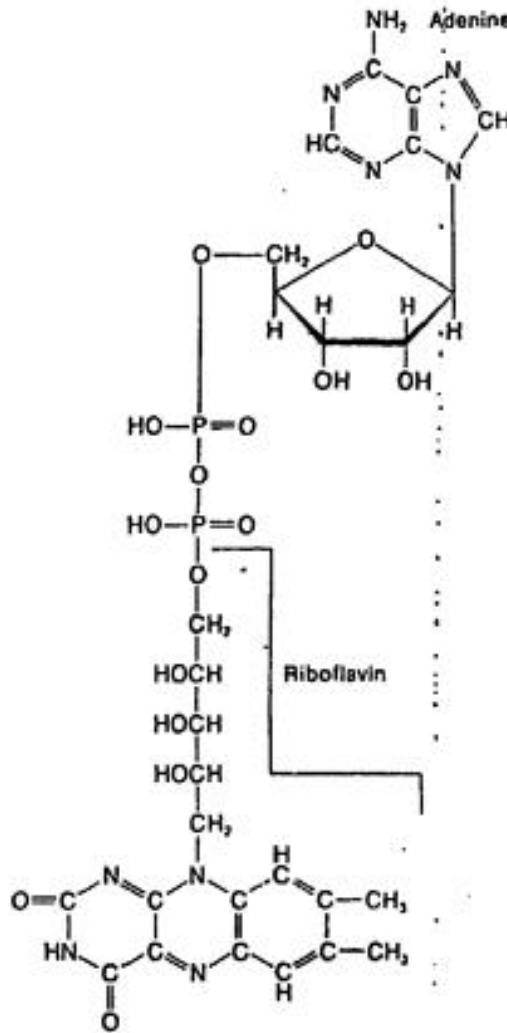
يتم ازالة الـ e^- والبروتونات H^+ من المواد المتفاعلة اثناء عمليات معينة على المسار الأيضي بواسطة انزيمات تسمى dehydrogenases . تعمل هذه مع الانزيمات المساعدة أو الكوانزيمات coenzymes مثل الفلافين flavin .

أكثر الأنواع شيوعاً nicotinamide adenine dinucleotide اختصاراً NAD^+ و flavin adenine dinucleotide اختصاراً FAD (الشكل 1-45) تعمل هذه المواد كمستقبلات e^- عندما تكون مأكسدة وكمانحة e^- عندما تكون مختزلة.



طاقة جزئ $NADH$ أو $FADH_2$ عالية جدا مقارنة مع O_2 . نتيجة لذلك ينتج عن انتقال $2e^-$ من $NADH$ إلى O_2 طاقة حرة 52 Kcal/mol . تمثل هذه الطاقة جزءا كبيرا من الطاقة المحتواة في جزئ الجلوكوز 686 Kcal mol لأن أكسدة جزئ الجلوكوز - ينتج عنها 10 جزئ $NADH$ ، 2 جزئ $FADH_2$ وهي تحتوي على ما مجموعه $(12 \times 52 = 624 \text{ Kcal})$ ، بذلك فإن 91 بالمئة من الطاقة الحرة

داخل جزئ الجلوكوز يتم تحويلها إلى الكوانزيمات التي تنقل e^- لكي يتم
 تحريرها ، كما ذكرنا في الخطوات التالية حيث يستفاد من 266 Kcal في
 تصنيع ATP.

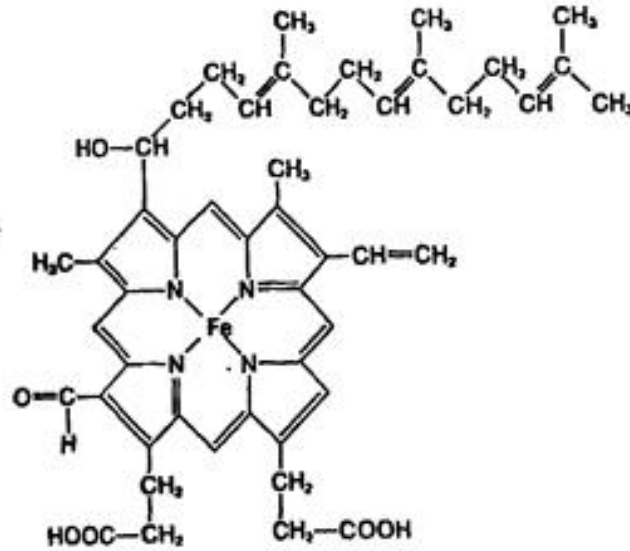


شكل 1-45 ترتيب FAD

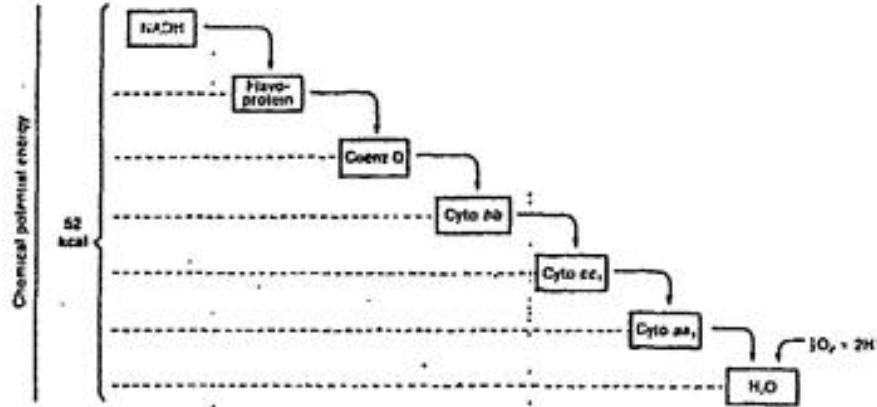
1-5-4 سلسلة نقل الإلكترونات :

بالرغم من الفرق الكبير في ضغط e^- بين $NADH$ و O_2 إلا أنه لا يوجد آلية انزيمية يمكن عن طريقها أكسدة $NADH$ ، $FADH_2$ مباشرة بواسطة O_2 بدلاً عن ذلك نشأت سلسلة من التفاعلات لنقل هي سلسلة نقل الإلكترونات electrontransport chain أو السلسلة التنفسية respiratory chain. تتحرك خلالها e^- حوالي 7 خطوات منفصلة من الطاقة الاختزالية العالية الكامنة في جزئ $NADH$ و $FADH_2$ إلى المستقبل النهائي O_2 ويمثل هذا المسار الهوائي المشترك لكل e^- خلال الأيض الهوائي ووظيفته، كما سنرى، هي توظيف نقل e^- بكفاءة لتصنيع ATP من ADP.

تتكون سلسلة نقل e^- من عدد من الأنزيمات تعرف بالسيتوكرومات cytochromes تحتوي كل منها على مجموعة heme التي تتكون من حلقة porphyrin مع ذرة حديد عند الوسط (الشكل 1-46) وهي شبيهة بمجموعة الهيم داخل جزئ الهيموغلوبين عند الثدييات. يوضح الشكل (1-47). وظيفة السلسلة التنفسية حيث يتم نقل e^- من $NADH$ إلى ضغط أقل عبر 7 خطوات أو تفاعلات متزاوجة إلى أن يتم تسليمها إلى O_2 بواسطة aa_3 .



شكل 1-46 هيكل هيم A الذي يعمل كمستقبل وما في الكرومات السيتوكروم aa_3

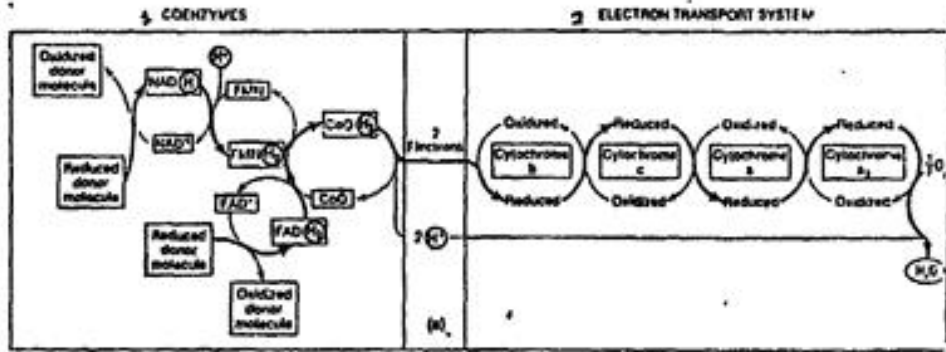
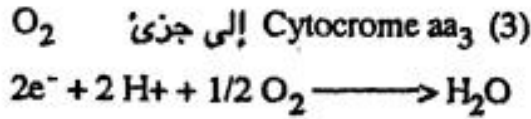


شكل 1-47 انتقال الالكترونات من مستوى ضغط إلى آخر خلال السلسلة التنفسية

هناك فائدة كبيرة في توفير الطاقة عند أكسدة NADH في عدة خطوات صغيرة منفصلة بدلا من أكسدتها بواسطة جزيء O₂ في خطوة واحدة، تصبح هذه الفائدة واضحة جدا إذا عرفنا أن تبادل الطاقة في النظم الحية صغير جدا مقارنة مع الطاقة الحرة الناتجة عن أكسدة جزيء NADH بواسطة O₂. يحتاج تصنيع جزيء ATP واحد 7.3 Kcal بينما إذا تم أكسدة NADH في خطوة واحدة فسينتج عنها 52 Kcal وتسمح بتصنيع جزيء واحد من ATP، هذا سيوفر فقط 14% من الطاقة (7.3/52) بينما يفقد الباقي كحرارة. بتجزئته إلى خطوات يتم تحرير الطاقة في كميات صغيرة بحيث تسمح بالتصنيع الأمثل لجزيء ATP فهناك 3 خطوات يمكن اثنائها تصنيع جزيء واحد من ATP (الشكل 1-48). يسمى تصنيع ATP اثناء سلسلة نقل e Oxidative phosphorylation وتحدث عند نقل e- من

(1) flavoprotein إلى Coenzyme

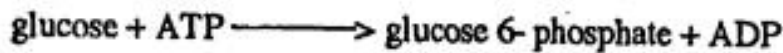
(2) Cytochrome b إلى Cytochrome C



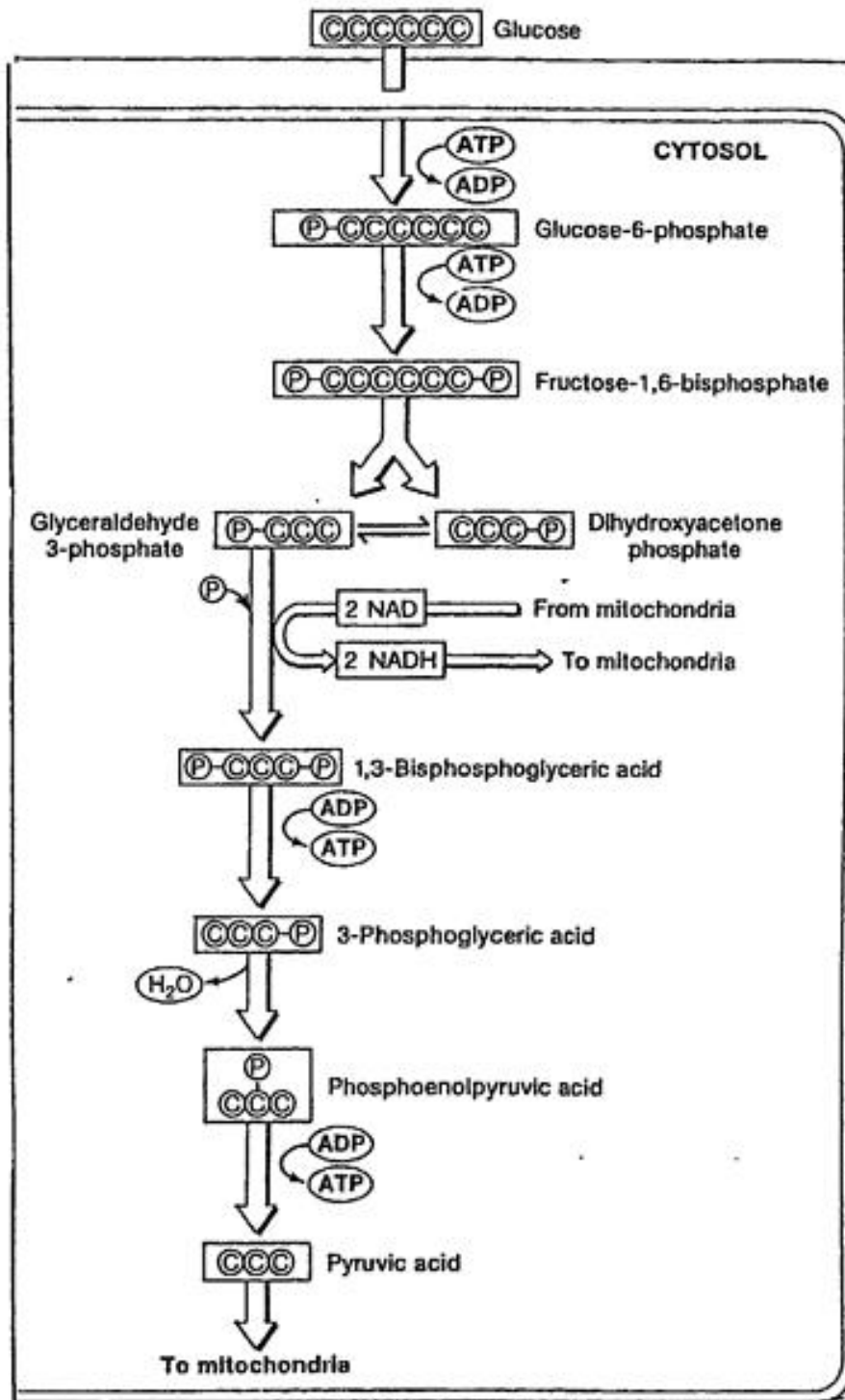
شكل 1-48 سلسلة نقل الالكترونات - تكون e⁻ والـ H⁺ في النهاية H₂O

1-5-5 هدم الجلوكوز:

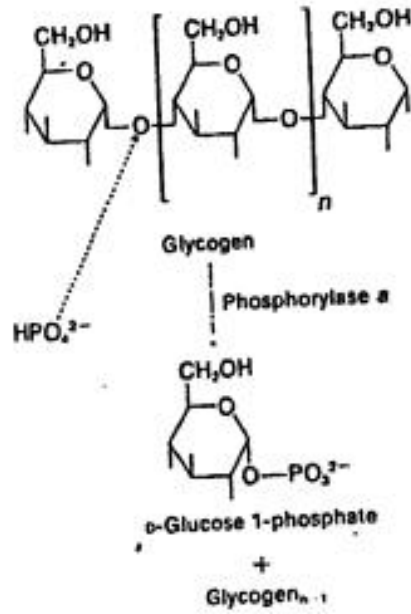
مصطلح جليكوليزس glycolysis ويعنى هدم الجلوكوز يشير إلى مسار هدم الجلوكوز ليعطى حمض pyruvic (الشكل 1-49). هذا المسار أساسى لكل من الأيض الهوائى واللاهوائى. وفيه يتم أولا فسفرة الجلوكوز بواسطة ATP إما أثناء فسفرة الجليكوجن (الشكل 1-50) أو كما فى التفاعل



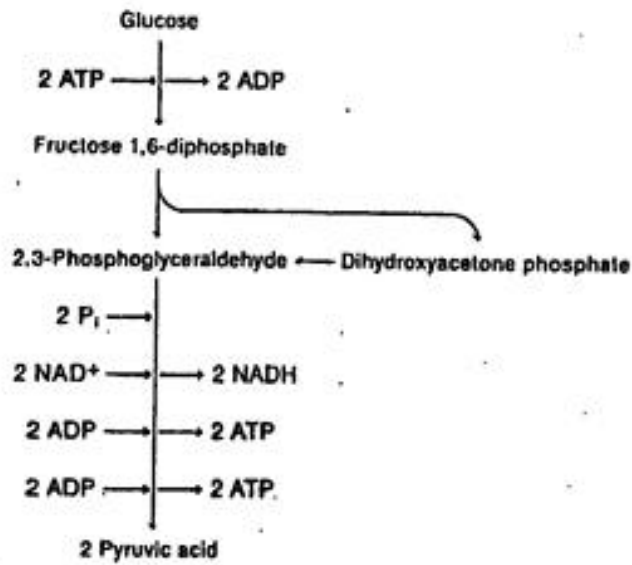
يستهلك 2 جزيء من ATP لفسفرة جزيء جلوكوز. ليعطى كل جزيء من السكر الثلاثى 2 جزيء ATP. بما أن كل جزيء من الجلوكوز يعطى 2 جزيء من السكر الثلاثى إذن يكون صافى ATP، من عملية هدم الجلوكوز فى غياب O₂، هو 2 جزيء لكل جزيء جلوكوز (الشكل 1-51).



شكل 1-49 عملية هدم الجلوكوز ويحتوى 6 ذرة كربون إلى حمض بيروفيك
ويحتوى 3 ذرة C (راجع النص)

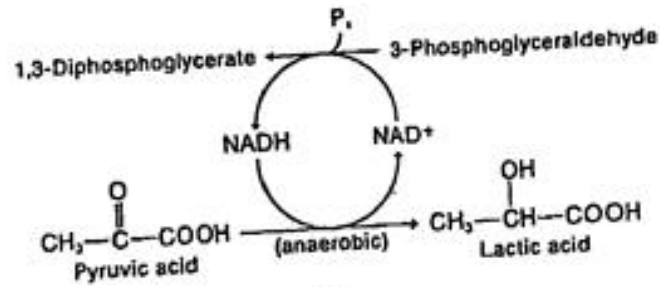


شكل 1-50 أسطرة الجليكوغن



شكل 1-51 استخدام وإنتاج ATP أثناء عملية هدم الجلوكوز
حيث يكون صافى الإنتاج 2 جزيء ATP (Vander 75)

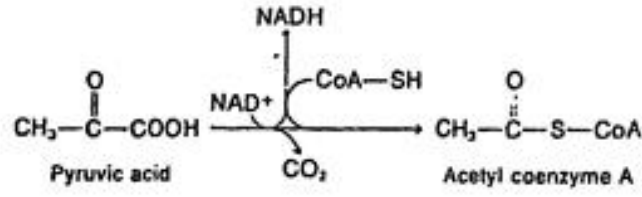
يتم اثناء الأيض اللاهوائى اختزال حمض بييزريفك pyruvic إلى لاكتيت lactate أو ايثانول (كما فى بعض الكائنات الدقيقة مثل الخميرة) بذا تتم أكسدة NADH إلى NAD⁺ فى هذه الحالة يتم استقبال e⁻ بواسطة pyruvate بدلاً من O₂ هذا ويوضح (الشكل 1-52) الدائرة اللاهوائية NADH ↔ NAD⁺. اثناء الأيض الهوائى يتم أكسدة هذا الجزيء NADH بواسطة O₂ معطياً 3 جزيء ATP ، كما وضحنا سابقاً، عبر سلسلة نقل e⁻.



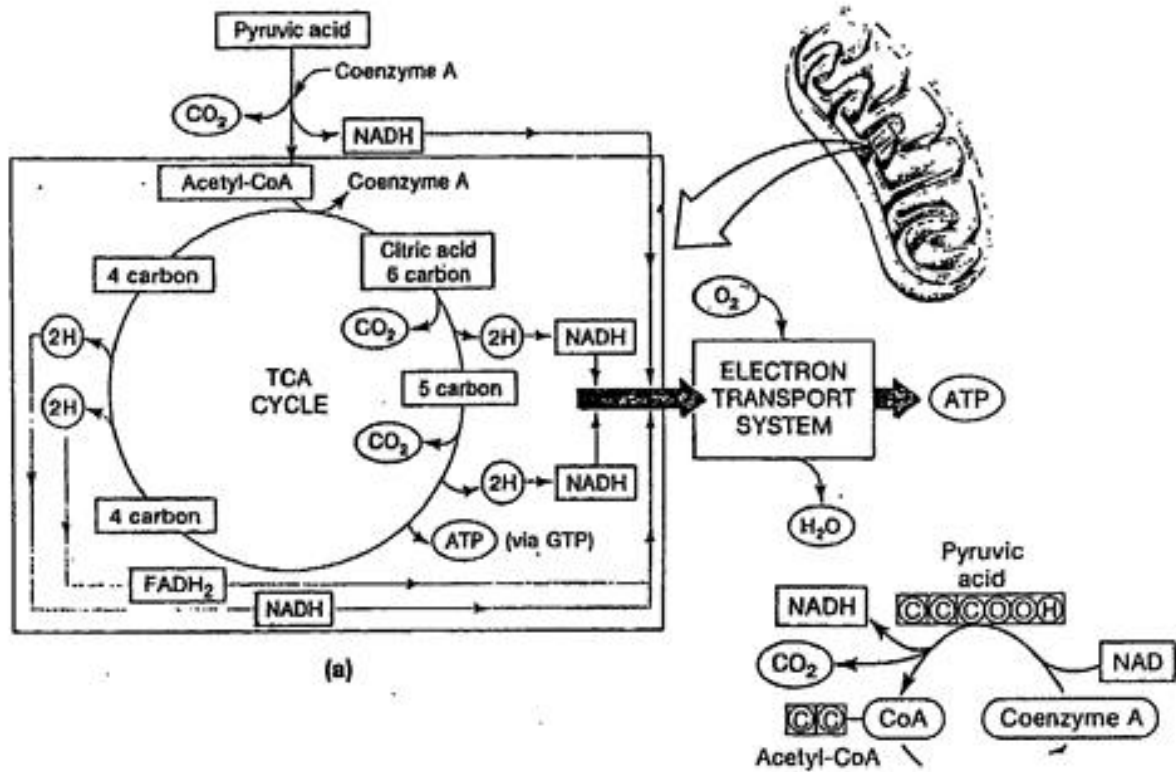
شكل 1-52 دورة NADH ↔ NAD⁺ عند الهيم اللاهوائى للجلكوز

1-5-6 دورة كريس

عند الأيض الهوائى يتم نزع ذرة كربون من حمض pyruvic لتكوين جزيء تاركاً عنصراً CO₂ الذى يحتوى نرتى C. يستقبل NAD⁺ ذرة H من حمض pyruvic وواحدة من coenzyme A اختصاراً COA ، هذا يسمح بتكثيف نرتى C من acetate مع COA مكوناً acetate COA (الشكل 1-53) يدخل هذا المركب فى سلسلة من التفاعلات فيما يعرف بدوره كريس على مكتشفها العالم كريس (1940) Hans Krebs تعرف أيضاً بدوره tricarboxylic acid cycle اختصاراً TCA (الشكل 1-54). وفيهما يتم هدم كل هعنصر acetate إلى 2 جزيء CO₂ وجزيء H₂O يتم تحفيز هذه التفاعلات بواسطة انزيمات موجودة داخل الميتوكونديون يكون التفاعل .

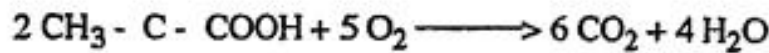


شكل 1-53 تكوين acetyl CoA من حمض البيروفيك



شكل 1-54 رسم بسيط يوضح دورة كريس أو TCA

O

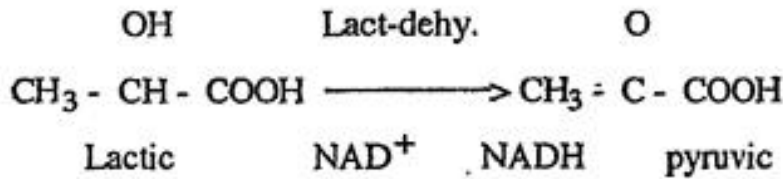


في كل مرة تكتمل فيها دورة TCA يتم ازالة ذرتي C و 4 ذرات O₂ في شكل 2 جزيء CO₂ (الشكل 1-55) وفي كل دورة تتم ازالة 8 ذرة H₂ (2 في كل خطوة). يتم أكسدة الهيدروجين (e⁻ أو H⁺ مصاحب له) إلى H₂O بواسطة

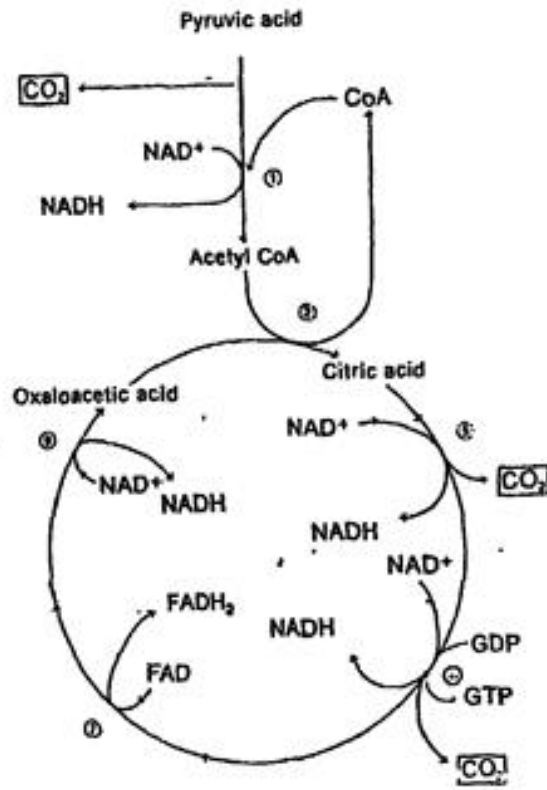
جزئ O_2 عبر سلسلة نقل e^- . يتحرك CO_2 الميتوكوندريون وبالتالي الخلية بواسطة الانتشار البسيط ومن ثم يخرج عبر الجهاز التنفسي والجهاز الدوري.

1-5-7 ديين الأوكسجين :

حينما يتلقى النسيج الحيواني، مثل النسيج العضلي، O_2 أقل مما يسمح بانتاج ATP بكميات كافية، يتم اختزال بعض حمض pyruvic إلى حمض lactic بدلا من دخوله دورة TCA. لكل 2 جزئ من pyruvic يتم اختزالها يتم اكسدة 2 جزئ NADH (الشكل 1-55) يكلف ذلك 6 جزئ ATP كان من الممكن تصنيعها . إذا استمر نقص O_2 ، يزداد تركيز حمض lactic في السائل البيني ومن ثم يدخل الدورة الدموية . عند انتهاء النشاط العضلي تتم اكسدة حمض lactic إلى pyruvate بواسطة NAD^+ والانزيم lactate dehydrogenase



ومن ثم يتم تصنيع ATP عبر سلسلة نقل e^- عن طريق أكسدة NADH بواسطة جزئ O_2 . يدخل بعض pyruvic الذي يتم اعادته إلى دورة TCA ويستخدم البعض الآخر لتصنيع alanine والجلوكوز. بذلك فإن حالة نقص O_2 تقابل بالايض اللاهوائي مع انخفاض في كفاءة تصنيع ATP. لكن تحفظ الطاقة الكيميائية الغير مستغلة داخل الانسجة كحمض lactic ثم يعاد استخدامها للايض الهوائي عند توفر O_2 . مع توقف المجهود العضلي يستمر الجهاز الدوري والتنفسي في امداد كميات كبيرة نشأ كنتيجة لتراكم حمض اللاكتيك.



شكل 1-55 انتاج CO_2 , NADH , FADH_2 و GTP بواسطة TCA
(راجع الشكل 1-54)

الفصل الثانی
وظيفة الجهاز العصبی

الفصل الثانى

وظيفة الجهاز العصبى

إن الجهاز العصبى هو وبلا شك أكثر الأشكال البيولوجية دقة فى التنظيم. يحتوى الجهاز العصبى لكائن متطور كإنسان على 10^{10} إلى 10^{11} خلية عصبية neuron ومثلها أو أكثر من الخلايا الداعمة C. sustentacular أو gelial . تقوم الخلايا العصبية بترتيب نفسها أثناء النمو فى تنظيمات متداخلة ، تثير الاعجاب، وهى الدوائر العصبية neural circuits التى تكون الجهاز العصبى. يعتقد معظم العلماء بأن الوظائف «المدهشة» للجهاز العصبى وتشمل النشاط العصب - عضلى neuro muscular، الاحساس، التعلم، الإدراك وغيرها تعتمد على الخواص الفزيائية والكيميائية للجهاز العصبى، وقد شكل تحديد الطريقة التى تتم بها هذه الوظائف، ولا يزال ، أكبر تحد للعلماء.

بالرغم من التعقيد الكبير للجهاز العصبى لكننا قد تعلمنا، خاصة فى السنوات الأخيرة، الكثير عن الآليات الأساسية التى يعمل بها. تعتمد وظيفة الجهاز العصبى، إلى درجة كبيرة، على النشاط الكهروكيميائى للخلايا العصبية والتى توجد، كما ذكرنا فى أعداد كبيرة. لكن، حمدا لله، لا يصاحب هذا العدد الكبير كثرة فى أنواع الخلايا أو الاشارات التى تنتج عن هذه الخلايا. بمعنى آخر فإن التعقيد فى الجهاز العصبى والأداء «المذهل» لهذا الجهاز لا يعتمدان على تنوع فى الإشارات العصبية nerve impulses إنما يرد ذلك إلى طبيعة نقاط الوصل أى التشابكات synapses التى تتفاعل عن طريقها الخلايا العصبية مع بعضها البعض.

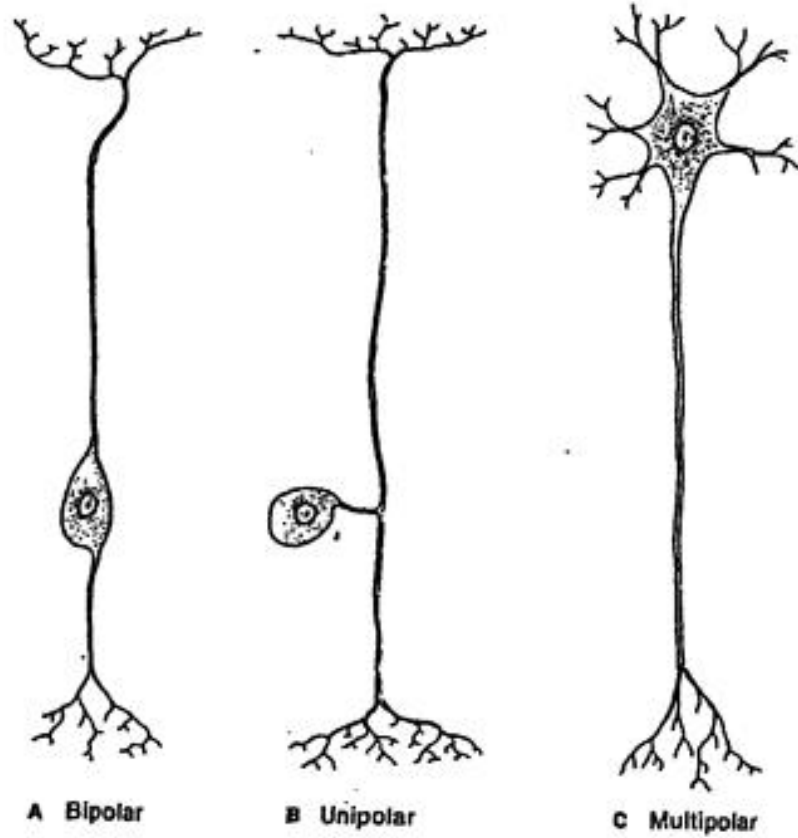
جدير بالذكر أن الاشارات العصبية والتى تعرف كذلك بالنبض أو السعال العصبى عبارة عن تغير حركى سريع فى الجهد الكهربى يعرف بفرق الجهد

الفعال action potential وهي ايضا عملية ازالة استقطاب depolarization قصيرة جداً وسرية لغشاء الليفية العصبية . وهذا يصل الجهد الكهربى أو جهد الغشاء عند الراحة فى بعض الألياف العصبية إلى 90 mv - أى يكون داخل الغشاء أكثر سلبية من خارجه.

2-1 الخلايا العصبية

توجد انواع مختلفة من الخلايا العصبية فى المملكة الحيوانية (الشكل 2-1) وهناك طرق كثيرة لتصنيفها على اساس الشكل. أحد الفوارق الرئيسية هو وجود المحور axon من عدمه وقد صنف العالم جولجى Golgi الخلايا التى لها محور على أنها النوع الأول Type I والتى ليس لها محور بأنها النوع الثانى Type II. يتحدد وجود type II فى الدوائر المحلية 10 cal circuits حيث تتصل بالخلايا التى تجاورها مباشرة. تشبه الخلية (C) فى الشكل (2-1) خلية عصبية حركية نموذجية عادة تنشأ مثل هذه الخلية من الحبل الشوكى spinal cord وتغذى ألياف العضلات الهيكلية . وهى تنتمى إلى type I وتقوم بنقل الاشارات العصبية على مسافات طويلة (الشكل 2-2) فى هذه الخلية تتم الاثارة عند الزوائد الشجرية dendrites وكذلك عند جسم الخلية soma بواسطة زوائد طرفية من خلايا عصبية أخرى يتم توليد فرق الجهد عند بداية المحور axon hillock ومن ثم يحمل على طول المحور إلى النهايات الطرفية التى تنتهى عادة عند احدى التشابكات العصبى - عضلية.

عند فصل المحور عن جسم الخلية فسرعان ما يتحلل ويموت فى خلال أيام أو أسابيع. هذا ولا تحدث عملية اعادة النمو regeneration عند الثدييات إلا بالنسبة للأعصاب الطرفية فقط. أما بالنسبة للحيوانات الدنيا فتحدث اعادة النمو بسهولة كبيرة وكذلك اعادة تغذية العضلات بالاعصاب.

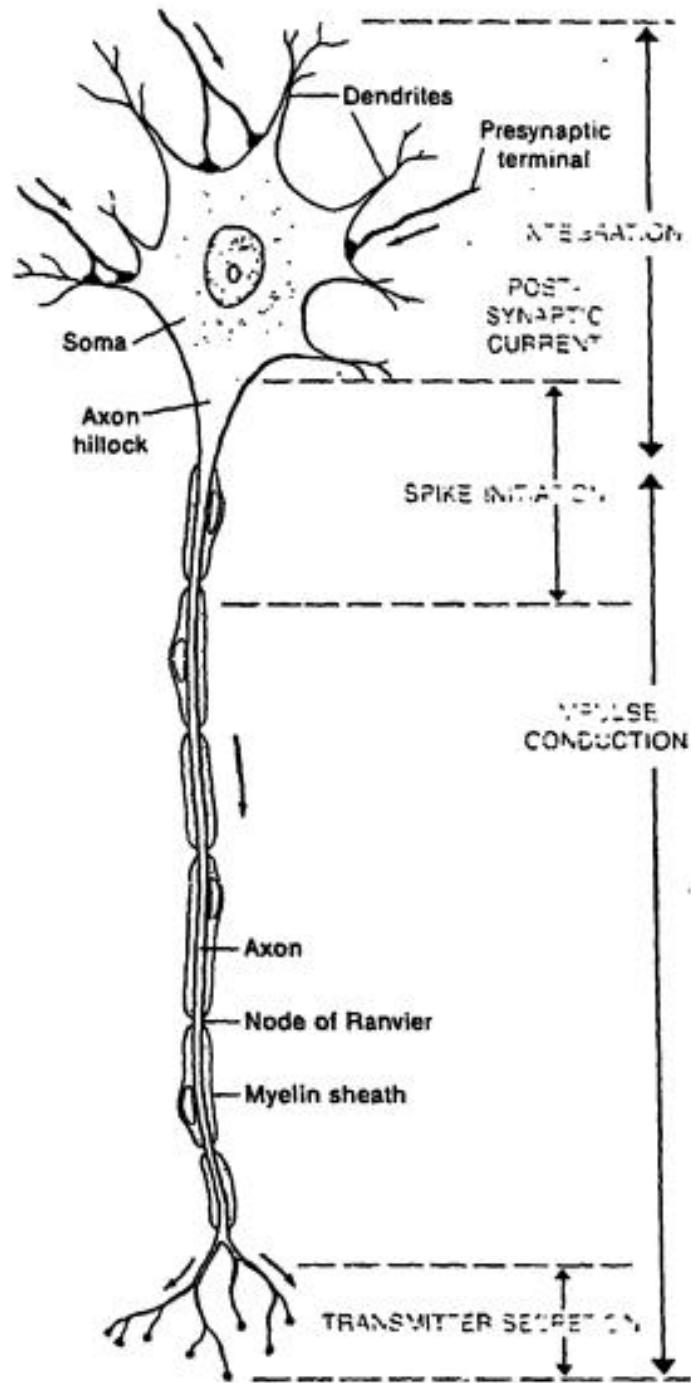


شكل 2-1 Montagna 1959

3 خلايا عصبية تنتمي إلى النوع الأول A- قطبين، B قطب واحد C- عدة أقطاب type I

2-2 الخلايا الداعمة:

تتكون الخلايا الداعمة sustentacular أو C. gelial من العديد من الأنواع وتمثل نصف حجم الجهاز العصبي عند الفقاريات ووجودها أقل من ذلك عند اللافقاريات وهي تملأ جميع الفراغات بين الخلايا العصبية في حالة الجهاز العصبي المركزي central nervous system اختصاراً CNS. تاركة مسافة بينية عرضها (20 nm) بين غشاء الخلية الداعمة والخلية العصبية. عادة ينشأ فرق جهد كهربى electrical potential في هذه الخلايا. هذا وقد ظل دور الخلايا الداعمة في الجهاز العصبي لغزاً محيراً إلى زمن طويل. لكن اتضح أن لها العديد من الوظائف؛ إحدى هذه الوظائف يرجع إلى ما يتمتع به غشاء الخلية



شكل 2-2 خلية عصبية حركية من العنبر الشوكي يوجد غلاف نخاعي حول المحور

الداعمة من نفاذية عالية لأيون البوتاسيوم. فهو يأخذ K^+ من المساحات البينية حينما يندفع هذا الأيون بكميات كبيرة اثناء النشاط الكهربى للخلية العصبية. ثم بعد ذلك يتم تحريره ببطء من الخلايا الداعمة لتأخذه الخلية العصبية مرة أخرى.

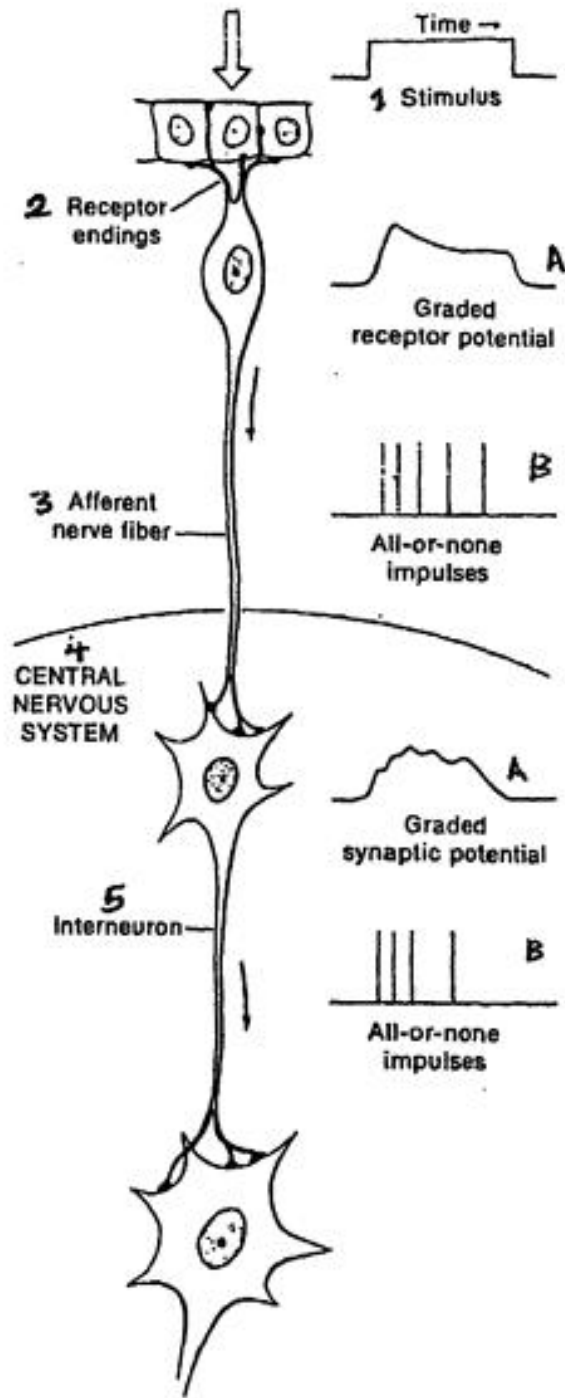
كذلك توفر الخلايا الداعمة عزلا كهربائيا للمحور ويتم ذلك بواسطة خلايا شغان Schwann والتي تلتف حول المحور مكونة ما يعرف بالغلاف النخاعى myelin sheath (الشكل 2-2 كذلك راجع الشكل 2-5) هذا بالإضافة إلى دعمها للخلايا العصبية أيضا وتركيبياً.

2-3 الاشارات العصبية :

هناك نوعان أساسيان للإشارات العصبية التى ترسلها الخلايا العصبية، النوع الأول ويعرف بالجهد التدريجى graded potential ، بينما يندرج النوع الثانى تحت ظاهرة الفعل الكلى أو الكف التام all-or-none ويكون هذا نتيجة لنشؤ فرق الجهد الفعال action potential .

يوضح الشكل (2-3) هذين النوعين من الإشارات . تؤدى الطاقة المؤثرة على أى من مستقبلات الاحساس إلى نشؤ فرق جهد (أى يحدث تغيير فى الفولت عند قياسه عبر غشاء الخلية). ينشأ فرق الجهد هذا تدريجيا حسب القوة المؤثرة أى ينتج عن المؤثرات الضعيفة فرق جهد طفيف بينما تؤدى المؤثرات القوية إلى نشؤ فرق جهد كبير. عادة يبقى فرق الجهد هذا ما بقى المؤثر. ينتشر فرق الجهد هذا ببطء دون أن يولد نفسه على طول النهايات الطرفية الحسية للخلية العصبية، لذلك فهو يتناقص كلما ابتعد عن مصدر منشأته. لذلك لا تستطيع هذه الاشارات توصيل المعلومات على مدى مسافات طويلة.

تؤدى الاشارات العصبية لخلايا الاستقبال الحسية، التى تم توضيحها أعلاه (النوع الأول)، إلى افراز إحدى المواد وتعرف بالناقلة العصبية neurotransmitter والتي تؤدى إلى تغيير فى فرق الجهد فى الخلية البعد تشابكية (الشكل 2-3).

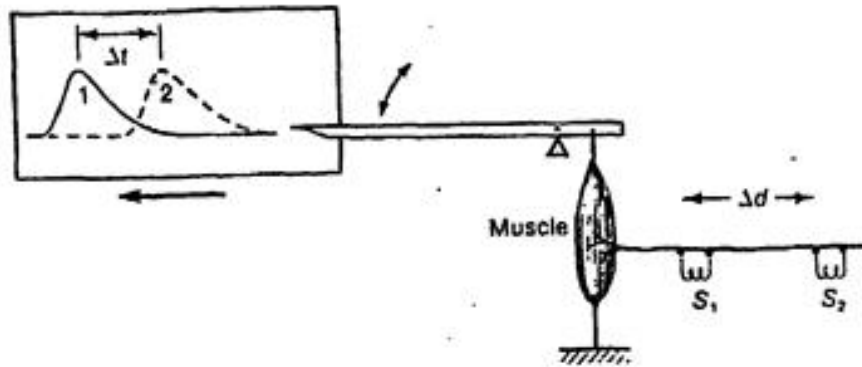


شكل 2-3 نوعان من الجهد الكهربى للخلايا العصبية (A) الجهد التدريجى (B) فرق الجهد الفعال (ظاهرة الفعل الكلى أو الكف التام) (1) المؤثر (2) النهايات المستقبلة، (3) العصب الوارد ، (4) الجهاز العصبى المركزى ، (5) خلية بين عصبية

أما إذا وصل قيمة معينة threshold value فإنه يولد إشارة عصبية من النوع الثاني all-or-none أى الفعل الكلى أو الكف التام والتي تنتشر على طول المحور للخلية البعد تشابكية.

يوجد النوع الأول فى شبكية الفقاريات وفي بعض أجزاء الجهاز العصبى المركزى للفقاريات كذلك فى الجهاز العصبى للحشرات. لكن لكى تنتقل الاشارات إلى مسافات طويلة كما فى الخلايا العصبية الحركية فلا بد من توليد فرق الجهد الفعال (النوع الثانى).

يمكن قياس السرعة التى ينتشر بها فرق الجهد الفعال وبالتالي الإشارة العصبية بطريقة بسيطة موضحة بالشكل (2-4) وفيها تتم إثارة العصب فى موضعين يبعدان عن بعض بمسافة 3cm . ينتج عن كل إثارة إنقباض فى العضل. يقاس الزمن بين الإثارة العضلية وحدث الانقباض latent period لكلا الموضعين.



شكل 2- قىاس السرعة التى ينتشر بها الجهد الكهربى الفعال (راجع النص)

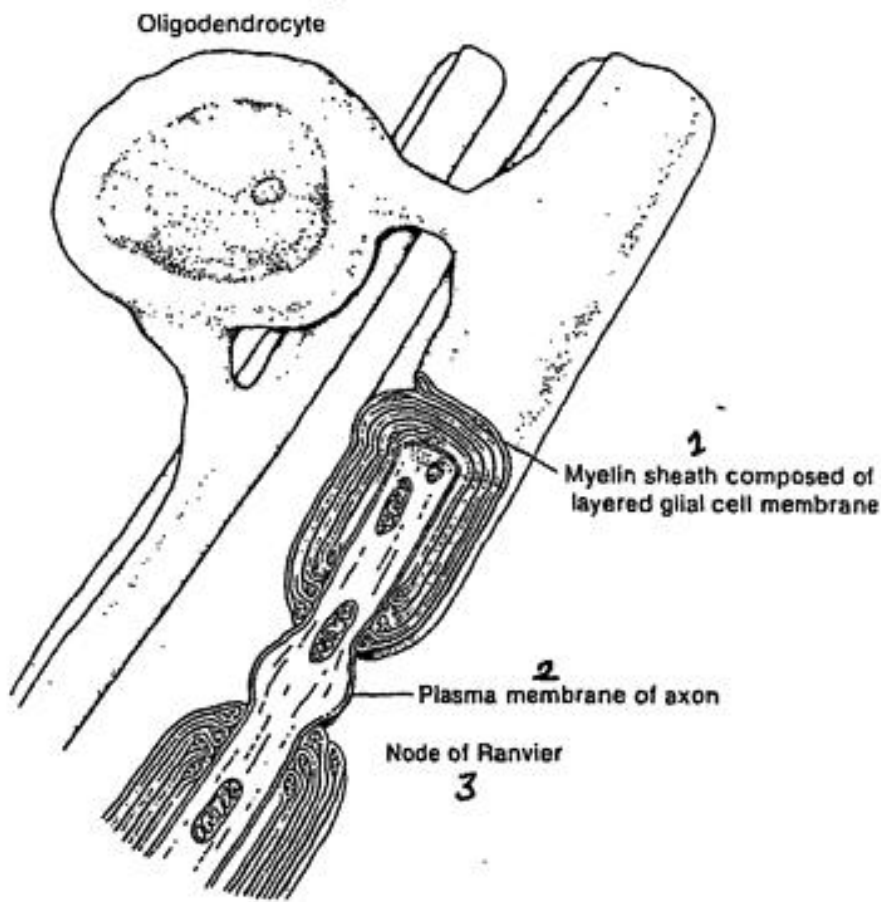
لنفترض أن هذا الزمن قد قل بمقدار جزء من ألف من الثانية (1ms) عند تحريك موضع الاثارة إلى الوضع الأبعد (أى الأقرب للعضل). يمكننا حساب سرعة انتشار فرق الجهد الفعال V_p كما يلى

$$V_p = \frac{d}{t} = \frac{3 \text{ cm}}{1 \text{ ms}} = 3 \times 10^3 \text{ cm /S}$$

ترمز (d) للمسافة و (t) للزمن، (ms) مئلى ثانية أى جزء من ألف من الثانية (s) ثانية.

هذا أقل بمقدار 7 مرات من سرعة التيار الكهربى فى سلك من النحاس أو فى محلول كهربى electrolyte . تتراوح سرعة الاشارات العصبية من 120 m/s بالنسبة للمحور السميك إلى العديد من السنتمرات فى الثانية بالنسبة للمحاور الرقيقة. هذا وقد تغلبت الطبيعة على مشكلة التوصيل البطئ بطريقتين :

(أ) ازدياد فى قطر المحور الذى يقلل المقاومة كما فى المحور العملاق للمفصليات، و(ب) عن طريق النقل الوثاب فى الفقاريات حيث يتم عزل المحور بتغليفه بغلاف دهنى بواسطة خلايا شغان (الشكل 2-5) ماعدا عند عقد رانفيري. فى هه الحالة ينتقل فرق الجهد الفعال من عقدة إلى أخرى مما يزيد من سرعة النقل.

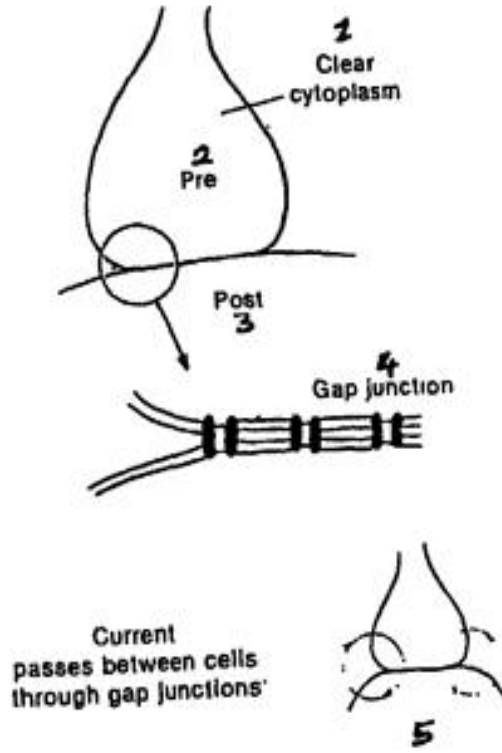


شكل 2-5

طبيعة الغلاف النخاعى الذى يغلف محور الخلايا العصبية
 (1) الغلاف النخاعى وهو يتكون من العديد من الطبقات ، وتكوين خلايا شغان schwann .
 (2) الغشاء البلازمى للمحور . (3) عقدة رانفيري .

2-4 التشابكات العصبية :

التشابكات العصبية synapses هي مواضع الالتقاء بين الخلايا العصبية وتنقسم إلى نوعين، كهربية وكيميائية عند التشابك الكهربى eccetrical synapse يكون غشاء الخلية قبل تشابكية presynaptic قريب جداً من غشاء الخلية البعد تشابكية post synaptic ويرتبط الغشاءان بنقاط وصل gap junctions (الشكل 2-6) التى تسمح بمرور الأيونات وبالتالي التيار الكهربى من خلية إلى أخرى



شكل 2-6

تشابك كهربى (1) سيتوبلازم نقي، (2) خلية قبل تشابكية
(3) خلية بعد تشابكية ، (4) نقاط الوصل (5) يمر التيار بحرية بين الخليتين

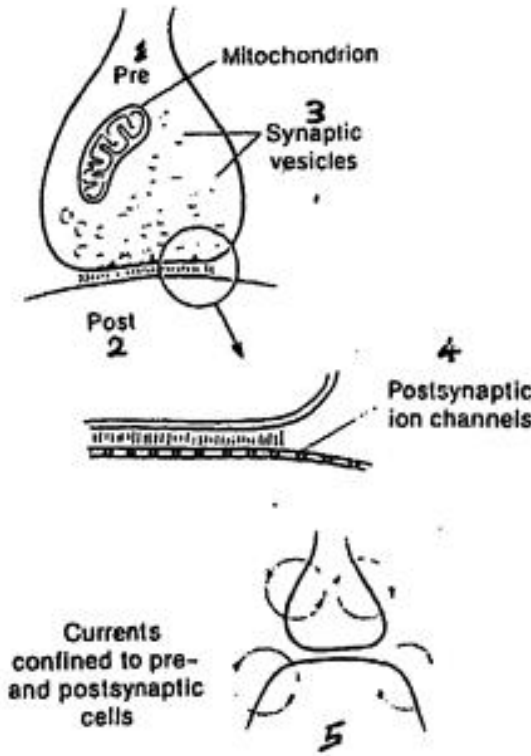
فى هذه الحالة لا يختلف انتقال الجهد الكهربى من خلية إلى أخرى عن انتقال فرق الجهد الفعال داخل الخلية نفسها. بذا ينتقل السيال العصبى سريعاً من

خلية إلى أخرى. يناسب التشابك الكهربى فى توصيل السعال العصبى فى مجموعة من خلايا الجهاز العصبى المركزى، كذلك يوجد فى المحور العملاق لدورة الأرض وفى غشاء عضلة القلب عند الفقاريات. لكن لا يصلح لمرور الأيونات عند التشابكات التى تتطلب تجميع الجهد ليصل إلى فرق الجهد الفعال اللازم لإثارة خلايا كبيرة الحجم مثل الليفة العضلية والتى يتم تغذيتها بواسطة التشابكات الكيميائية chemical synapses.

تعمل معظم التشابكات فى الجهاز العصبى عن طريق افراز مادة كيميائية تكون بمثابة الوصل بين الخلية القبل تشابكية والخلية البعد تشابكية (الشكل 2-7) يتم نشؤ فرق الجهد الفعال عند التشابكات الكيميائية على عدة مراحل (الشكل 2-8) ، (1) يؤدى وصول الجهد الكهربى إلى النهاية الطرفية للخلية القبل تشابكية إلى (2) تنشيط قنوات أيون الكالسيوم Ca^{++} فيندفع الكالسيوم إلى داخل الخلية القبل تشابكية. (3) عندما يدخل أيون الكالسيوم فإنه يؤدى إلى افراز الناقله العصبية من الحويصلات القبل تشابكية حيث تنتشر فى الشق التشابكى و (4) من ثم ترتبط بمواضع استقبال على الغشاء البعد تشابكى، (5) يؤدى الارتباط إلى تنشيط قنوات عبور الأيونات الذى يؤدى بدوره إلى (6) نشؤ جهد كهربى فى الخلية البعد تشابكية. إذا كان هذا الجهد كبيراً بحيث يفوق قيمة معينة «العتبة» فإنه يؤدى إلى نشؤ فرق الجهد الفعال فى الخلية البعد تشابكية ومن ثم يتم توصيل النبض العصبى.

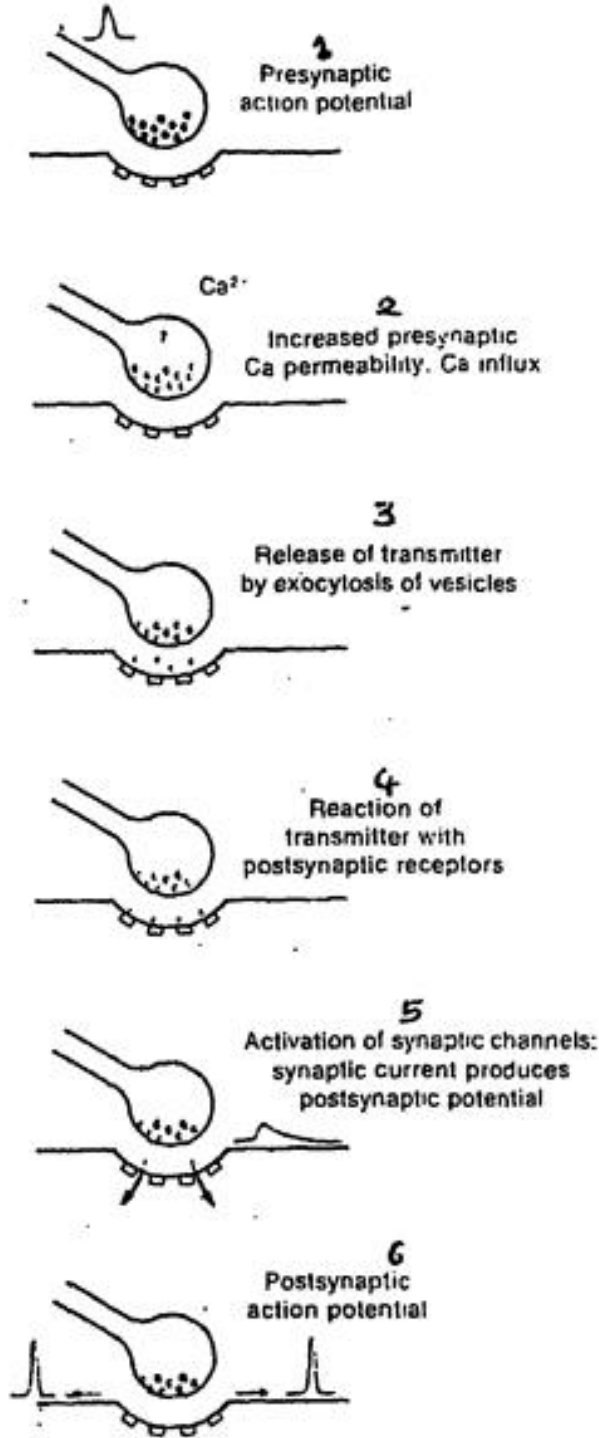
عموماً يكون التشابك الكيميائى أكثر مرونة من التشابك الكهربى إذ يسمح بكل من عمليتى الاثارة أو التنشيط stimulation للخلية البعد تشابكية أو التثبيط inhibition. فمثلاً تعمل مادة أستيل كولين acetylcholine، وهى أكثر الناقلات العصبية شيوعاً، على إثارة الخلية البعد تشابكية عند التشابك العصب. عضلى (فى هذه الحالة تكون الخلية البعد تشابكية عبارة عن الليفة العضلية) فى

الفقاريات. كذلك تتسبب في الاثارة عند العقد السمبتاوية محدثة زيادة في نفاذية الغشاء البعد تشابكي لأيوني الصوديوم والبوتاسيوم. هذا وتعمل نفس المادة أي أستيل كولين كمادة مثبطة، أي تقلل النشاط، عند النهايات العصبية للجهاز النظير سمبتاوي parasympathetic التي تغذي القلب والأحشاء حيث تحدث زيادة في نفاذية الغشاء البعد تشابكي لأيوني البوتاسيوم والكلوريد.



شكل 2-7 تشابك كيميائي (1) خلية قبل تشابكية ، (2) خلية بعد الشابكية (3) حويصلة الفرازية، (4) القنوات الأيونية البعد تشابكية (5) التيار الكهربى لا يمر من خلية إلى أخرى

أيضا يعتبر التشابك الكيميائي أكثر مرونة لأنه يسمح بأن تقوم ألياف قبل تشابكية صغيرة الحجم بإثارة ألياف بعد تشابكية كبيرة الحجم عن طريق التأثير على نفاذية الغشاء البعد تشابكي فينشأ فرق الجهد الفعال ومن ثم ينتشر على طول الليفة العصبية الكبيرة.



شكل 2-8 مراحل تكون الجهد الكهربى الفعال (1) وصول الجهد الفعال،
 (2) تنشيط قنوات Ca^{2+} ، دخول Ca^{2+} للخلية (3) افراز المادة الناقلة العصبية،
 (4) ارتباط الناقل العصبية بالمستقبلات على المشاء البعد تشابكى،
 (5) تنشيط قنوات عبور الايونات (6) نشؤ الجهد الكهربى فى الخلية البعد تشابكية.

ينشأ فرق الجهد الفعال في الخلية الحركية عند بداية المحور بعد hillock مباشرة (الشكل 9-2). يوجد العديد من الآلاف من النهايات التشابكية على خلية الحركة الوحيدة. يتم تجميع الاشارات الواردة من هذه التشابكات ولا تحدث عملية ازالة الاستقطاب إلا عن بلوغ قيمة العتبة بذلك لاتحدث إثارة عن طريق الإشارات الضعيفة أو الغير مؤثرة. يمكننا القول أنه يتم تحديد إثارة الخلية الحركية من عدمه عن طريق معالجة المدخلات من الموارد المختلفة «أثارة أو تثبيط» وقد أطلق العلماء على أسلوب معالجة المدخلات بواسطة الجهاز العصبى المصطلح العام «التكامل العصبى» neural integration بمعنى «الترابط في وحدة كاملة» وهو يحدث على عدة مستويات.

جدير بالذكر أن التشابك العصب - عضلى يعمل عن طريق إشارة بعد تشابكية وحيدة لكل إشارة قبل تشابكية.

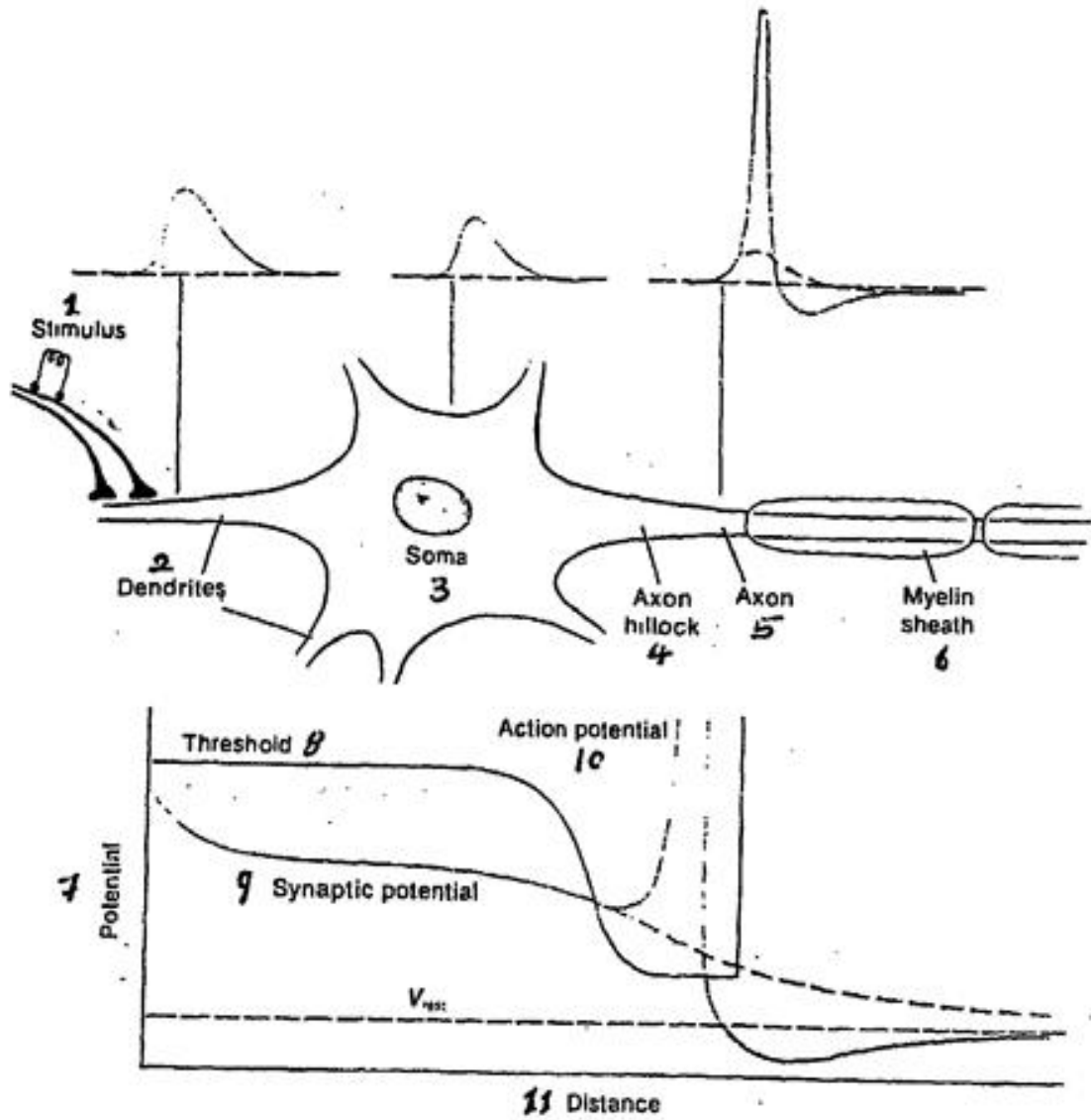
2-5 الناقلات العصبية :

إحدى أكثر المشاكل صعوبة في فزيولوجيا الاعصاب هو تحديد أنواع المواد الكيميائية، والتي تصنف كناقلات عصبية neurotransmitters، والتي يتم افرازها عند التشابكات المختلفة. هذا ولكي يتم اعتبار إحدى المواد كناقلات عصبية في بعض الأنسجة، يجب تحقيق بعض الشروط ومنها :

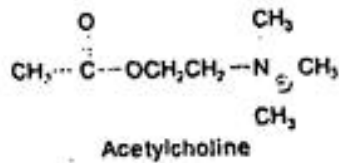
(1) عند وضع المادة المستخلصة أو المصنعة على غشاء الخلية البعد تشابكية ، نتوقع أن تحدث في الخلية نفس ربود الفعل التي تحدث عن طريق إثارة الخلايا القبل تشابكية .

(2) يجب أن يتم تحرير المادة اثناء اثاره الخلايا القبل تشابكية.

(3) يجب أن يبطل مفعول المادة بواسطة المواد التي تبطل مفعول النقل الطبيعى للإشارات العصبية بالاضافة إلى مادة أستيل كولين acetyl Coline الشكل (2-10).

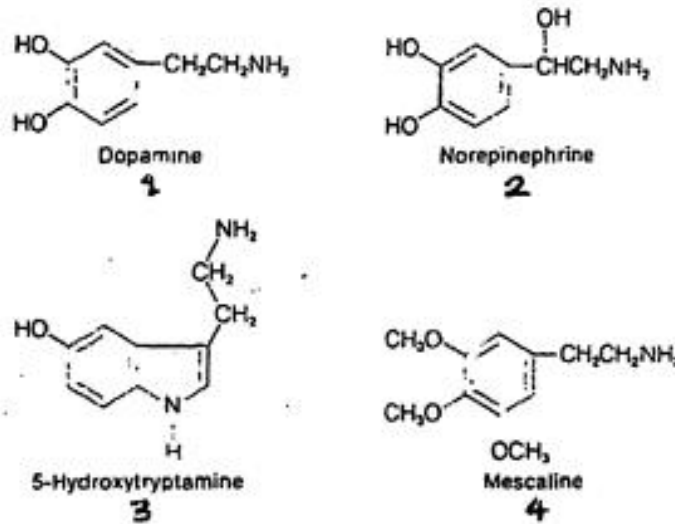


شكل 2-9 نشوء الجهد الكهربى الفعال فى الخلية العصبية عند منطقة الراية hillock عند بلوغ قيمة العتبة (1) المؤثر ، (2) زوائد شجرية ، (3) جسم الخلية ، (4) الراية (5) المحور ، (6) الغلاف النخاعى ، (7) الجهد ، (8) العتبة ، (9) الجهد التشابكى ، (10) الجهد الفعال ، (11) المسافة



شكل 2-10 جزئى أستيل كولين

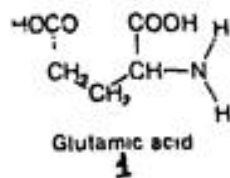
وقد ورد ذكره سابقا، هناك مواد أخرى تعمل كناقلات عصبية مثل الأمينات biogenic amines ومنها الأمينات الأحادية monoamines ومن أمثلتها إبينفرين epinephrine، ونورا بينفرين norepinephrine، دوبامين dopamine وسيروتونين serotonin (الشكل 11-2). يمكن اكتشاف وجود هذه المواد داخل الخلايا على شريحة معدة عن طريق القطع البارد لأن هذه المواد تبتلع عند تعريض الخلايا للضوء فوق البنفسجي ultra violet اختصاراً uv وذلك بعد تثبيتها بواسطة فورم ألدهيد formaldehyde .



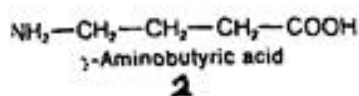
شكل 11-2 الأمينات الأحادية monoamines (1) دوبامين (2) نورابينفرين، (3) سيروتونين (4) مسكالين

بعض الأحماض الأمينية مثل حمض الجلوتاميك glutamic acid (الشكل 12-2) يتم إفرازها عند التشابكات التي تحدث إثارة داخل الجهاز العصبي المركزي للفقاريات وكذلك عند التشابكات العصب - عضلية للحشرات والقشريات. تعمل إحدى مركبات حمض البيوتريك وهي α -aminobutyric

اختصارا جابا GABA (الشكل 2-12) كمادة ناقلة مثبطة للخلية العصبية الحركية عند القشريات وكذلك داخل الجهاز العصبى المركزى للفقاريات.



شكل 2-12



(1) حمض الجلوتاميك (2) ألفا أمينوبوتريك

مجموعة أخرى من الناقلات العصبية تعرف بالبتيدات العصبية neuropeptides . وهى مواد بروتينية يتم انتاجها بواسطة العديد من الأنسجة مثل الخلايا الغدية داخلية الافراز، خلايا الجهاز العصبى المستقل. وكذلك العديد من اجزاء الجهاز العصبى المركزى، مثال لهذه الببتيدات، هرمون جلوكاجون glucagon، هرمون جاستون gastrin وهرمون كول سيتوكينين cholecystokinin .

هناك مجموعتان من البروتينات العصبية لقيت اهتماما شديدا هما الاندورفينات endorphins والانكفالينات enkephalins . لهذه البروتينات تأثير مخفف للألم analgesic وتأثيرات تحدث البهجة والنشوة كتلك التى يحدثها الأفيون opium .

يرتفع تركيز هذه المواد فى المخ كنتيجة لتناول الطعام، الاستماع للموسيقى وغيرها من الأنشطة التى تدخل السرور. نتيجة لذلك ولأن هذه المواد ترتبط فى الجهاز العصبى بنفس مواضع ارتباط المواد الأفيونية opiates مثل الأفيون ومشتقاته لذلك سميت بالمواد الأفيونية داخلية المنشأ endogenous

opioids عند تعاطى مواداً مثل الأفيون، المورفين والهيريون فإنه يحدث للخلايا العصبية نوع من الاعتياد الأيضى على هذه المواد فيما يعرف بالادمان addiction (وقد شاع فى الغرب استخدام لفظ عقاير drugs ليشير لهذه المواد بينما نستخدم هنا لفظ مخدرات).

الفصل الثالث
آليات الاحساس

الفصل الثالث

آليات الاحساس

لخلايا الاحساس والتي نطلق عليها مستقبلات الاحساس sensory receptors حساسية عالية لنوعية معينة من أنواع الطاقة المؤثرة مثل طاقة الموجات الضوئية، طاقة الموجات الصوتية، الطاقة الحرارية أو الطاقة الميكانيكية ... الخ، وهي غير حساسة نسبياً لغيرها من المؤثرات. تقوم الخلايا المستقبلية بتحويل الطاقة المؤثرة إلى إشارة كهربائية تكون، فى الغالب، عبارة عن عملية ازالة استقطاب. فى الواقع تكون مواضع الاستجابة الرئيسية، فى معظم خلايا الاستقبال، جزئيات موجودة على غشاء الخلية أو على الأغشية داخل الخلية.

تترجم قوة المؤثر إلى نبض كهربى أى عصبى. هذا وتظهر حساسية العديد من الألياف الحسية تناسباً طردياً من لوغاريثم log قوة المؤثر حتى يصل أقصى معدل لها: هذه العلاقة الوغاريتمية بين قوة المؤثر وحجم الاستجابة تسمح باستقبال المؤثرات الحسية على مدى حيوى واسع، مع الاحتفاظ بحساسية عالية بالنسبة للمؤثرات الضعيفة. بذلك يمكننا القول بأن الحساسية تكون عالية بالنسبة للمؤثرات الضعيفة وتقل مع ازدياد القوة المؤثرة.

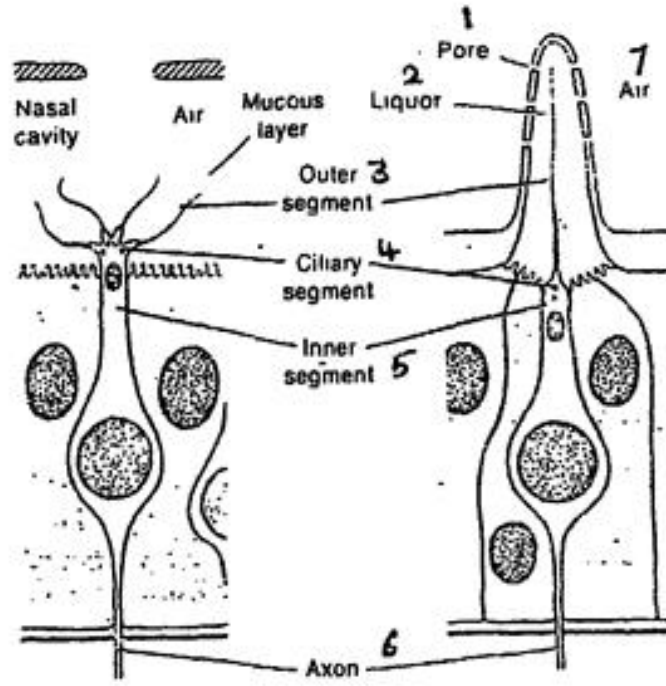
تمكن المدخلات المتوازية من المستقبلات، التي تقوم بتغطية مناطق مختلفة من المجال المؤثر، جهاز الاحساس من التفاعل مع كافة مجالات القوة المؤثرة مما لو كانت كل خلية تعمل على حدة.

أحد خواص الخلايا المستقبلية هو «التعود» أو التكيف sensory adaptation، وفيه يقل الاحساس أو ينعدم إذا استمر عمل المؤثر لفترة طويلة من الزمن. يحدث التعود فى بعض خلايا الاستقبال سريعاً بينما يحدث فى البعض الآخر ببطء. تختلف الآلية التي يحدث بها التكيف فهو قد يحدث أحياناً على مستوى الخلية المستقبلية أو قد يحدث بالنسبة لمراكز ترجمة الاحساس داخل الجهاز العصبى المركزى.

1-3 الاحساس بالمواد الكيميائية :

حساسية الخلايا إلى جزيئات محددة واسع الانتشار وهو يشمل التفاعلات الأيضية للأنسجة التي تحدثها الرسل الكيميائية مثل الهرمونات، حساسية بعض الخلايا لتركيز جزيئات مثل الأكسجين أو ثاني أكسيد الكربون CO_2 . أيضا تشمل مقدرة بعض الكائنات الدنيا مثل البكتريا على اكتشاف بعض المواد في البيئة المحيطة. لكننا سنحصر اهتمامنا هنا على خلايا الاحساس الكيميائية التي تشمل مستقبلات التذوق (gustatory أو الطعم taste) والتي تكشف عن وجود الجزيئات المذابة، ومستقبلات الشم (olfactory أو smell) والتي تكشف عن وجود الجزيئات المحمولة بواسطة الهواء . ولأن المادة المحمولة في الهواء تنوب أولا في الطبقة المائية التي تغلف غشاء الشم ثم بعد ذلك تؤثر على مستقبلات الشم لذلك لا يوجد اختلاف يذكر بين مستقبلات التذوق ومستقبلات الشم فكليهما يستجيب لوجود المواد المذابة.

متلما توجد مستقبلات التذوق والشم عند الفقاريات كذلك توجد عند اللافقاريات وخير مثال لذلك مستقبلات الشم لدى الحشرات. والتي تكون حساسة بدرجة كبيرة فمستقبلات الشم الموجودة على قرون الاستشعار antennae (المفرد antenna) لذكر فراشة بودة الحرير silkworm moth (الاسم العلمي bombyx mon) تستطيع اكتشاف الفرمون pheromone الجنسي بومبيكول bombykol الذي تفرزه أنثى الفراشة. يستجيب الذكر سلوكيا إلى تركيز يصل إلى جزيء واحد من الفرمون لكل 10^7 جزيء من الهواء. تسمح هذه الاستجابة العالية الحساسية للذكر بأن يتعرف على وجود الأنثى التي تبعد عنه بالعديد من الأميال (في اتجاه الريح). يوضح الشكل (1-3) خلية شم حسية نموذجية للحشرات.



B Vertebrate olfactory receptor , C Insect olfactory receptor

شكل 1-3 خلية شك نموذجية عند الحشرات (1) ثقب (2) مادة سائلة (3) جزء خارجي (4) جزء الهدب (5) جزء داخل (6) المحور (7) الهواء

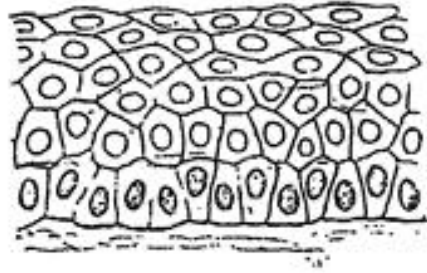
كذلك تملك الحشرات مستقبلات كيميائية على أطراف أرجلها عبارة عن شعيرات تنوق تقوم باكتشاف المواد الغذائية مثل جزيئات السكر مما يحفز سلوك التغذية عند الحشرات.

حاسة الشم عند الفقاريات أكثر تعقيداً من اللافقاريات إذ تستطيع التمييز بين العديد من الروائح المختلفة بواسطة مستقبلات الشم المختلفة. لكن من التجارب التي أجريت على الضفدع لم يتمكن العلماء من إثبات علاقة واحد-إلى-واحد بين بعض الروائح وبعض أنواع مستقبلات الشم. بدلا عن ذلك يمكن أن تحتوي كل من خلايا الشم المختلفة على مجموعة من الجزيئات المستقبلة المختلفة، كل منها تستجيب إلى إحدى الروائح على حدة.

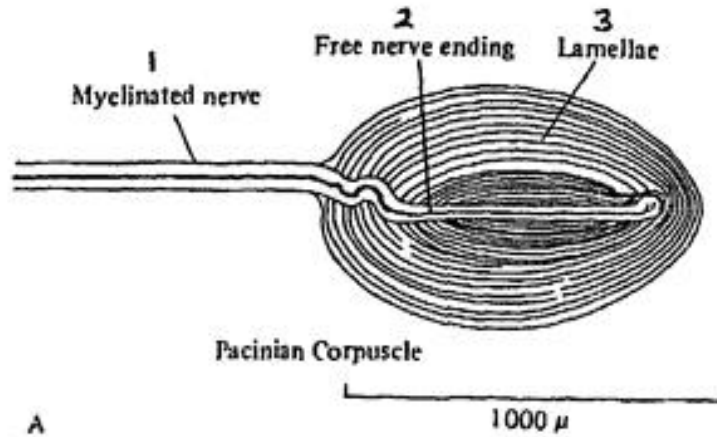
جدير بالذكر أن مقدرة الثدييات على التمييز بين مجموعة كبيرة من الروائح المختلفة تكمن في مقدرة مراكز الشم في المخ على التعرف على كم هائل من التوافقيات الواردة من خلايا الشم المتنوعة الموجودة في طلائية الأنف.

3-2 الإحساس بالمؤثرات الميكانيكية :

بين أبسط المستقبلات المتكائية mechanoreceptors النهايات الطرفية، لبعض الأعصاب، غير المميزة الموجودة داخل النسيج الضام connective tissue للجلد (الشكل 3-2). لكن عادة تكون المستقبلات الميكانيكية أكثر تعقيدا من ذلك، وهي عادة ما تحتوي على تراكيب إضافية مهمتها توصيل الطاقة الميكانيكية إلى الخلايا العصبية المستقبلة. مثل كريات باسين pacinian corpuscles (الشكل 3-3) وهي مستقبلات للشد أو الجذب والاهتزاز توجد داخل الجلد، العضلات، الأحشاء، الألياف الوترية والمفاصل عند الثدييات.

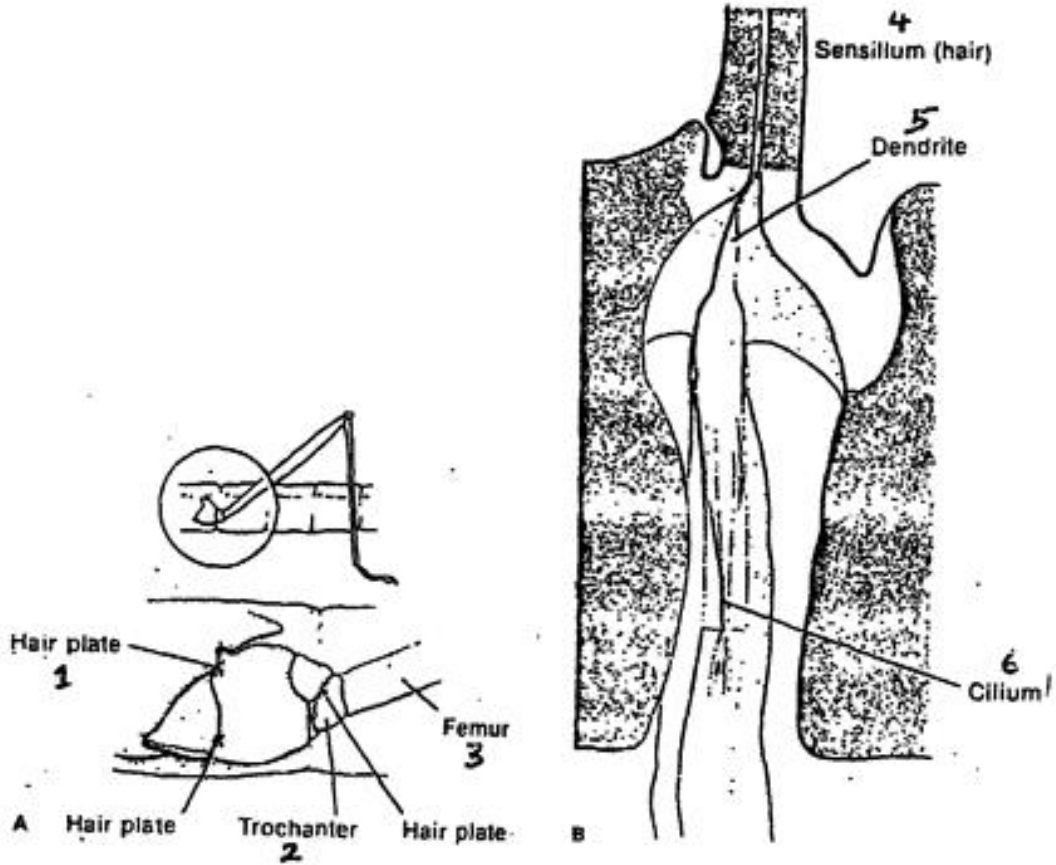


شكل 3-2 المستقبلات الميكانيكية داخل النسيج الضام للجلد



شكل 3-3 Pacinian Corpuscle مستقبلات ميكانيكية توجد عند الثدييات داخل الجلد، العضلات، الأحشاء، الألباني الوترية والمناسل (1) عصب يحيط به الغلاف النخاعي (2) النهاية الطرفية للعصب (3) صفائح

كذلك مستقبلات الشد داخل مختلف العضلات عند المفصليات والفقاريات. والسنسيلية *sensilla*، وهي شبيهة بالشعر، وتمتد عبر الهيكل الخارجى للمفصليات (الشكل 3-4). أما أكثر التراكيب الاضافية تعقيدا فتوجد داخل الأذن الوسطى والأذن الداخلية للثدييات (الشكل 3-5).



شكل 3-4

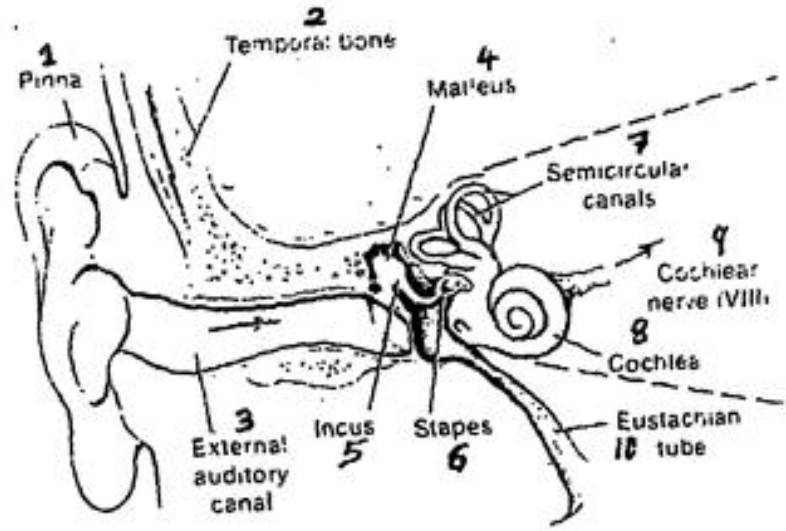
السنسيلم، يستقبل المؤثرات الميكانيكية

A موضعه على (1) الصفيحة الشعرية لأحد المفصليات

(2) الرضفة trochanter، (3) عظم الفخذ

(B) التشريح الوظيفى للسنسيلم (4) شعرة، (5) إحدى الزوائد الشجرية (6) إحدى الأهداب

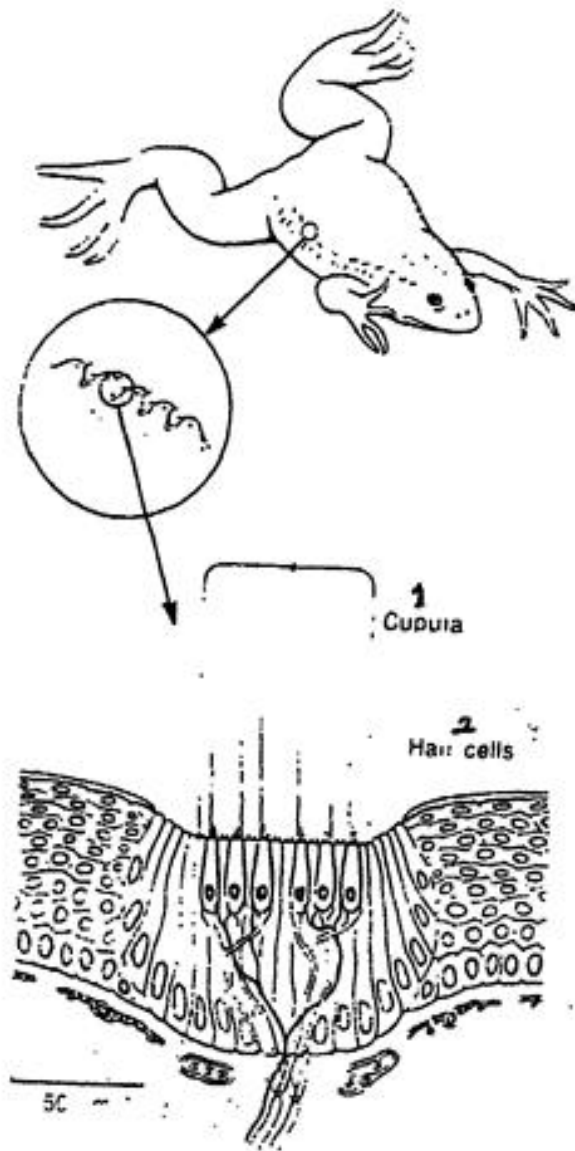
(C) عندما تتعنى الرجل وبالتالي يتم شد الزوائد الشجرية للمستقبلات الميكانيكية



شكل 3-5 الأذن، تستجيب للمؤثرات الميكانيكية

- (1) صوان الأذن (2) العظم الصدغي (3) قناة الأذن الخارجية
 (4) المطرقة (5) السنون (6) الرقاب (7) القنوات الهلالية (8) القوقعة
 (9) العصب القروقي (10) قناة يوستاش

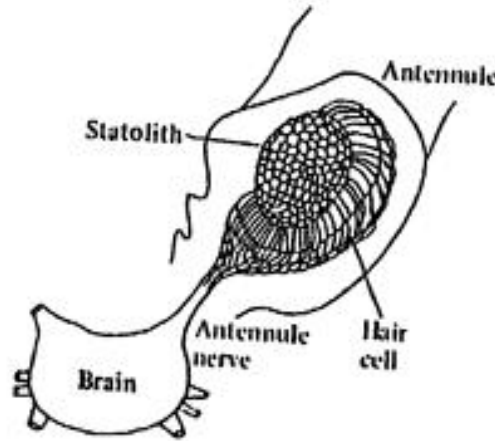
يكون التأثير المباشر على المستقبلات الميكانيكية هو ازاحة لغشاء الخلية ينتج عنه ازدياد في نفاذية الغشاء للصوديوم. هذا وتكون حساسية هذه الخلايا عالية جدا بحيث يمكن لازاحة ميكانيكية من الصغير بحيث لا تزيد عن 0.1 nm (عند مستوى النسيج أو الخلية) أن تحدث تغييرا في نفاذية الغشاء لأيون الصوديوم. تعتبر الخلايا الشعرية في الفقاريات ذات حساسية ميكانيكية عالية وهي توجد في جهاز الحبل الجانبي lateral line عند الأسماك والبرمائيات (الشكل 3-6). كذلك توجد داخل أعضاء السمع والتوازن في جميع الفقاريات.



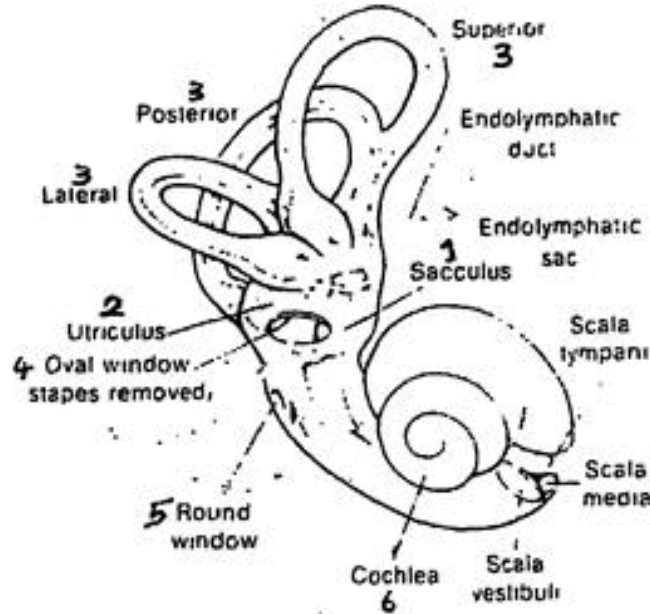
شكل 3-6 جهاز العبل الجانبي لضفدع
(1) الكؤيس (2) خلايا شعرية

أبسط أنواع الأجهزة التي تستجيب للتسارع acceleration هو كيس الموازنة statocyst عند اللافقاريات (لا يوجد لدى الحشرات التي تعتمد على حواس أخرى مثل حاسة الابصار في عملية تحديد وجهتها). يتكون كيس الموازنة من قناة مجوف مبطنة بالمستقبلات الميكانيكية التي تحتوى على أهداف

تلامس الحصاة statolith كما فى الكركند (جراد البحرى) lobster (الشكل 3-7) الحصاة الموازنة عبارة عن حبات رمل أو أجسام صلبة يأخذها الحيوان من البيئة المحيطة أو تفرزها خلايا طلائية كيس الموازنة statocyst أما أعضاء التوازن عند الفقاريات فقد نشأت عند الجزء الأمامى لجهاز الحبل الجانبي والتي تتكون من الكيس الدقيق sacculus والقربة الدقيقة utriculus يعطى الأخير الثلاث قنوات الهلالية semicircular الموجودة بالأذن الداخلية والتي تتعامد مع بعضها البعض (الشكل 3-8) وحينما يتحرك الرأس فإنه يجرف الليمف الداخلى الذى يمر بالنتوء الجلاتينى أو الكوبس cupula والتي تحتوى على خلايا حسية عند قاعدتها (كما فى الشكل 3-6) يوجد داخل الأذن الداخلية للفقاريات مواد معدنية صلبة مكونة مما يعرف بالحصية الاذنية otolith وهو شبيهة بالحصاة الموازنة غير أنه لا يتأثر بالتسارع إنما بوضع الحيوان بالنسبة للجاذبية الأرضية. كذلك تستخدمه الفقاريات الدنيا للاحساس بالذبذبات كتلك التى تحدثها الموجات الصوتية.



شكل 3-7 رسم يوضح كيس الموازنة statocyst لاحدى المفصليات الكركند/ جراد البحر
 lobster (1) الحصاة statolith (2) قرن استشعار
 (3) عصب يفدى قرن الاستشعار (4) المخ

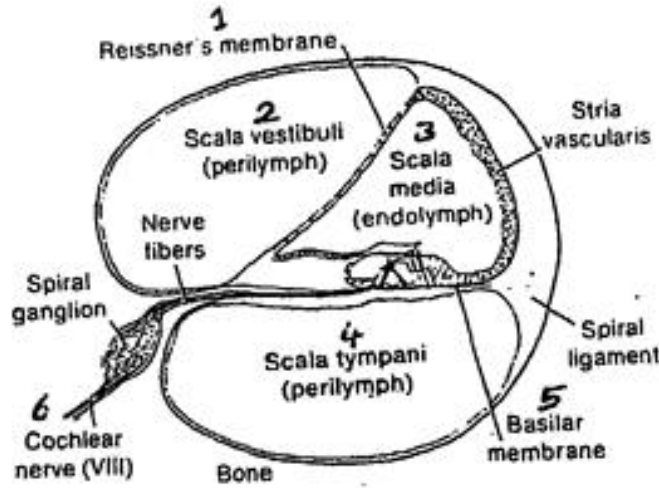


شكل 3-8

الاذن الداخلية للثدييات

- (1) الكيس الدقيقة (2) القرية الدقيقة (3) القنوات الهلالية
 (4) النافذة البيضاوية (5) النافذة المستديرة (6) القوقعة

يختص عضو كورتى organ of corti (الشكل 3-9)، وهو يوجد داخل القوقعة cochlea، بتحويل التحركات الميكانيكية، الناتجة عن أثر الموجات الصوتية المحمولة في الهواء على الأجزاء المختلفة للأذن، إلى اشارات عصبية يحملها العصب السمعي إلى الجهاز العصبي المركزي. توجد القوقعة بشكلها الحقيقي (الشكل 3-8) فقط في الثدييات . بينما توجد عند الطيور والزواحف قناة قوقعة مستقيمة تحتوى على الغشاء القاعدي وعضو كورتى. هذا ولا توجد قناة قوقعة في الفقاريات الدنيا. وفيها يتم الاحساس بالموجات الصوتية بواسطة الخلايا الشعرية الموجودة داخل الكيس الدقيق والقرية الدقيقة (الشكل 3-8) نتيجة لحركة الحصى الأذنية بداخلها.

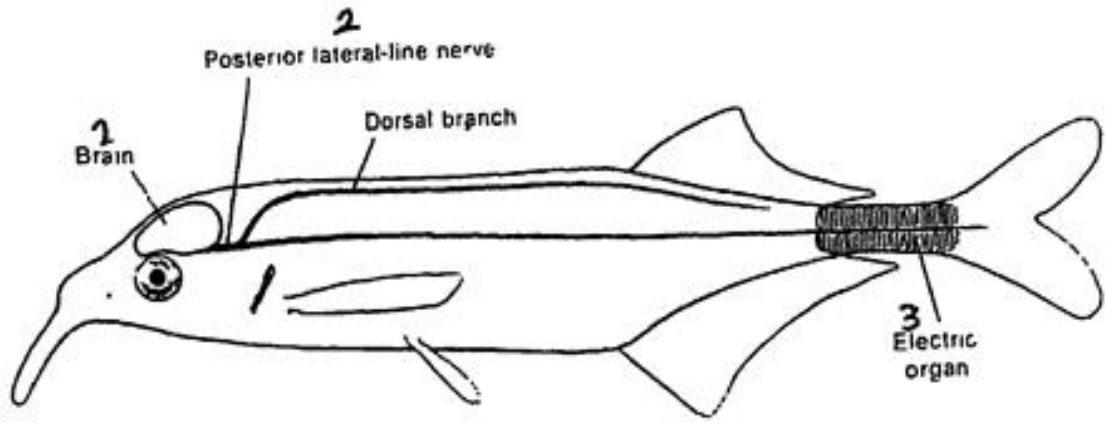


شكل 3-9 قطاع عرضي عبر القناة القوقعة يوضح عضو كورتى وهو يقع على الغشاء القاعدى
 (1) غشاء ريسنر (2) قناة الدهليز (3) القناة الوسطى
 (4) القناة الطولية (5) الغشاء القاعدى (6) العصب القوقعى

3-3 الاحساس بالمؤثرات الكهربائية :

فقدت الخلايا الشعرية، الموجودة على جلد بعض أنواع الاسماك العظمية والغضروفية ، أهدابها وتحولت إلى احساس التيارات الكهربائية. مصدر هذه التيارات الكهربائية يكون إما من الاسماك نفسها أو تيارات نابذة من انسجة حيوانات أخرى. تتوزع المستقبلات الكهربائية عند *detroreceptors* عند الأسماك فوق الرأس والجسم على جهاز الحبل الجانبي (الشكل 3-10). للغشاء الخارجى للخلية المستقبلية مقاومة كهربية أقل من الغشاء القاعدى. يدخل التيار عن طريق ثقبوط ثلاثية فيؤثر على المستقبل الكهربى (الشكل 3-11). يؤدي التيار إلى ازالة استقطاب الغشاء القاعدى، مما يدفع بأيون الكالسيوم خلال الغشاء الخارجى. أى تزداد نفاذية الغشاء الخارجى لأيون الكالسيوم. يؤدي اندفاع Ca^{2+} إلى داخل الخلية إلى تحرير الناقله العصبية وهذا يؤدي بدوره إلى ارسال الاشارات العصبية.

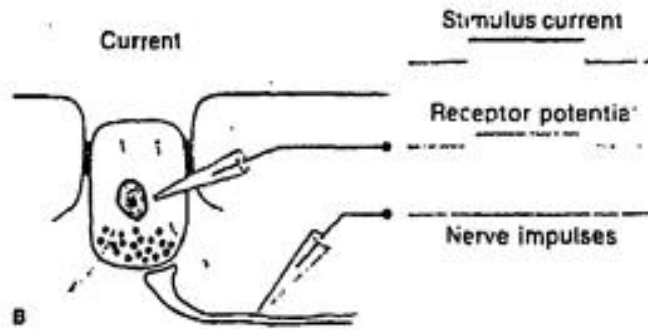
جدير بالذكر أن بعض أسماك الأنقليس *eels* والرعاد الكهربى *torpedoes* تنتج تياراً كهربياً عالياً يشل حركة الفريسة أو العدو.



A

Receptor areas

شكل 3-10 Bennett (68) جهاز العبل الجانبي وعليه تتوزع المستقبلات الكهربائية عند إحدى الأسماك Gnathogemus petersii (1) المخ (2) العصب الجانبي الخلفي (3) العضو الكهربائي



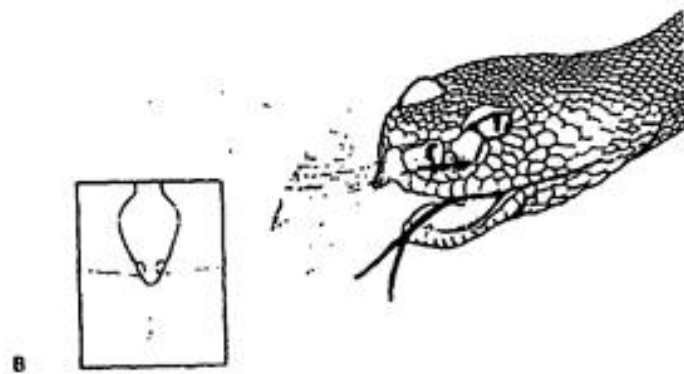
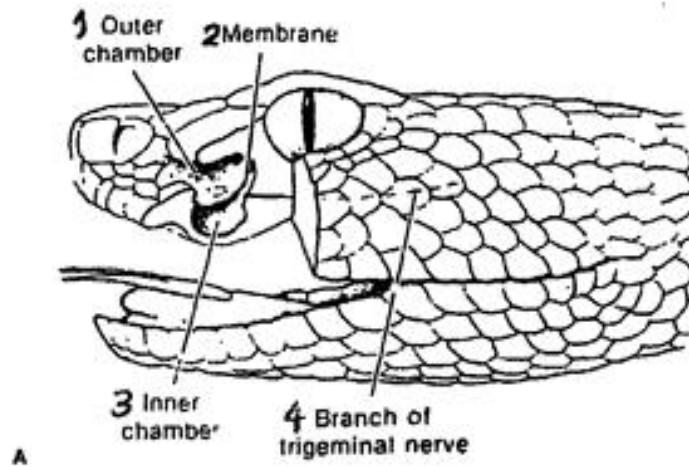
شكل 3-11 خلية استقبال كهربائية . يمر التيار الكهربائي عبر أحد الثقوب ..

3-4 الاحساس بالمؤثرات الحرارية :

تقوم بعض النهايات الطرفية للأعصاب بالاستجابة لدرجة الحرارة و/ أو thermoreceptors التغيير في درجة حرارة الجلد. توجد المستقبلات الحرارية داخل تحت المهاد hypothalamus (داخل المخ) عند الفقاريات. وتستقبل

الإشارات من الجلد وأجزاء الجسم الأخرى ومن ثم تكون تغذية مرتجعة feed back وبذا يتحكم تحت المهاد فى الآلية المنظمة لدرجة حرارة الجسم.

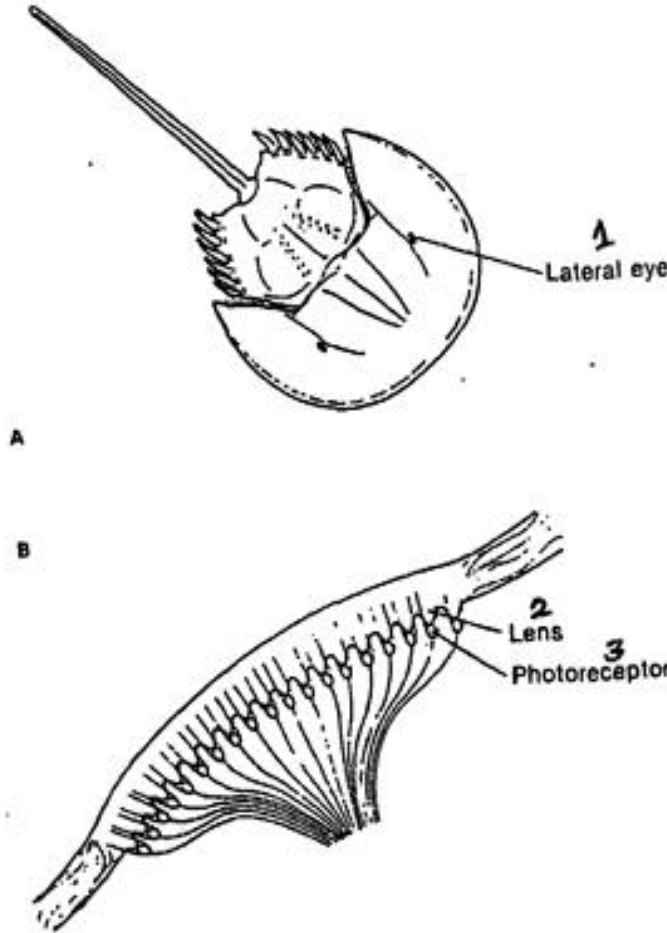
توجد فى بعض الحيوانات مثل الحية ذات الاجراس أو الحية المجلجلة rattle snake مستقبيلات شديدة الحساسية للحرارة تتعرف على الموجات تحت الحمراء IR (الشكل 3-12) وهى تقوم بقياس أى ارتفاع فى الحرارة يصل أو يزيد عن 0.002 C° . بذا تستطيع الحية (الثعبان) التعرف على فريسته التى تكون عادة من الثدييات صغيرة الحجم مثل القوارض، وهى على بعد 40 cm، نتيجة لاختلاف درجة حرارتها (أى الفريسة) عن البيئة المحيطة.



شكل 3-12 Bullock & Dieke المستقبيلات الحرارية عند ذات الاجراس crotalus وهي توجد على غشاء الحجرة الداخلية. (1) الحجرة الخارجية (2) غشاء (3) الحجرة الداخلية (4) العصب / فرع trigeminal مثلث التوائم أو الوجوه.

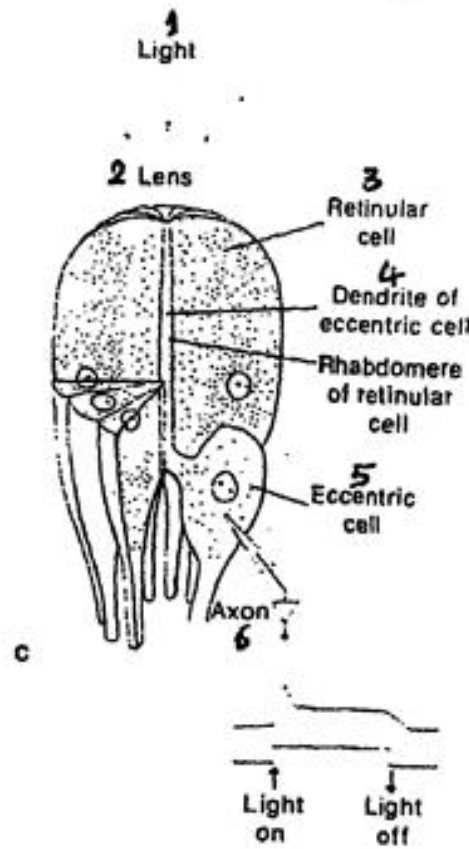
5-13 الاحساس بالمؤثرات الضوئية :

تشارك المستقبلات الضوئية photoreceptors فى امتلاكها لصبغة حساسة للضوء مرتبطة بغشاء استقبال. يتم تغيير تركيب هذه الجزئيات الحساسة للضوء photopigments بواسطة الفوتونات photons الضوئية. أكثر المستقبلات الضوئية التى تمت دراستها هى للسرطان الشبيه بحنوة الحصان horseshoe crab أو ملك السرطين Limulus polyphemus وهو ليس بسرطان حقيقى إذ ينتمى إلى احدى فصائل العنكبوتيات arachnida المنقرضة . توجد لدى هذا الحيوان عينان مركبتان compound جانبيتان. الوحدة الوظيفية للعين المركبة هى العويونة أو العين الصغيرة ommatidium وتقع كل واحدة منها تحت سطح سداسى للقرنية cornea. لكل عين صغيرة عدسة لتجميع الضوء (شكل 3-13). يتكون الهين الصغيرة من واحدة من الزوائد الشجرية dendrite التى هى امتداد



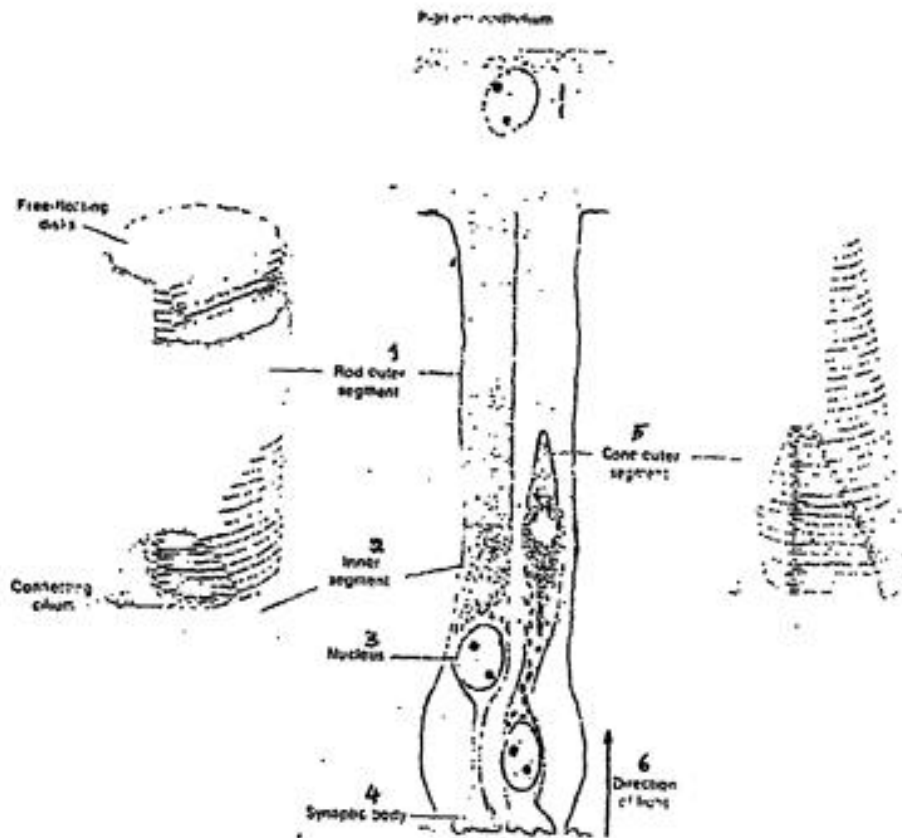
شكل 3-13 العين المركبة للسرطان حنوة الحصان (1) عين جانبية (2) عدسة (3) مستقبل ضوئى

للخلية المركزية وتحيط بها 12 خلية شبكية (الشكل 14-3). هذا وتحتوى الخلايا الشبكية على جزئيات الصبغ الضوئى. بالرغم من أن العين الصغيرة عند ملك السراطين limulus يختلف عن المستقبلات الضوئية لدى الثدييات إلا أنها تحمل العديد من السمات المشتركة مثل تشابه الأصباغ والخواص الكهربية الأساسية للخلايا. هذا يقود إلى اقتراح، أن الخصائص البسيطة لآلية الاحساس بالضوء تتبع من سلوك الخلايا المستقبلية للضوء نفسها وتظل نسبية من غير تعديل بواسطة الجهاز العصبى المركزى.

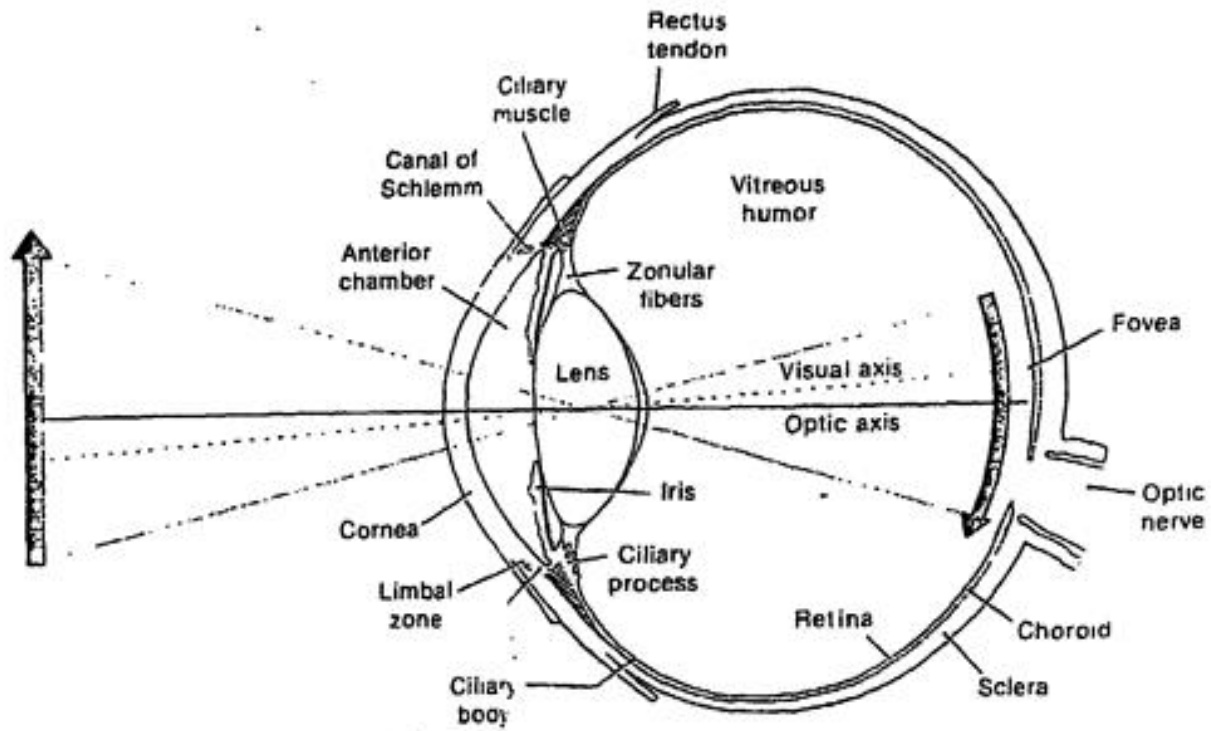


شكل 14-3 التشریح الوظيفى للعين الصغيرة ، العينية (1) عين جانبية (2) عدسة
(3) مستقبل ضوئى (4) زائدة شجيرية (5) خلية مركزية (6) محور

الخلايا التى تستجيب للإثارة بواسطة الضوء عند الفقاريات نوعين، العصى rods والمخاريط cones (الشكل 15-3)، وتوجد ضمن طبقة الشبكية retina داخل العين، التى تحتوى أيضا على العديد من التراكيب الأخرى (الشكل 16-3) مؤدية إلى التكامل الوظيفى للعين كعضو للابصار.



شكل 3-15 العصبى والمخاريط وتوجد على طبقة الشبكية (مأخوذة من عين الضفدع)
 (1) الحلقة الخارجية (عماء) (2) الحلقة الداخلية (3) النواة (4) الجسم التشابكي
 (5) الحلقة الخارجية (مخروط) (6) اتجاه الضوء



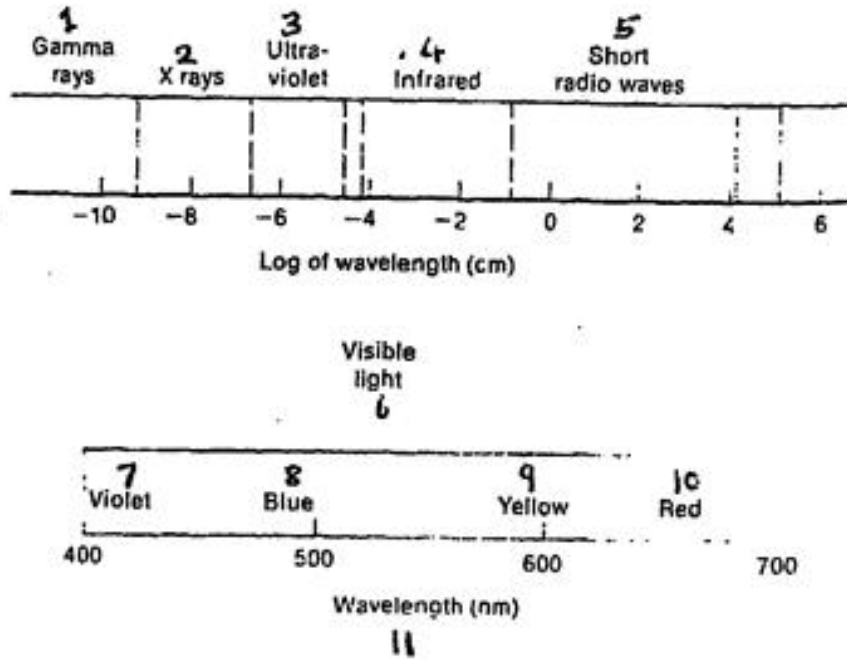
شكل 3-16 التشریح الوظيفی للعين عند الثدييات (العام)

الأصباغ الضوئية :

نتناول في ما يلي الأصباغ الضوئية photopigments أيضا تعرف بالأصباغ البصرية visual pigments إن الطيف spectrum الأشعاع الكهرومغناطيسي electromagnetic يمتد من أشعة جاما gamma rays التي يبلغ طول موجاتها 10^{-12} cm إلى موجات الراديو radio waves التي يبلغ طول الموجة فيها 10^6 cm (الشكل 3-17). يسمى الجزء الذي يقع بين 10^{-8} cm إلى 10^{-2} cm بالضوء light. يمكننا رؤية حيز صغير من هذا الجزء. ويتراوح ما بين 400nm إلى 740nm توجد تحت هذا الحيز الأشعة فوق البنفسجية ultraviolet اختصاراً UV وفوقه توجد الأشعة تحت الحمراء infranred اختصاراً IR . لا تستطيع الثدييات بما فيها الإنسان رؤية أي من UV أو IR. بينما تستطيع

العين المركبة للحشرات مشاهدة UV أى تستطيع أن تميز الألوان التى تعكس UV وهى موجودة فى الطبيعة مثل الأزهار ولكننا لانستطيع مشاهدتها. تساوى الطاقة E (وتقاس بواسطة جرام. سعر حرارى للجزيء g.cal/ mol المحتواه داخل الكواتم quantum من الشعاع ثابت بلانك planck's constant مقسوما على طول الموجة λ بالسنتيمترات

$$E = \frac{2.854}{\lambda} \text{ g. cal/mol}$$



شكل 3-17 الطيف الكهرومغناطيسى The electromagnetic spectrum
 (1) أشعة جاما (2) الأشعة السينية (3) الأشعة فوق البنفسجية
 (4) الأشعة تحت الحمراء (5) موجات الراديو القصيرة (6) الضوء المرئى
 (7) بنفسجى (8) أزرق (9) أصفر (10) أحمر (11) طول الموجة

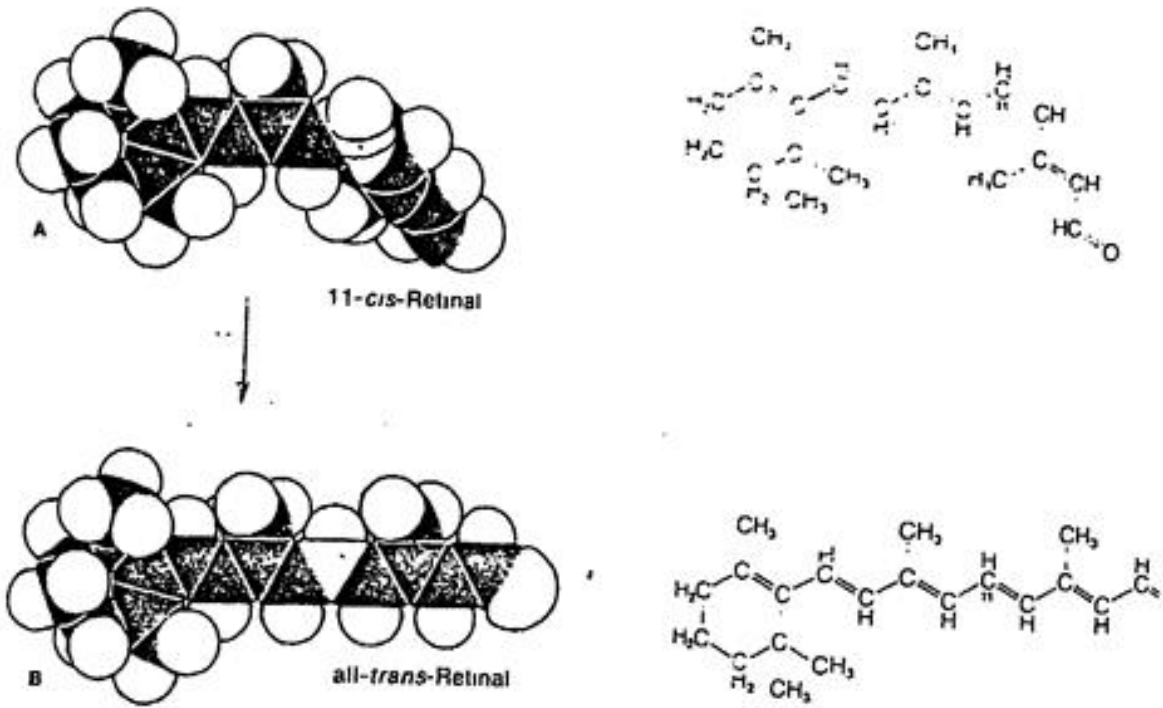
إذن تزداد الطاقة مع انخفاض طول موجة الشعاع فيكون للموجة القصيرة جداً 1nm طاقة عالية تستطيع أن تكسر الروابط الكيميائية. بينما يرى الموجات الطويلة جدا 1000 nm للطاقة وبذلك فهي لا تؤثر على تركيب الجزيئات.

الأصباغ الضوئية التي تحتويها الخلايا أو العضيات للكائنات الحية والتي تطورت لتتمكن من احتواء الطاقة الموجودة في ضوء الشمس. تم انتقائها نسبة لامتناسها الأقصى بين هذه الحدود.

عند امتصاص كوانتم من الضوء بواسطة جزيء من أحد الأصباغ الضوئية فإنه يرفع طاقة الجزيء عن طريق اتساع القطر الذي تدور فيه الإلكترونات المرتبطة بالروابط ثنائية الأنواع conjugated double bonds. وهذا هو أساس تحويل الطاقة المشعة في عملية التمثيل الضوئي، بواسطة النباتات الخضراء، إلى طاقة كيميائية. وهي كذلك أساس الاحساس بالرؤيا عند الحيوانات. من المهم أن نعرف أن كل الصبغات العضوية تمتلك خاصية التاثر بالطاقة الضوئية نتيجة لوجود سلسلة أو حلقة كربونية لها روابط أحادية وروابط ثنائية موجودة بالتبادل alternating (الشكل 18-3). كل أصباغ الرؤيا التي تمت دراستها حتى الآن تحتوي على مكونين رئيسيين، جزء بروتيني أو بسين opsin ومجموعة إضافية prothetic كاروتينية carotenoid تستجيب للضوء بتغيير في الشكل الذي يؤدي إلى تغيير في شكل الأوبسين (الشكل 19-3).

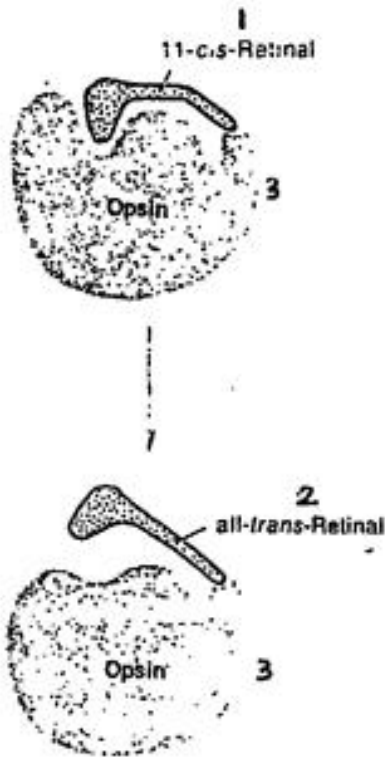
أحد الاصباغ البصرية ريتنال retinal ، موجود ضمن جزيء rhodopsin، وهو مشتق من فيتامين A₁ حيث يعاد تصنيعه من فيتامين A₁ الموجود في الخلايا المشيمية.

نوع آخر من الكاريتينويد موجود في خلايا الابصار ضمنى جزيء بورفيروبسين porphropsin هو 3-dehydroretinal الذي يختلف قليلاً عن ريتنال وهو مشتق من فيتامين A₂.



شكل 3-18 جزئى الرتينال (A) عند الوضع المنحنى *cis*
(B) عند الوضع المستقيم *trans* عند تأثره بالضوء

يظهر توزيع كل من رودوبسين وبورفيروبسين مساراً بيئياً هاماً. ففي الفقاريات التي تعيش على سطح اليابسة يكون صبغ الابصار من مجموعة رودوبسين يوجد هذا الصبغ أيضاً عند اللافقاريات مثل الليميولاس ، الحشرات والقشريات. بينما يكون صبغ بورفيروبسين أكثر شيوعاً بين أسماك المياه العذبة وبعض البرمائيات. هذا وتتحول الأسماك التي تهاجر من المياه العذبة إلى المياه المالحة من البورفيروبسين إلى الرودوبسين نتيجة لأن امتصاص الأخير لموجات الضوء القصيرة (اللون الأزرق الذى يسود فى اعماق البحار) يكون عالياً.

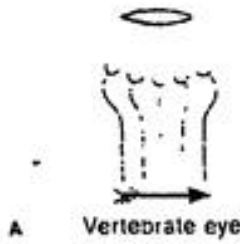


شكل 19-3 التغيرات التي تحدث لجزيء rhodopsin عند تأثره بالضوء
(1) ريتينال cis (2) ريتينال trans (3) أوبسين

آليات الرؤية

تمتلك جميع أنواع الحيوانات ، حتى وحيدة الخلية، وسائل تميز بواسطتها اتجاه الضوء، وكذلك الاختلاف في تركيبه. في الحيوانات وحيدة الخلية والديدان المفلطحة flatworms يتم تحديد اتجاه الضوء بمساعدة صبغ عازل للضوء sercening pigment والذي يلقي ظللاً على العضي الحساس للضوء. يوجد في السوطيات flagellates التي لها عضي حساس للضوء عند قاعدة السوط، محجوب من جانب واحد بواسطة ما يعرف بنقطة العين eyespot (وهي التي تحتوي الصبغ) يساعد هذا العضي في معرفة اتجاه الضوء. أكثر من ذلك تمتلك إحدى مجموعات بعض الحيوانات وحيدة الخلية البحرية عضياً يشبه العدسة مهمته تركيز الضوء على كوب الصبغ. بالرغم من امكانية تكوين صور خام بواسطة هذا العضي لكن ليس في مقدور هذا الحيوان، وحيد الخلية ، تمييز الصور لأن تمييز الصور يتطلب أكثر من مجرد عدسة إذ يجب وجود آلية لتمييز المواضع المختلفة للصورة الضوئية. في معظم العيون التي تتكون بداخلها

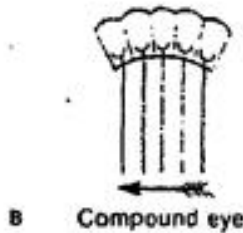
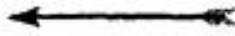
الصور يتم التعرف على الصورة بواسطة العديد من المستقبلات الضوئية الموجودة على الشبكية بحيث تستطيع كل خلية حس تمييز جزء واحد من الصورة ، المتكونة على الشبكية بواسطة العدسة (الشكل 20-3). كما يحدث داخل العين البسيطة للفقاريات ومنها ينتقل هذا النسق إلى الجهاز العصبي المركزي.



شكل 20-2 العين البسيطة وعند الفقاريات توجد عدسة وحيدة

أما بالنسبة للعين المركبة للمفصليات

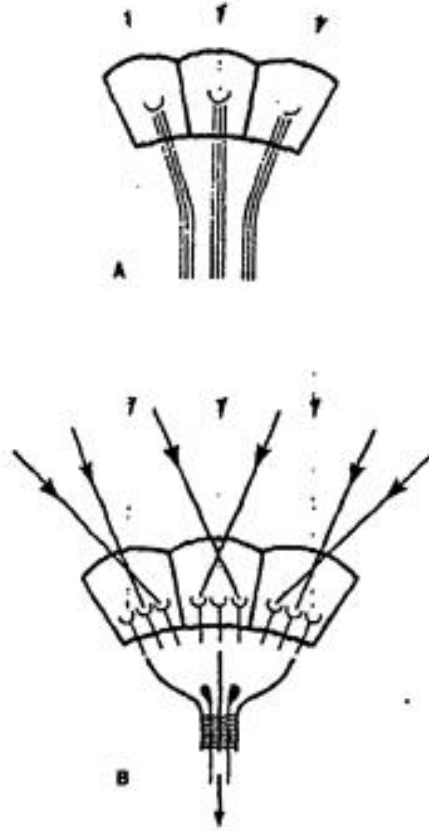
فيكون الوضع أكثر تعقيدا حيث يقوم كل عين صغيرة بتمييز مخروط حوالى 2 إلى 3° من مجال الرؤيا (الشكل 21-3). لذلك تكون الرؤيا أقل حيدة عند اللافقاريات من نظيرتها عند الفقاريات التى تستطيع كل خلية تمييز 0.02° من مجال الرؤيا.



شكل 21-3 العين المركبة (عند المفصليات) لكل عويبة عدسة خاصة بها

النوع الآخر من العين المركبة موجود لدى الذباب flies حيث تنتظم خلايا الشبكية للعين الصغيرة في دائرة مفتوحة. عادة توجد خلية واحدة أو خليتين شبكيتين فى الوسط. فى هذه الحالة تميز كل عين جزء مختلف من مجال الرؤيا. ثم تقود خلايا الشبكية داخل العين المجاورة إلى شبكة عصبية واحدة بحيث

تنتهى حوالي 7 من هذه الخلايا والتي تشاهد عادة نفس المجال عند خلية عصبية بعد تشابكية واحدة (الشكل 22-3) ينتقل منها السIGNAL إلى الجهاز العصبى المركزى.



شكل 22-3 نوعين للعين المركبة (A) كل الخلايا الشبكية الواحد تستجيب لنقطة منفصلة فى مجال الرؤيا (B) كل خلية شبكية داخل كل من 7 أو 8 استجيب لنقطة منفصلة فى مجال الرؤيا - ثم تتجمع الاستجابة عند خلية ثانوية مشتركة

تجميع مدخلات الخلايا الشبكية التى تستقبل نفس الإشارة الضوئية، يخدم فى تدعيم ترابط الصورة المرئية spatial coherence وفى الترجمة العصبية لمجال الرؤيا بواسطة الجهاز العصبى المركزى. تستطيع بعض الحشرات والقشريات أن تحدد اتجاهها بالنسبة للشمس حتى إذا حجب السحب الشمس

عنها . معتمدة في ذلك على الضوء المستقطب polarized لضوء الشمس على أجزاء السماء حسب موضع الشمس. لقد أكتشف أن بعض المفصليات تستطيع تمييز الاختلاف للمتجه الكهربى للضوء وتستخدم هذه المعلومات فى تحديد اتجاهها وفى عملية الابحار navigation.

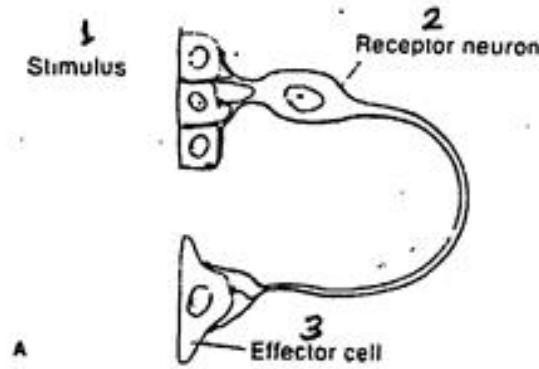
الفصل الرابع
تطور الجهاز العصبي

الفصل الرابع

تطور الجهاز العصبي

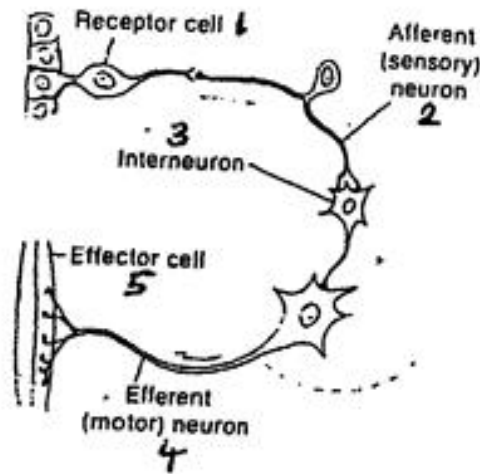
يعتبر السلوك الحيواني أكثر جوانب الحياة إثارة. خاصة عندما نتجه من السلوك البسيط الناتج عن مؤثر مباشر إلى السلوك الأكثر تعقيداً والذي يعتمد على معلومات تم تجميعها وتخزينها نتيجة لممارسات ماضية لذلك لا يمكن التنبؤ بها. بالنسبة للمشاهد، إذا جاز لنا أن نستعير لغة العصر «عصر تقنية المعلومات» بأن نطلق على السلوك تعبير برامج الكمبيوتر software فإن مكونات جهاز الكمبيوتر hardware يتكون من الشبكات العصبية neural networks وهي بالتحديد دوائر من الخلايا العصبية المترابطة ببعضها البعض. وهي تختلف عن الدوائر الكهربائية في امتلاكها لخاصية اللدونة plasticity أي أنها تملك المقدرة على أن تتعدل وظيفياً وإلى درجة ما تشريحياً كاستجابة للخبرة السابقة.

أبسط أنواع الشبكات العصبية يمثلها القوس المنعكس reflex arc والذي ربما احتوى في بداياته على خلية مستقبلية تغذي خلية مستجيبة (الشكل 4-1)



الشكل 4-1 رسم افتراضي لقوس منعكس بدائي
(1) مؤثر (2) خلية مستقبلية (3) خلية مستجيبة

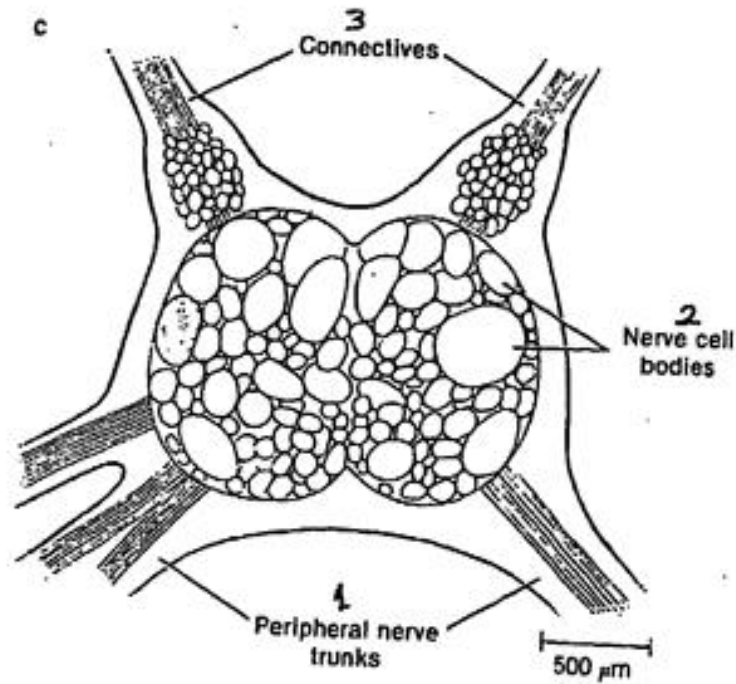
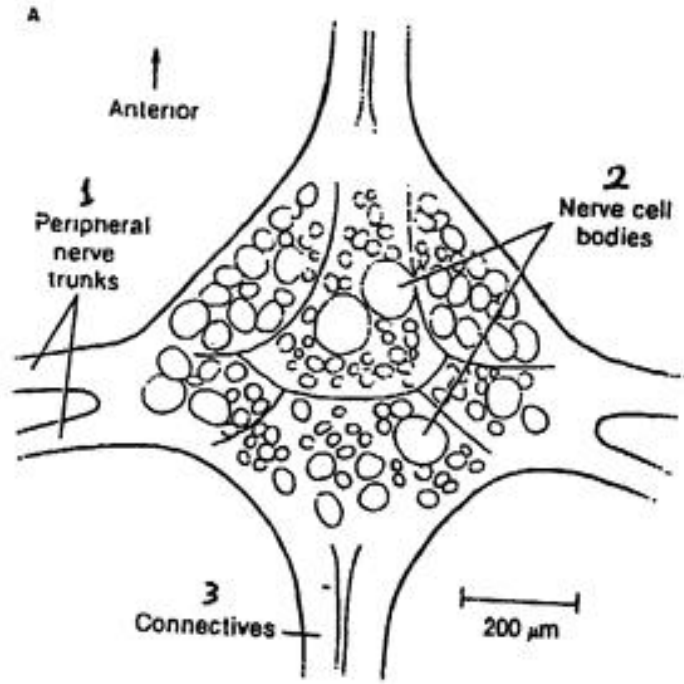
مع تعقيد الدوائر العصبية نشأت أجهزة عصبية مركزية تسمح بتركيز الخلايا العصبية في حيز ضيق، كذلك أصبحت مناطق الوصل أكثر تعقيداً وقد أتاح المحور الطويل لخلايا الحس sensory والحركة motor والذي يتجمع في شكل



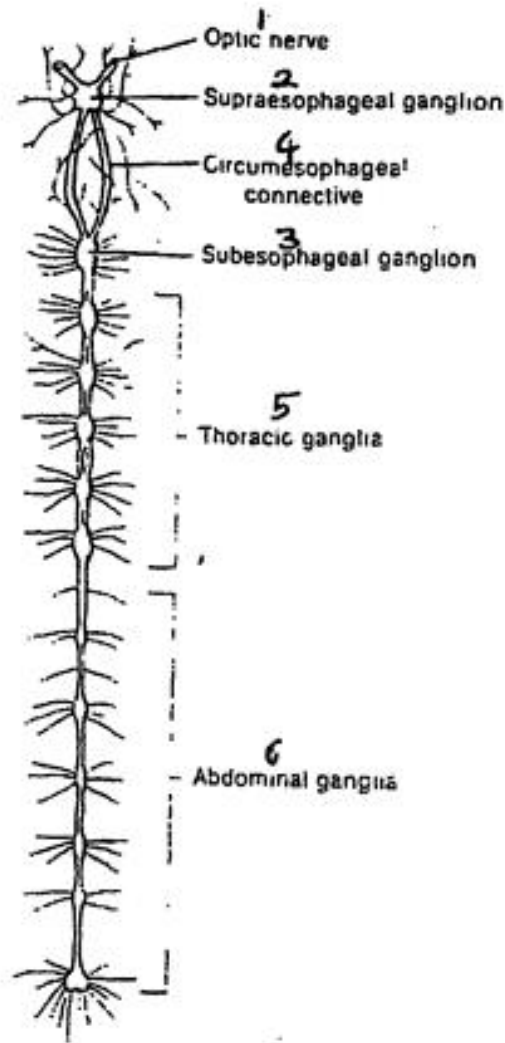
شكل 3-4 قوس منعكس متعدد التشابك (1) خلية مستقبلة (2) خلية عصبية واردة (حسية) خلية بين عصبية (4) خلية عصبية صادرة (حركية) (5) خلية مستجيبة

أولى أشكال التطور للجهاز العصبى هو انتظام الخلايا العصبية فى شكل عقد ganglia (المفرد ganglion) أول ما ظهرت فى اللافشويات وقد وجدت بعد ذلك فى كل الأنواع العليا الأخرى. تحتوى العقدة (الشكل 4-4) على أجسام العديد من الخلايا العصبية. يوجد لدى اللافقاريات الحلقية segmented عقدة واحدة فى كل حلقة. عادة تقوم العقدة بوظائف الحلقة الموجودة بداخلها زائداً ووظائف واحد أو أكثر من الحلقات المجاورة. ترتبط العقد المتتالية بواسطة آليات عصبية، التى تصل العقد ببعضها البعض مكونة بذلك الحبل العصبى الأمامى ventral nerve cord الذى يوجد لدى الوددة الحلقية annelids والمفصليات (الشكل 4-5).

* أحد أهم التطورات فى نشوء السلوك المعقد هو الاتجاه نحو التحام العديد من العقد الموجودة فى المقدمة مكونة العقدة الكبيرة superganglion أو المخ brain. وتكون هذه أكثر تعقيدا من العقد الحلقية وتظهر نوعا من التحكم فى وظيفة هذه العقدة. يعزى الازدياد فى حجم المخ بالنسبة للأجزاء الأخرى لكم الهائل نسبيا للمدخلات الحسية الواردة إليه من العدد الكبير لأجهزة الاحساس الموجودة فى مقدمة الحيوان. وكذلك نتيجة لتطور مراكز التنظيم داخل المخ التى تقوم بطريقة مباشرة أو غير مباشرة، عن طريق الهرمونات، بتنظيم وظائف الجسم.



شكل 4-4 وجود العديد من الخلايا العصبية داخل العقد gang lia عند اللافقاريات
 (A) علق-طفيل segmental g. of leech الغدد الحلقية
 (B) حيوان رخوي aldomerl g. of slug الغدد البطنية
 (1) الترتك العصبي الطرفي (2) أجسام الخلايا العصبية (3) connectives



شكل 4-5 الحبل العصبى الامامى لل lobster ويظهر فيه التنظيم الحلقى scymetry
 (1) العصب البصرى (2) عقدة فوق العرى (3) عقدة تحت العرى
 (4) العصب الضام الرابط connectives يحيط بالعرى (5) العقد الصدرية (6) العقد البطنية

نتيجة للتماثل الشعاعى radial symmetry لا تمتلك قنفسذيات الجلد
 echinoderms عقدة شبيهة بالمش كالتى توجد لى الديدان الحلقية والمفصليات
 التى لها تماثل جانبيى bilateral. للرخويات molluscs عقد غير متشابهة وغير
 حلقية متصلة باكياف عصبية طويلة. بينما نجد أكثر الأجهزة العصبية تعقيدا بين

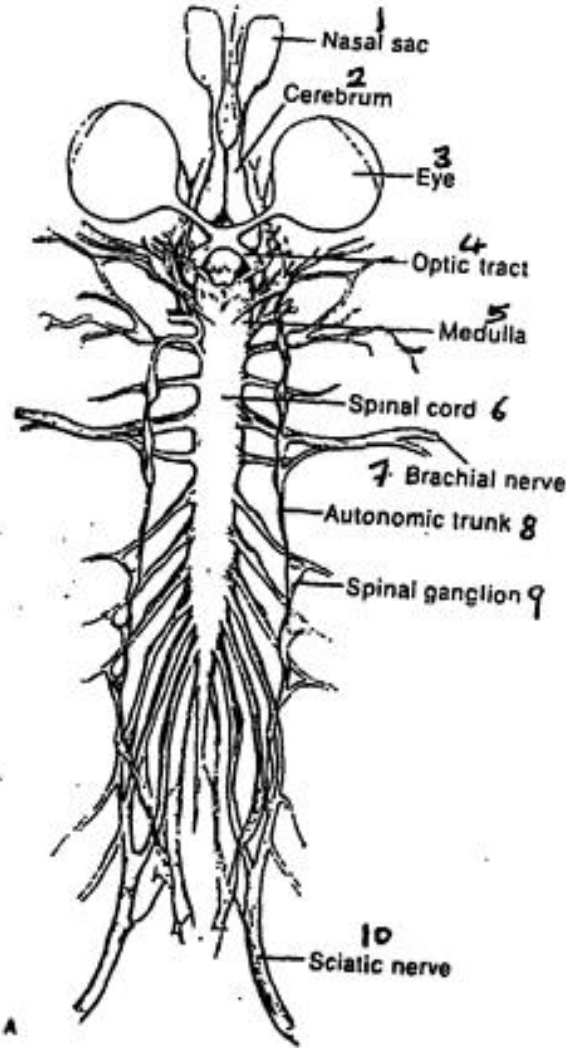
اللافقاريات لدى الاخطبوط octopus حيث يكون حجم المخ كبيرا إذ يحتوى على 108 خلية عصبية. كما إن ظاهرة وجود مخ فى مقدمة الحيوان تكون اكثر تطورا عند الفقاريات منه عند اللافقاريات بالرغم من وجود لدى الأولى بعض السمات الأثرية rudimentary فى مسارات العصب الرأسى والشوكى spinal (الشكل 4-6). بالرغم من التركيب المعقد للجهاز العصبى إلا أنه يخضع لبعض القوانين الثابتة. ينص أحدها، قانون بل - مجندى Bell-Magendie rule، على أن الألياف العصبية الواردة efferent (الحسية) تدخل CNS عن طريق المسارات الخلفية للأعصاب الرأسية والشوكية، بينما تخرج الأعصاب الصادرة afferent (الحركية motor) من CNS عن طريق المسارات الأمامية مع وجود بعض الاستثناءات لهذا القانون.

هنالك ظاهرة وجود وفرة redundancy كبيرة فى الخلايا العصبية للفقاريات. إذ بينما نجد فى بعض المفصليات أن الخلية العصبية الواحدة تقوم بتغذية جميع الألياف العضلية لأحدى العضلات وفى البعض الآخر تغذى الخلية الواحدة أكثر من عضلة لأحد الأطراف. من ناحية أخرى نجد عند الفقاريات تتم تغذية العضلة الهيكلية الواحدة بواسطة عدة مئات من الخلايا الحركية. تتحكم كل منها فى وحدة حركية motor unit وهذه تتكون عادة من حوالى 100 ليفة عضلية وقد تصل أحيانا 2000 ليفة.

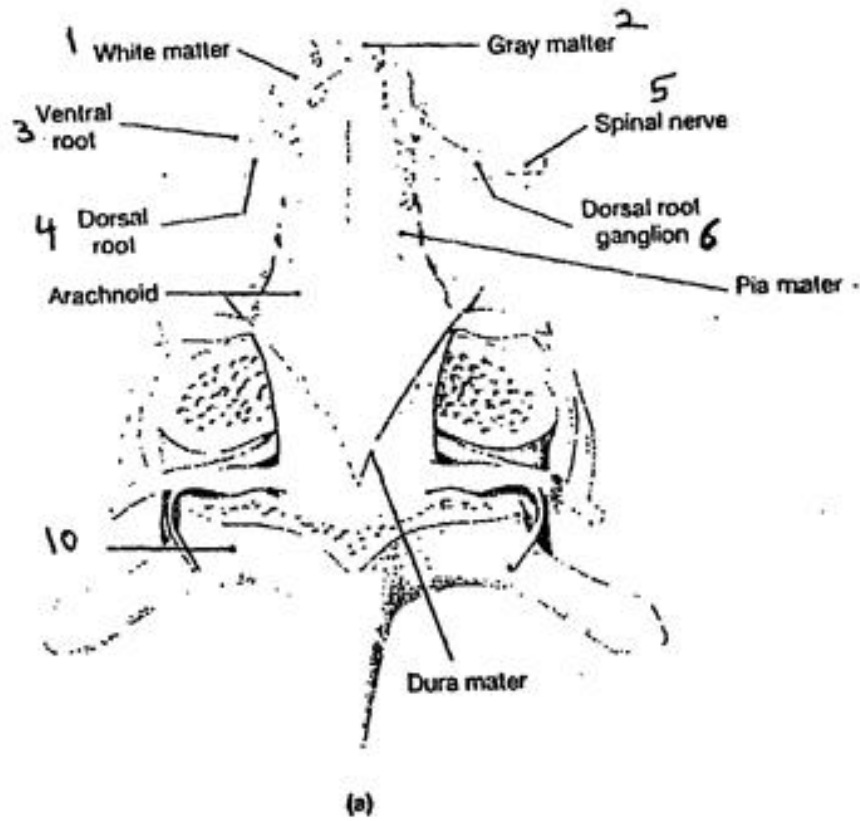
4-1 الأجزاء الرئيسية للجهاز العصبى المركزى للفقاريات:

يمر الحبل الشوكى Spinal cord داخل تجويف العمود الفقارى (الشكل 4-7) وهو موضع الارتباط بين الاقواس المنعكسة التى منشؤها العنق، الصدر، البطن أو العجز. عند النظر إلى قطاع عرضى للحبل الشوكى (الشكل 4-8) تكون الخلايا بينعصبية المساعدة حسية والهابطة حركية وتوجد أليافها على محيط الحبل الشوكى مكونة المادة البيضاء white matter (يكون اللون

الأبيض نتيجة للغلاف النخاعي للمحور) . بينما يتكون وسط الحبل الشوكى من المادة الرمادية grey matter التى تحتوى على جسم الخلية، الزوائد الشجيرية والنهايات التشابكية. توجد قناة فى وسط الحبل الشوكى وهى امتداد للتجاويف ventricles داخل المخ.



شكل 4-6 المخ والحبل الشوكى للضفدع
 (1) كيس الشم (2) cerebrum (3) عين (4) المسار البصرى
 (5) النخاع (6) الحبل الشوكى (7) عصب عضلى/ذراعى brachial (8) الترتك المستقل
 (9) العقد الشوكية (10) العصب الوركى sciatic



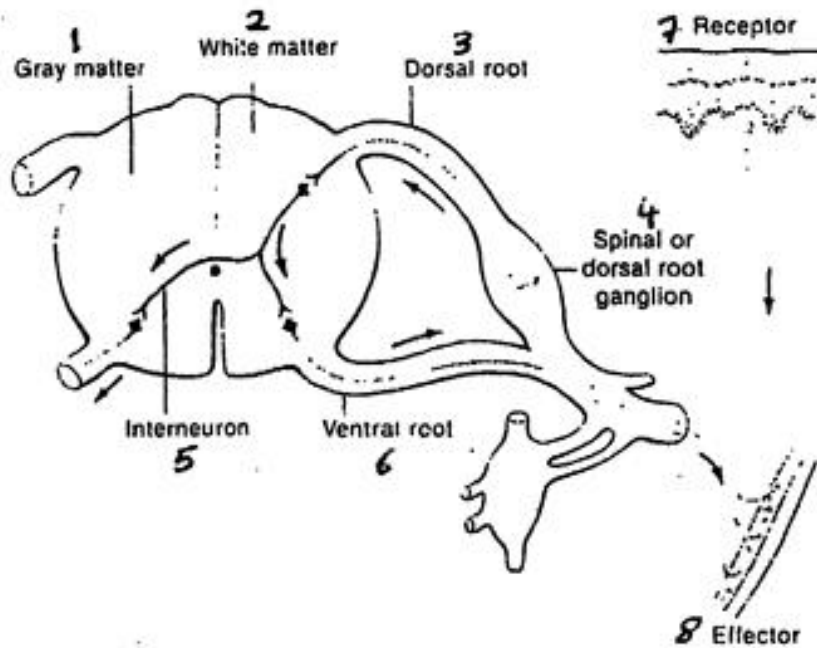
شكل 4-7 العمود الفقري وداخله الحبل الشوكي (1) المادة البيضاء (2) المادة الرمادية (3) مسار أمامي (4) مسار خلفي (5) عصب شوكي (6) عقدة (10) فقارة

* يكون الجزء العلوي من الحبل الشوكي (أي المقدمة) النخاع المستطيل *medulla oblongata* (الشكل 4-6 و الشكل 4-9) يحتوى النخاع المستطيل على مراكز للتحكم فى التنفس والقلب والجهاز الدورى بينما يحتوى الحبل الشوكي على التوصيلات العصبية المسئولة عن حركة الأطراف وبعض وظائف الاحشاء.

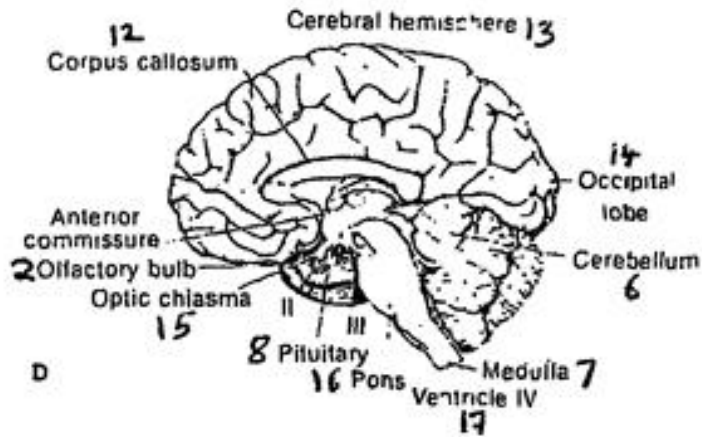
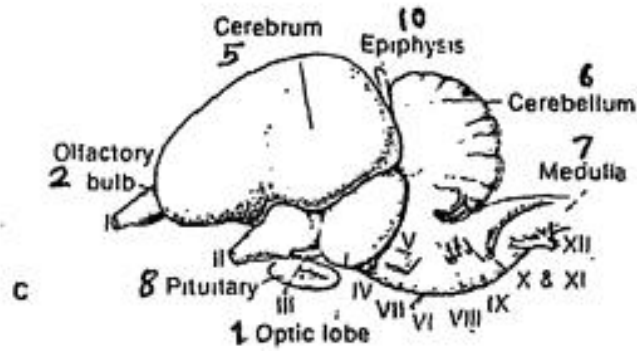
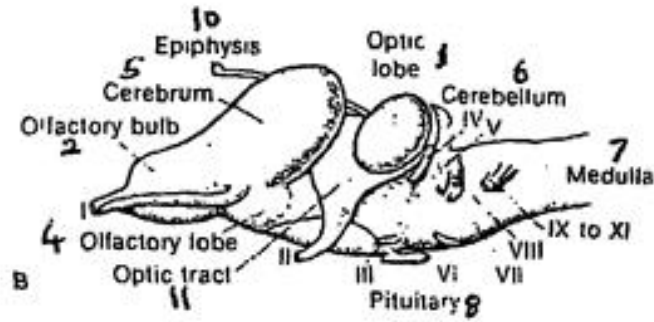
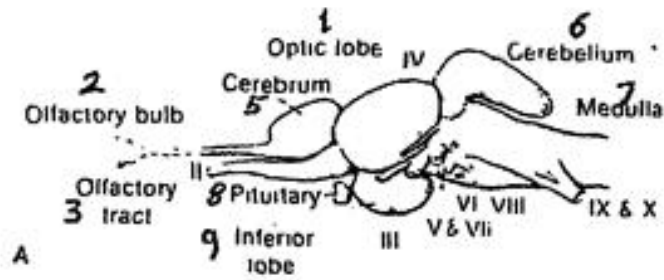
* يوجد المخيخ *cerebellum* (الشكل 4-9) فى مقدمة النخاع المستطيل ويتكون من جزئين فى شكل نصف كروي تكون ملتفة *convoluted* عند الفقاريات العليا. يتم داخل المخيخ معالجة المعلومات الواردة (أى المدخلات) من القنوات الالهالية وغيرها من المستقبلات الميكانيكية ومن الجهازين البصرى والسمعى . بعد

ذلك تتكامل هذه المدخلات ويساعد الناتج في تناسق coordinate الاشارات الحركية المسئولة عن انتصاب القامة posture، تحديد وجهة الحيوان وكذلك حركة الأطراف المناسبة.

* تحتوى تحت المهاد hypothalamus (لايظهر فى الشكل 49) ولكن موضعه فوق الغدة النخامية مباشرة) على العديد من المراكز التى تتحكم فى وظائف الأحشاء والعواطف المصاحبة للتغذية، الشرب، الاتصال الجنسي، الفرح، الغضب، والتحكم فى درجة حرارة الجسم. تتحكم بعض الخلايا العصبية- الافرازية تحت المهاد فى توازن الماء والملح فى الجسم وكذلك فى وظيفة الغدة النخامية التى تتحكم بدورها فى افراز الهرمونات بواسطة معظم الغدد الصماء داخل الجسم.



شكل 4-8 قطاع عرضى للحبل الشوكى للفقاريات
(1) المادة الرمادية (2) المادة البيضاء (3) المسار الخلفى (4) عقبة (5) المسار الامامى
(6) خلية بينعصبية (7) مستقبل (8) مستجيب



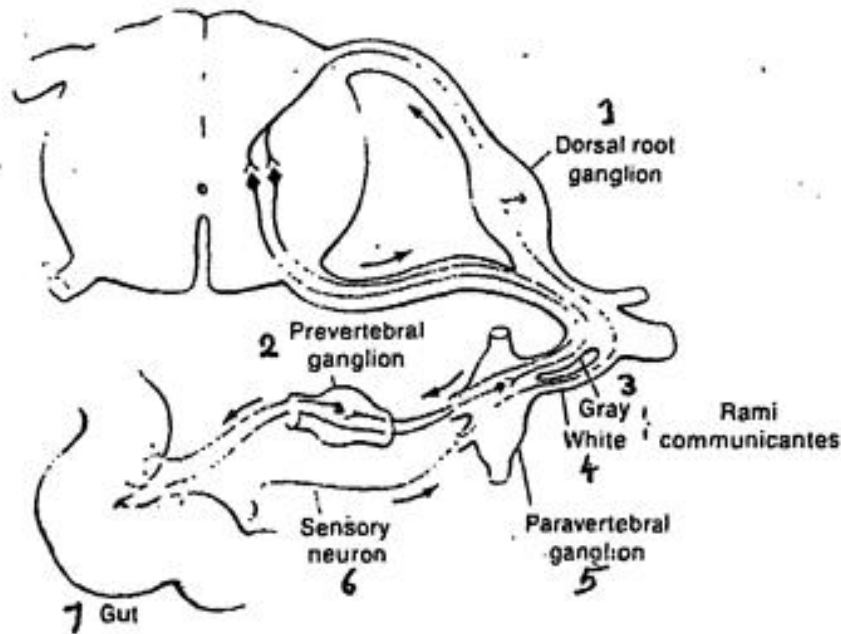
شكل 4-9 التوزيع الوظيفي للمخ عند الفقاريات المختلفة
 (A) سمك (B) ضفدع (C) طائر (D) ثديي (إنسان)
 لاحظ الازدياد التدريجي في حجم الـ cerebrum ، كذلك كبر حجم الـ cerebrum ، في الطيور
 والثدييات . تشير الأرقام الرومانية للأعصاب الرأسية .
 (1) الفص البصري lobe

* القشرة فى الثدييات العليا تكون القشرة cortex ، وهى عبارة عن الطبقة السطحية لنصف كرة المخ وتتكون من المادة الرمادية وتحتوى على أعمدة مترابطة فى غاية التنظيم قوامها أجسام الخلايا العصبية. توجد القشرة ثنيات folds واضحة للعين وهى تؤدى إلى زيادة كبيرة فى مساحة بالقشرة. هذا وتكون بعض مناطق القشرة مناطق احساس فقط. بينما يكون البعض الآخر مناطق حركة فقط. مثال للمناطق المقصورة على الاحساس، القشرة السمعية auditory cortex الموجودة ضمن الفص الصدغى temporal lobe وكذلك القشرة البصرية visual cortex الموجودة على الفص القذالى occipital lobe .

توجد فى الثدييات العليا مناطق غير مخصصة للاحساس أو للحركة. تختص هذه المناطق فى الربط بين الحواس، التعلم والذاكرة وكذلك اللغة عند الانسان.

4-2 الجهاز العصبى المستقل :

يتم تنظيم وظيفة الأحشاء عند الفقاريات بواسطة الجهاز العصبى المستقل الذى يقع خارج الجهاز العصبى المركزى. يوضح الشكل (10-4)

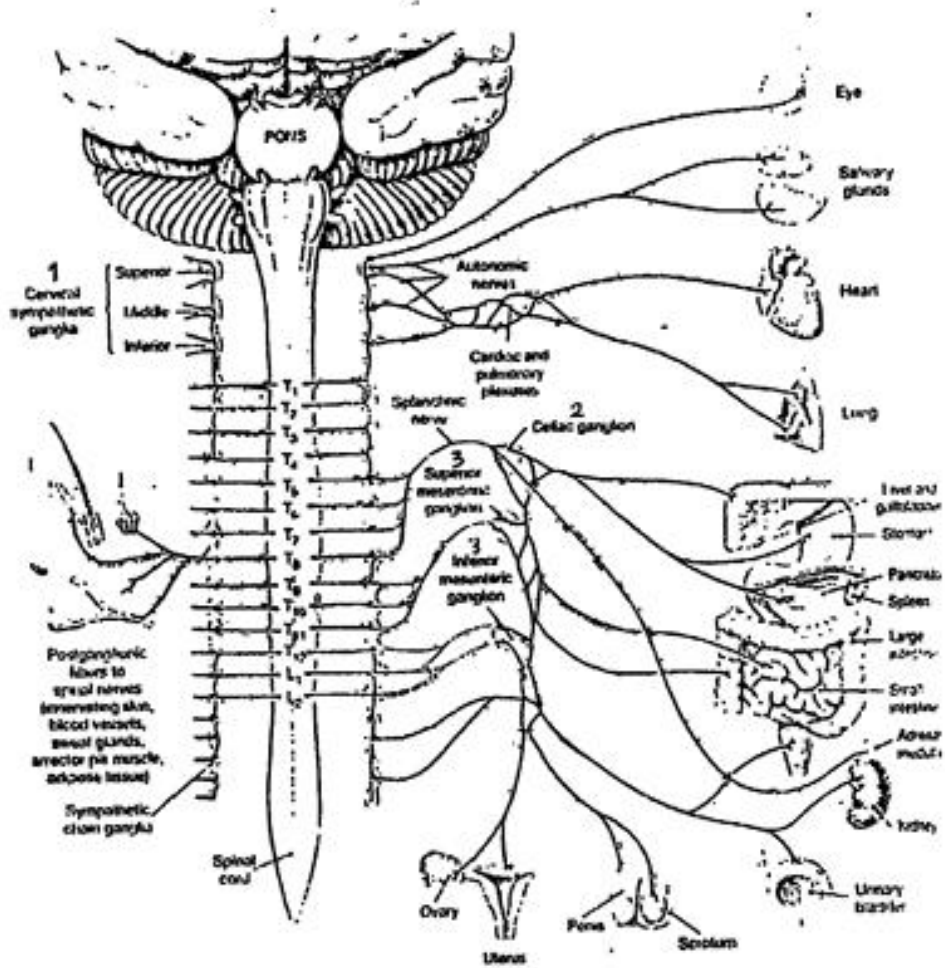


شكل 10-4 قوس منعكس للجهاز العصبى المستقل
 (1) عقدة خلفية (2) عقدة بطبى prevent (3) موصل رمادى (4) موصل أبيض
 (5) عقدة جانبية (6) خلية عصبية حسية (7) المعى

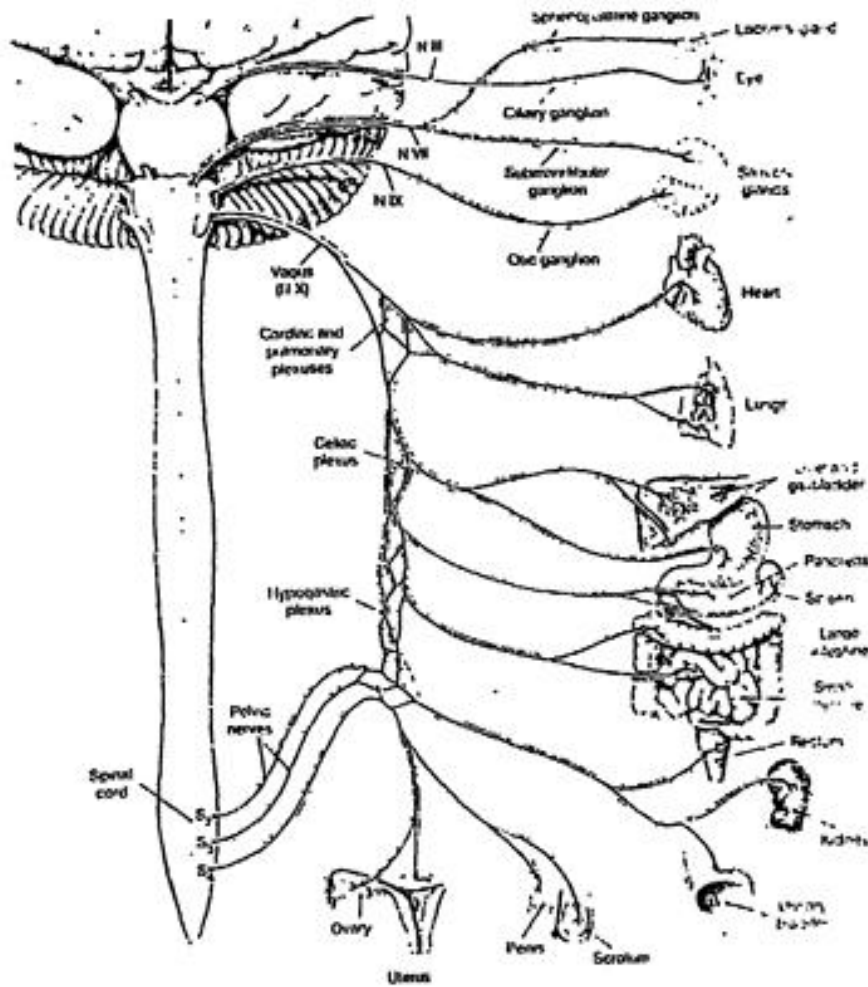
القوس المنعكس للجهاز المستقل. هذا ولا يختلف الجزء الوارد (الحسى) عن القوس المنعكس الجسدى somatic (الشكل 47) فى الحقيقة يمكن لاحدى الخلايا الحسية أن تغذى كل من القوسين. يختلف القوس المنعكس للجهاز العصبى المستقل عن القوس الجسدى بالنسبة لوضع الألياف الصادرة (الحركية). إذ يقع جسم الخلية البعد عقدية postganglionic للجهاز المستقل خارج CNS. بينما يقع جسم الخلية للعصب الصادر داخل المادة الرمادية للحبل الشوكى فى حالة القوس الجسدى.

تنشأ الخلايا قبل تشابكية للجهاز العصبى الودى أو السمبتاوى (أيضا يعرف بالجهاز الصدر بطنى thoracolumbar) من الجزء الصدرى والبطنى للحبل الشوكى (الشكل 411) ثم تتشابك مع الخلايا البعد تشابكية عند سلسلة العقد الموجودة خارج العمود الفقارى paravertebral. بينما ينشأ الجهاز نظير الودى أو نظير سمبتاوى para sympathetic (أو الجهاز الرأسى - عجزى craniosacral) من المخ ومن الجزء العجزى للحبل الشوكى - (الشكل 412). عادة تتشابك خلايا الجهاز النظير سمبتاوى مع الخلايا البعد عقدية عند أو بالقرب من أعضاء الأحشاء التى تقوم بتغذيتها بدلا عن عقد منفصلة كما فى الجهاز السمبتاوى.

يقوم الجهازين السمبتاوى ونظير السمبتاوى بتغذية نفس الأعضاء، لكنهما عموما يفرزان مادة كيميائية أو ناقلة عصبية مختلفة ولهما فعالية متضادة على وظيفة العضو. مثلا يتم تثبيط وظيفة جهاز الاثارة للقلب عن طريق استيل كولين الذى يتم تحريره بواسطة العصب نظير السمبتاوى. بينما يتم تنشيط الوظيفة ذاتها بواسطة نورابينفرين الذى يتم تحريره بواسطة العصب السمبتاوى. هذا وتنعكس وظيفة الجهازين هذه بالنسبة للوظيفة الافرازية للقناة الهضمية حيث يتم تنشيط الافراز بواسطة استيل كولين ويتم تثبيطه بواسطة نورابينفرين ولايفوتنا



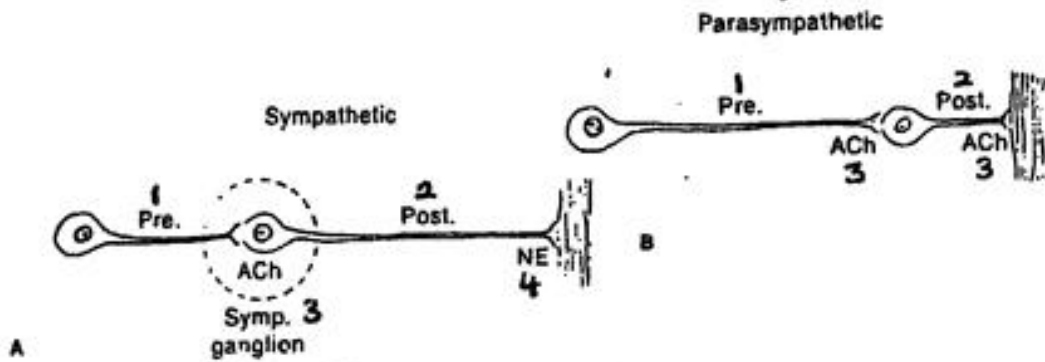
شكل 4-11 الجهاز العصبي السمبثاوي يوضح عن طريق الرسم الأعضاء والأجهزة التي تغذيها
 الأعصاب السمبثاوية (1) عقد عنقية (2) عقدة تجويف بطنية (3) معوية



شكل 12-4 الجهاز العصبي نظير السمبتاوى يوضح عن طريق الرسم الاعضاء والاجهزة التى
 يغذيها العصب نظير السمبتاوى
 تشير الارقام الرومانية للأعصاب الرأسية

ذكر احدى الوظائف الهامة للجهاز السمبتاوى فهو يساعد فى تهيئة الحيوان لمواجهة الضغوط أو الخطر بتحفيز آليات الدفاع الضرورية «للقتال أو الهرب . fight or flight» .

* الناقله العصبية الرئيسية التى يتم تحريرها بواسطة خلايا العصب نظير السمبتاوى القبل والبعد عقدية هى استيل كولين. بينما تفرز خلايا العصب السمبتاوى القبل عقدية استيل كولين وتفرز الخلايا البعد عقدية نورايبينفرين (الشكل 4-13).



شكل 4-13 رسم مبسط للخلايا (A) العصبية السمبتاوية (B) والنظير سمبتاوية (A) تفرز الخلايا القبل عقدية استيل كولين وتفرز البعد عقدية نورايبينفرين (B) تفرز الخلايا القبل والبعد عقدية استيل كولين

4-3 بعض خصائص الجهاز العصبى

بالرغم من الدرجة العالية التعقيد للجهاز العصبى لكن يمكننا اقتراح العديد من التعميمات عن تنظيم ووظيفة الجهاز العصبى.

التعميم الأول هو أن الجهاز يتكون تشريحيا من مناطق وصل محددة ومعينة بين الخلايا مكونة بذلك الشبكات العصبية للجهاز. هذا ويتم تأسيس الدوائر العصبية أثناء النمو ويتم تعديلها خلال فترة حياة الحيوان عن طريق

استخدامها. ويؤدي عدم الاستخدام إلى فقدان الوظيفة. مثال ذلك، عند تغطية عيني القط خلال فترة حرجة بعد الولادة يحدث ضمور في وظيفة الإبصار.

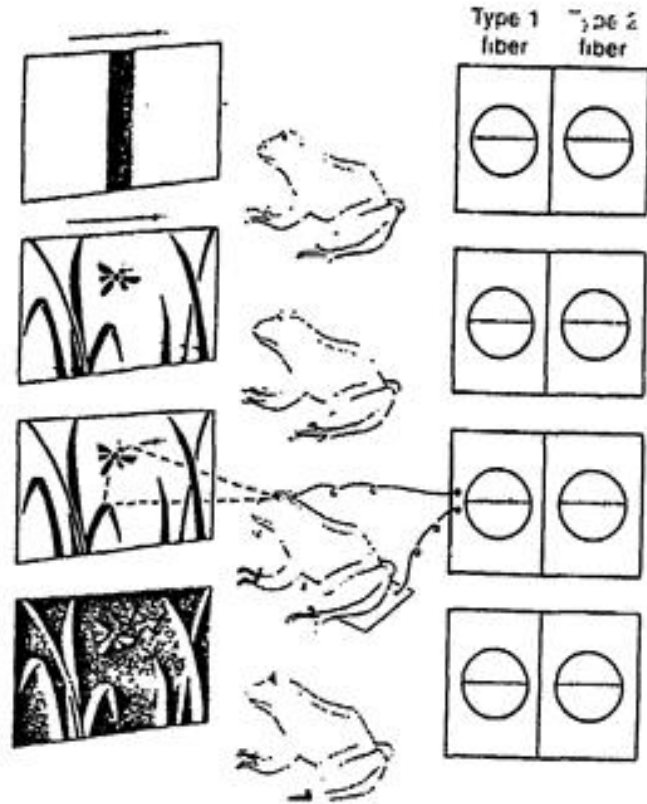
أما التعميم الثاني فيمكن تصنيف الشبكات العصبية إلى العديد من الأصناف.

(١) مرشح احساس sensory filter

(٢) مولد للنمط pattern generating

(٣) مبرمج مركزي centrally programmed

نأخذ بالدراسة مرشح الاحساس ووظيفته حجب جميع المدخلات الحسية ماعدا بعضها. أكثر الدراسات التي أجريت على هذه الظاهرة كانت على الدوائر الحسية البصرية. يختلف الجهاز البصري عن جهاز التلفاز الذي يتم فيه تحويل المعلومات، أي الاشارات الضوئية، من نقطة إلى نقطة من أنبوب أشعة الكاثود photocathode لكاميرا التلفاز إلى الشاشة الفوسفورية للجهاز المستقبل. أما جهاز الإبصار فهو يختار بعض الخصائص من مجموع المدخلات التي تصل العين ويتجاهل الباقي. يوضح الشكل (4-14) مثالا تقليديا لعملية الترشيح الحسى عند تسجيل نشاط العصب البصري لعين الضفدع. يتضح من هذه التجربة أن بعض الألياف تستجيب فقط للخصائص المعينة لمجال الرؤية. يرسل أحد أنواع الألياف سيالاً كاستجابة فقط عندما يتحرك جسم صغير، مثل الذبابة، أمام خلفية مضيئة تحتوي على أجسام لا تتحرك مثل أوراق العشب. وجد أن هذه الألياف لا تستجيب إذا حركنا كل المشهد أو إذا أضاعنا النور وأطفيناه كذلك لا تستجيب الألياف عند مشاهدة ذبابة لا تتحرك. هذا يفسر لماذا لا تتغذى الضفادع على الحشرات الميتة. لأن ما يحفز عملية التغذية عند الضفدع هو مدخل بصرى لجسم صغير يتحرك أمام خلفية ثابتة وليس غير ذلك.



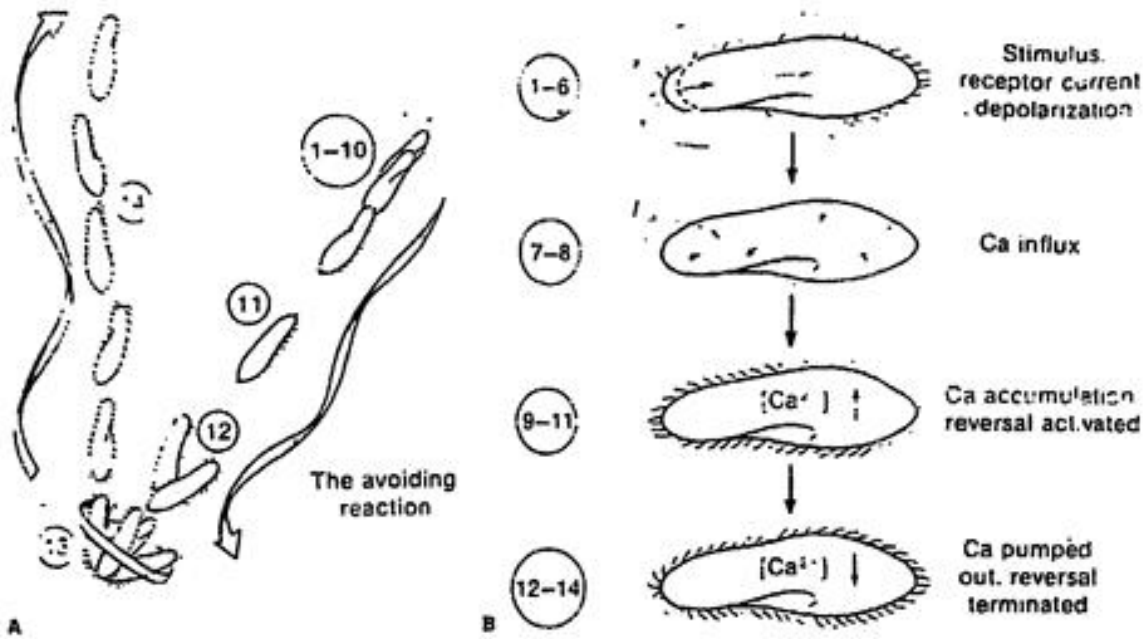
الشكل 4-14 عملية الترشيع الحسى عند تسجيل نشاط العصب البصرى لعين الضفدع (راجع النص)

4-4 سلوك بعض الحيوانات التي لا تمتلك جهازاً عصبياً :

تظهر الحيوانات وحيدة الخلية مقدرة على اكتشاف المؤثرات وبنعكس ذلك كتغيير فى سلوكها (تتحرك مثلاً) كاستجابة لهذه المؤثرات. هذا ويمكننا القول أن لبعض الحيوانات وحيدة الخلية ذاكرة وإن كانت أثرية *independent* تؤثر على سلوكها. ولكن كيف يمكننا تفسير ذلك فى غياب جهاز عصبى؟

حينما يصطدم أحد الحيوانات المهدبة *ciliates* مثل البارامسيوم *paramecium* بجسم غريب عند طرفه الأمامى فإنه يسبح للخلف مسافة قصيرة

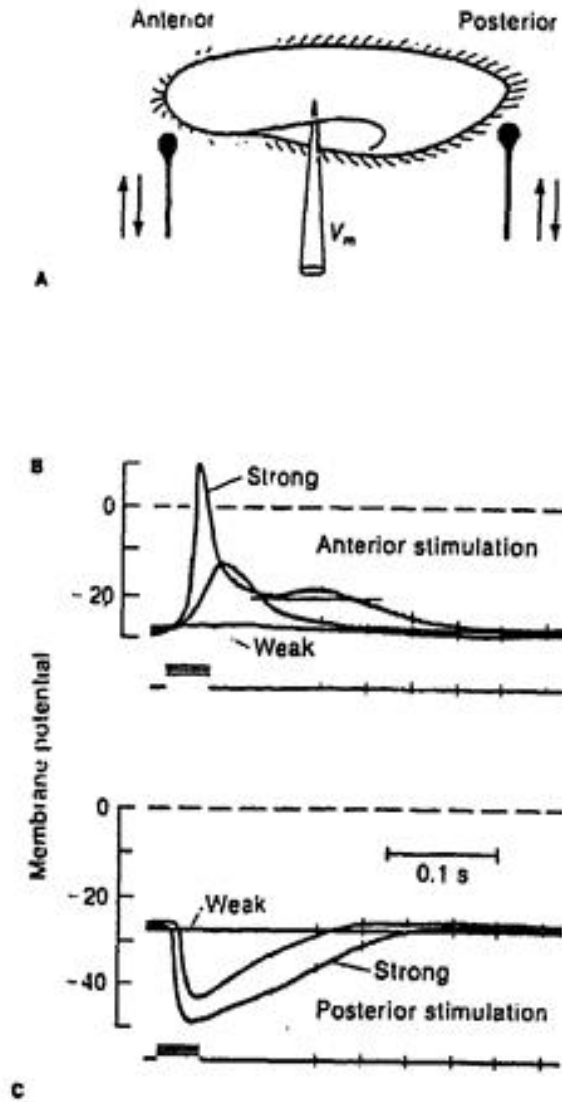
ثم يدور مرتكزا علي الطرف الخلفي ومن ثم يتحرك إلى الأمام بميلان عن مساره الأول (الشكل 4-15). وبهذا السلوك فهو يتحاشى المؤثر. علي عكس ذلك حينما يصطدم الباراسيوم عند الطرف الخلفي فهو يندفع سابقاً إلى الأمام بسرعة أكبر وبهذا السلوك فهو يهرب من المؤثر. بالرغم من أن هذه الاستجابات تبدو وكأنها ذات هدف- لكن أوضحت الدراسات الفزيولوجية أنها نتيجة لحركة الأيونات الناتجة عن مؤثر ميكاني.



شكل 4-15 الباراسيوم يستجيب لملامسة جسم غريب عند طرفه الأمامي يتراجع للخلف ثم يستدير ويتحرك في نفس الاتجاه ولكن بزوايا مختلفة

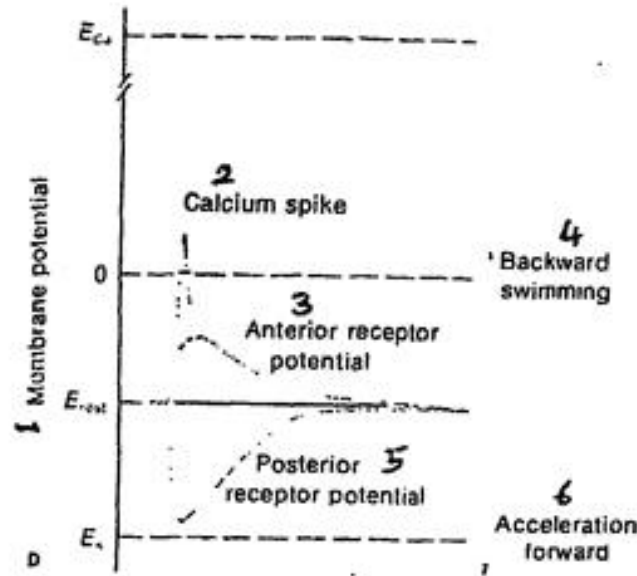
يتم التحكم في معدل سرعة واتجاه حركة الأهداب عن طريق جهد الغشاء. تجعل ازالة الاستقطاب depdORIZATION الاهداب تعكس ضربتها بذلك يسيح الحيوان إلى الخلف. فيما تؤدي حالة الاستقطاب الزائدة hyperpolarization إلى التسارع للأمام مما يجعل الحيوان يسيح في هذا الاتجاه. يمكن احداث كل من ازالة الاستقطاب وحالة الاستقطاب الزائدة في غشاء الخلية الخلفي والأمامي على التوالي عن طريق الاثارة الميكانيكية (الشكل 4-16) هذا يقودنا للسؤال

التالى، ما الذى يجعل الطرفين المختلفين للبارمسيوم يظهران استجابة مختلفة لنفس المؤثر ؟



شكل 4-16 A: يتم اثارة الطرف الامامى والخلفى لحيوان البارمسيوم
 (B) عند اثارة الطرف الامامى تحدث ازالة استقطاب
 (C) عند اثارة الطرف الخلفى تحدث حالة استقطاب زائدة

أظهرت التجارب أن إثارة الجزء الأمامي تؤدي إلى ازدياد في نفاذية الغشاء لأيون الكالسيوم ولأن تركيز Ca^{2+} يكون أعلى في الخارج لذلك يندفع إلى داخل الخلية متسبباً في إزالة استقطاب الغشاء . بينما تؤدي إثارة الجزء الخلفي بنفس المؤثر الميكانيكي إلى ازدياد في نفاذية الغشاء لأيون البوتاسيوم حيث يندفع K^{+} إلى خارج الخلية مسبباً حالة الاستقطاب الزائدة للغشاء (الشكل 4-17) هذا يؤدي إلى تسارع الحيوان للأمام.



شكل 4-17 حالة إزالة الاستقطاب ناتجة عن اندفاع Ca^{2+} لداخل الخلية كاستجابة للمؤثر الميكانيكي على الطرف الأمامي للحيوان فيتحرك الحيوان نحو الخلف .
حالة الاستقطاب الزائدة ناتجة عن اندفاع K^{+} إلى خارج الخلية كاستجابة للتأثر على الطرف الخلفي فيتسارع الحيوان للأمام .
(1) جهد الغشاء (2) نوبة Ca^{2+} (3) الجهد عند الطرف الأمامي (4) يسبح الخلف
(5) الجهد عند الطرف الخلفي (6) يتسارع للأمام

4-5 تحديد الاتجاه بواسطة الحيوانات

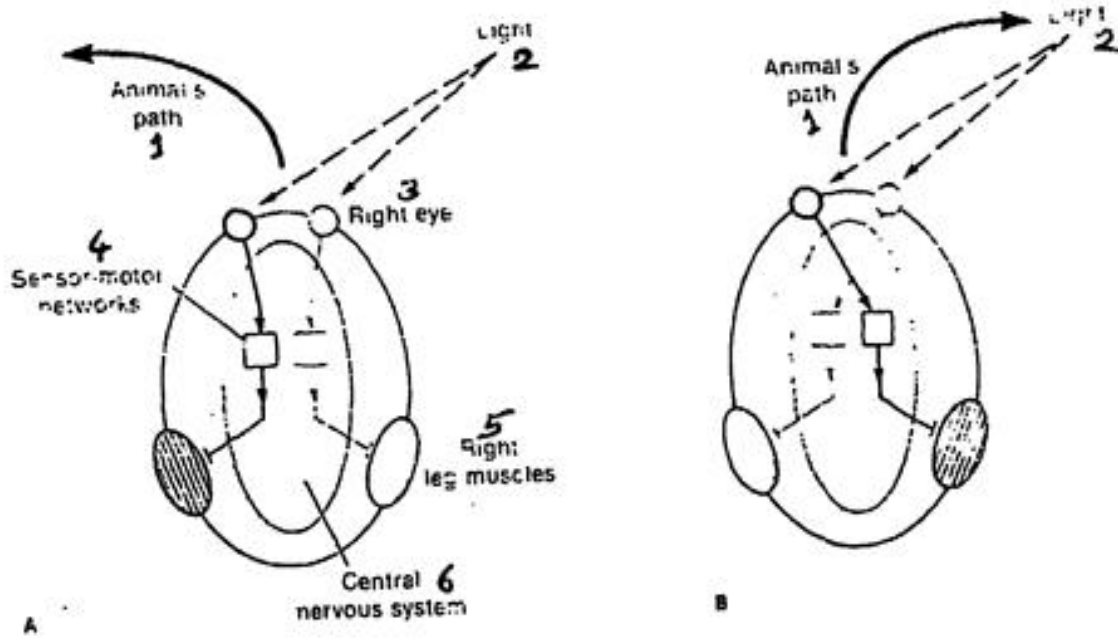
المقدرة على تحديد اتجاه السير عند الحيوان animal orientation ويتم بعدة آليات :

4-5-1 آلية التحرك الموجة :

يقال عن الحيوانات التي تتحرك نحو مصدر الضوء بأن لها تحرك نحو الضوء أو حركة ضوئية موجبة *positive phototaxes* وتلك التي تتحرك بعيدا عن مصدر الضوء يكون لها تحرك بعيدا عن الضوء *negative phototaxes*. وقد اقترح واحد من العلماء بأن مثل هذا التحرك الموجب *taxes* البسيط ينتج عن التنشيط الحركي الغير متماثل *asymmetrical* نتيجة لمدخل حسي غير متماثل. بذلك يتحرك الحيوان نحو أو بعيدا عن مصدر الضوء. هذا ويتخذ الحيوان الاتجاه السالب تجاه الضوء حينما يؤدي الضوء الواقع على إحدى العينين إلى استجابة حركية للأطراف ، التي توجد في نفس الجانب الذي توجد فيه العين تؤدي إلى اندفاع الحيوان بعيدا عن مصدر الضوء. هذا ويحدث الاتجاه الموجب تجاه الضوء إذا ما تسبب المؤثر الضوئي على العين في استجابة حركية للأطراف، التي تقع على الجانب الآخر للجسم، تؤدي بذلك إلى تحرك الحيوان نحو مصدر الضوء. (الشكل 4-18). هذا وقد دعمت التجارب هذا الافتراض.

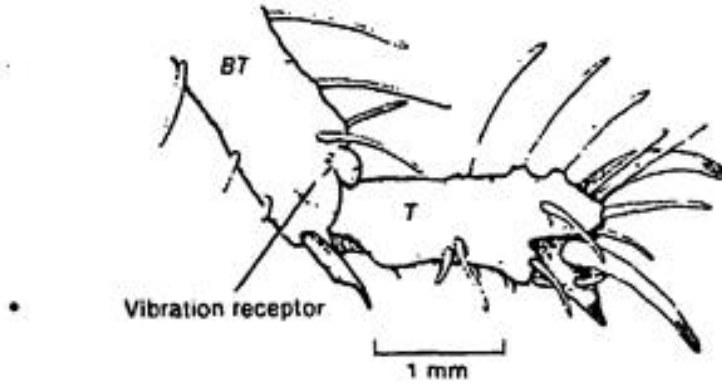
4-5-2 تحديد الاتجاه عن طريق الذبذبات

تقوم معظم الحيوانات بتحديد موقع الفريسة عن طريق رصدها للذبذبات التي تحدثها الفريسة على «الارضية التي تقف عليها». خير مثال لذلك هو العنكبوت الذي يتنبه إلى وجود الفريسة في الشبكة نتيجة لاهتزاز خيوط الشبكة. كذلك تستطيع عقرب الصحراء الليلية تحسس الذبذبات التي تحدثها الفريسة على طبقة الرمل السطحية حيث تحدد موقع الفريسة وتتحرك نحوها وهي على بعد 0.5m. يساعدها على ذلك، بالإضافة إلى وجود *sensilla*، وهي مستقبل ميكاني (راجع الفصل 3) وجود مستقبل حساس للذبذبة على كل واحدة من أرجلها الثمانية (الشكل 4-19). هذا ويعتمد تحديد الاتجاه على توقيت الذبذبات لكل رجل.



الشكل 4-18

(A) ازدياد حركة الاطراف ناحية العين التي تستقبل الضوء
 (A) ازدياد حركة الاطراف من الناحية المعاكسة العين التي تستقبل الضوء
 (1) مسار الحيوان (2) مصدر الضوء (3) العين (4) شبكات حسية حركية
 (5) عضلات الرجل (6) الجهاز العصب المركزي



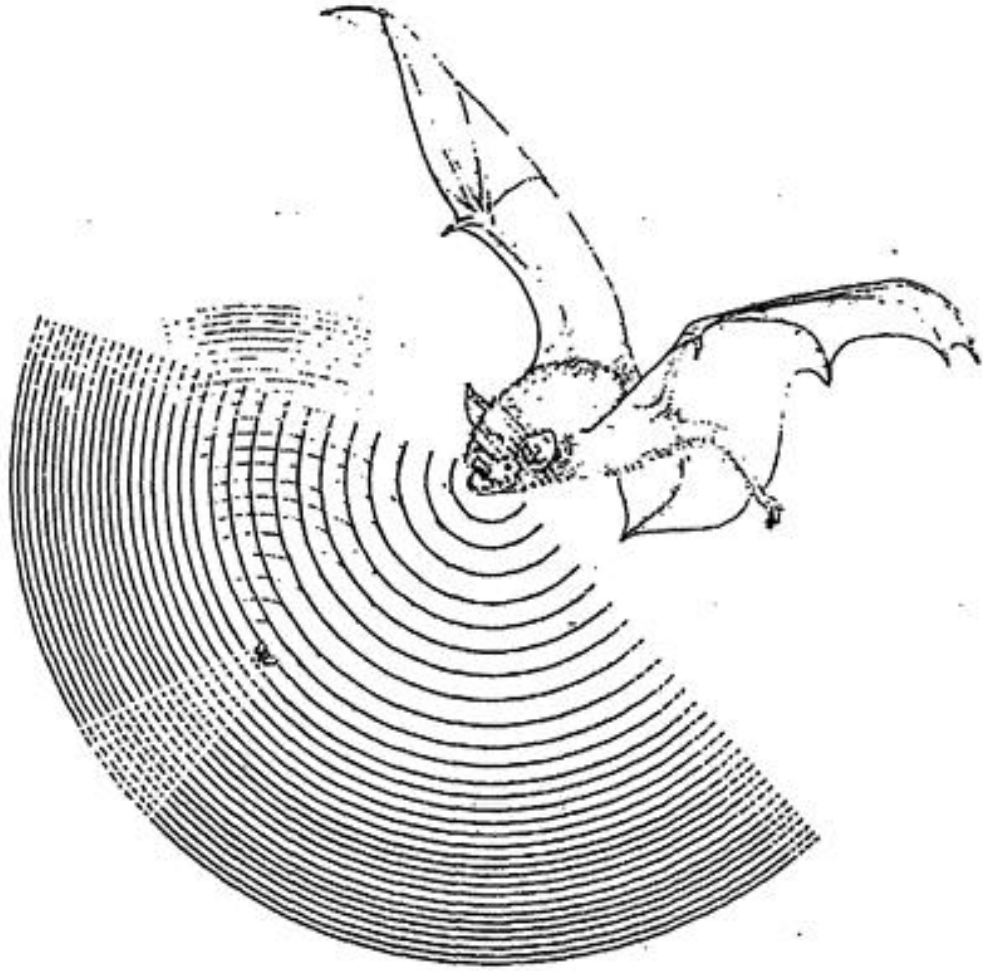
شكل 4-19 مستقبلات ميكانيكية (تحس النبضة) على أرجل عقرب الصحراء الليلية

أيضا تستطيع الحيوانات المائية تحديد اتجاهها داخل الماء عن طريق اكتشاف الذبذبات، داخل الماء أو على سطحه، كما في الخنفساء المائية ويتسكس. هذا وتستخدم الأسماك والعديد من اليرمانيات جهاز الحبل الجانبي لاكتشاف الذبذبات داخل الماء وبذلك يستطيع الحيوان تحديد اتجاه تحركه، تجاه الفريسة أو بعيدا عن الخطر.

4-5-3 تحديد الصدى

لبعض الثدييات والطيور مقدرة يستطيع الحيوان بواسطتها أن يحدد بعد، اتجاه، حجم وطبيعة الاجسام الموجودة في البيئة المحيطة، وذلك عن طريق بث موجات عالية التردد ومن ثم استقبـال صـدأ هذه الموجات عند انعكاسها واصطدامها بجسم ما. تسمى هذه الآلية بعملية تحديد الصدى echolocation . وقد تطورت على وجه الخصوص في مجموعتين من الثدييات، بعض أنواع الـطواطـات microchiroptera وبعض الحيتان خاصة الدلافين dolphins وفيل البحر porpoises تكون الموجات الصوتية التي يرسلها الـطواطـات ، غير مسموعة بالنسبة للإنسان وتصل حدتها إلى 200 dynes / Cm^2 عند بثها من فم الـطواطـات.

هذا ويكون الصدأ المنعكس ضعيفاً جداً ولكن تستطيع أذنا الـطواطـات تمييزه (الشكل 4-20). من بين جميع الأصوات المتزامنة التي تصل أذنى الـطواطـات تكمن هذه المقدرة على العديد من التعديلات المورفولوجية والعصبية التي تساعد على عملية تحديد الصدى . ففي الـطواطـات نجد أن الأنف مجهز بثنيات معقدة، كما أن هناك تباعد بين فتحتى الأنف الشئ الذى يؤدي إلى تكبير الصوت. أما صوان الأذن فهو كبير جداً ليساعد فى عملية التقاط الصدأ. بينما طبلة الأذن والعظام الصغيرة ossicles للأذن الوسطى خفيفة الوزن مما يساعد على التمييز العالى للذبذبات.



شكل 20-4 تحديد موقع الفريسة
باستخدام صدى الموجات الصوتية التي يرسلها الوطوط (راجع النص)

زد على ذلك تقوم أوعية الدم، النسيج الضام والنسيج الدهني بعزل الأذن الداخلية عن الجمجمة وهي بذلك تقلل من توصيل الصوت من الفم إلى الأذن (الشيء الذي يقلل من كفاءة جهاز السمع). وأخيرا ليس بمستغرب أن نجد أن مراكز السمع على قشرة المخ كبيرة نسبيا مقارنة مع الحجم الصغير للمخ.

4-5-4 بحار الحيوانات

إن مقدرة الحيوانات على الابحار navigation لمسافات شاسعة قد أذهلت الإنسان من قديم العصور وذلك لقلّة المعرفة بالدلائل cues التي تستخدمها الحيوانات لتحديد الاتجاه أثناء عملية الابحار. مع مرور الزمن ازداد الفهم لهذه الدلائل، ولكن ببطء، نسبة إلى كثرة الآليات الحسية المستخدمة لعملية الابحار بواسطة بعض من هذه الحيوانات. فهي تستخدم العديد من أجهزة الاحساس وكذلك تستعويض ببعض الأجهزة الحسية حينما لا تلائم الظروف البعض الآخر. هكذا يجعل هذا التنوع ، في الأجهزة الحسية المستخدمة، التجربة العلمية المحكمة التي يتحتم خلالها اختبار متغير واحد، مهمة صعبة التنفيذ. لقد ثبت الآن مثلا أن الطيور تستخدم، بدرجات متفاوتة، معالم الأرض، موضع الشمس والنجوم، الضوء المستقطب ، الروائح ، الأصوات وحتى المجال المغنطيسي للأرض في تحديد الاتجاه أثناء الابحار.

بوصلة زمنية :

يستخدم النحل موضع الشمس ونمط الضوء المستقطب polarized فوق السماء لحفظ الاتجاه ما بين الخلية وحقل الغذاء. ويستطيع النحل توصيل هذه المعلومات إلى غيره من النحل داخل الخلية عن طريق رقصات الاهتزاز waggle. كما تستطيع بعض الطيور الابحار فوق مسافات شاسعة من المحيطات لا توجد بها أية معالم أرضية مستخدمة مواقع النجوم وهي تستطيع تعويض الفروق في هذه المواقع التي تنتج عن حركة الأرض بالنسبة لغيرها من الأجرام السماوية مستخدمة ما نطلق عليه الآن البوصلة الزمنية clock compass وقد أمكن برهان وجود هذه البوصلة الزمنية عن طريق استخدام البلاانيتاريوم planetarium .

استخدام الدلائل المغناطيسية

أعتقد منذ زمن بعيد أن، بعض الحيوانات تستخدم المجال المغناطيسي للأرض لتحديد اتجاهها عند الإبحار أو العودة للأعشاش. فمثلا يستطيع الحمام الزاجل homing pigeon العودة إلى أعشاشه في يوم غائم ومن غير الاعتماد على معالم أرضية . عادة تتخذ الاتجاه الصحيح بعد تحليقها لوقت وجيز. لكنها تفشل في ذلك عند ربط مغناطيس صغير إلى رأسها أو عند نقلها من أعشاشها داخل حاويات لا ينفذ إليها المجال المغناطيسي . هذا وقد قادنا ذلك إلى طرح السؤال التالي، هل تكون الحيوانات مجهزة بألية تمكنها من اكتشاف المجال المغناطيسي مباشرة؟ فقد وجدت مادة المغنتيت magnetite ، وهي مادة مغناطيسية بيولوجية توجد بكميات صغيرة داخل تراكيب سوداء دقيقة بين المخ والجمجمة، عند الحمام. أيضا تحتوى القشرة الدماغية cerebral cortex للحيوان الأوقيانوسية pelagic على مادة المغنتيت . وقد لوحظ أن هذه الحيتان تخرج أحيانا بأعداد كبيرة إلى مياه الشطآن في ظاهرة يتعدد أنها ربما كانت بسبب خلل في الخواص المغناطيسية geomagnetic للمحيطات فضلت بذلك طريقها .

جدير بالذكر أن ظاهرة الاستجابة للمجال المغناطيسي قد لوحظت بالنسبة لحيوانات أخرى مثل بعض الحلزونات، أحد أنواع أسماك الأنقليس eel وحتى البكتريا التي توجد في الوحل mud .

الفصل الخامس

جهاز الغدد الصماء عند الحشرات

الفصل الخامس

جهاز الغدد الصماء عند الحشرات

لقد تم العثور على خلايا داخلية الإفراز endocrine، خاصة خلايا عصب افرازية neurosecretory، في كل المجموعات اللافقارية بما في ذلك المجوفات الهدرية hydroid coelentrates ففي الهدرة hydra تفرز الخلايا العصبية هرمونا يحفز النمو وذلك اثناء فترة التبرعم، التجديد والنمو.

جدير بالذكر أن معرفتنا بالوظيفة الهرمونية لكل المجموعات اللافقارية قد تمس في الغالب عن طريق الملاحظات المورفولوجية و morphological والهيستوكيميائية histochemical. هذا وقد حظيت دراسة هرمونات النمو والتحول metamorphosis في الحشرات باهتمام كبير أدى إلى الأمام بحوائبها المختلفة.

5-1 مراحل نمو الحشرات :

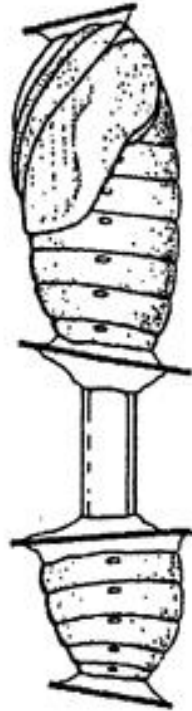
تظهر الحشرات ناقصة التطور hemimetabolus تحولاً غير مكتمل البراغيث hemiptera والجراد orthoptera والـ dictyoptera. فدورة الحياة تبدأ حينما تفقس البيضة معطية أو الحوراء nymph غير ناضجة تبدأ الحورية في الأكل والنمو وتمر بالعديد من مراحل طرح الافات molts. مبدلة بذلك الهيكل الخارجى القديم بهيكل طرى جديد، الذى يتمدد إلى حجم أكبر قبل أن يصير صلباً. تسمى المرحلة بين اثنين من الـ molt بالطور instar. هذا ويقون آخر طور إلى مرحلة النضج adult أما الحشرات كاملة التطور holometabolous، أى التى تمر بمراحل تطور كاملة، مثل الذباب diptera، الفراش lepidoptera قشريات الاجنحه والخنافس cleoptera، تكون دورة حياتها أكثر تعقيدا مما سبق ذكره. إذ تفقس البيضة معطية اليرقة larva (وتعرف بعدة أسماء مثل اليسروع يرقات

الفراشة caterpillar، الودودة worm أو maggot). التي تمر بمراحل الطور instars وبعد العديد من عمليات طرح الإهاب molts تتحول معطية مرحلة الخادرة pupa، وهي مرحلة وسط بين اليرقانة larva والحشرة الكاملة. وفيها تظل «الحشرة» ساكنة خارجياً بينما تحدث العديد من التغييرات reorganization داخليا مؤدية إلى الحشرة الناضجة. تكون مرحلة اليرقانة larva مخصصة للتغذية لذلك تلحق أضراراً كبيرة بالمحاصيل الزراعية هناك بعض اليرقانة التي تعيش على اللحم الميت مثل الذباب وغيرها يعيش على مواد غذائية مختلفة. أما مرحلة النضج فهي مخصصة للتكاثر وفي بعض الأنواع لا تتغذى الحشرة خلالها على الإطلاق.

5-2 تنظيم النمو عن طريق الهرمونات

بدأت التجارب للكشف عن آلية تحكم الهرمونات على عملية النمو والتطور في الحشرات منذ العام 1917 وقد بدأها العالم كويس kopec الذي قام بعمل رباط ligature ليرقانة الفراش moth في فترات مختلفة من الطور instar. وقد وجد هذا العالم أنه عند عمل الرباط ligature عند فترة حرجة في حياة اليرقانة تقوم اليرقانة بالتحول إلى خادرة في الجزء الأمامي للرباط وتبقى من غير تحول في الجزء الخلفي. وقد وجد كذلك أن قطع الحبل العصبي الأمامي ليس له تأثير على هذه الملاحظة، فاستنتج بذلك، أنه توجد مادة تدور في سوائل الجسم تقوم بتنشيط التحور إلى مرحلة الخادرة وأنه يتم إفراز هذه المادة بواسطة نسيج يوجد في الجزء الأمامي من اليرقانة. باختبار العديد من الأنسجة وجد أن إزالة المخ تمنع عملية التحور إلى مرحلة الخادرة وأن إعادة زرع المخ يجعلها تتم. هذا وقد أدت التجارب اللاحقة إلى التعرف على أحد الهرمونات الذي تنتجه خلايا المخ وهو يقوم بتنشيط غدد بعد صدرية prothoracic والتي تتحكم في عملية طرح الإهاب.

أطلق على المادة التي يفرزها المخ الهرمون المنشط للغدد الصدرية prothoracicotropic hormone اختصاراً PTTH، أيضا يعرف بهرمون المخ brain hormone. وقد وجد أن عمل الرباط من بعد تنشيط الغدد الصدرية بهذا الهرمون لا يمنع التحول وأن التحول يتم في البطن (بعد عزلها) عن طريق زرع غدد صدرية ثم تنشيطها بواسطة PTTH، إن شدة قدرة الحشرات على الاحتمال hardiness وتحملها للمعالجة والمعاملة handling جعلتها مثالية لاجراء العديد من التجارب مثل parabiosis (الشكل 5-1). وقد أمكن عن طريق هذه العملية وصل حشرتين أو جزئين مختلفين لحشرة واحدة، بحيث يسهل تبادل سوائل الجسم بينهما كما يمكن أيضا بواسطة هذه العملية ملاحظة التغييرات التي تصاحب النمو عن طريق نوافذ مغطاة بزجاج رفيع.



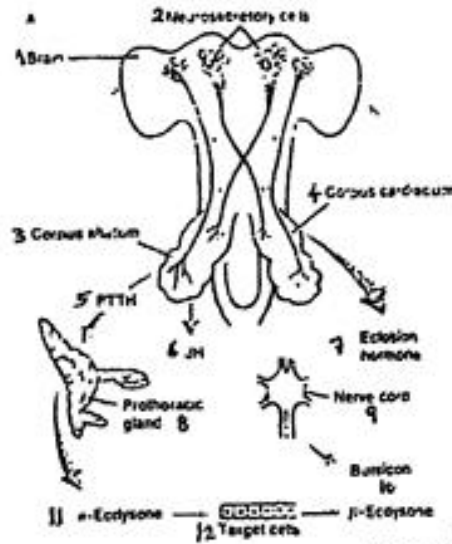
الشكل 5-1 رسم توضيحي لعملية parabiosis حيث تم توصيل الجزء البطني للخادرة بواسطة أنبوب زجاجي توجد نوافذ زجاجية على الأطراف لتسمح بمراقبة الأنسجة الداخلية.

يعتمد تنظيم نمو وتطور الحشرات هرمونيا على 7 هرمونات (الجدول 5-1). هذا ويشتمل جهاز الغدد الصماء المسئول عن النمو والأبيض في الحشرات على الخلايا والوظائف التالية :

الجدول 5-1 الهرمونات المسئولة عن النمو عند الحشرات

التنظيم	المفعول	العضو المستهدف	التركيب	المصدر	الهرمون
مؤثرات بيئية وداخلية يثبط بواسطة JH بواسطة PTTH	يحفز افراز اكينيسون تصنيع RNA- البروتين	الغدة الصدرية الخلايا الجلدية الاجسام الدهنية	بيبتيد ستيرويد	خلايا عصب افرازية داخل المخ الغدة الصدرية الحويصلة المبيضية	PTTH اكينيسون
عوامل تثبيط وتنشيط من المخ	افراز ملاتية جديدة في اليرقة يثبط التحود في الحشرة الكاملة يحفز تصنيع المخ ينشط الوظيفة التناسلية	الجلدية الحويصلة المبيضية	مشتق من تيربين terpene	المخ	JH
العوامل التي تحفز التحود	يحفز تكوين الجلد	الخلايا الجلدية	بيبتيد	خلايا عصب -افرازية داخل CNS	بيمسيكون
يتم تنظيم الافراز بواسطة CNS	يحفز سكون البيض	المبيض ، البيض	بيبتيد	خلايا عصب افرازية في العقد تحت المرئ	هرمون السكون diapause
يحفز داخليا	يحفز خروج الحشرة الكاملة من الشرقة	الجهاز العصبي	بيبتيد	خلايا عصب افرازية داخل المخ	اكتويسون

1- خلايا عصب افرازية، يوجد جسم الخلية فيها في المنطقة pars intercerebralis داخل المخ (الشكل 5-2) والتي تصنع PTH وهو بروتين صغير حجمه الجزئي 5000.

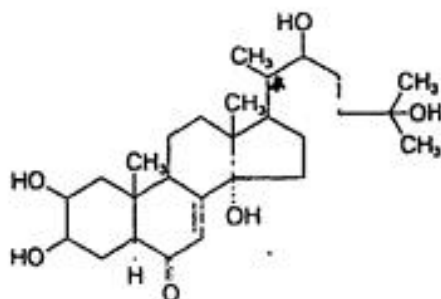


الشكل 5-2 جهاز الغدد السماء لاحدى الحشرات
 (1) المخ (2) خلايا عصب افرازية (3) corpus allatum (4) corpus cardiacum
 (5) PTH (6) JH (7) اكلوسيون (8) غدة صدرية (9) الحبل العصبي (10) بيروسيكون
 (11) اكديسون (12) الخلايا المستهدفة

2- يتم نقل PTH عبر محور الخلايا العصب افرازية ليخزن داخل نسيج وعائى عصبى neurohemal تكونه النهايات العصبية للمحاور، إلى corpus allatum. جدير بالذكر أن المحاور تقوم باختراق الـ corpus cardiacum ولكن لا تنتهى عنده كما كان يعتقد سابقا.

3- يقوم PTH ، الموجود فى الدم، بتنشيط الغدد الصدرية لتفرز الفا- اكديسون α - ecdysone (الشكل 5-3) وهو أحد الاسترويدات الشبيهة بالكوليسترول ، ولكنه يختلف عنه وعن بقية الاسترويدات التى تفرزها الفقاريات فى محتوائه على عدد كبير من مجموعات الهيدروكسيل OH^- التى تؤدى إلى زيادة نوبان الهرمون فى الماء، تحتاج الحشرات إلى تناول

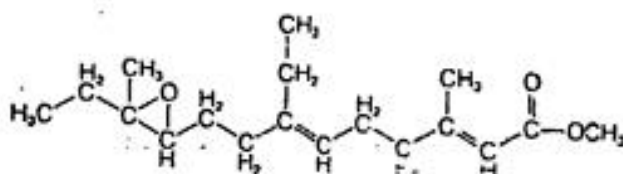
الكوليسترول ضمن غذائها لتصنيع ألفا-اكديسون. الذي يعتقد الآن أنه جزيء سابق هرمون النشط بيتا اكديسون β -ecdysone الذي يتم انتاجه من سابقه داخل الانسجة المستهدفة.



الشكل 5-3 جزيء α -ecdysone وهو من الستيرويدات يتم تحويله إلى β ecdysone بإضافة OH عند C-20

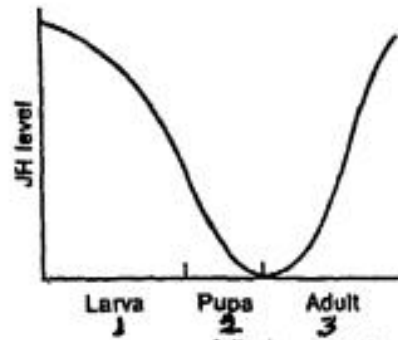
4- تنتج بعض الخلايا العصب - افرازية الأخرى، وهي موجودة داخل المخ وفي الحبل العصبى هرمون بيرسيكون bursicon وهو يؤثر على كل نواحي النمو فى النسيج الطلائى بما فى ذلك عملية أكتساب اللون الداكن tanning (أى صلابة الطبقة الكيتينية chitinous واكتسابها للون الداكن) والتي تأخذ العديد من الساعات لكي تكتمل بعد كل طرح molt .

5- يحتوى الـ c.allatum على خلايا افرازية غير عصبية تقوم بانتاج وافراز هرمون الحدائة juvenile h. اختصاراً JH (الشكل 5-4). يعمل JH فى وجود الفا اكديسون ليحفز الاحتفاظ بخصائص الحدائة juvenile لليرقانه Jarva. بذلك يؤخر التحور حتى يكتمل تطور اليرقانه.



الشكل 5-4 جزيء JH

تم توضيح وجود JH أثناء المراحل المبكرة للنمو في حوالى منتصف الثلاثينات من هذا القرن نتيجة للتجارب التي أجراها عالم الحشرات الشهير wigglesworth مستخدماً التوصيل الـ parabiotic (الشكل 5-1) وذلك عن طريق توصيل مرحلة مبكرة مع مرحلة متأخرة الشئ الذي منع الأخيرة من التحور إلى طور النضج. يكون تركيز JH في الدم عند ذروته خلال المراحل المبكرة لطور اليرقانة ويصل أدنى معدل له أثناء مرحلة الخادرة (الشكل 5-5). هذا ويتم عملية التحور لمرحلة النضج عند اختفاء JH من الدم. لكن يعود مستوى تركيز JH في الارتفاع مرة أخرى في الحشرة الناضجة ليساعد في تطور الوظيفة التناسلية. فهرمون JH يحفز لدى الذكر (في بعض الأنواع) تكوين الأعضاء التناسلية الثانوية accessory. في الأنثى (في معظم الأنواع) يحفز الهرمون تصنيع المح yolk ونضج البيض.



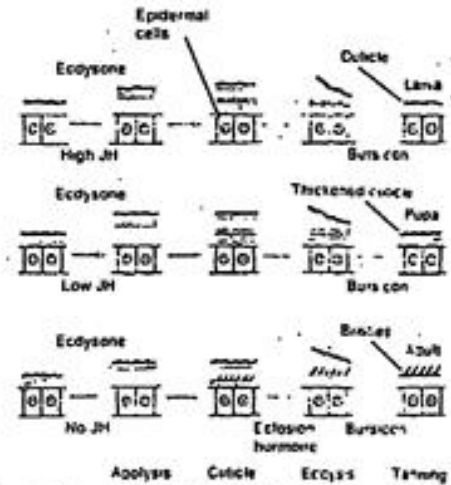
الشكل 5-5 اختلاف تركيز JH أثناء دورة حياة إحدى العشرات
(1) اليرقانة larva (2) الخادرة (3) الحشرة الكاملة

5-3 تأثير الهرمونات المختلفة على النسيج الطلائى:

حظى النسيج الطلائى epidermis بأهمية خاصة في التجارب التي أجريت على عملية التطور والدور الذي تلعبه الهرمونات في هذه العملية. يوضح (الشكل 5-6) تأثير الهرمونات المختلفة على طبقة الإهاب أو البشرة cuticle.

يقوم اكديسون بتحفيز انتاج طبقة جديدة من الإهاب وتبدأ العملية بازاحة الإهاب القويم من على الخلايا الجلدية التي تليه.

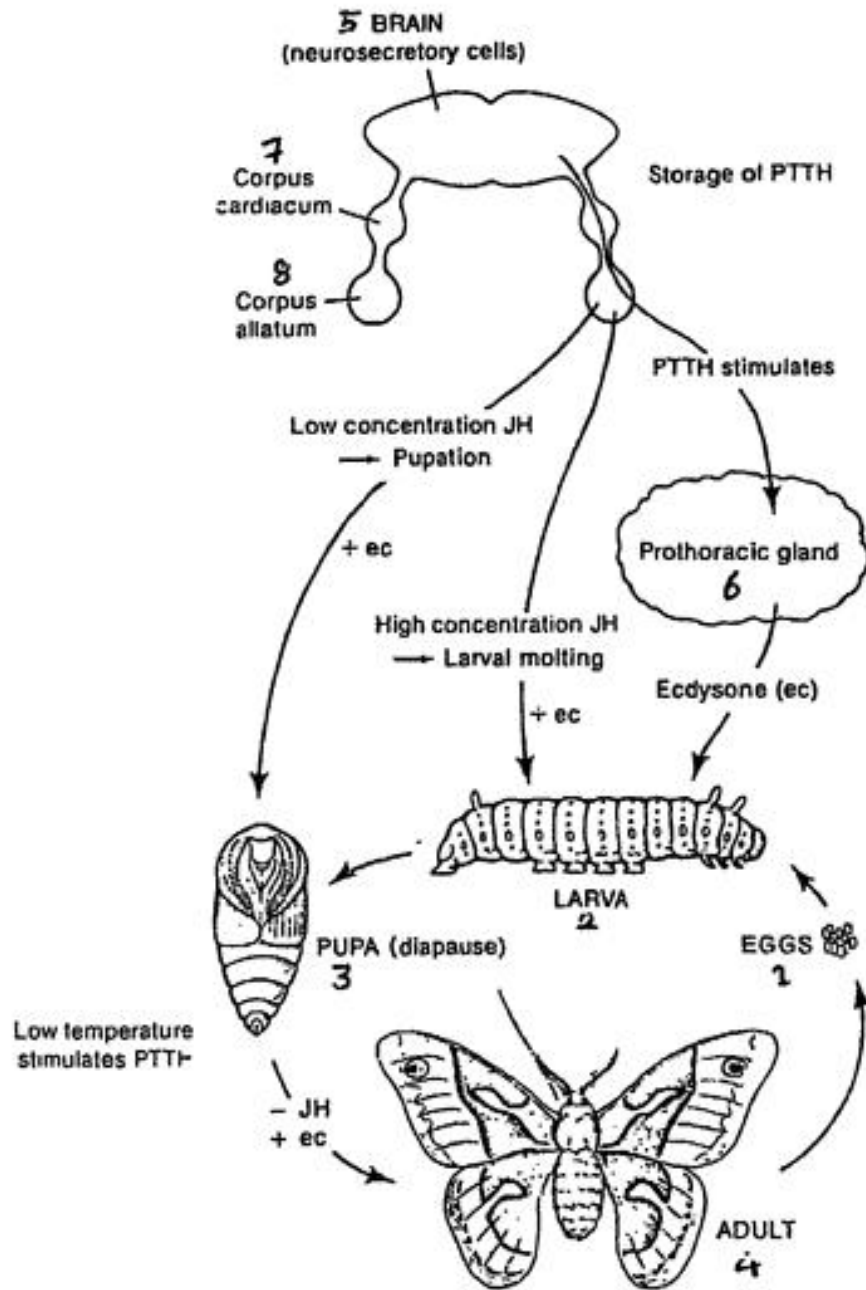
يعقب ذلك عملية تصنيع للإهاب الجديد بينما يتم هضم الإهاب القديم جزئياً، بواسطة انزيمات خاصة بعملية طرح الإهاب molt التي تقوم بإفرازها الطبقة الجلدية. هذا ويختلف نوع الإهاب الجديد حسب تركيز هرمون JH فى الدم، فعند التركيز المرتفع يتم انتاج إهاب من النوع اليرقى الخاص بطور اليرقانة ، بينما يتم عند التركيز المنخفض لهرمون JH انتاج إهاب من النوع الخاص بمرحلة الحشرة الكاملة. هذا ويقوم هرمون ايكوسيون eclosion وبيرسيكون bursicon باكمال المراحل النهائية لعملية الطرح. بما فى ذلك عملية الانسلاخ ecdysis. (أى طرح الحشرات لجلدها القديم وانسلاخها منه) للحشرة حديثة الانسلاخ إهاب شاحب وطرى سرعان ما يتمدد للحجم الجديد ثم بعد ذلك يتصلب ويصطبغ باللون الداكن تحت تأثير بيرسيكون (الشكل 5-6).



الشكل 5-6 التغييرات التي تحدث فى طبقة الجلد والهرمونات التي تحفزها اثناء عملية الطرح والتي تؤدي إلى (A) مرحلة اليرقانة (B) مرحلة الخادرة (C) مرحلة الحشرة الكاملة (ii) إقصاء (ii) تكوين الإهاب (iii) الانسلاخ (iv) تكوين اللون الداكن (1) خلايا جلدية (2) إهاب (3) الهلب

يوضع الشكل (5-7) دور هرمونات التطور في دورة حياة أحد أنواع الفراش *cercopia moth*. يؤدي هرمون PTTH إلى تحفيز عملية طرح الالهاب في اليرقانة بتأثيره على الغدد الصدرية لتفرز هرمون أكديسون. يستمر النمو عند سلسلة من الطور instars والتي تبقى في طور اليرقانة طالما بقيت نسبة تركيز JH (وتفرزه *C.allatum*) عالية. تكتمل هذه المرحلة عبر 4 أو 5 طور يتناقص خلالها تركيز JH تدريجيا وفي النهاية يؤدي انخفاض JH إلى مرحلة الخادرة pupa وهي فترة البيات الشتوي في هذه الحشرة حيث تبقى في حالة سكون. مع انحسار الشتاء، تؤدي إعادة افراز PTTH إلى تحرير هرمون أكديسون الذي يعمل في غياب JH إلى بلوغ مرحلة النضج.

دور JH هنا شبيه بدور هرمون ثيروكسين *thyroxin* على تطور الضفدع في كلا الحالتين يؤدي تغيير العلاقة بين تركيز الهرمون ومرحلة النمو إلى اختلال عملية التطور. هذا ونسبة للدور الفعال لهرمون JH في منع الوصول لمرحلة النضج في الحشرات، يمكن استخدام هذا الهرمون لمكافحة الآفات الزراعية بأمان حيث أنه غير سام ولا يضر بالبيئة ولا يستطيع جهاز المناعة لدى الحشرات تكوين أجسام مضادة لهذا الهرمون.



الشكل 5-7 الأطوار المختلفة لعملية التحول عند الفراش والهرمونات التي تنظمها
 (1) البيض (2) اليرقانة (3) الخادرة (4) مرحلة الحشرة الكاملة (5) المخ (6) الغدد الصدرية
 corpus allatum (8) corpus cardiacum (7)
 - الهرمونات وتركيزها موضوع على الاسم

الفصل السادس الجرعة

الفصل السادس

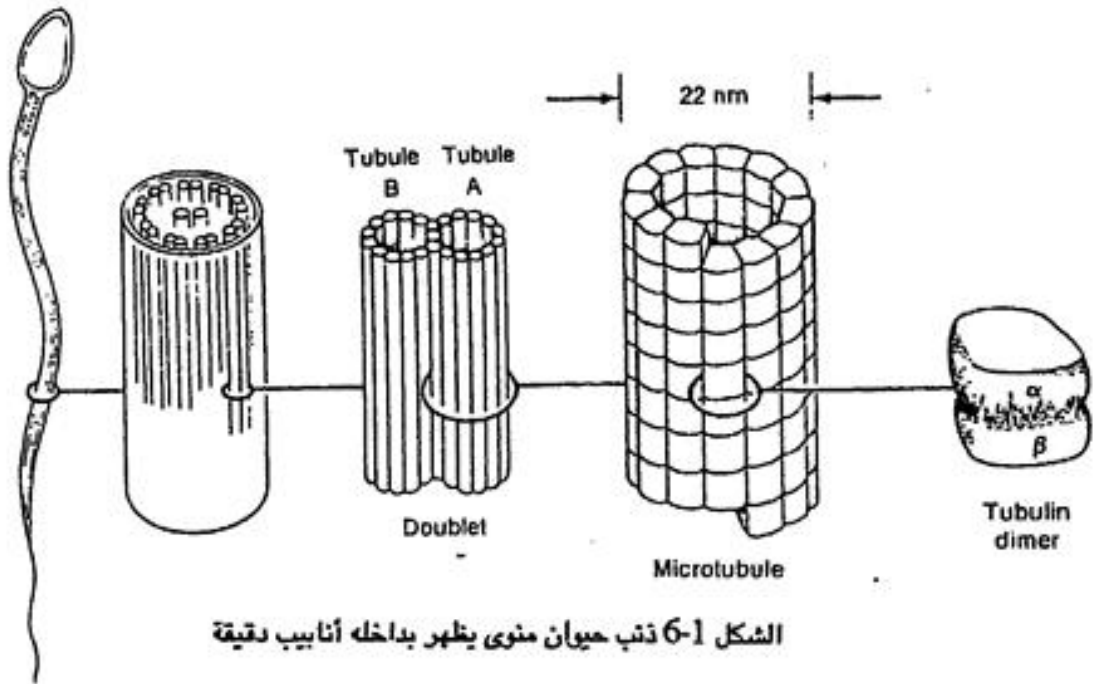
الحركة

حركة الحيوان مثل الانتقال من مكان إلى آخر، مضغ الطعام، الاتصال الجنسي وكل عمليات الاتصال اللاكيميائية، عبارة عن أوامر عصبية تتم ترجمتها إلى نشاط ميكانيكي متناسق coordinated.

يتم توليد الحركة في الحيوان بواسطة 3 آليات رئيسية، الحركة الامينية (1)، حركة الأهداب، والسياط (2)، وتقبض العضلات (3) تتحرك الحيوانات وحيدة الخلية وفقا للاكتين الأوليتين أى الحركة الأميبية وحركة الأهداب والسياط.

تعتمد الحركة الأميبية على بروتينات هيكلية سيتوبلازمية cytoskeletal مثل الاكتين actin والتوبيولين والتي تتبلر معطية أنيبيبات دقيقة وخيوط دقيقة على التوالي. بينما يقوم الميوسين myosin وهو بروتين انزيمي (يتفاعل مع ATP) له وظيفة حركية بالتفاعل مع البوليمرات الهيكلية السيتوبلازمية. هذا ويشكل التفاعل المخلّى بين الاكتين والميوسين أساس الحركة الأميبية ويحدث خلالها انسياب للسيتوبلازم.

تنشأ الأهداب والسياط في الخلايا من أجسام قاعدية شبيهة بالسنتريول centriole ويوجد داخل كل منها أنابيب دقيقة (بنظام 9+2 ، الشكل 6-1) هذا وتعتمد حركة الأهداب والسياط على آلية أنزلاق انبوية شبيهة بانزلاق خيوط الاكين actin والميوسين myosin للنسيج العضلي لدى الفقاريات والتي تناولناها باسهاب في الفصل (11) من كتاب «علم وظائف الاعضاء العام» 1999م.



الشكل 6-1 ذنب حيوان منوى يظهر بداخله أنابيب رقيقة

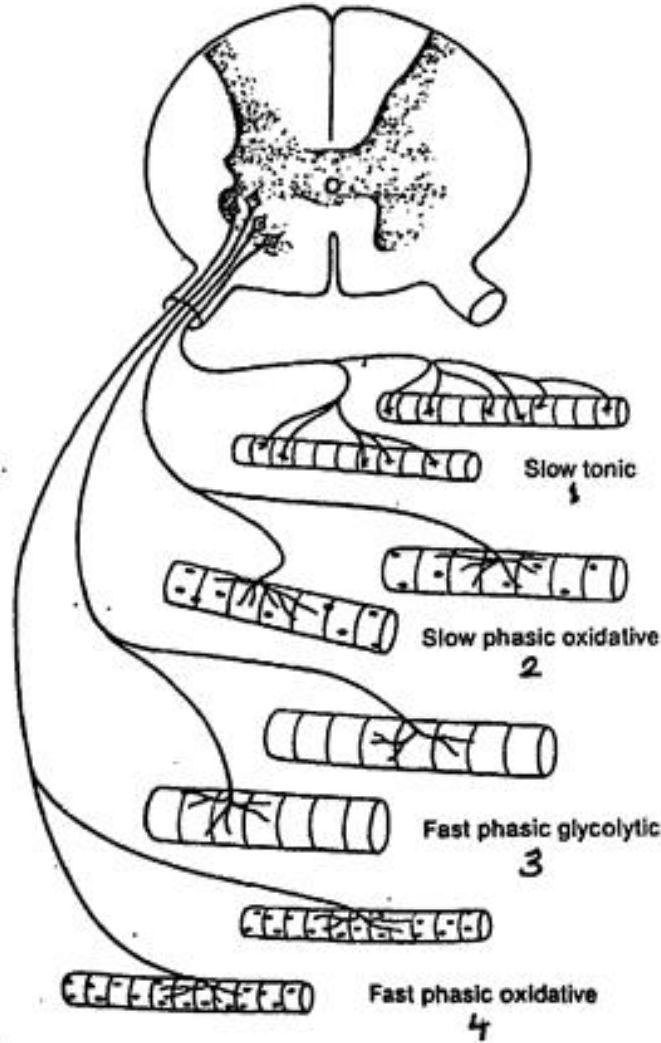
6-1 انقباض العضلات :

إن انقباض العضلات يعتبر أكثر ظواهر الحياة وضوحاً للعيان ولذلك فقد أثار خيال الفلاسفة ثم اهتمام العلماء منذ عصور سحيقة. لقد اتضح الآن أن انقباض العضلات ينشأ نتيجة الأثارة الكهربائية لغشاء الخلية العصبية هذا ويتم تصنيف العضلات إلى نوعين حسب الخواص المورفولوجية والوظيفية، وهى العضلات المخططة والعضلات الملساء . يوجد العديد من أنواع العضلات المخططة، وهى التى تشمل العضلات الهيكلية المسئولة عن الحركة الخارجية للحيوان، يتم توضيحها بواسطة الشكل (6-2)

Tonic muscle fibers (1)

وهى تنقبض ببطء وتوجد فى عضلات انتصاب القامة posture للبرمائيات والزواحف والطيور، وفى الحزم العضلية muscle spindles والعضلات الخارجية للعين عند الثدييات. تستقبل هذه الألياف العديد من النهايات العصبية التى تتبع

جميعها من خلية حركية وحيدة، لذلك فهي لا تحتاج إلى توليد جهد فعال لأن
الاثارة تنتقل اليها عبر النهايات العصبية المنتشرة على طول الليفة العضلية.



الشكل 2-6 أنواع الألياف الرئيسية للعضلة الهيكلية للفقاريات
(1) Slow tonic (2) Slow phasic oxidative
(3) fast phasic glycolytic (4) fast phasic oxidative

أحد الخواص البيوكيميائية للألياف التوتيرية هو التفاعل البطيء جداً للأنزيم
myosin-ATP ase ، لذلك يبقى العضل منقبضاً لفترة طويلة وكفاءة عالية.

slow phasic fibres (2)

تتميز هذه الألياف بأنها تنقبض ببطء وأيضاً يَعيبها الفتور fatigue ببطء. وهي توجد في عضلات انتصاب القامة لدى الثدييات.

fast phasic glycolytic fibres (3)

تنقبض هذه الألياف القوية سريعاً ولكن أيضاً يصيبها الفتور سريعاً نتيجة لتكون دين الأوكسجين (راجع الفصل 1) يوجد هذا النوع في عضلات الصدر في الدجاج وكذلك عند بعض نوات الدم البارد كالبرمائيات والزواحف.

fast phasic oxydative fibres (4)

تمتاز هذه الألياف بسرعة الانقباض مع بقاء الفتور. لذلك فهي تستخدم للتحرك السريع المتكرر وهي توجد في عضلات الطيران لدى الطيور البرية.

6-2 التنظيم العصب - عضلي :

أ- لدى المفصليات :

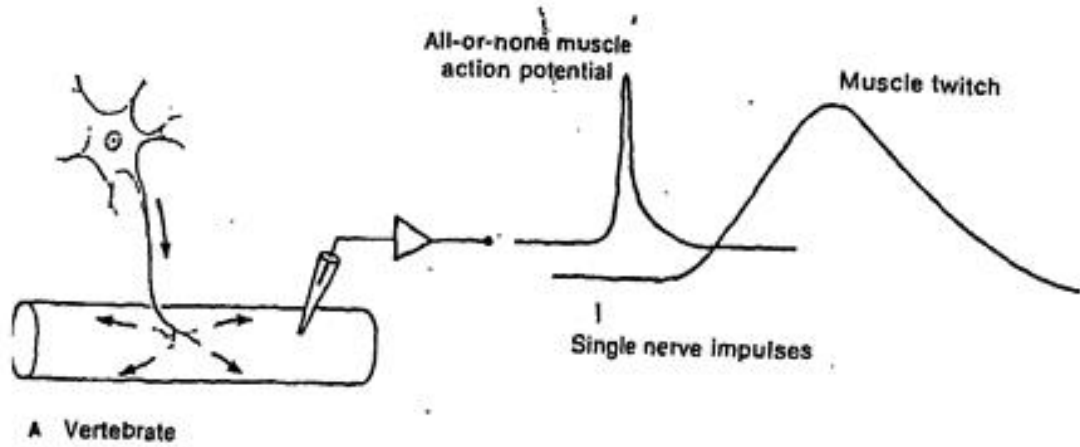
يتكون الجهاز العصبي عند المفصليات من عدد صغير نسبياً من الخلايا العصبية وعدد صغير من وحدات الحركة، التي عليها تنفيذ كل الانقباضات الضعيفة والقوية من غير استقطاب المزيد من وحدات الحركة. ففي بعض العضلات عند المفصليات يمكن لخلاية حركية وحيدة أن تغذي كل أو معظم الألياف العضلية.

أيضاً لا ينشأ جهد فعال في العديد من أنواع العضلات لدى المفصليات أو هو ينشأ في نطاق ضيق (وهي في ذلك تشبه الألياف التوتيرية tonic للفقاريات) هذا ويتم الانقباض عن طريق الجهد الكهربى المتدرج للألياف العضلية ولكن

يزداد تنوع وتعقيد العضلات الهيكلية في المفصليات بوجود العديد من أنواع الألياف التي تختلف عن بعضها في الخصائص الكهربائية، الفيزيولوجية والمورفولوجية.

ب- عند الفقاريات :

يغذى الليفة ال twitch للفقاريات نهاية عصب- عضلية واحدة ينشأ عنها جهد فعال بعد تشابكي وينتشر بون تناقص على طول الليفة العضلية (أى all-or-none) (الشكل 6-3)

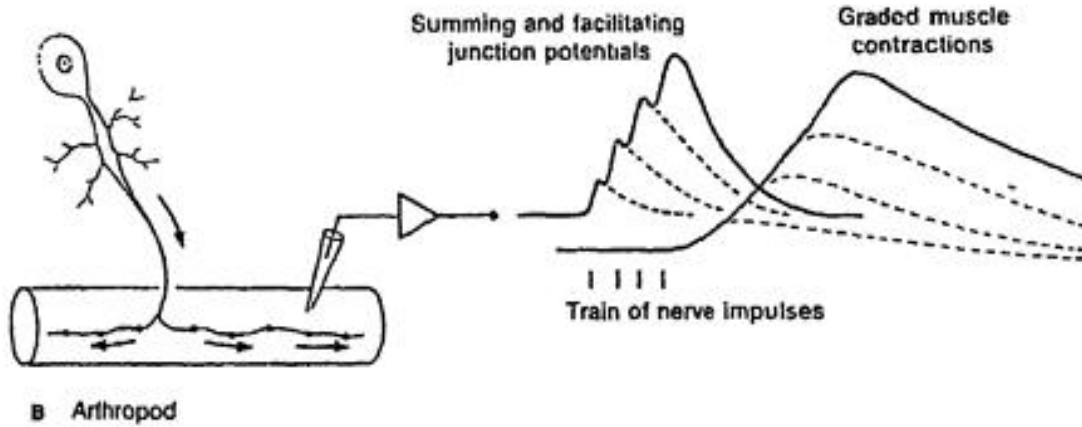


الشكل 6-3 نهاية عصب - عضلية وحيدة علي ليفة عضلية للفقاريات twitch تحدث الليفة انقباضا all-or-none كاستجابة لجهد كهربى يتم نقله - all-or-none

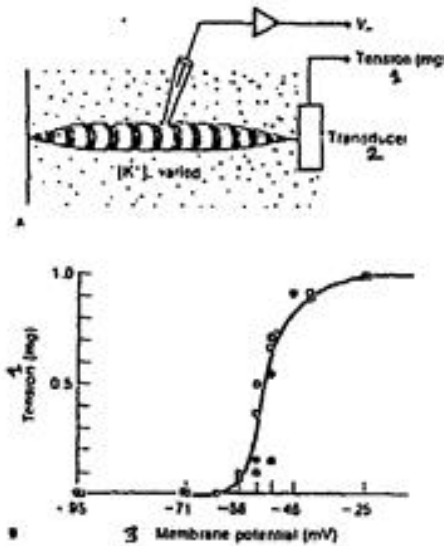
أما الألياف التوتيرية tonic للفقاريات فهي تشبه ألياف العضلة الهيكلية للقشريات إذ تستقبل العديد من النهايات العصب-عضلية (الشكل 6-4). بما أن النهايات العصبية تقوم بنقل فرق الجهد الفعال من المحور على طول الليفة العضلية لذلك لا يكون انتشار الجهد الكهربى داخل الألياف العضلية ضروريا.

وبناء على ذلك لا ينشأ جهد كهربى من النوع all-or-none ولكن ينشأ انقباض تدريجى نتيجة الجهد التدريجى عند التشابكات (الشكل 6-4) ولأن الارتباط بين جهد الغشاء والانقباض متدرج (الشكل 6-5) فيمكن لكل ليفة

عضلية الانقباض بدرجات متفاوتة بدلا عن الانقباض المحدد كما في الاليف ال twitch والتي يؤدي انقباضها لفترات طويلة إلى التشنج . tetanus . لذلك يمكن للاليف التوترية العمل بكفاءة عالية وعلى مدى واسع من التوتر ويعدد قليل من وحدات الحركة.



شكل 4-6 العديد من النهايات العصب - عضلية على ليفة عضلية للمفصليات تحدث الليفة انقباضا كاستجابة لجهد تدريجي



شكل 5-6 العلاقة بين جهد الغشاء والانقباض (راجع النص).
(1) الجهد (2) محول الطاقة (3) جهد الغشاء

6-3 عضلات الطيران عند الحشرات

لا تظهر عضلات الطيران في معظم أنواع 4 من مراتب الحشرات ، وهي النحل والدبور، الذباب ، الخنافس والبراغيث، صلة بين توقيت انقباض الألياف وتوقيت وصول السيال من العصب الحركي. تعرف هذه بالعضلات الغير متزامنة asynchronus ، (لنميز بينها وبين العضلات المتزامنة synchronus أي التي تنقبض مع نبض عصبى). أيضا تعرف بالعضلات الليفية fibrillar بالرغم من عدم وجود صلة بين توقيت الانقباض وتوقيت المدخل العصبى لهذه العضلات، إلا أنه ولكى تبقى العضلة فى حالة تأهب يتطلب ذلك وصول نبض ثابت ومستديم من السيال العصبى . ولكن كيف يحدث انقباض العضلات الليفية fibrillar باستقلال عن توقيت وصول جهد الغشاء؟ كمثل غيرها من العضلات تحتاج العضلة الليفة التي تركيز عالى لأيون الكالسيوم داخل الليفة. يبقى تركيز Ca^{2+} عاليا طالما استمر المؤثر العصبى. لكن لا تبتدى الحالة النشطة الا حينما تشد العضلة فجأة، وبالعكس تنتهى الحالة النشطة بزوال الشد.

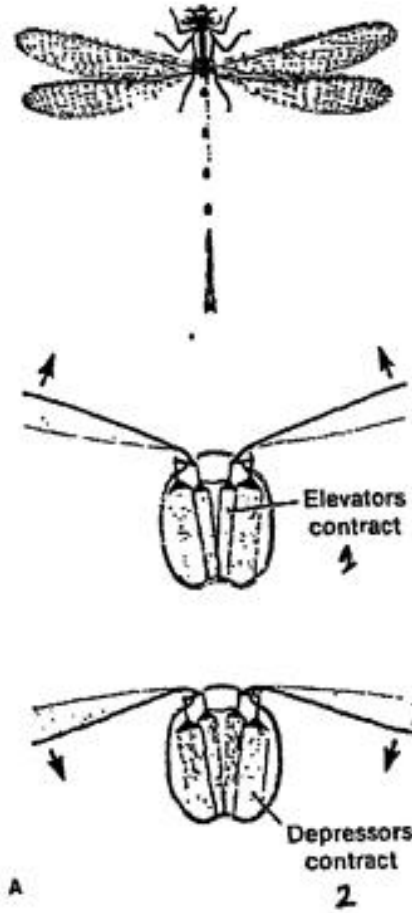
تنتج عضلا الطيران المتزامنة تحريك الجناحين إلى الأعلى وإلى أسفل بواسطة نظام روافع بسيط موضعا بالشكل (6-6). أما العضلات الغير متزامنة فلها صلات عضل-هيكلية معقدة حيث يتخذ الصدر وضعين مختلفين، عند انقباض عضلات الطيران المتضادة antagonists، إلى الأعلى وإلى الأسفل (الشكل 6-7).

عندما تنقبض العضلات الرافعة، أي التي تتسبب فى تحريك الجناح إلى الأعلى، تتسبب فى جذب سقف الصدر حتى يمر بنقطة غير ثابتة click . تحدث هذه الحركة ثلاثة أشياء ،

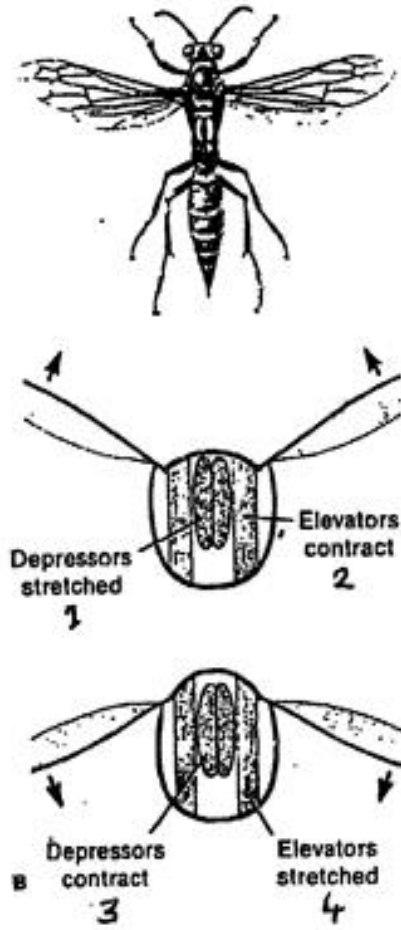
(1) تحريك الجناحين إلى الأعلى.

(2) تشد، وبذلك تنشط العضلات المخفضة ، أى التى تتسبب فى حركة الجناح إلى الأسفل عن طريق ضم هيكل الصدر من الأمام إلى الخلف بذلك يتسع الصدر (بطن - ظهر).

(3) ترتخي العضلات الرافعة فجأة وبذلك يتوقف نشاطها. تكتمل الدائرة انعكاسياً. حيث يؤدي نشاط العضلات المخفضة (الخطوة 2) إلى أن تعيد سقف الصدر إلى أعلى وبذلك يعود إلى وضعه المرتفع (الخافض للأجنحة) (الشكل 6-7).



الشكل 6-6 عضلات الطيران المتزامنة synchronous عند حشرة damselfly (راجع النص)
(1) عندما تنقبض الرافعة (2) عندما تنقبض الخوافض



الشكل 6-7 عضلات الطيران الغير المتزامنة asynchronous عند الدبور wasp (راجع النص)
 (1) عند شد الخوافض (2) تنقبض الروافع (3) عند انقباض الخوافض (4) تشد الروافع

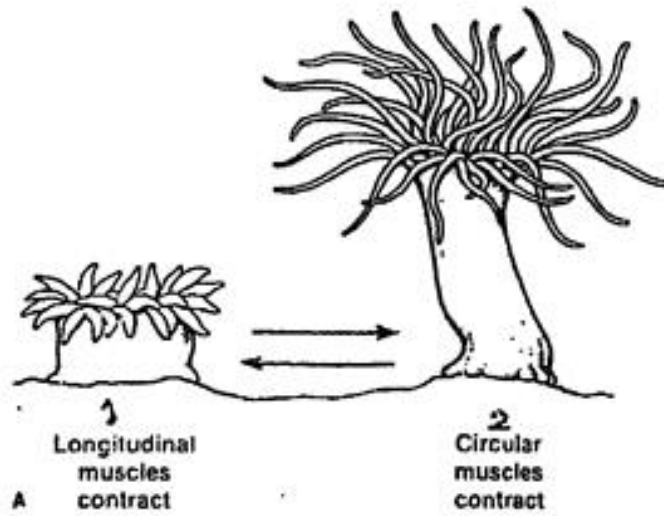
وعندما يتوقف السعال العصبى لهذه العضلات يعاد استقطاب الغشاء وينخفض تركيز Ca^{2+} داخل الألياف، بذا يقف نشاط العضلات ويتوقف الطيران. إذن فإن المدخل العصبى يعمل فقط كمفتاح on-off. هذا ويعتمد معدل الانقباض على الخواص الميكانيكية للعضل وجهاز الطيران المكون من الصدر، العضل والاجنحة.

6-4 الميكانيكية العضل - هيكلية

لكى تنجز عملا يجب أن تكون العضلة قادرة على تحويل قوة الانقباض إلى

حمل load، ويحدث ذلك عن طريق جهاز ميكانيكي مثل الهيكل الداخلي للفقاريات بروافعه levers، مفاصله joints، بكراته pulleys والتوصيلات العضلية المختلفة.

وفي المفصليات يكون الهيكل الخارجي درعاً يقي العضلات وغيرها من الأنسجة كما يعمل على نفس النظريات الميكانيكية مثل الهيكل الداخلي. هذا وتفتقر العديد من اللافقاريات الدنيا لوجود هيكل صلب. لكن حتى هذه الحيوانات تستطيع التحرك وتحديد شكلها عن طريق الانقباض العضلي. يستخدم البعض منها، مثل الهيدرا hydra والديدان الطولية والعرضية في مواجهة السائل المائي الموجود حيث تنقبض العضلات الطولية والعرضية في مواجهة السائل المائي الموجود داخل التجويف. انقباض العضلات الطولية يقلل من الطول أي يصير الحيوان قصيراً بينما يؤدي انقباض العضلات العرضية إلى زيادة الطول على حساب العرض. هذا وتعتمد الحركة الدودية لامعاء الفقاريات على نفس الآلية.

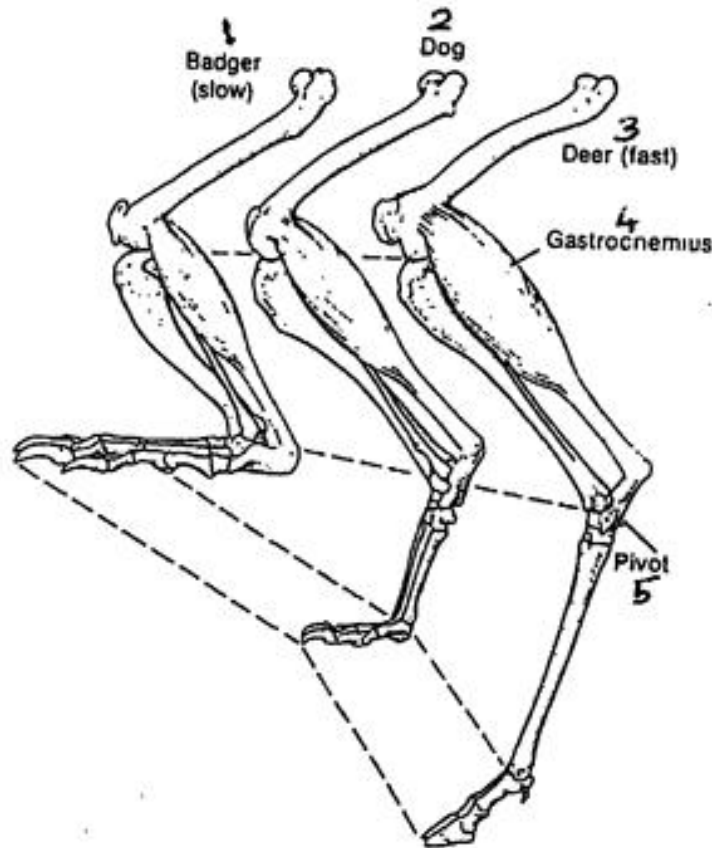


الشكل 6-8 شقائق النعمان تمتلك هيكل hydrostatic حيث تنقبض العضلات في مواجهة بعضها مستفيدة من وجود الماء الغير قابل للضغط داخل الحيوان .
(1) حينما تنقبض العضلات الطولية، (2) حينما تنقبض العضلات الدائرية

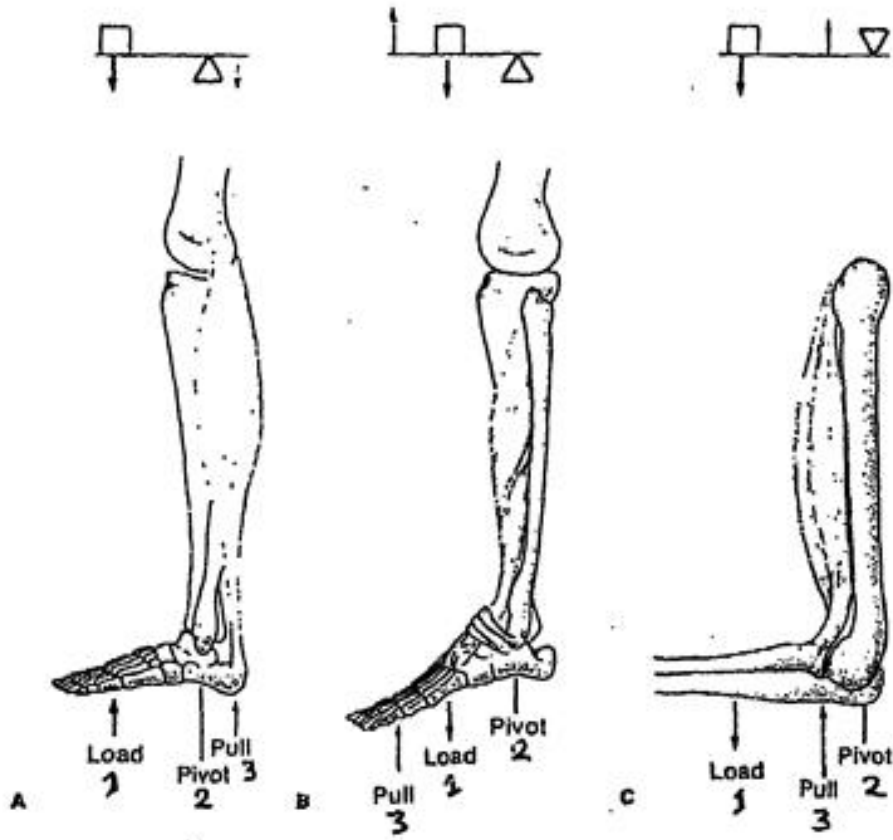
* تدخل العديد من الخواص الميكانيكية للعضلات والهيكل في تحديد السرعة التي يمكن للعضل، عن طريقها، تحريك جزء طرفي من الجسم (مثل

القدم) بالنسبة لجزء يسبقه (مثل الركبة). وهي تشمل المسافة النسبية بين المفاصل، موضع اندراج insertion العضل، نسبة طول الأطراف والحمل. هذا وقد جاءت الاختلافات الأساسية في التركيب الهيكلي للحيوانات المختلفة وفي تركيب الأطراف المختلفة لاحتياجات الحيوانات لتلائم التخصصات الميكانيكية المختلفة: وهي تعمل عادة على قوانين الروافع البسيطة التي عرفناها في الفيزياء.

عند مقارنة رجل حيوان الغرير badger، وهو حيوان يعتمد على الحفر، مع رجل غزال deer وهو يعتمد على السرعة (الشكل 6-9) يتضح أن نسبة المسافة من إصبع القدم إلى نقطة الارتكاز، على المسافة من الكعب heel إلى نقطة الارتكاز تكون أكبر عند الغزال. هذه النسبة تعطي رجل الغزال سرعة أكبر ولكن قوة أقل. يوضح الشكل (6-10) ثلاثة نظم أساسية للروافع في الهيكل العظمي للفقاريات. يعمل العضل في كل منها في مواجهة الحمل عن طريق ارتكاز واحد من أجزاء الهيكل ضد الآخر عند نقطة ارتكاز يوفرها أحد المفاصل.

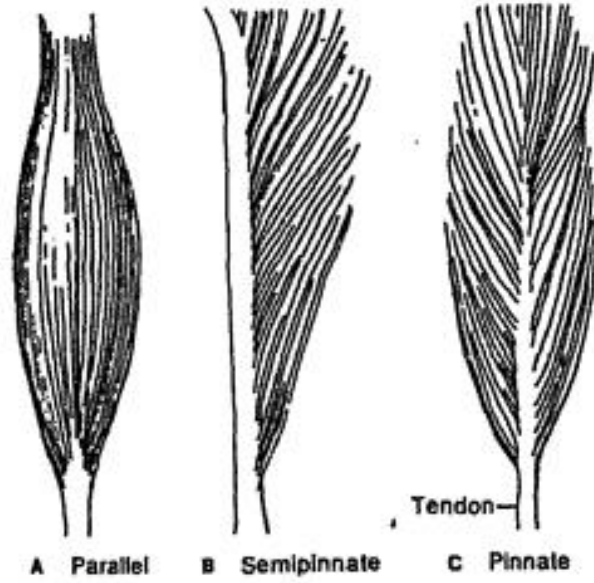


الشكل 6-9 التكيفات التي تؤدي إلى القوة كما في رجل الغرير badger أو السرعة كما في رجل الكلب وإلى درجة سرعة أكبر رجل الغزال. لقد رسمت بحيث يتساوى طول الفخذ femur (1) الدير (2) الكلب (3) الغزال (4) العضلة (5) نقطة الارتكاز



الشكل 6-10 ثلاثة نظم للروافع موجودة ضمن هيكل الفقاريات حيث تعمل العضلة في مواجهة الحمل حول نقطة الارتكاز .
 (A) رافعة من الدرجة الأولى (B) رافعة من الدرجة الثانية .
 (C) رافعة من الدرجة الثالثة .

واحد من العوامل الهامة للوظيفة العضل - هيكلية تكون نتيجة لوضع الألياف العضلية بالنسبة لليفة الوترية tendon. فهناك التنظيم الريشي الشكل pinnate أو الشبيه ريشي semipinnate الموجود في عضلة الورك gastrocnemius (الشكل 6-11B&C). بالمقارنة مع التنظيم المتوازي ويوجد في العضلات الخياطية sartorius الشكل (6-11A)



الشكل 6-11 ترتيب الالياف العضلية على الليفة الوترية
(A) تركيب متوازي (B) شبه ريشي (C) ريشي

عند تساوي الحجم والأبعاد يكون للالياف الريشية الشكل قوة أكبر على الليفة الوترية من الألياف المتوازية. يتأتى ذلك نتيجة للعدد الكبير للألياف في الحالة الأولى. لكن نسبة إلى أن الألياف الريشية الشكل تكون أقصر طولاً من الألياف المتوازية لذلك فهي لا تستطيع الانقباض الشامل والسريع. لذلك نجد العضلات ذات الألياف المتوازية حيث تكون سرعة الانقباض مهمة بينما نجد النظام الريشي حينما تكون القوة هي المفضلة.

أيضا تؤثر درجة مرونة الليفة - الوترية على الوظيفة العضل - هيكلية. إذ تقوم الليفة الوترية بتخزين الطاقة الحركية kinetic حينما تشد نتيجة لانقباض الألياف العضلية أو كنتيجة لقوى خارجية، مثل قوة دفع الجسم عند محاولة ثني أحد المفاصل. مثلا حينما يجرى الانسان فإن الطاقة المخزونة في الوتر المشدود تستخدم لرفع كعب القدم بعيداً عن الأرض.

مثال آخر لاستخدام الطاقة المخزونة في العناصر المرنة هو القفزة الباليستية (كالقذيفة) ballistic عند بعض الحشرات ومنها الجراد. فقبل أن تقفز الجراد تكون الرجل منثنية تماما ويكون الجسم قريبا من الأرض. تنقبض العضلات الباسطة extensor ، والقابضة flexor معا، بينما تبقى الرجل في نفس الوضع. بهذه الطريقة يتم تخزين قدر كبير من الطاقة الكامنة في الوتر وعضلات وهيكل الرجل، كاستجابة إلى مؤثرات حسية من خلال اعضاء البصر، اللمس أو غيرها ، يتم تنشيط خلايا بين-عصبية تقوم بتنشيط الخلايا الحركية للعضلة القابضة فترتخي هذه فجأة. يؤدي الارتخاء المفاجئ إلى تحرير الطاقة المخزونة في العضلة الباسطة والتراكيب المرنة المرتبطة بها فتتمدد الرجل بسرعة وقوة كبيرتين جدا بذلك تندفع الجراد في قفزة عالية تشبه القذيفة.

6-5 الهيكل العظمي :

يمثل الهيكل العظمي جهاز دعامة يحمي الجسم من القوى الخارجية ويسمح للعضلات بأن تحرك أجزاء معينة من الجسم عن طريق القوى الكامنة في انقباض العضلات. يتكون الهيكل العظمي من مادة عالية المرونة وهي العظم ، لدراسة فزيولوجيا العظم، الرجاء الرجوع للفصل 17 من كتاب علم وظائف الاعضاء العام (1999). أما هنا فسنتناول العظم كجهاز دعامة داخلي لجسم الكائن الحي.

يتعرض الهيكل الصلب للانكسار حينما ينثنى أو يلتوى. إذا أخذنا عمودا اسطوانيا وثبتناه عند أحد أطرافه وأعملنا قوة في الطرف الآخر فسوف ينثنى وقد ينكسر إذا كانت القوة كبيرة. هذا ويكون الانكسار في وسط العمود، حيث يمثل وسط العمود أقل مشاركة في قوته ويكون الدعم الميكانيكي أكثر عند أطراف الأسطوانة. لذلك نجد أن النموذج الأمثل لعظم الاشكال الهيكلية هو أنبوب مجوف بدلا عن عصاة صلبة.

تزداد قوة الاسطوانة مع ازدياد نصف قطرها، مثلا تكون قوة اسطوانة نصف قطرها (2r) ، يساوى 6 أضعاف عصاة صلبة نصف قطرها r (يتساوى الوزن فى الاثنتين). أى أن العظم المجوفة تكون قوتها 3 أضعاف العظم الصلبة توجد 4 أنواع للعظام عند الثدييات وهى :

(1) عظام طويلة ورفيعة مثل عظام الأطراف.

(2) عظام صغيرة ومكتنزة يتساوى طولها تقريبا مع عرضها مثل عظام الرسغ (wrist) carpal وعظام الكاحل (ankle) tarsal.

(3) عظام رفيعة مسطحة مثل لوحة الكتف scapula والجمجمة skull.

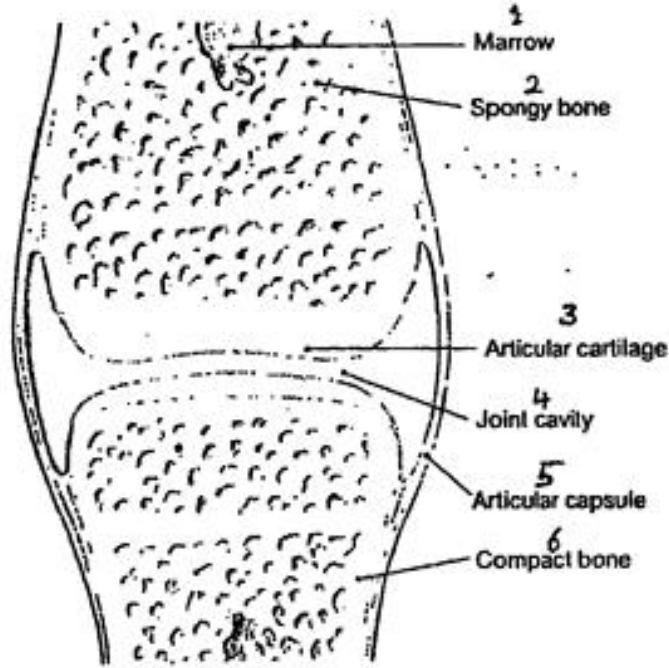
(4) الفقرات (المفرد فقارة، فقرة) vertebrae

تمثل العظام مادة مناسبة للأشكال الهيكلية التى تعنى بالدعم والحركة وذلك نسبة لمقاومتها العالية للشد والضغط. لكنها تحتوى على مواد معدنية كثيرة (تصل كثافة العظم 2000) لذلك يكون من الضرورى الاقلاق من كمية العظم (وبالتالى وزنه) . بون الاخلال بقوته الميكانيكية المتطلبة لاداء وظيفته.

وحيث أن قوة العظام المجوفة أكبر من العظام الصلبة، لذلك نجد أن العظام الطويلة، مثل عظم الفخذ عند الثدييات تكون مجوفة. هذا ويكون التجويف ممتلئا بالنخاع bone marrow . من هنا نستخلص أن التجويف أفاد من ناحيتين فمن ناحية حقق القوة الميكانيكية المطلوبة ومن ناحية أخرى قلل من وزن العظم.

أيضا يمكن الاقتصاد فى وزن العظم عن طريق وجود مسامات فى العظم (العظم الاسفنجى). نجد أن عظم الفخذ، مثلا، يحتوى على عظم جامد compact على السطح الخارجى وعظم مسامى cancellous فى الداخل خاصة عند

الاطراف. أيضا يخفف العظم المسامي عند الاطراف القوة الضاغطة علي
الغضروف، الذي يغطي أسطح العظام عند المفاصل، حيث يسمح بانزلاق
الاسطح على بعضها (الشكل 6-12).



الشكل 6-12 مفصل الركبة
(1) نخاع (2) عظم اسفنجي (3) غضروف المفصل (4) تجويف المفصل
(5) غلاف المفصل (6) عظم متضام

الفصل السابع
التغذية، الهضم والامتصاص

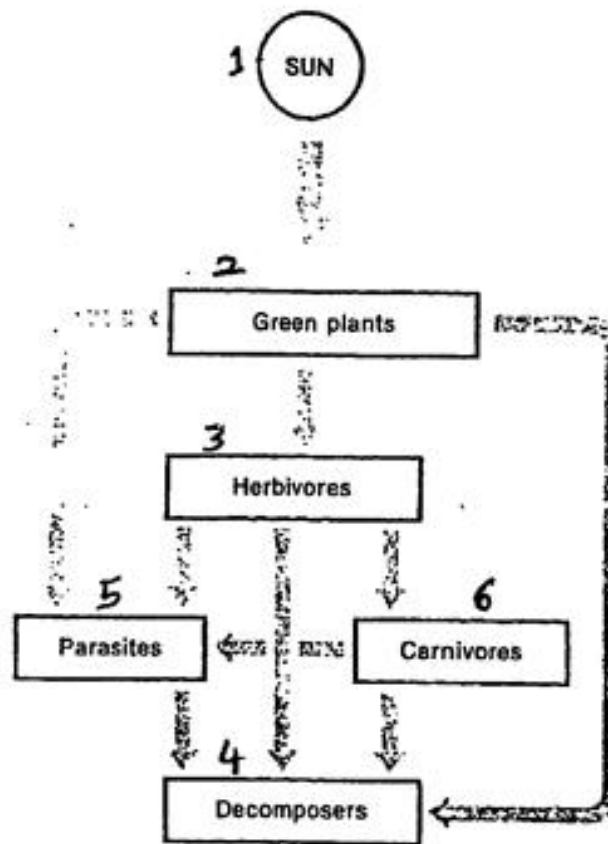
الفصل السابع

التغذية، الهضم والامتصاص

تعتمد الكائنات الحية على مصادر خارجية من المواد الخام والطاقة التي تحتاجها للنمو، لتجديد الأنسجة وأداء الوظائف المختلفة. بالطبع يجب أن يتساوى المجموع الكلي للعناصر المتناولة والطاقة المستمدة، جميع المخرجات زائداً العناصر التي تدخل في تكوين الأنسجة الجديدة زائداً كل الطاقة التي يتم استهلاكها. يتم الحصول على الطعام الذي يستخدم في توفير العناصر اللازمة لنمو وتجديد الأنسجة وكمصدر للطاقة من العديد من المصادر النباتية والحيوانية ومصادر غير عضوية. لكن تأتي الطاقة المستخدمة في تزويد كل الوظائف في جسم الحيوان، في النهاية، من مصدر وحيد هو الشمس (الشكل 1-7). هذا وليس في استطاعة أي كائن حي أن يستفيد من الطاقة الشمسية مباشرة فيما عدا الكائنات التي تصنع غذاها autotrophic عن طريق التمثيل الضوئي photosynthesis، أي النباتات الخضراء التي تحتوي على مادة اليخضور chlorophyll. تأخذ النباتات الخضراء (وتشمل الكائنات وحيدة الخلية) الطاقة الشمسية لتصنيع مواد عضوية من الماء وثنائي أكسيد الكربون، تحتوي المواد العضوية المصنعة على طاقة كيميائية يمكن تحريرها واستخدامها لتزويد التفاعلات التي تحتاج إلى طاقة داخل الأنسجة الحية. بذلك يتناول كل الحيوانات المواد عضوية heterotrophic التي تحتوي على الطاقة الكيميائية الضرورية للحياة.

يوضح الشكل (2-7) رسماً مبسطاً لسريان الطاقة من انتمس إلى جزئ ATP. أولى المواد التي يتم تصنيعها عن طريق التمثيل الضوئي، هي السكريات الأحادية من الماء وثنائي أكسيد الكربون. يتم ، في السلاسل الغذائية القصيرة أكل النباتات الخضراء بواسطة حيوان كبير الحجم مثل الفيل. هذا الحيوان ليس

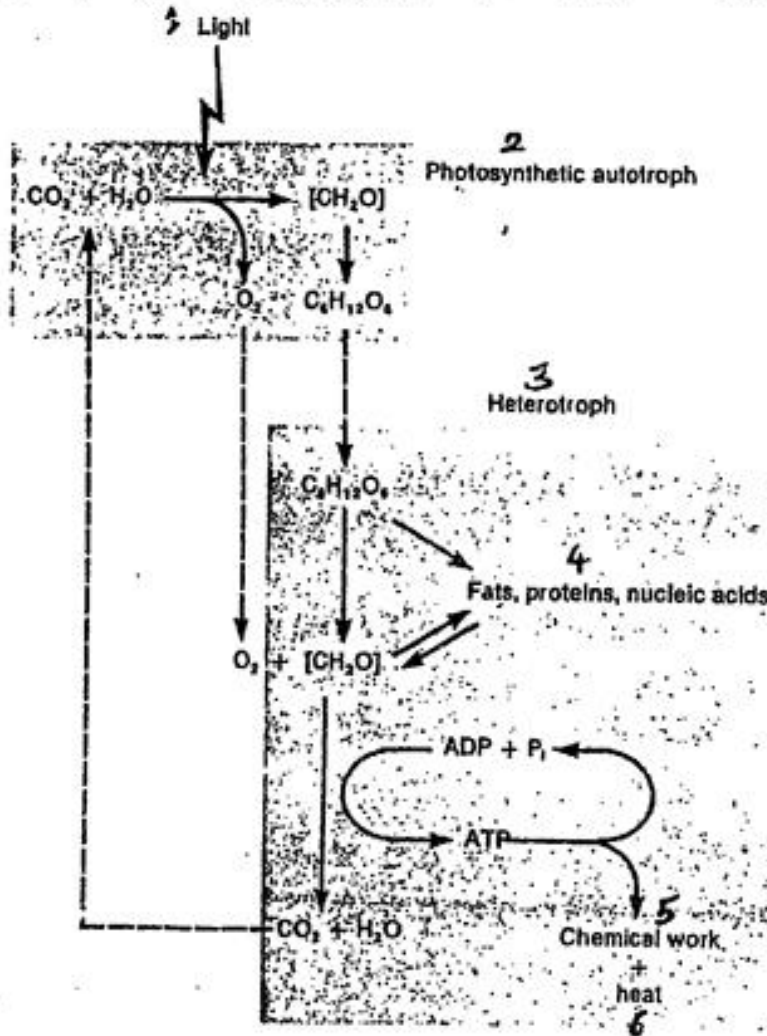
له أعداء في الطبيعة في ذلك يكون عن نهاية السلسلة إلى أن يموت فتحلله البكتريا أو تأكله الحيوانات التي تأكل الجيف. scavengers. في السلاسل الغذائية الطويلة يكون التسلسل النباتات المغمورة أو المعلقة phytoplankton — الحيوانات المغمورة أو المعلقة zooplankton — سمكة صغيرة — سمكة متوسطة — سمكة كبيرة. لكن انسياب المواد الغذائية في الطبيعة يكون أكثر تعقيدا من ذلك (الشكل 7-1).



الشكل 7-1 العلاقة بين مستويات الطاقة المختلفة

تشير الأسهم إلى اتجاه سريان الطاقة. تمثل (1) الشمس (2) النباتات الخضراء (3) الحيوانات العشبية موقعا مركزيا في حين أن (4) البكتريا التي تقوم بتحليل الجزيئات العضوية مهمة لدورة المواد (5) الطفيليات، (6) آكلات اللحوم

هذا ويكون هناك فقدان لمواد غذائية ولطاقة حرة في كل مرحلة عند الانتقال من مستوى غذائي trophic level إلى آخر. فمثلا يحتوى القدان من القمح على طاقة أكثر إذا ما تم استهلاكه بواسطة الإنسان مباشرة مما لو استعمل كعلف للإبقار، أى تم تحويله إلى لحمه بقر أما فقدان الطاقة فينتج عن الحاجة لعملية تجديد الانسجة الذى يتطلب تكسير جزئيات الطعام إلى جزئيات أصغر ثم تحويل هذه الجزئيات مرة أخرى إلى جزئيات أكبر حجما وأكثر تعقيدا.



الشكل 2-7 مريان الطاقة الكيميائية في الطبيعة، (1) الضوء (2) الكائنات ذاتية التغذية autotroph (التمثيل الضوئي) (3) الكائنات heterotroph متنوعة التغذية (4) جزئيات الدهون، البروتينات والأحماض الدهنية (5) استهلاك الطاقة الكيميائية (6) حرارة

7-1 عملية الهضم :

لكى يستفيد الحيوان من الطعام للعمليات المختلفة من نمو وتجديد للأنسجة وتحرير للطاقة يحتاج أولاً أن يهضم هذا الطعام عملية الهضم هي فى المقام الأول عملية كيميائية معقدة تتطلب عمل انزيمات enzymes معينة تقوم بتكسير جزيئات الطعام الكبيرة إلى جزيئات أبسط وأصغر حجماً بحيث تستطيع عبور غشاء الخلايا بسهولة. مثال ذلك أن النشا وهو عديد سكريات polysaccharide طويل- السلسلة يتم تكسيره إلى جزيئات أكثر صفراً، السكريات الثنائية disaccharide ومن ثم إلى سكريات أحادية monosaccharides.

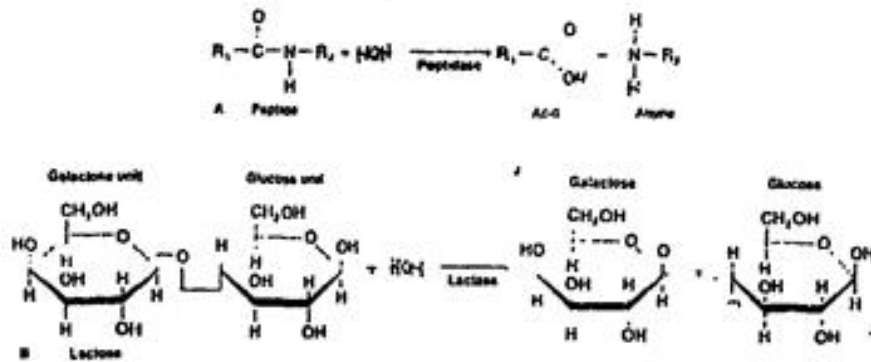
كما يتم تكسير البروتينات إلى عديد ببتيد polypeptide ومن ثم إلى ببتيدات ثنائية dipeptides وأحماض أمينية aminoacids. كما يتم تكسير الدهون إلى أحماض دهنية وجلسرول.

كل العمليات الكيميائية التي نطلق عليها هضم تتطلب حلمأة hydrolysis الجزيئات الكبيرة، أى استخدم جزيء ماء أثناء تكسير الرابطة بحيث يضاف H^+ إلى أحد مكوناته ويضاف OH^- للآخر (الشكل 7-3).

لا يمكن الاستفادة من الطاقة الكيميائية التي يتم تحريرها داخل الجهاز الهضمي أثناء عملية الحلمأة ماعدا كحرارة. لهذا السبب نجد أن الأنزيمات الهضمية لا تقوم بتكسير الروابط التي تحتوى على قدر كبير من الطاقة والتي توجد داخل المكون نفسه مثال تلك الموجودة داخل جزيء الجلوكوز والتي يتم تحريرها أيضاً داخل الخلايا لتستغل فى الوظائف الحيوية للخلايا والأنسجة.

وفى الحيوانات متعددة الخلايا المتزويات metazoa تتم عملية الهضم داخل تجويف القناة الهضمية alimentary canal (الشكل 7-4) حيث يتم افراز الانزيمات اللازمة لعملية الهضم بداخلها. بعد ذلك تدخل المواد التي تم هضمها

من القناة الهضمية إلى مجرى الدم عن طريق عملية الامتصاص absorption. يستفاد من هذه الجزيئات في توفير الطاقة، النمو وتجديد الأنسجة فيما يعرف بالتمثيل الغذائي assimilation وذلك بعد دخولها للأنسجة.



الشكل 7-3 عملية حلمأة (A) الببتيدات و(B) السكريات الثنائية يتم في كل منها إضافة جزيء ماء

7-2 التغذية

يشمل مصطلح التغذية nutrition مجموع العمليات التي يستخدمها الحيوان للحصول على تناول، هضم وتمثيل الطعام.

استراتيجيات التغذية (تناول الطعام)

تمثل عملية الحصول على المتطلبات الغذائية مفتاح نجاح النوع species، فمعظم وظائف الحيوان الروتينية مكرسة لخدمة هذا الغرض. هذا وتستخدم الحيوانات استراتيجيات مختلفة لتحصل على الطعام. هناك من الحيوانات ما

يبحث عن، يجمع، يطارد، ينقض، يقبض، أو يفترس الطعام أما الحيوانات المقعدة التي لا تستطيع الحركة من مكان إلى آخر فإنها تلجأ إلى طرق أكثر «دهاء» مثل امتصاص الطعام عن طريق السطح الخارجى للجسم، الترشيح filter feeding أو الاقتناس.

7-2-1 امتصاص الطعام عبر سطح الجسم :

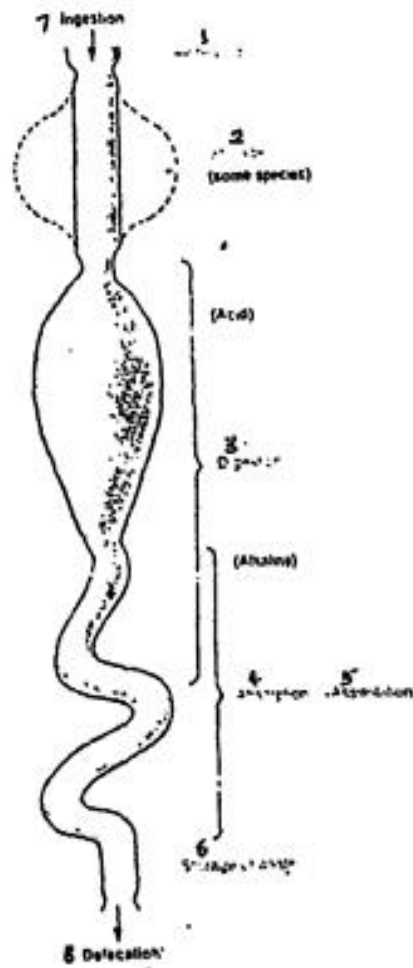
تستطيع بعض أنواع الحيوانات وحيدة الخلية protozoa، الطفيليات الداخلية endoparasites واللافقاريات المائية، أخذ جزيئات الطعام عبر السطح الخارجى للجسم مباشرة من البيئة المائية التى تعيش بداخلها.

تؤخذ جزيئات الطعام الصغيرة مثل الأحماض الأمينية من البيئة ضد منحنى تركيزها، عن طريق آليات النقل المختلفة (راجع علم وظائف الأعضاء العام، (1999) الفصل 4) كما تؤخذ جزيئات أو حبيبات الطعام ككل عن طريق التناول الخلوى أو الالتهام الخلوى endocytosis وتشمل كل من الشرب الخلوى pinocytosis والبلع أو الأكل أو الالتهام الخلوى phagocytosis. فى هذه العملية يلتحم الجزيء أو حبيبات الطعام الصغيرة إلى سطح الخلية يلى ذلك دخول الغشاء إلى الداخل مكونا حويصلة طعام food vacuole والتي تسبح داخل السيتوبلازم إلى أن تلتحم مع أحد اليزوسومات lysosomes، وهو عضى يحتوى على أنزيمات هضم. بعد اكتمال عملية الهضم تدخل المواد الناتجة عن عملية الهضم إلى السيتوبلازم مثلما يحدث فى الباراسيوم paramecium (الشكل 7-5).

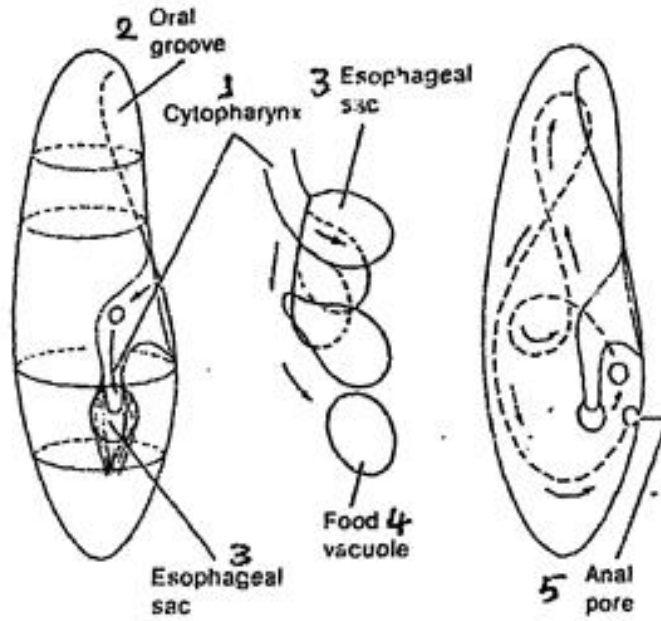
7-2-2 تناول الطعام عن طريق الترشيح

تضطر الحيوانات المقعدة sessile أن تنتظر الطعام ليأتى إليها. وهى عادة تعيش داخل بيئة مائية وتعتمد فى غذائها على الكائنات الصغيرة التى تجلبها

تيارات المياه حيث تقوم باصطيادها بطرق غاية في الذكاء مثل للحيوانات
 المقعدة الى تتغذى على العوالق planktons ، الاسفنجيات sponges ، العضدي
 الأرجل brachiopods ، الرقيقى الخياشيم lamellibrachs والزقيات tunicates .



الشكل 4-7 رسم يمثل الشكل العام للقناة الهضمية
 (1) الاستقبال (2) التخزين (في بعض الانواع) (3) الهضم (4) الامتصاص
 (5) التمثيل (6) تخزين الفضلات (7) اخذ الطعام (8) اخراج الفضلات



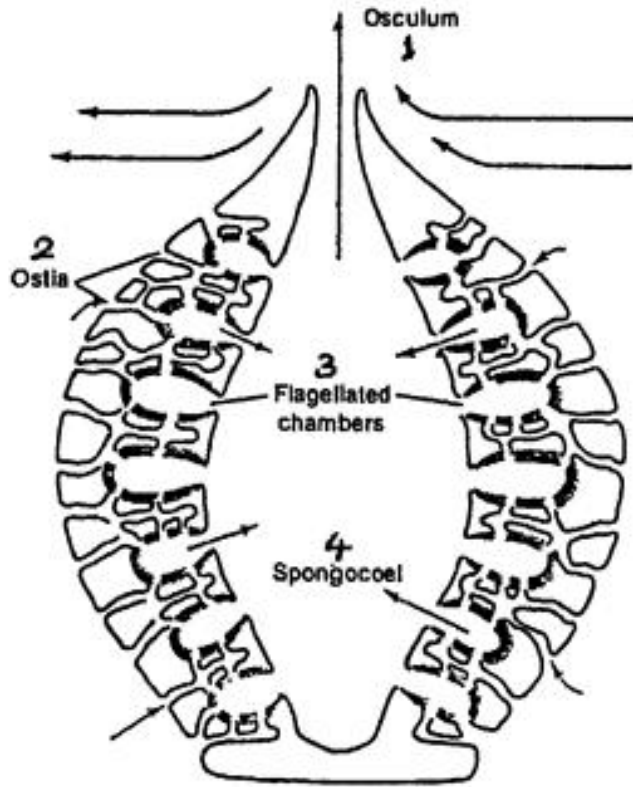
الشكل 5-7 تكوين حويصلة الطعام داخل الباراسيوم. تجويف حبيبات الطعام إلى داخل
 (1) cytopharynx الموجود عند نهاية (2) oral groove تمر الحبيبات إلى كيس المرئ مكونا
 (4) حويصلة الطعام تخرج الفضلات عبر (5) فتحة الشرج

تعتمد الاسفنجيات في جلب الطعام على التيارات التي تتولد سلبياً، أي لا
 يقوم الحيوان بتوليدها (الشكل 6-7) ثم تمسك بالطعام مستخدمة السياط
 الموجودة على خلايا تبطن التجويف الجسمي وتعرف بالخلايا القمعية
 .choanocytes

أما كيف يتكون التيار سلبياً؟ فيحدث كالاتي، يتسبب سريان الماء عبر
 الفتحة العلوية للأسفنج osculum (وهو مخروطي الشكل) في انخفاض الضغط
 خارجه. كنتيجة لذلك يتم سحب الماء خارج الاسفنج عبر الفتحة فيتم احلاله
 بواسطة الماء الذي يدخل عبر الفتحات ostia العديدة الموجودة علي جدار
 الجسم.

للمخاط mucus دور هام بالنسبة للعديد من الحيوانات التي تعتمد على

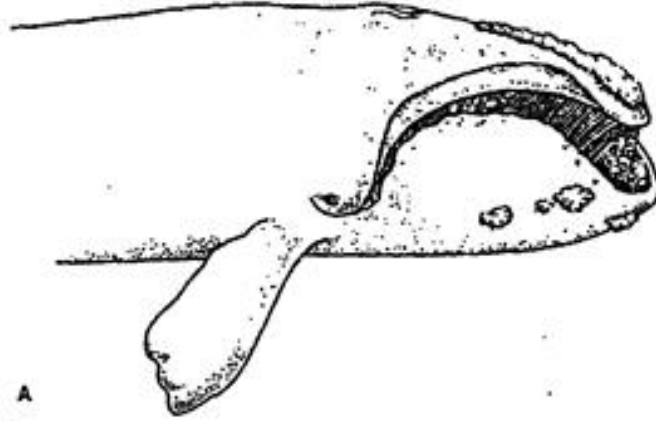
الترشيح حيث تلتصق به حبيبات الطعام وتقوم الأهداب الموجودة على الطلائية والتي يغطيها المخاط بنقل المخاط وما يحتويه من طعام إلى فتحة الفم. تظهر أهمية هذه الآلية في المياه الراكدة نسبياً.



الشكل 6-7 قطاع طولى لأحد الإسفنجيات يوضح تيارات المياه التي تتولد سلبياً (راجع النم) (1) osculum (2) ثقوب (3) حجرات بها سياط (4) تجويف الإسفنج

جدير بالذكر أن أكبر الحيوانات حجماً وهو حوت البلين baleen whale يتغذى على العوالق ولذلك فهو مزود بحافة من الخيوط المتوازية من القرطين keratin، تتدلى بين فكية العلوى والسفلى وتعمل كمصفاة (الشكل 7-7). عند إغلاق الفم يخرج الماء من خلال الخيوط تاركاً الحيوانات الصغيرة (مثل القشريات) داخل الفم حيث يتم ابتلاعها. أيضاً تمتلك طيور النحام flamingo

جهازا شبيها بذلك (الشكل 7-8) تجمع بواسطته الحيوانات الصغيرة وغيرها من الكائنات morsels التي تتواجد على قاع المياه العذبة الضحلة



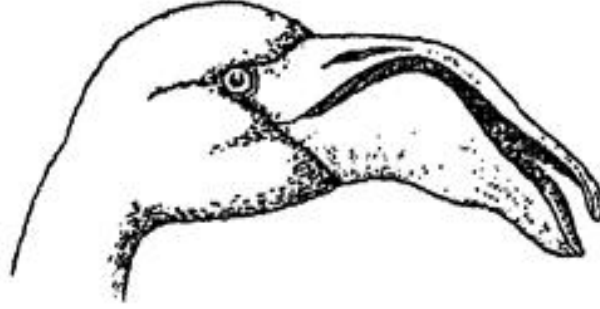
الشكل 7-7 تمرد الفم ليناسب التغذية عن طريق الترشيح (راجع النص) (حوت البالين)

7-2-3 اختراق الضحية ثم امتصاص ما بها من رطوبة

تناول الطعام عن طريق اختراق جسم الضحية يوجد بين الديدان المفلطحة platyhelminthes، أو ديدان السلكية أو الخيطية nematodes والديدان الحلقية annelids والمفصليات. أما الوطواط مصاص الدماء vampire bat فهو لا يمتص بل يلعق الدم الذي يخرج من الجروح التي يحدثها بأسنانه الحادة.

يحتوى لعاب الحيوانات التي تمتص الدماء، كالعلق الطبي leeches على مواد مانعة لتجلط الدم. بين المفصليات نجد البعوض mos، البرغوث السريري والقمل lice، تمتص دم الإنسان ناقلة له العديد من الأمراض إن لم تكن في حد ذاتها تمثل أزعاج. لكن توجد آلية الامتصاص كذلك في المفصليات مثل البرغوث الحقيقي hemiptera والذي يخترق النباتات ويمتص رحيقها وفيه تكون

أجزاء الفم في شكل خرطوم probosis (الشكل 9-7). هذا ويتم طي الخرطوم، بعد تناول الطعام، حتى لا يعيق الحيوان في حركته.



الشكل 8-7 تصور الفم ليناسب التغذية عن طريق الترشيح (راجع النص) النعام

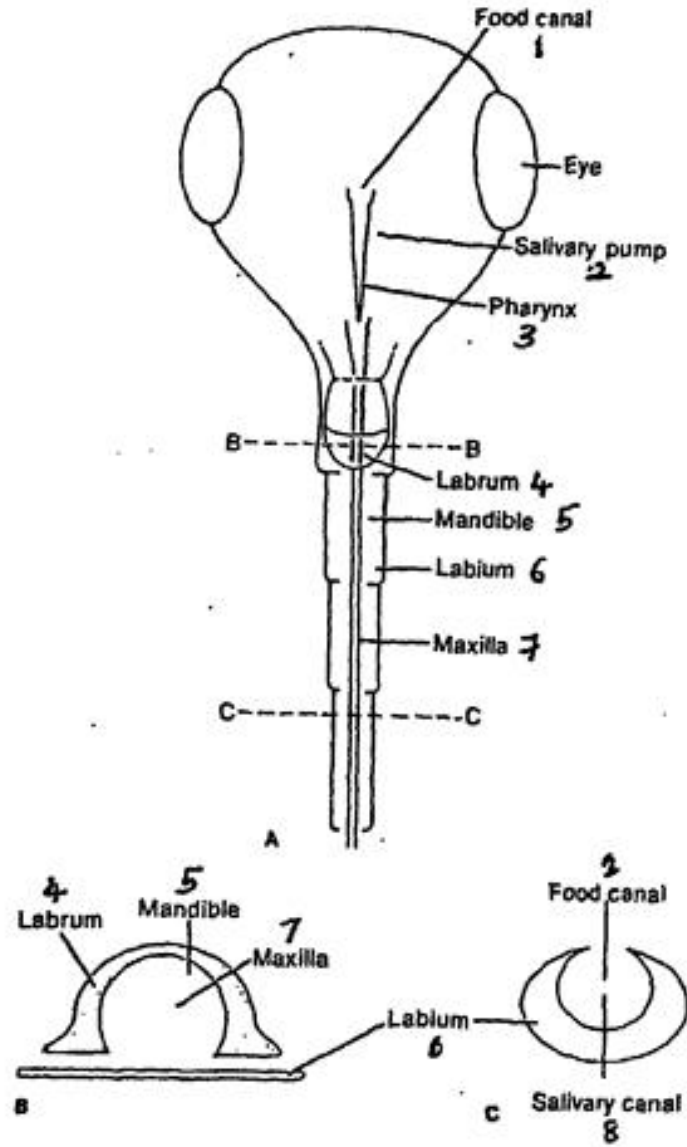
4-2-7 تمزيق الطعام وتقطيعه، بواسطة المناكير والأسنان

بالرغم من أنه لا توجد أسنان حقيقية عند اللافقاريات إلا أنه قد تمتلك ما يشبه المنقار أو ما يشبه الاسنان مثال الاخطبوط الذي يمتلك مناقارا يستخدم لتمزيق الطعام.

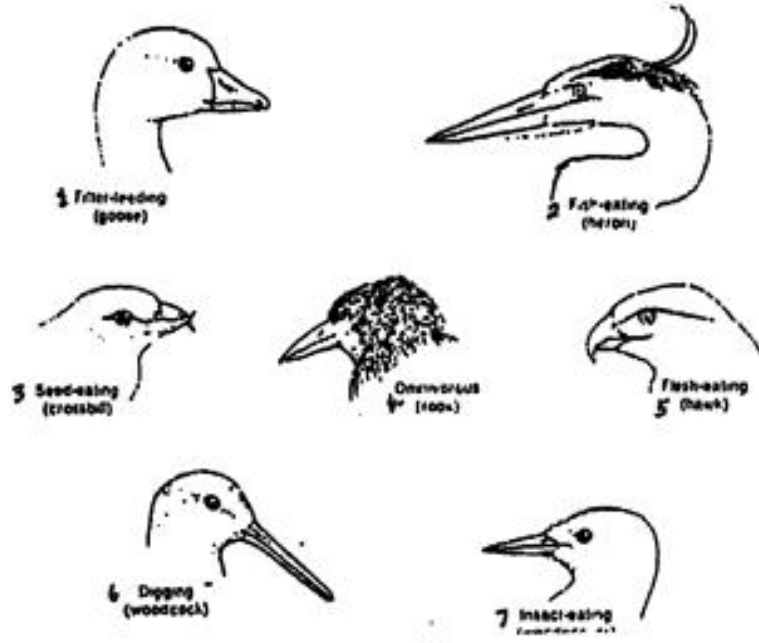
تمتلك الفقاريات الدنيا الأسماك، البرمائيات والزواحف اسنانا مديبة توجد على الفك أو على سقف الفم. وهي تساعد في ثقب، تمزيق أو ابتلاع الفريسة عادة تقوم هذه الحيوانات بابتلاع الفريسة بكاملها.

للطيور مناقير وليست لها أسنان يوضح الشكل (10-7) العديد من أنواع المناكير وهي تختلف باختلاف نوع الطعام أو باختلاف طريقة التغذية.

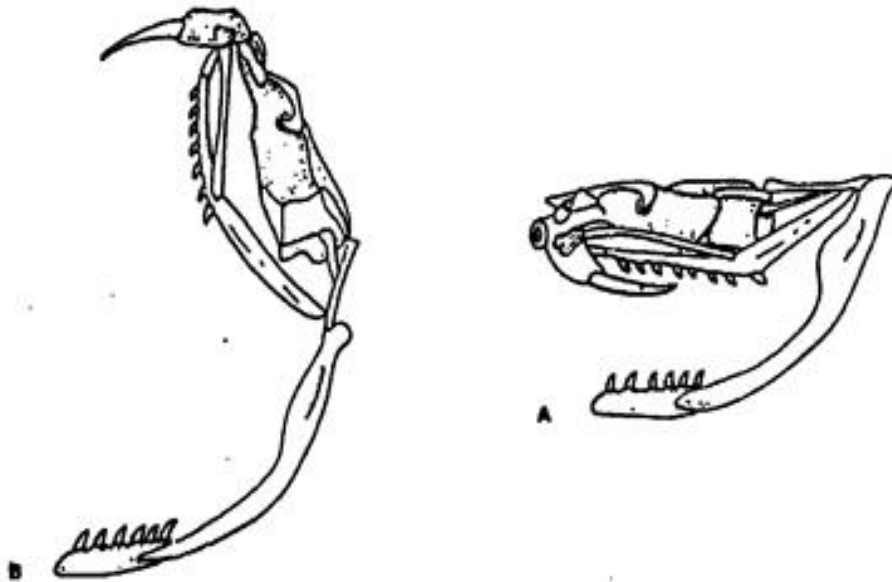
تمتلك الثعابين مثل الكوبرا أسنانا متحورة تستخدم لحقن السم (الشكل 11-7) يرتبط الفك السفلي للثعبان مع الفك العلوي بواسطة رباط مرن elastic ligament هذا يساعد الثعبان على ابتلاع حيوانات يفوق حجمها قطر رأس الثعبان (الشكل 11-7).



الشكل 7-9 أجزاء الفم التي تحورت لتناسب امتصاص رحيق النباتات في برغوث
 (1) قناة الطعام (2) مضخة اللعاب (3) البلعوم (4) الشفة العليا
 (5) الفك الأسفل (6) الشفة السفلى (7) الفك الأعلى (8) قناة اللعاب

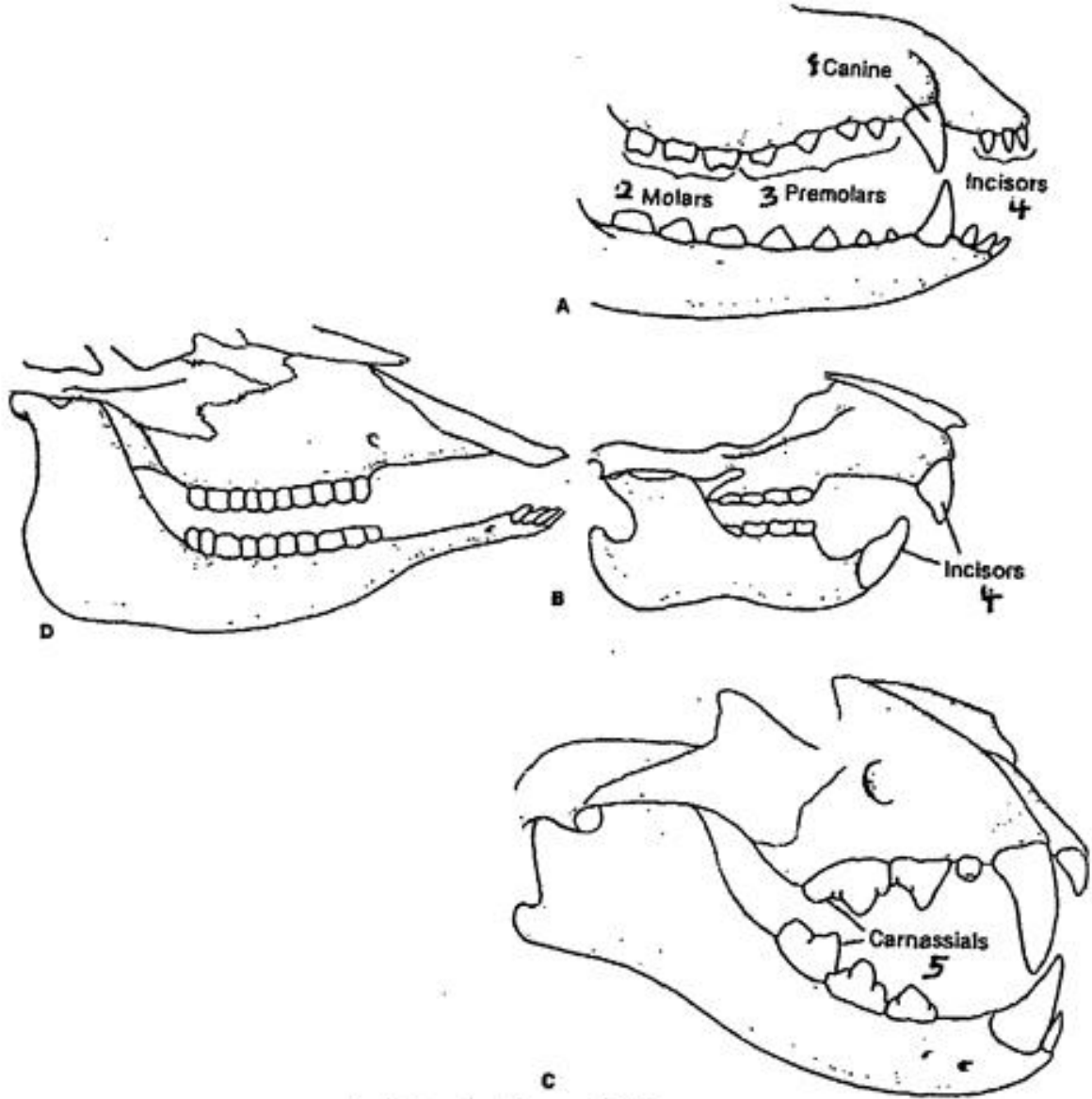


الشكل 7-10 تصور مناقير الطيور لتناسب طرق تناول الطعام المختلفة
 (1) الترشيح (الأرزة) (2) أكل الأسماك البلشون heron
 (3) أكل العيوب (القرزيبيل crossbill) (4) أكل متنوع (غراب الفيط rook)
 (5) اللحم (الصقر hawk) (6) العفر سحابة الأرض (7) أكل الحشرات (نقار الخشب)



الشكل 7-11 الاسنان المتحورة للكويبرا (أنياب)
 يرتبط فكا الشعبان العلوي والسفلي بواسطة رباط مرن

تصورت الاسنان في الثدييات لتخدم أغراضا مختلفة (الشكل 7-12). تستخدم القواطع خاصة بواسطة الارينيبات lagomorphs في عملية القرص أو القضم gnawing . تستخدم الأنياب المدبية canines بواسطة آكلات اللحوم carnivores وآكلات الحشرات insectivores والرئيسيات للعض والتمزيق.



الشكل 7-12 تطور الاسنان عند الثدييات
(A) التركيب العام للأسنان (B) السنجاب (C) الأسد (D) الثور
(1) ناب (2) الطواحن (3) طواحن (4) القواطع (5) قواطع

أيضا لكلا اللحوم قواطع حادة وطواحن molars حواف كالكسكين تعرف بالقواطع carnassials وهي تستخدم لتقطيع اللحم إلى قطع صغيرة يسهل بلعها. أما الطواحن عند الحيوانات العاشية مثل المزنوج الأصابع (كل ذي ظفر مشقوق) artrodactyla (البقرة ، الخنزير وفرس النهر) مفردات الأصابع (لها حافر) perissodactyla (الحصان والحمار الوحشي) والخرطومية proboscidea (الفيل والمموث) فتستخدم في عملية الطحن بالتحريك من جنب إلى جنب. تتكون هذه الأسنان من طبقات folded من المينا enamel، الملاط cement والعاجين dentine تختلف عن بعضها في صلابتها ومعدل تأكلها بذلك تتكون طبقات تساعد الحيوان على عملية الطحن.

استخدام السم للأسماك بالفريسة :

تستخدم السموم والتي تعمل في معظمها على الجهاز العصبي (بين الثعابين يحتوي سم بعض نوات الأجراس rattlesnake على مادة تكسر كرويات الدم الحمراء) بواسطة العديد من المجموعات الحيوانية للتحكم في الفريسة أو كآلية للدفاع. هذه السموم عبارة عن مواد بروتينية وبذلك يتم تكسيرها بواسطة انزيمات الحيوان المفترس عندما يقوم بهضم فريسته.

7-3 نظرة عامة على الجهاز الهضمي .

لقد ذكرنا سابقا أن الحيوانات وحيدة الخلية، والاسفنجيات تتغذى في الغالب عن طريق الالتهام الخلوي. وفيه تقوم الخلايا بالامساك بجزئيات الطعام ومن ثم وضمها داخل الخلية intracellular digestion. لكن تعتمد الحيوانات الأعلى رتبة على الهضم خارج الخلية extracellular digestion والتي تتم داخل تجويف أنبوبي؛ القناة الهضمية alimentary canal (الشكل 7-4). من ناحية جغرافية topologically يقع هذا التجويف خارج الجسم، أي يتم تبادل المواد مع البيئة المحيطة وإن كانت العملية تخضع للتنظيم.

يتعرض الطعام عند مروره عبر هذه القناة لمعالجة ميكانيكية، كيميائية وبكتيرية. بعد أن يتم هضم الطعام تنتقل نواتج الهضم أو يتم تخزين المواد الغير مهضومة مع مخلفات البكتيريا لوقت قصير ثم يتم من بعد اخراجها كفضلات.

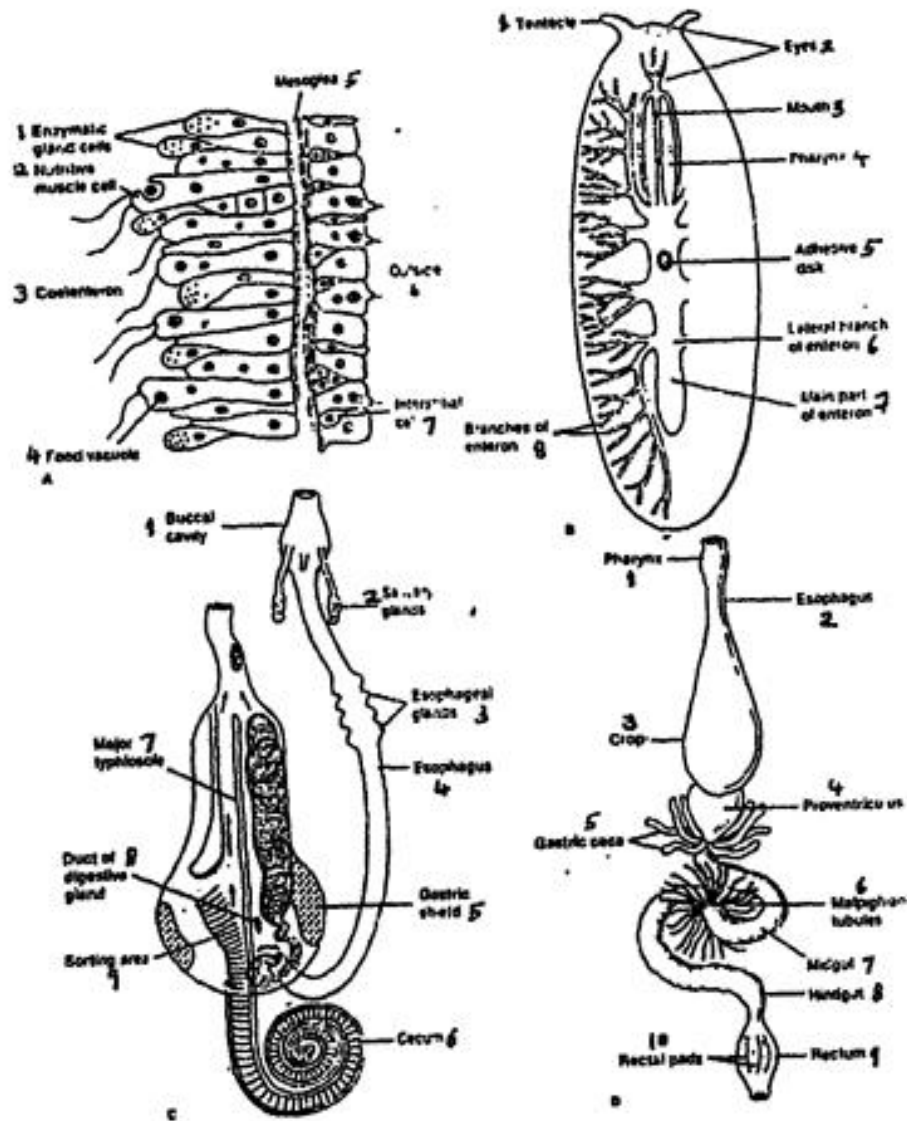
القناة الهضمية مصممة (الشكل 7-13 والشكل 7-14) بحيث تسمح بمرور الطعام في اتجاه واحد فقط . عند مروره الطعام يتم خلطه بالانزيمات الهاضمة التي تعمل تحت ظروف pH مختلفة توفرها خلايا طلائية القناة الهضمية أو التراكيب المرتبطة بها. لا توجد قناة هضمية في اللاحشويات التي يكون لها تجويف غير نافذ يعرف ويفتح عن طريق الفم الذي تلفظ منه أيضا الفضلات. هذا وتوجد القناة الهضمية في كل الشعب الاعلى مرتبة من الديدان المغلطة.

تنقسم القناة الهضمية وظيفيا إلى 4 أجزاء رئيسية (1) الاستقبال (2) النقل والتخزين (3) الهضم والامتصاص (4) امتصاص الماء وطرده الفضلات

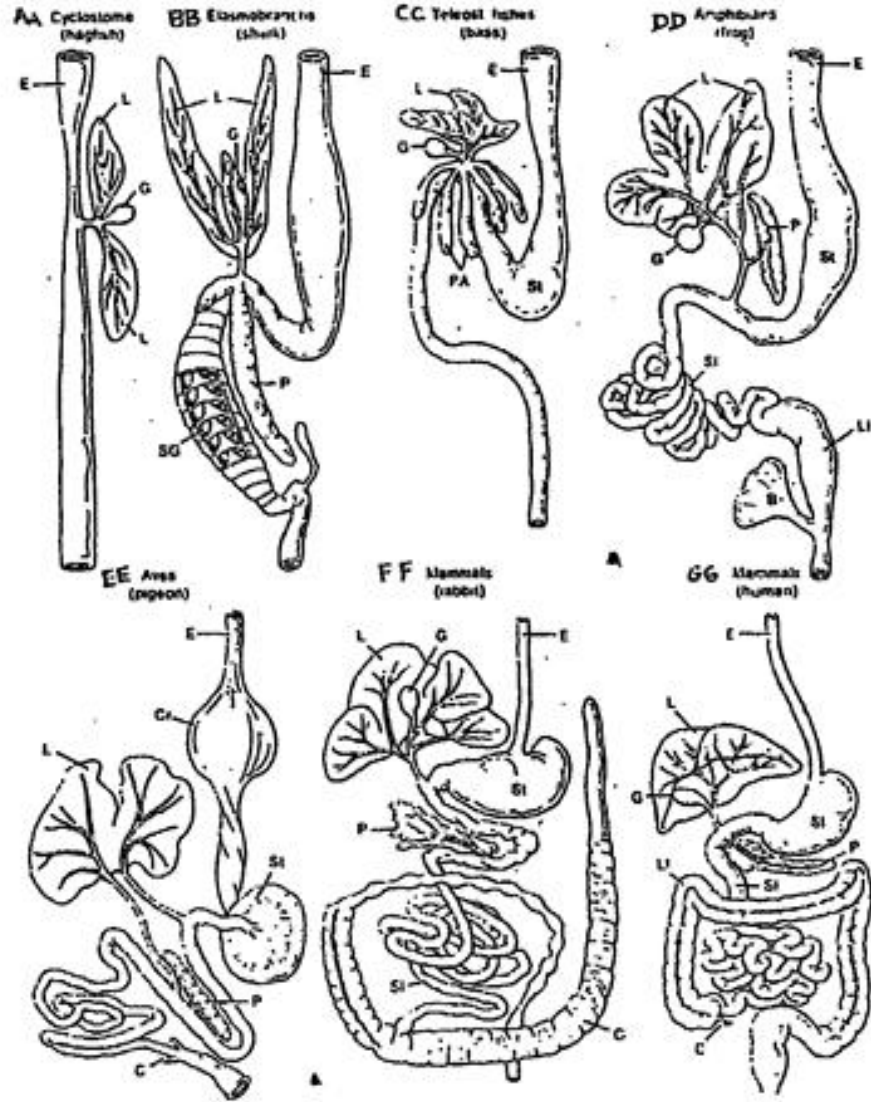
(1) استقبال الطعام

تتكون القناة الهضمية، عند مقدمتها، من أعضاء وتراكيب لها مهمة تناول الطعام وابتلاعه وتشمل أجزاء الفم، تجويف الفم buccal cavity البلعوم pharynx والتراكيب المصاحبة مثل المناقير ، الاسنان ، اللسان والغدد اللعابية.

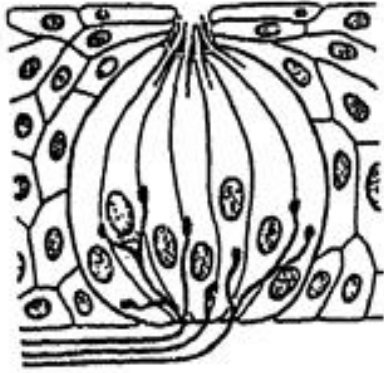
توجد الغدد اللعابية في معظم metazoa الأعلى رتبة من الديدان المغلطة. المهمة الرئيسية لللعاب saliva، هي تزييق الطعام (lubrication) ليسهل بلعه. يساعد وجود المخاط mucus علي عملية البلع. وأهم مكوناته mucopolysaccharide يعرف بالمخاطين mucin. احيانا يحتوي اللعاب على مواد اضافية مثل انزيمات الهضم والسم. وفي الأنواع التي تتغذى على الدم يحتوي اللعاب على مضادات التجلط anticoagulants. يساعد اللسان ويوجد عند الحبيبات على عملية البلع، هذا ويستخدم في بعض الحيوانات للامساك بالطعام كما في الضفادع. أيضا يستخدم في الحس الكيميائي chemoreception لاحتوائية علي براعم التنوق (الشكل 7-15).



الشكل 7-13 القناة الهضمية عند بعض اللافقاريات (A) قطاع طولى لعائط الجسم عند الهيدرا، (B) الجهاز الهضمي للديدان المفلطحة (C) الجهاز الهضمي الطنزي (D) الجهاز الهضمي للصرصار (A) خلايا غدنية (2) خلايا عضلية لتقوية (3) الهوش: جوف الحيوان اللاشعوى (4) حويصلة طعام (5) الهلام المتوسط mesoglea (6) خارج الحيوان (7) خلية بنية (B) (1) مجس (2) عيون (3) فم (4) بلعوم (5) قرص لاصق (6) فرع جانبي للقناة الهضمية (7) الجزء الرئيسية (8) أفرع (C) تجويف الفم (2) الغدد العابية (3) غدد المرئ (4) المرئ (5) gastric shield (6) cecum (7) typhlosole (8) قناة الغدة الهضمية (9) منطقة الفرز (D) (1) الحلق (2) المرئ (3) الحويصلة (4) proventriculus (5) gastric caeca (6) أنابيب مالبيجيان (7) المعى الأوسط (8) المعى الأوسط (9) المستقيم (10) Rectal pads



الشكل 7-14 الجهاز الهضمي عند الحيوانات الفقارية (AA) الجريث (cyclostome fish) (BB) أسماك غضروفية (القرش) (CC) الأسماك العظمية (bass) (DD) البرمائيات (الضفدع) (EE) الطيور (الحمام) (FF) الثدييات (الأرنب) (GG) الثدييات الإنسان (B) كيس البول (C) cecum حوصلة المرئ (E) المرئ (G) الحوصلة الصفراء (L) الكبد (L1) الأمعاء الغليظة (SG) معى حلزوني spiral gut (P) بانكرياس (PA) زوائد يوابس (Si) الأمعاء الدقيقة (St) المعدة



A Vertebrate taste bud

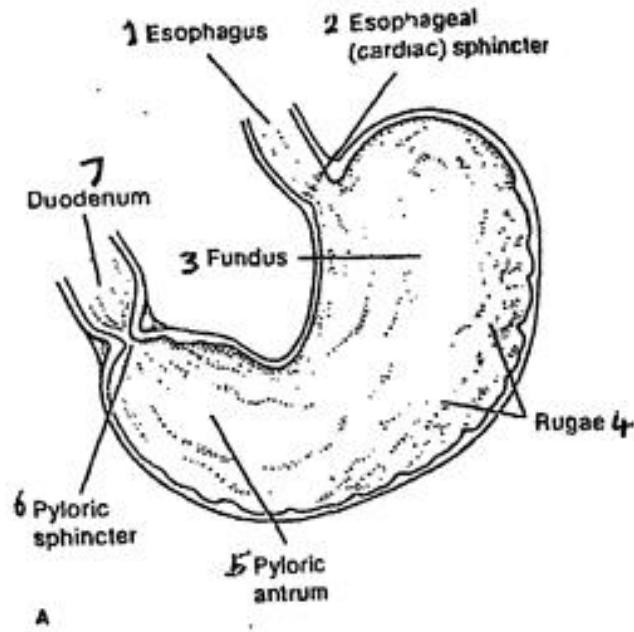
الشكل 7-15 برعم التنوق عند الفقاريات

(2) نقل وتخزين الطعام :

يتم نقل الطعام عند الحبلليات وبعض اللافقاريات في شكل مضغفة bolus من الفم، عبر الحلق، بواسطة المريء، ومنه يصل إلى المعدة. هذا وتساعد الحركة الدودية للمريء في عملية توصيل الطعام. في بعض الحيوانات، مثل الطيور، يحتوى المريء على جزء ممتد في شكل كيس (حويصلة الطعام) crop والتي تستخدم للتخزين الطعام قبل هضمة. في بعض الطيور تستخدم الحويصلة كذلك لهضم الطعام جزئيا قبل أن يقوم الطائر باخراجها لتغذية صفارة.

(3) هضم الطعام وامتصاصه :

تتم معظم عمليات هضم الطعام داخل المعدة والأمعاء الدقيقة وذلك عند الفقاريات وبعض اللافقاريات. تتم داخل المعدة مراحل الهضم الأولية والتي عادة ما تتم في وسط حمضى، أيضا تساعد المعدة في عملية الخلط والطحن الميكانيكية وبذا تكتمل هذه العملية التي تبدأ داخل التجويف الفمى أثناء تناول الطعام. لهذا السبب تم تزويد جدار المعدة، في الفقاريات اكلة اللحوم وتلك التي تتغذى بالمواد النباتية والحيوانية معا omnivorous بعضلات قوية (الشكل 7-16). توجد في بعض اللافقاريات بما فيها الحشرات، بدلا عن المعدة ، أصابع تعرف بـ gastric coca (الشكل 7-13) وتوجد بها خلايا افرازية وايضا خلايا ملتزمة تكتمل بداخلها عملية هضم البيبات الطعام التي تم هضمها جزئيا.

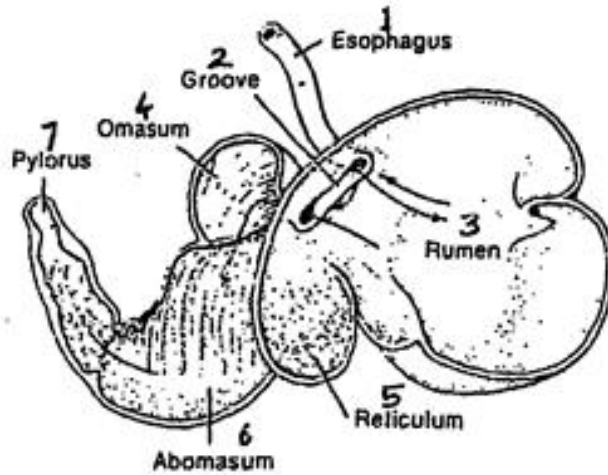


الشكل 7-16 المعدة وحيدة الحجرة عند الثدييات monogastric

- (1) المريء (2) العضلة العاصرة الفؤادية (3) قاع جوف المعدة (4) تجاعيد
(5) جيب أو تجويف المعدة (6) العضلة العاصرة البوابية (7) الاثني عشر

بعض الطيور لها قانصة gizzard متينة الجدار مزودة بالعضل (الشكل 7-14)، توجد بداخلها حبيبات من الرمل والحصى يتم ابتلاعها بواسطة الطائر لتساعد في عملية طحن الطعام الذي يتكون عادة من الحبوب عادة تتكون المعدة من غرفة واحدة monogastric لكن أحيانا تتكون المعدة من العديد من الحجرات digastric وتوجد لدى الثدييات في الرتبة الجزئية. ruminantia إلى الحيوانات المجتررة (وخمسة الغزلان، الزراف، الخرفان... الخ) (الشكل 7-17). أيضا توجد المعدة عديدة الحجرات خارج هذه الرتبة الجزئية خاصة في الرتبة الجزئية tylopoda (الجمل واللاما).

تقوم الحيوانات المجتررة ruminates باجتراح الطعام (اعادته للفم مرة أخرى) ليعاد طحنه وذلك بعد أن يكون قد تم هضمه جزئيا وتخمييره بواسطة الكائنات الدقيقة الموجودة في القسم الأول من المعدة. ويشمل المعدة الأولى rumen والمعدة الثانية reticulum .



الشكل 7-17 المعدة متعددة الحجرات عند الثدييات

- (1) المرئ (2) أخنود (3) المعدة الأولى rumen (4) ذات التلافيف omasum المعدة الثالثة (5) المعدة الثانية reticulum (6) المنفحة أو المعدة الرابعة - الحقيقية (7) بوابى

إذن تسمح هذا الطريقة للحيوان بابتلاع طعامه على عجل أثناء الرعى grazing ثم بعد ذلك مضغة بارتياح في مكان آمن، بعد أن يتم مضغ الطعام المجتر يعاد ابتلاعه، في هذه المرة يمر إلى الجزء الثاني من المعدة ويتكون المعدة الثالثك (ذات التلافيف) omasum والمعدة الرابعة أو المنحفة abosum (المعدة الحقيقية).

ويبدأ المرحلة الثانية للهضم حيث يتم تكسير الطعام بواسطة الأنزيمات التي يتم افرازها بواسطة طلائية المعدة.

تحتوى معدة الحيوانات المجترة (الشكل 7-17) علي 4 حجرات يعمر الجزء الأول كحجرات تخمير حيث تقوم البكتيريا والكائنات وحيدة الخلية التي تعيش بداخله symbiotic بتكسير الكربوهيدرات عن طريق التخمير إلى butyrate ، propionate ، acetate ، lactate . تمر الكائنات الدقيقة ونواتج التخمر عند بلعها للمرة الثانية بعد اجترارها إلى المعدة الثالثة (وهي غير موجود عند الجمل) ثم

إلى المنفحة وهو الجزء الوحيد الذى يقوم بافراز انزيمات هضم وهو يعادل معدة الحيوانات غير المجتررة. جدير بالذكر أن تخمير الطعام داخل المعدة لا يقتصر على الحيوانات المجتررة ولكنه يوجد أيضا عند الحيوانات التى يمر الطعام فيها ببطء عبر المعدة مما يسمح بتكاثر الاحياء الدقيقة مثل حيوان الكنجر kangaroo والطيور الشبيهة بالدجاج galliform رتبة الدجاج.

الأمعاء الدقيقة :

يمر الطعام ، فى الفقاريات، من المعدة ، حيث تؤدى الحركة الدودية للمعدة إلى عصر المحتويات الحمضية إلى داخل الأمعاء الدقيقة وذلك عبر العاصرة البوابية pyloric sphincter . تستمر عملية الهضم داخل الامعاء ولكن يتغير الوسط إلى قاعدى.

تختلف تقسيمات الأمعاء إلى درجة كبيرة بين المجموعات المختلفة للحيوانات . فى الحيوانات التى تحتوى فيها القناة الهضمية علي ceca و diverticula (وهى أنابيب أو أكياس عمياء تتبع من القناة الهضمية كما فى العديد من اللافقاريات) لا تكون للأمعاء أى وظيفة هضمية.

تنقسم الأمعاء الدقيقة فى الفقاريات (الشكل 7-17) إلى 3 مناطق ، (1) الاثنى عشر duodenum وهو قصير نسبيا وفيه يتم افراز انزيمات هاضمة بواسطة الطلائية، كما يستقبل عصارة البنكرياس التى تحتوى على انزيمات هاضمة، وعلى الصفراء ووظيفتها استحلاب الدهون ومعادلة الوسط الحمضى القادم من المعدة.

(2) الصمامات jejunum وفيه يتم أيضا افراز انزيمات بواسطة الطلائية و(3) اللغائف ileum والذى يعمل على امتصاص المواد الغذائية إلى داخل الدورة الدموية كما تكتمل بداخله بعض عمليات الهضم التى بدأت داخل الاثنى عشر والصمام.

تحتوى الأمعاء في معظم الحيوانات على كميات كبيرة من الأحياء الدقيقة التى تساعد فى عملية الهضم وعادة يتم هضمها أيضا. كما أن هناك وظيفة أخرى هامة لبعض الأحياء الدقيقة المتكافلة symbionts داخل الأمعاء وهى تصنيع بعض الفيتامينات الهامة.

(4) امتصاص الماء والتخلص من الفضلات :

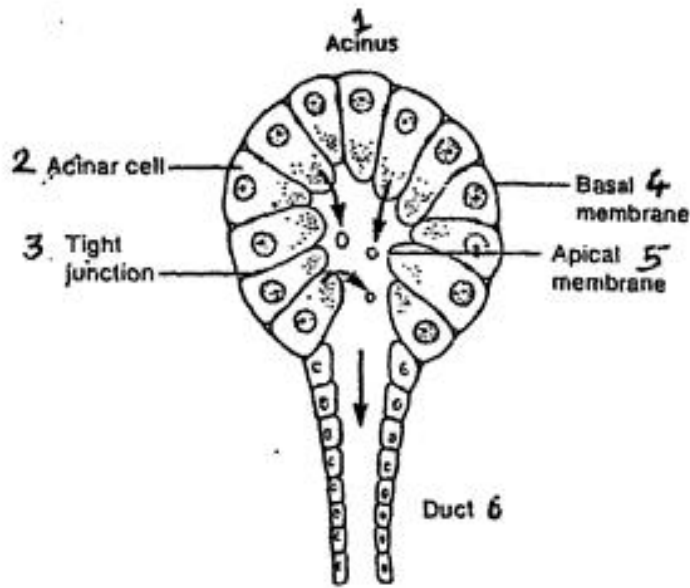
يختص الجزء الأخير من القناة الهضمية بإزالة الماء الزائد من المحتويات بداخله ثم التخلص من باقى المواد غير المهضومة فى شكل فضلات. تتم عملية امتصاص الماء عند الفقاريات فى الجزء الأخير من الأمعاء الدقيقة.

7-4 الغدد خارجية الإفراز:

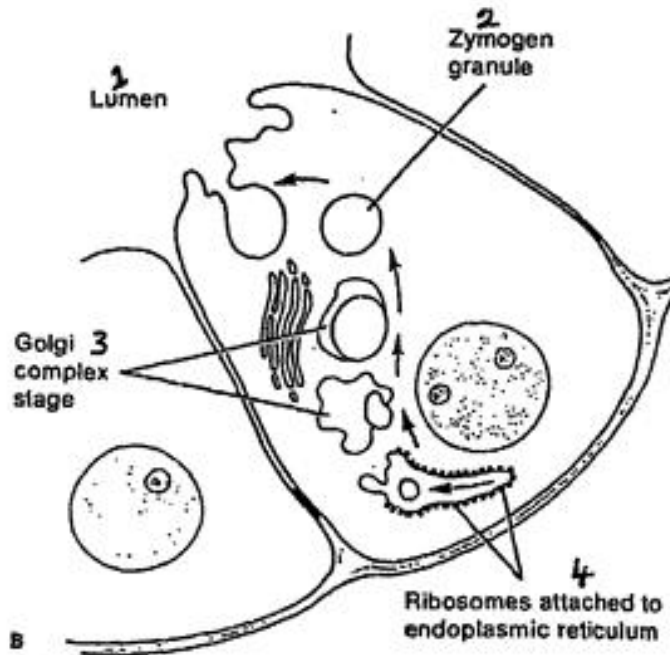
تقوم الغدد خارجية الإفراز exocrine gl. بتفريغ عصارتها عبر قناة داخل إحدى تجويفات الجسم مثل الفم، الأمعاء، الانف أو القناة البولية، وهى بذلك تختلف عن الغدد داخلية الإفراز، endocrine gl. التى تقوم بإفراز المواد مباشرة داخل الدورة الدموية. تشمل الغدد خارجية الإفراز المرتبطة بالقناة الهضمية، الغدد اللعابية، الخلايا الإفرازية، طلائية المعدة والأمعاء والخلايا الإفرازية داخل الكبد والبنكرياس.

تتكون الغدة النموذجية من طلائية مكونة من تجمع خلايا إفرازية تبطن تجويف العنبة acinus (الشكل 7-18)

يتصل كل منها بقناة صغيرة تتجمع مع غيرها من القنوات مكونة قناة كبيرة تفتح فى القناة الهضمية. عادة يكون الوجه القاعدى للخلايا فى اتصال وثيق بالدورة الدموية. تتكون الحبيبات الإفرازية (الشكل 7-19) داخل تجويف الريبوسومات الملتصقة بالشبكة الاندوبلازمية الخشنة. بعد ذلك تتجمع داخل جهاز جولجى مكونة حويصلات تختلف عن غيرها (الموجودة فى النسيج العصبى) بأنها أكبر حجما وشكلها اقل تجانسا وتعرف بحبيبات الزيموجين zymogen بعد ذلك يتم إفرازها إلى تجويف العنبة acinus بعدة طرق .



الشكل 7-18 غدة خارجية الافراز (1) عنبة (2) خلية عنبية (3) نقطة وصل محكمة (4) غشاء قاعدى (5) غشاء رأسى (6) قناة



الشكل 7-19 تكون وافراز الحبيبات الزيموجين- بواسطة خلية العنبة (1) التجويف (2) حبيبات زيموجين (3) الحبيبات داخل جهاز جولجى (4) الريبوسومات مرتبطة بالشبكة النوويلازمية

(1) الطرد الخلوي exocytosis ! يتحد غشاء الحويصلة مع الغشاء الخارجى للخلية فيتم طرد المحتويات من داخل الخلية. تنظم هذه العملية عن طريق مستوى أيون الكالسيوم داخل الخلية. ويتم هذه العملية فى كل من الغدد داخلية الافراز وخارجية الافراز التى تتكون فيها المادة (أو العصارة) داخل حويصلات.

(2) apocrine sec. يتم ازالة الجزء العلوى من الخلية الذى يحتوى على المادة الافرازية يحدث هذا عند الرخويات mollusks .

(3) merocrine sec. ينفصل الجزء العلوى للخلية. pinches off ثم ينفث داخل العنبة محررا المادة الافرازية.

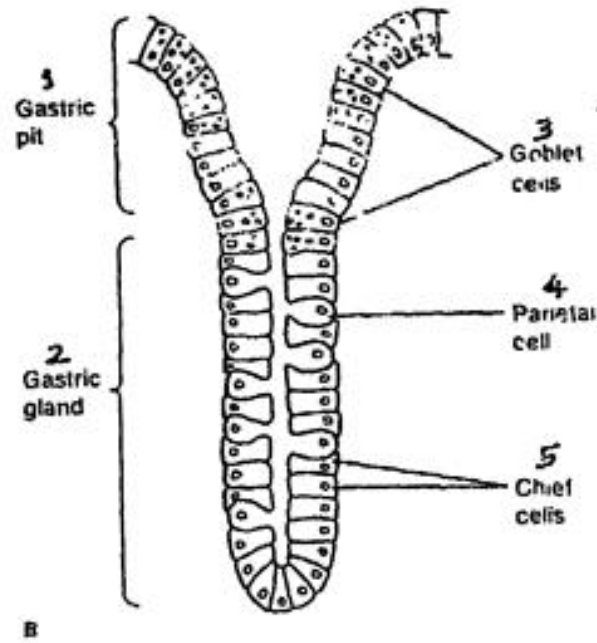
(4) holocrine sec. يتم اقصاء الخلية بكاملها إلى داخل العنبة وعند تحللها يتم تحرير محتوياتها من مواد افرازية.

الماء والالكتروليت

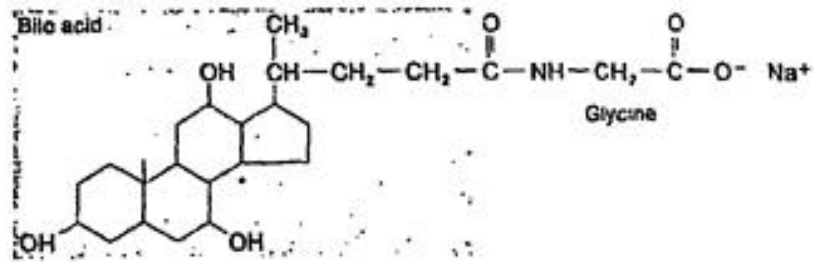
تقوم الغدد خارجية الافراز بافراز كميات كبيرة من السوائل داخل القناة الهضمية ، يعاد امتصاصها فى الجزء الخلفى للقناة. تحتوى هذه السوائل على كميات متراوحة من الانزيمات، الالكتروليت، المخاط والماء وبعض المواد الخاصة مثل مكونات الصفراء. يتم افراز المخاط بواسطة خلايا goblet توجد فى طلائية المعدة (الشكل 7-20) والأمعاء وهى تكون طبقة تحمى الطلائية من المؤثرات الميكانيكية والانزيمية الضارة. تفرز الغدد اللعابية والبنكرياس سائل مائى أقل لزوجة.

الصفراء وأملاح الصفراء:

أملاح الصفراء املاح عضوية تتكون من أحماض يتم تصنيعها بواسطة الكبد من الكوليسترول ثم تتحد مع الاحماض الأمينية والصوديوم مكونة أملاح الصفراء (الشكل 7-21) تقوم الصفراء بثلاثة وظائف هامة :



الشكل 7-20 الغدة المعدية
 (1) gastric pit (2) غدة معدية (3) خلايا كأسية
 (4) خلايا جدارية (5) خلايا رئيسية



الشكل 7-21 أملاح الصفراء

- (1) توفر محيط قاعدى لعملية الهضم التى تتم داخل الامعاء.
- (2) تساعد على استحلاب الدهون ليسهل هضمها ، كذلك تساعد فى اذابة الفايتمينات التى تذوب فى الدهون ليسهل نقلها إلى داخل الدورة الدموية.
- (3) عن طريق الصفراء يتم اخراج المواد التى لا تذوب فى الماء مثل صيغ الهيمولوجلوبين Hb، الكوليسترول ، الاسترويدات، العقاقير وبذا تخلص الدم منها.

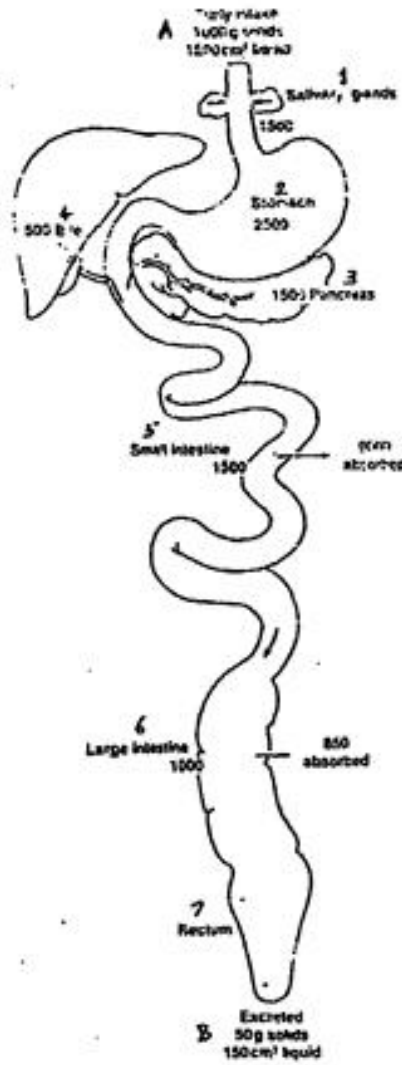
الانزيمات الهاضمة

يتم افراز 3 مجموعات رئيسية من الانزيمات وذلك حسب نوع المادة المراد هضمها وهى :

- (1) الانزيمات التى تهضم البروتينات proteases
- (2) الانزيمات التى تهضم المواد الكربوهيدراتية carbohydrases
- (3) الانزيمات التى تهضم الدهون lipases

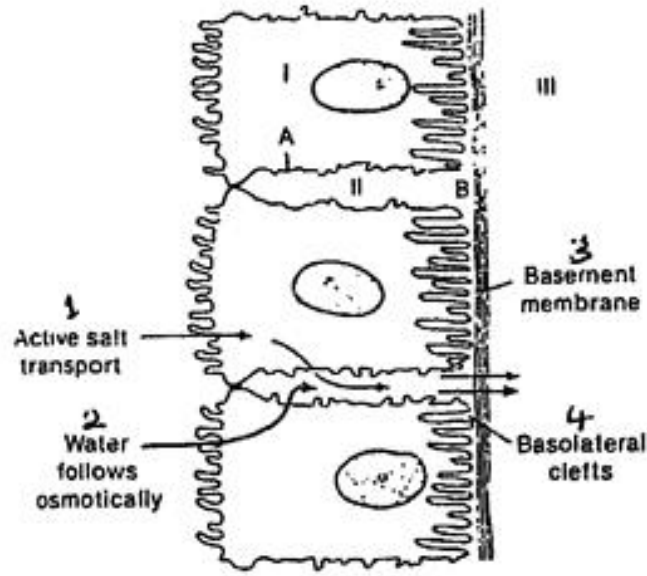
التوازن المائى والالكترونى داخل القناة الهضمية

تقوم الغدد خارجية الافراز بافراز قدر كبير من الماء والاملاح داخل تجويف القناة الهضمية قدرت كميتها بحوالى 8L فى اليوم (الشكل 7-22). من الواضح أن مرور هذا القدر من الماء سيكون نكبة إذا تم فقدانه إلى خارج القناة مع الفضلات، وهذا ما لا يحدث إذ يعاد امتصاص هذا القدر بكامله (اضافة إلى كميات الماء التى يتم شربها) بواسطة الأمعاء ويحدث معظمه فى الجزء الأخير من الأمعاء الدقيقة.

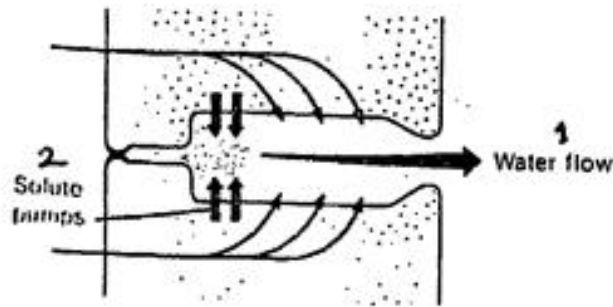


الشكل 7-22 عبور المياه داخل القناة الهضمية للإنسان باستتيعرات المكعبة .
 (1) الغدد اللعابية (2) المعدة (3) البنكرياس (4) الصفراء (5) الأمعاء الدقيقة (6) الأمعاء الغليظة
 (7) المستقيم (A) الطعام والماء (B) الفضلات

القوة الدافعة التي تقود صافي حركة الماء من داخل تجويف الأمعاء إلى داخل الخملة علي طلائية الأمعاء هو الضغط الاسموزي. يؤدي الضغط الاسموزي العالي خاصة علي الجدر الجانبية لخلايا الطلائية (الشكل 7-23 والشكل 7-24) إلى سحب الماء اسموزيا من خلايا الطلائية ومن ثم تعويضها بالماء الذي يدخل الخلية (عبر الجدار العلوي) من داخل التجويف المعوي.



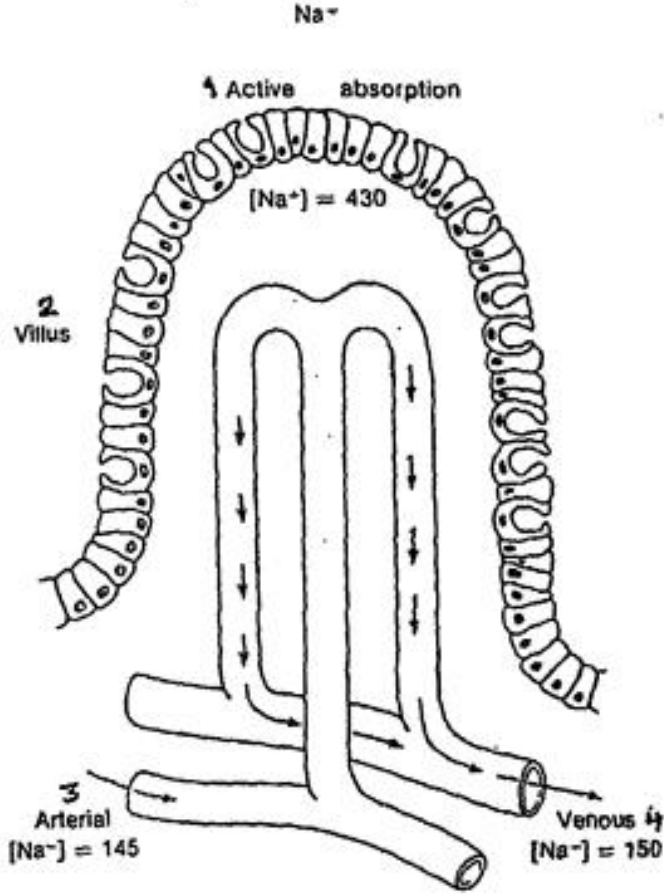
الشكل 7-23 نقل الماء اسموزيا عبر طلائية الامعاء
(1) النقل النشط للصوديوم، (2) نقل الماء اسموزيا (3) غشاء قاعدي (4) شقوق جنب قاعدية



الشكل 7-24 يعتمد (1) نقل الماء سلبيا اسموزيا على
(2) النقل النشط للمواد المذابة إلى داخل المساحات البينية

يتم معظم امتصاص الماء عبر الطلائية عند أو بالقرب من «الطرف العلوي» للخمالات حيث توجد الخلايا التي تقوم بعملية الامتصاص النشط لأيون الصوديوم ويتبعه امتصاص أيون الكلوريد سلبيا، بذا يتجمع NaCl عند الحافة

العلوية للخملة. أيضا يزداد تركيز NaCl عند رأس الخملة نتيجة لوجود آلية تيار مضاد لامتنصاص الصوديوم (الشكل 7-25).



الشكل 7-25 نشوء انحدار في تركيز الصوديوم داخل الخملة villus عن طريق آلية التيار المضاد (1) النقل النشط (2) خملة (3) شريان (4) وريد

الفصل الثامن الجهاز الدوري

الفصل الثامن

الجهاز الدورى

تستخدم الحيوانات وباستمرار بعض المواد الضرورية لعمليات الأيض المختلفة التى تنتج عنها مخلفات يجب التخلص منها. وما لم يكن سمك الحيوان أقل من 1mm فإن عملية نقل هذه المواد عن طريق الانتشار البسيط بين الحيوان والبيئة المحيطة تكون غير ممكنة. لذلك نجد أن الحيوانات الأكبر حجماً تمتلك جهازاً دورياً، ونقصد به الدم والأوعية التى يمر من خلالها. ينقل الدم المواد المختلفة عبر الجسم، وتشمل هذه المواد غازات التنفس، المواد الغذائية، مخلفات الأيض، الهرمونات، الأملاح والاجسام المضادة.

الدم نسيج معقد يحتوى على الكثير من أنواع الخلايا ويعمل كأداة نقل vehicle لمعظم عمليات تنظيم الثبات الداخلى للجسم كما أنه يلعب دوراً فى كل الوظائف الفسيولوجية للجسم تقريباً.

يمكن تقسيم الجهاز الدورى فى المملكة الحيوانية إلى نوعين :

(1) جهاز دورى مفتوح open circulatory system و (2) جهاز دورى مغلق closed circulatory system . يتكون الأخير من عدة مكونات هى :

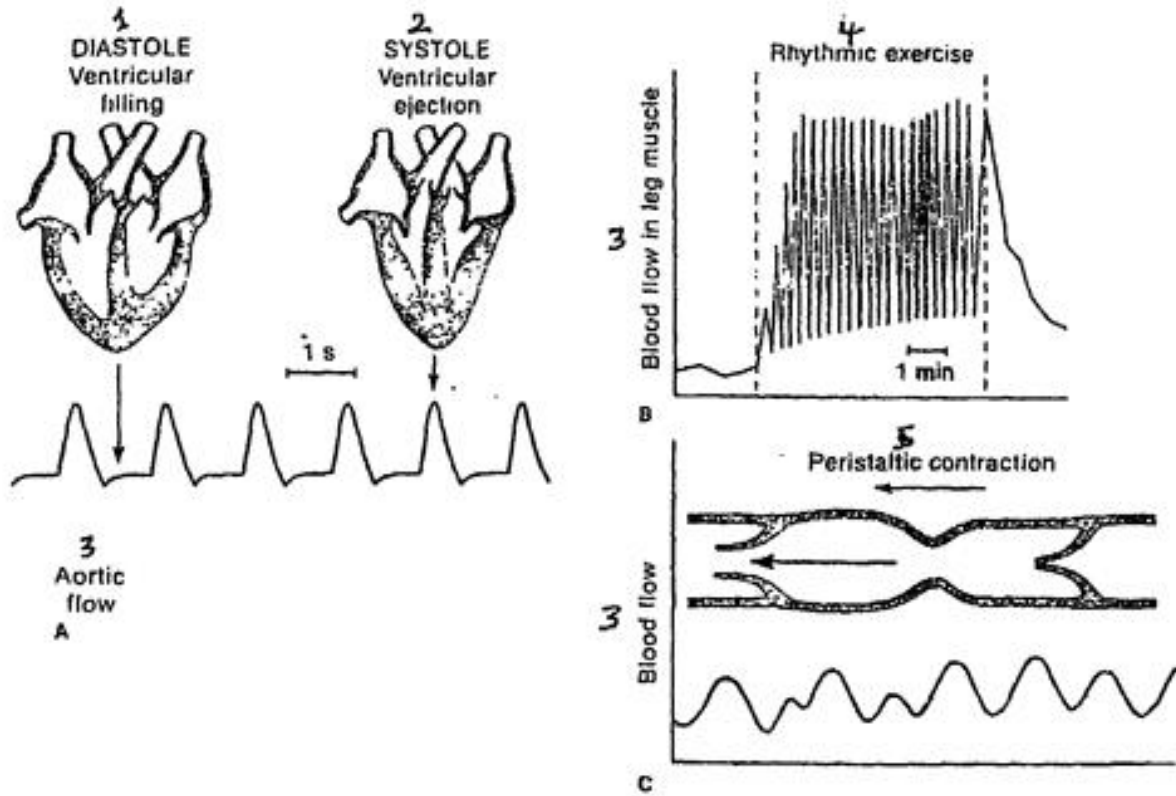
(1) عضو ضخ رئيسى ، القلب الذى يدفع الدم حول الجسم.

(2) جهاز شريانى arterial system والذى يعمل على توزيع الدم حول الجسم وأيضاً يعمل كخزان للضغط.

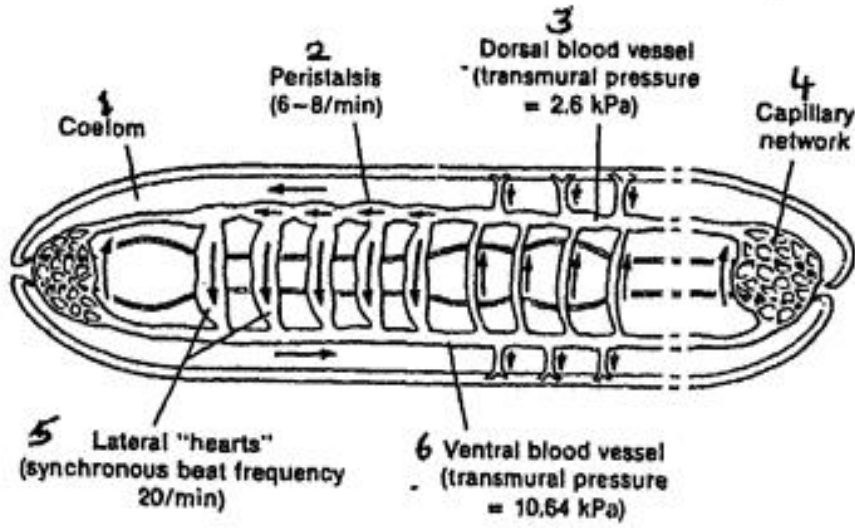
(3) الشعيرات الدموية capillaries ويتم من خلالها نقل المواد بين الدم والأنسجة.

(4) جهاز وريدى venous system ويعمل كخزان للدم وعن طريقه يعود الدم إلى القلب من جديد.

هذا ويتم دوران الدم حول الجسم نتيجة للانقباض المتواتر للقلب، عن طريق عصر squeezing الأوعية الدموية أثناء الحركة وعن طريق التقلصات الودية peristaltic للعضلات الملساء التي تحيط بالأوعية الدموية (الشكل 8-1). تختلف أهمية كل من هذه الآليات في مجتمعات الحيوانات المختلفة. إذ يلعب القلب دوراً رئيسياً في حركة الدم عند الفقاريات. بينما نجد في المفصليات أن لحركة الأطراف أهمية مماثلة لنقبضات القلب في تحريك الدم. أما في الودعة الأرضية العملاقة *Glossoscolex giganteus* فيتم تحريك الدم بواسطة الانقباضات الودية للوعاء الخلفي فيندفع الدم نحو الامام مزوداً بذلك القلوب الجانبية (وعدها 5) بالدم (الشكل 8-2).



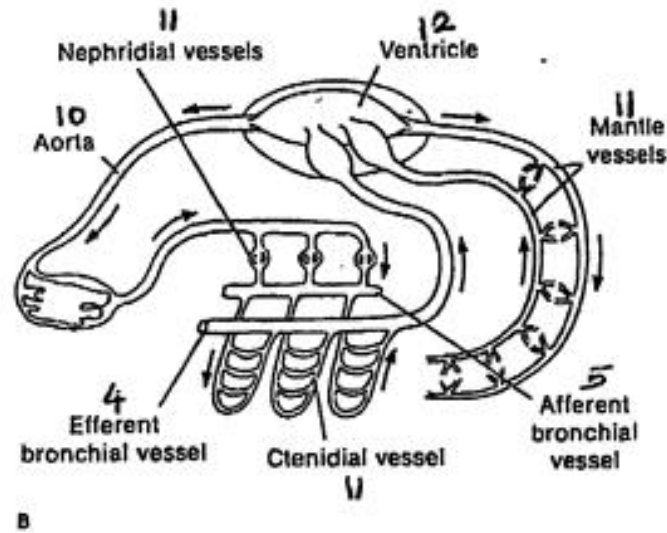
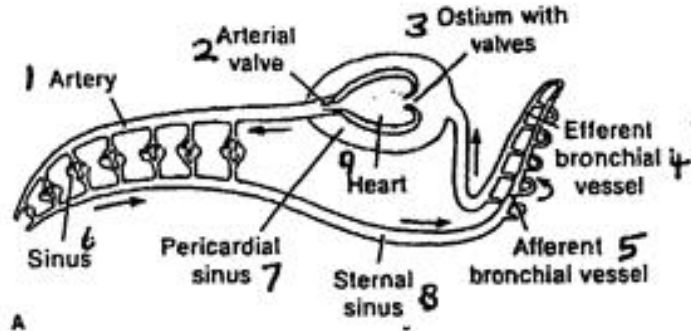
الشكل 8-1 اختلاف سريان الدم ويسببه (A) انقباض عضلة القلب (B) انقباض عضلة الرجل (C) الحركة الودية للأوعية تمت ملاحظته في الجهاز الوريدي للوطواط وشرابن الودعة الأرضية العملاقة (1) انبساط (2) انقباض (3) سريان الدم (4) حركة منتظمة (5) انقباضات ودية



الشكل 8-2 الدورة الدموية في الدودة الأرضية العملاقة
 1) تجويف البطن (2) الحركة الدودية (3) الوعاء الخلفي
 (4) شعيرات دموية (5) «قلوب» جانبية (6) وعاء أمامي

جدير بالذكر أن الجهاز الدوري في جميع الحيوانات مزودة بصمامات valves توجد به septa تسمح بتحريك الدم في اتجاه واحد، بينما تقوم العضلات الملساء حول الأوعية الدموية بتغيير قطر الوعاء وبذا تتحكم في كمية الدم التي تغذي نسيجاً معيناً في الجسم.

لمعظم اللافقاريات جهازاً دورياً مفتوحاً ، ونعني به نظام يتم بواسطته تفريغ الدم الذي يضخ بواسطة القلب داخل تجويف الجسم الذي يعرف لذلك بالhemocoel وهو يقع بين طبقة الectoderm والendoderm . هذا ويشار للسائل داخل التجويف الجسم بالدم أو hemolymph وهو يحيط بالانسجة مباشرة. يوضح الشكل (8-3) . تنظيم الاوعية الرئيسية بالنسبة للدورة الدموية المفتوحة في مجموعتين من اللافقاريات هذا ويصل حجم الدم عند اللافقاريات من 20 إلى 40 بالمئة من حجم الجسم مقارنة بالفقاريات التي يصل حجم الدم فيها 15 إلى 10 بالمئة من حجم الجسم.

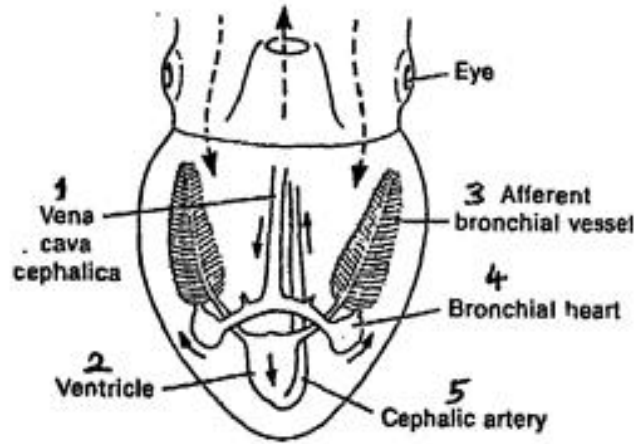


الشكل 3-8 الدورة الدموية عند اللافقاريات

(A) الأربيان - جرادة البحر crayfish (B) حلزون نوصدفتين
 (1) شريان (2)، (3) صمامات (4) وعاء صادر شعبي bronchial (5) وعاء وارد
 (6)، (7)، (8) جيب (9) القلب، (10) الأورطي، (11) أوعية دموية (12) البطنين

للدورة الدموية المفتوحة ضغطاً منخفضاً لا يتعدى 0.6 إلى 1.3 kpa ، وذلك
 في بعض الحلزونات التي تعيش على اليابسة حيث يساعد ضغط الدم في الحفاظ
 على هيئة الجسم. لا يلعب الدم دوراً يذكر في نقل غازات التنفس لدى المفصليات

نتيجة لامتلاكها جهازا قوامه شبكة من القصبات الهوائية tracheal system لتبادل الغازات بين الأنسجة والهواء (راجع الفصل 10). كما لا تستطيع المفصليات انتاج سائل لخراج الفضلات عن طريق ترشيح البلازما، إذا لا يوجد الضغط اللازم لاتمام تلك العملية، لذلك تقوم باخراج مخلفات الايض عن طريق الافراز (الفصل 9) . تمتلك بعض الفقاريات مثل الدورة الأرضية والرأسي الأرجل (رخويات) cephalopods (الشكل 8-4) وجميع الفقاريات دورة دموية مغلقة حيث يمر الدم عبر دائرة متصلة من الأوعية الدموية،



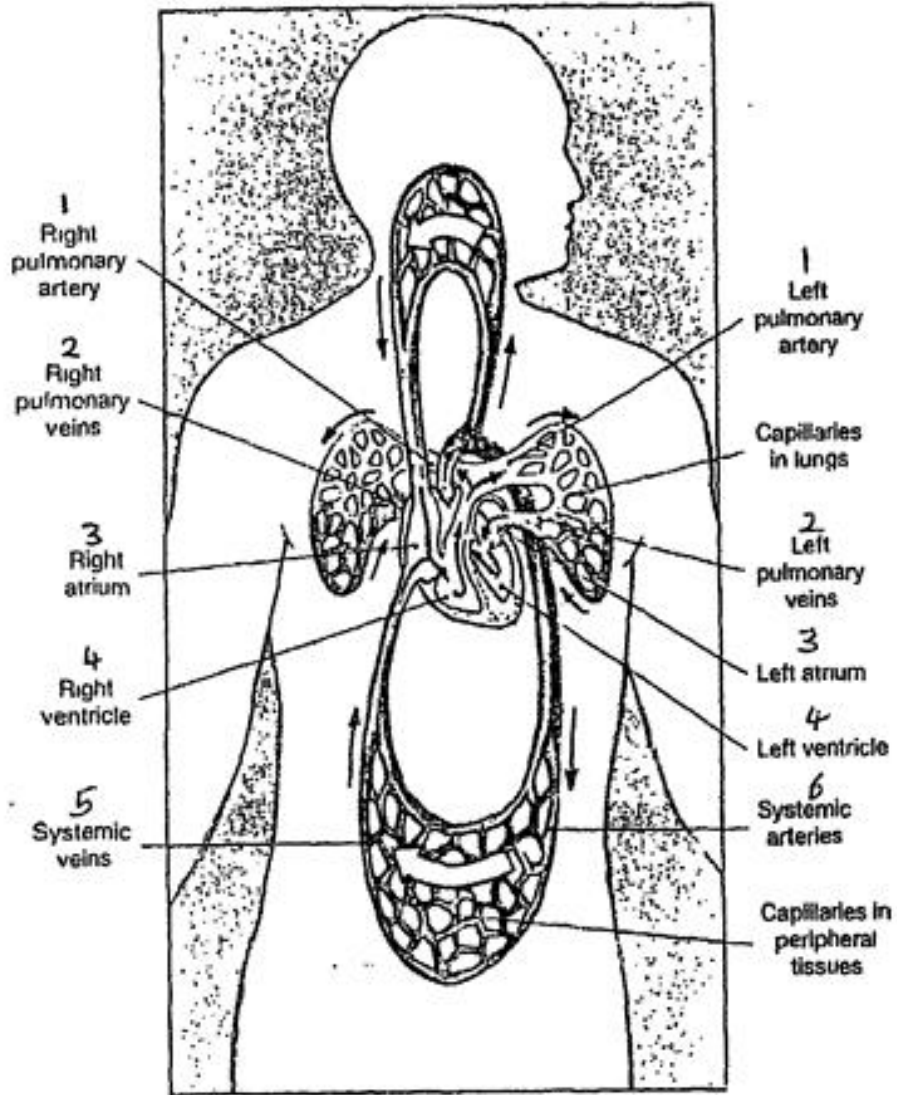
الشكل 8-4 الدورة الدموية عند اللانقاريات رأسية القدم cephalopod

- (1) الاجوف venacava (2) البطين (3) وعاء وارد شعبي
(4) قلب شعبي (5) شريان رأسي cephalic

الشرايين والاوردة والشعيرات الدموية (الشكل 8-5) يقوم القلب في الدورة الدموية المغلقة، بضخ الدم عبر الشرايين التي تعمل كخزان لضغط الدم الذي يدفع بالدم خلال الشعيرات الدموية.

للشعيرات الدموية جدر رفيعة تسمح بمعدل عالي لتبادل المواد بين الدم والأنسجة. هذا ولكل نسيج عدد كبير من الشعيرات الدموية بحيث لا تتفصل أية خلية عن إحدى الشعيرات الدموية بأكثر من 2 إلى 3 خلايا. وكنتيجة للجدر الرفيعة للشعيرات الدموية والضغط العالي للدم يتم ترشيح بعض السائل في

المساحات البينية. لذلك نجد الجهاز الليمفاوي lymphatic system الذي يعمل في معية مع الجهاز الدورى المغلق ليعيد السائل المفقود، من الأنسجة ، إلى الدم مرة أخرى.



الشكل 5-8 الدورة الدموية للتثدييات

(1) شريان رئوى (2) وريد رئوى (3) أذنين (4) بطين (5) أوردة (6) شرايين

نجد عند الثدييات دورتين منفصلتين، الدورة الصغرى أو دورة الرئة pulmonary circulation والدورة الكبرى أو دورة الجسم systemic circulation.

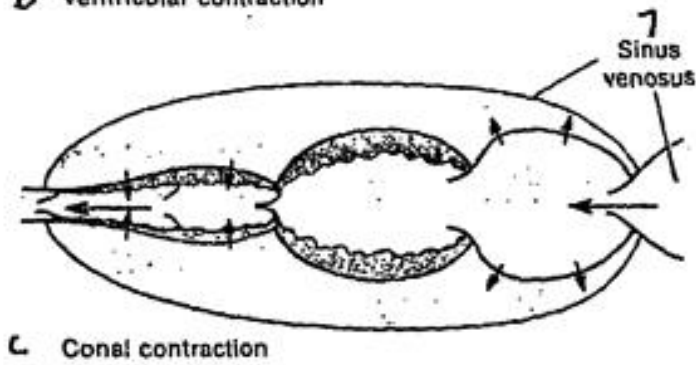
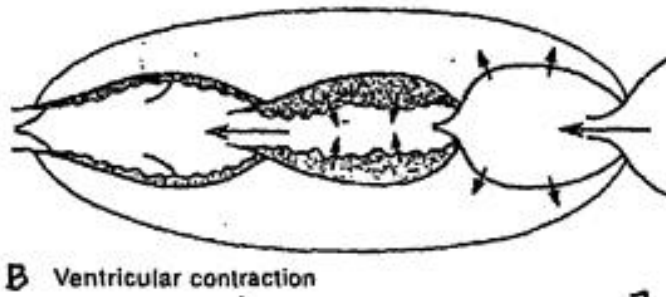
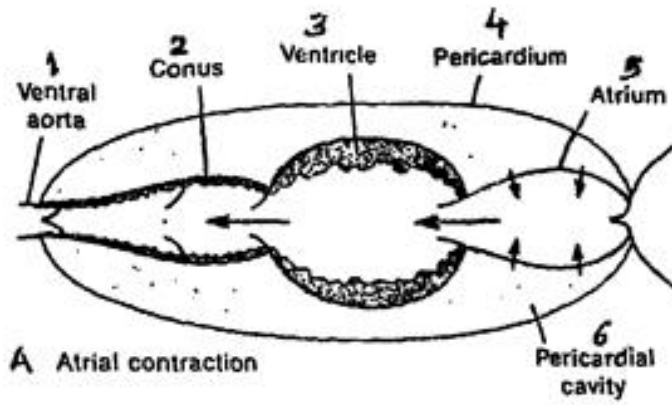
يتجمع الدم من الشعيرات الدموية، بعد مروره بالانسجة، إلى داخل جهاز الأوردة venous system الذى ينقل الدم إلى القلب مرة أخرى ويعمل كخزان لحجم الدم.

8-1 التشريح الوظيفى للقلب عند الفقاريات

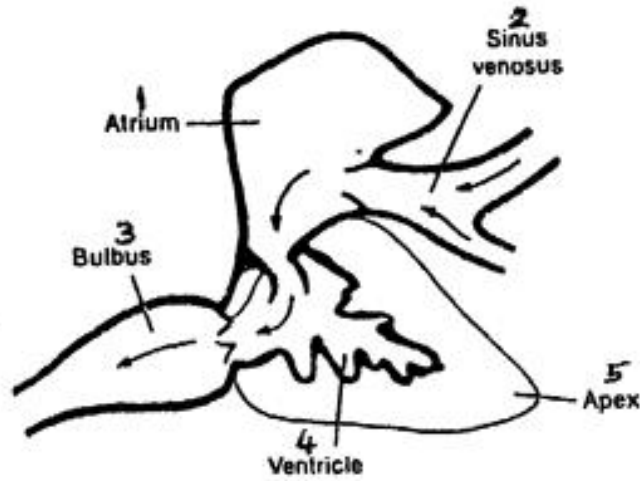
يختلف شكل القلب عند الفقاريات المختلفة وسنتناول فى ما يلى كل مجموعة على حدة.

الاسماك

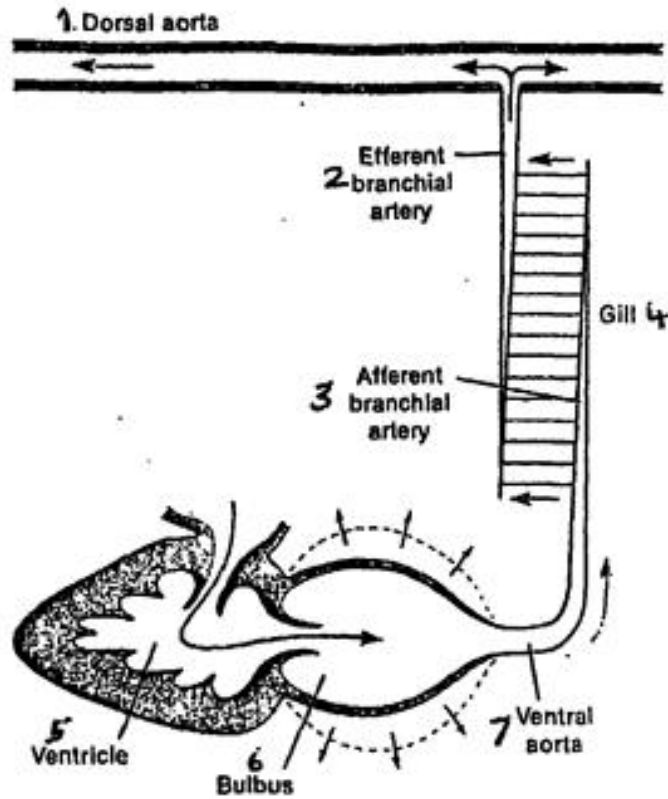
يتكون القلب عند الأسماك من 4 حجرات متتالية تجويف sinus venosus ، أذين atrium، بطين ventricle، يصلى الشكل bulbus أو conas (الشكل 8-6 والشكل 8-7). لجميع الحجرات المقدرة على الانقباض عدا bulbus عند الاسماك العظمية. هذا وتوجد صمامات تسمح بمرور الدم فى اتجاه واحد يمر الدم بعد ضخه بواسطة القلب عبر الاوعية الدموية للخياشيم (وهى أسطح التنفس) ومن ثم إلى الأبهر. الخلفى الذى يوزع الدم إلى باقى الجسم (الشكل 8-8).



الشكل 6-8 القلب عن الأسماك الغضروفية يحتوى على 4 حجرات
 A عند انقباض الازدين B عند انقباض البطين C عند انقباض ال-conus
 (1) الاورطي الامامي (2) conus (3) البطين (4) الفشاء التيموري
 (5) الازدين (6) sinus venosus



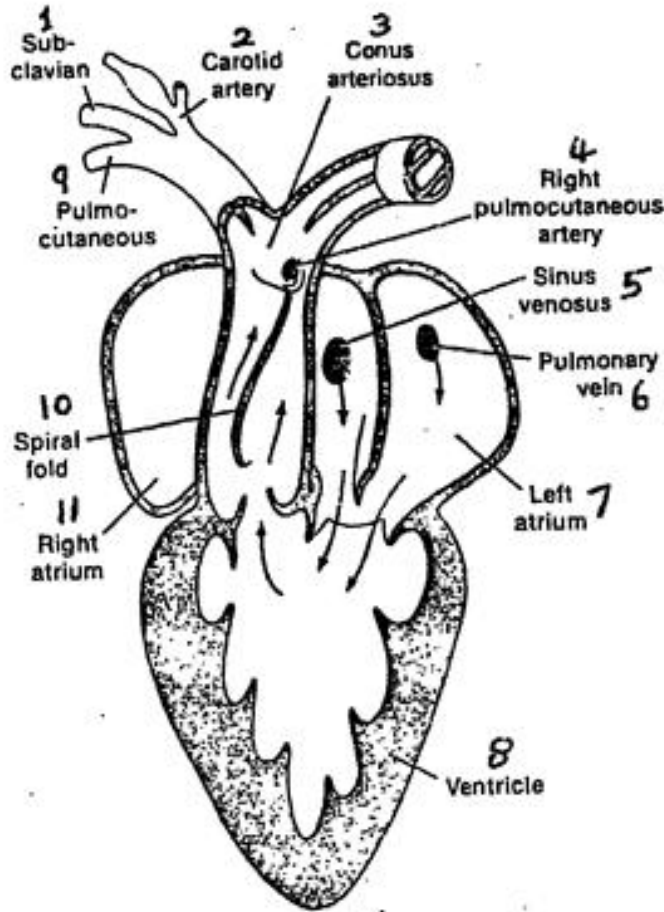
الشكل 7-8 القلب عن الاسماك العظمية trout (1) الاذين (2) sinus venosus (3) bulbus (4) البطين



الشكل 8-8 يضخ قلب الاسماك العظمية الدم إلى داخل الـ bulbus ثم عبر الاورطي الامامي القصير إلى الخياشيم (أسطح التنفس) بعد ذلك يمر الدم عبر الاورطي الخلفي إلى باقى الجسم (1) الابهر الخلفي (2) الشريان الصادر (3) الشريان الوارد (4) الخياشيم (5) البطين (6) bulbus (7) الابهر الخلفي

البرمائيات

يوجد عند البرمائيات أذنين منفصلين ويطين واحد (الشكل 8-9) بالرغم من أن البطين غير منقسم عند الضفدع إلا أنه يوجد فصل بين الدم المؤكسج oxygenated والدم غير المؤكسج.



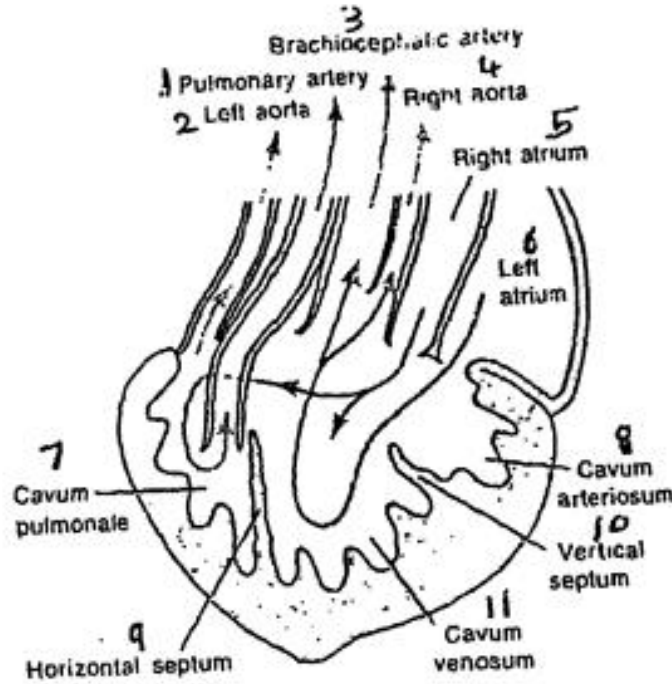
الشكل 8-9 التشریح الوتيفی لقلب الضفدع (من الامام)
 subclavian (1) الشريان السباتي (2) conus arteriosus (3)
 الشريان الجلدي - زئوي (4) sinus venosus (5), (9) الوريد الرئوي (6)
 الازنين الايسر (8) البطين (10) ثنية حلزونية (11) الازنين الايمن

يتم توجيه الأول، الوارد من الرئتين والجلد، إلى الجسم بينما يتم توجيه الثاني، الوارد من الجسم، إلى دورة الرئتين، يساعد في هذا الفصل، بين الدم المؤكسج والغير مؤكسج، وجود ثنيات حلزونية داخل الـ *conus arteriosus* (الشكل 9-8). يتراوح حجم الدم الذاهب إلى الرئتين أو إلى الجسم عكسيا مع مقاومة الرئتين لتدفق الدم. عند ملء الرئتين بالهواء اثناء عملية الشهيق تقل المقاومة داخلها ويزداد تدفق الدم إليهما. أما بين توقيت التنفس، أى بين كل شهيق والذي يليه فتزداد المقاومة داخل الرئتين فيقل بذلك تدفق الدم اليها، بذلك يتم توجيهه نحو الجسم.

الزواحف :

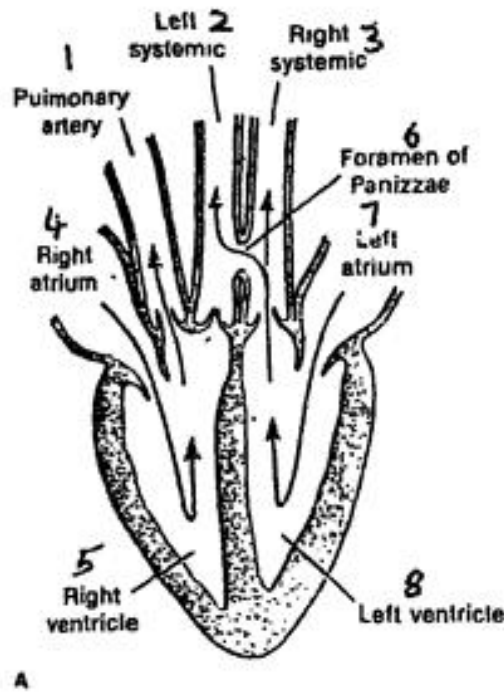
يكون البطين مقسوما جزئيا عند الزواحف، بخلاف التمساح، الذى يوجد لديه انقسام كامل للبطين إلى جزئين. لكل الزواحف *systemic arch* أيمن وآخر أيسر. ينقسم البطين جزئيا عند السلاحف والعظاءة أو سحلية *lizards* والثعابين بواسطة غشاء فاصل *septum* غير مكتمل ، يشار اليه بالأفقى *horisontal septum* وهو يفصل *cavum pulmonale* عن *cavum venosum* و *cavum arteriosum* اللذين يتفصلان جزئيا عن بعضهما بواسطة الغشاء الفاصل العمودى *vertical septum* (الشكل 10-8). ينقبض الأذين الأيمن قبل الأيسر ويدفع بالدم داخل *c.p.* عند انقباض البطين يندفع الدم من *c.p.* إلى الدورة الرئية ومن *c.v* و *c.a* إلى دورة الجسم.

ضغط الدم داخل الشريان الرئوى أقل منه داخل الـ *s.arch* لذلك يندفع الدم أولا إلى الرئتين.

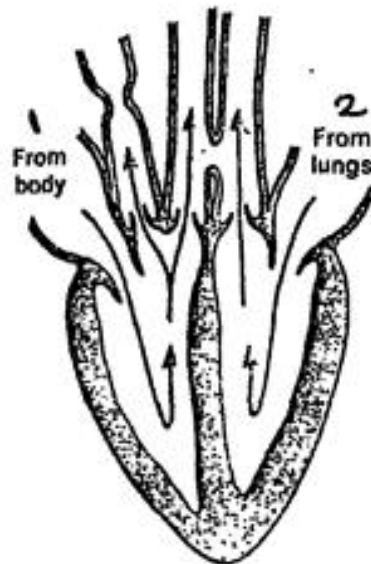


الشكل 8-10 التشریح الوظيفی لقلب السلحفاة (من الامام)
 (1) الشريان الرئوى (2) الابهة الايسر (3) شريان عضلى رأسى (4) الابهة الايمن
 (5) الاذنين الايمن (6) الاذنين الايسر (7) التجویف الرئوى (8) التجویف الشريانى
 (9) الغشاء العرضى (10) الغشاء الرأسى (11) التجویف الوريدى

هناك بعض من تدفق الدم من اليسار إلى اليمين داخل البطين عند السلاحف يوجد عند التماسح بطين مقسوما كليا ، كما يوجد اثنين systemic arch الايسر ينشأ من البطين الايمن بينما ينشأ الايمن من البطين الايسر. يتصل ال s.a عند القاعدة بواسطة ثقب foramen of ponizae (الشكل 8-11). يبقى الضغط داخل s.a الايسر أعلى منه داخل البطين الايمن، لذلك تكون الصمامات عند قاعدة s.a الايسر مغلقة فيندفع الدم من البطين الايمن إلى الرئتين عبر الشريان الرئوى، بذلك تشبه الدورة عند التماسح ، الدورة عند الثدييات أى يوجد انفصال كامل بين الدورة الرئوية ودورة الجسم، ولكن للتمساح مقدرة لتحويل الدم shunt بين الرئتين وذلك عندما يتوقف التنفس فى حالة الغطس (الشكل 8-12). فى هذا الأثناء تزداد مقاومة مرور الدم إلى الرئتين فترتفع الضغط داخل البطين الايمن.



الشكل 8-11 الشريخ الوطيفى لقلب التمساح (من الامام) (1) الشريان الرئوى
 (2) شريان الجسم الايسر (3) شريان الجسم الايمن (4) الاذين الايمن (5) البطين الايمن (6)
 الثقب (7) الاذين الايسر (8) البطين الايسر

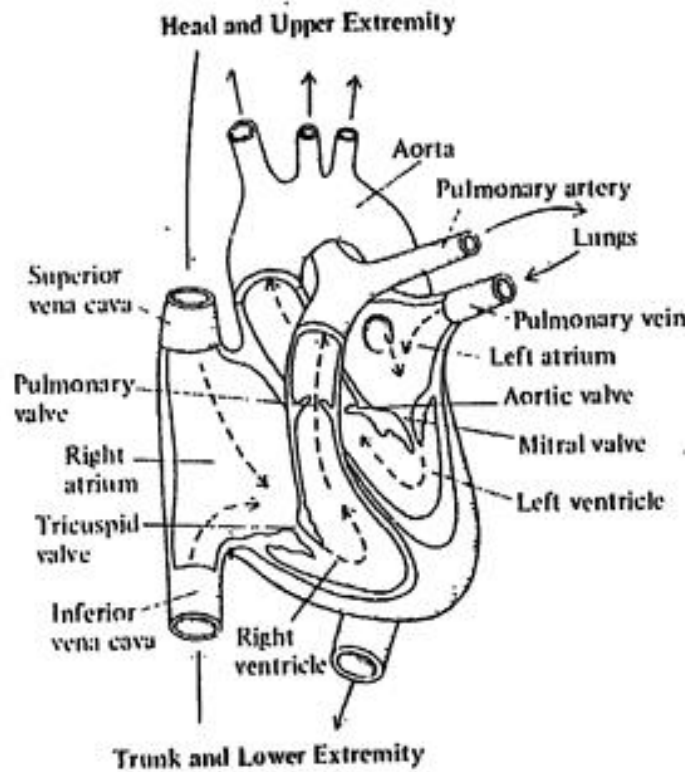


الشكل 8-12 توجيه الدم داخل القلب أثناء القلس عند التمساح (1) من الجسم (2) من الرئتين

ونتيجة لذلك تفتح الصمامات عند قاعدة s.a الأيسر فيندفع الدم من البطين الأيمن في كل من شريان الرئة، s.a الأيسر، بذلك اثناء انقطاع التنفس apnea يتم تزويد الجسم بجزء من الدم العائد من الجسم.

الثدييات

يتكون القلب في الثدييات من 4 حجرات ، أذنين وبطينين (الشكل 8-13). يدخل الدم الوارد من الرئة إلى الأذين الأيسر ثم يمر منه إلى البطين الأيسر الذي يضخ الدم إلى الجسم عبر a.s. يعود الدم من الجسم إلى الأذين الأيمن ويمر منه إلى البطين الأيمن الذي يقوم بضخ الدم إلى الرئتين وتوجد صمامات تمنع المرور العكسي للدم.



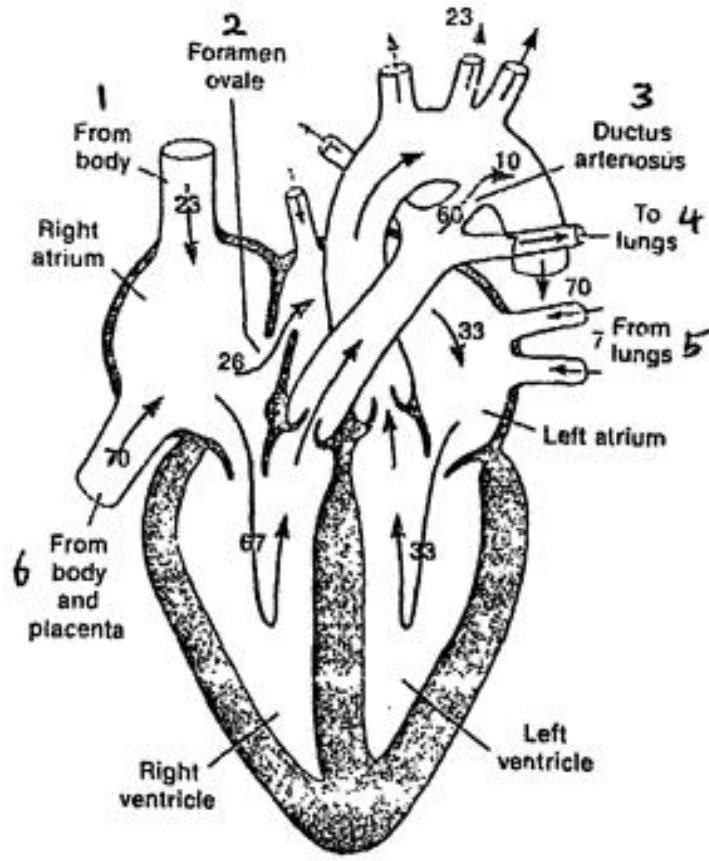
الشكل 8-13 التشریح الوظيفی للقلب عند الثدييات (من الامام)

قلب الجنين عند الثدييات

عند الولادة تتحول الدورة الدموية المشيمية placental إلى دورة دموية رئوية. يتطلب ذلك العديد من التعديلات الجوهرية في سريان الدم في القلب والأوعية الدموية. تكون الرئتان عند الجنين في حالة collapsed بذلك تمثلان مقاومة عالية لسريان الدم فلا يمر الدم من الشريان الرئوي إلى الرئتين. هذا ويكون الشريان الرئوي متصلاً بال s.a بواسطة وعاء دموي قصير لكنه متسع. ductus arteriosus (الشكل 8-14). بذلك يتم توجيه معظم الدم الذي يضخه البطين إلى دورة الجسم أي هناك تحويل لسريان الدم من الجزء الأيمن للقلب إلى الجزء الأيسر. عند الولادة تمتلئ الرئتان بالهواء ويسرى فيهما الدم مما ينتج عنه مرود عالي للدم داخل الأذين الأيسر (من الرئتين). كذلك تختفي الدورة المشيمية وتزداد المقاومة لسريان الدم في الجسم ككل، فيرتفع نتيجة لذلك الضغط داخل دورة الجسم ويتم إغلاق d.a. توجد في الجنين فتحة بين الأذين الأيمن والأيسر foramen ovale وهي تسمح بمرور الدم من الجهة اليمنى إلى اليسرى. يتم إغلاق f.o. عند الولادة نتيجة لزيادة الضغط داخل الأذين الأيسر، الذي يمتلئ بالدم الوارد من الرئتين عنه في الأذين الأيمن الذي يمتلئ بالدم الوارد من الجسم.

8-2 ديناميكية الدم

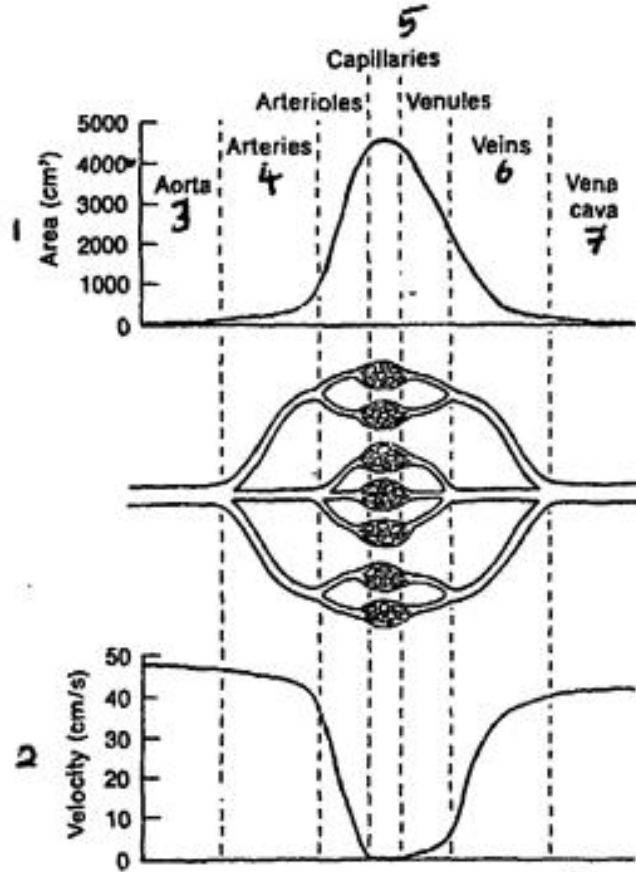
يدفع انقباض القلب الدم عبر الشرايين والشعيرات والأوردة التي تكون الجهاز الدوري هذا ويسرى الدم في دائرة متصلة. سنقوم فيما يلي بعرض للنمط العام لسريان الدم عبر هذه الأوعية والصلة بين ضغط الدم وسريان الدم داخل الجهاز الدوري، أي ما يعرف بديناميكية الدم hemodynamics.



الشكل 8-14 سريان الدم داخل القلب عند جنين الثدييات
 (1) من الجسم (2) الثقب (3) ductus arteriosus
 (4) إلى الرئتين (5) من الرئتين (6) من الجسم والمشيمة .

بما أن السوائل غير قابلة للضغط ينتج عن ذلك أنه في مقابل نفس العدد من ليرات الدم التي يضخها القلب يسري نفس العدد من الليرات في الدقيقة عبر الشرايين والشعيرات والأوردة . لا تعتمد سرعة سريان الدم في أى جزء من الجسم على بعد الجسم من القلب ولكن على المساحة القطعية الكلية cross-sectional لذلك الجزء ويقصد بها مجموع مساحة الشرايين ، الشعيرات أو الأوردة للجزء أو النسيج المعين، هذا وتكون السرعة عالية حينما تكون المساحة صغيرة لذلك نجد السرعة أعلى في الأبهر والشريان الرئوى عند

الثدييات، ثم تنخفض السرعة عند مرور الدم بالشعيرات، لكنها ترتفع مرة أخرى عند مرور الدم بالأوردة الشكل (8-15) لمعدل سريان الدم البطيء داخل الشعيرات مغذى وظيفي هام إذ هنا يتم التعادل البطيء للمواد بين الأنسجة والدم.

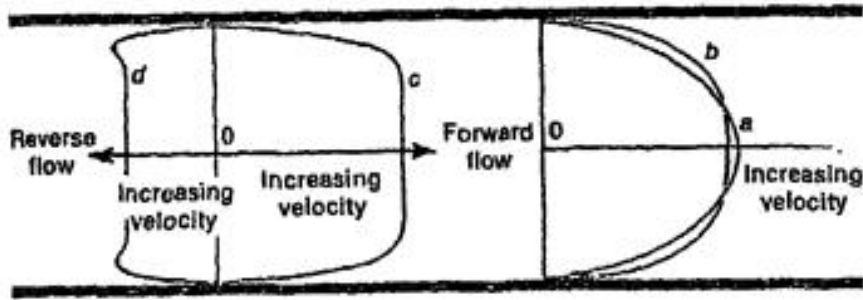


اشكل 8-15 ايتناسب سرعة الدم عكسيا مع المساحة القطعية الكلية cross-sectional (1) المسافة (2) السرعة (3) الابهر (4) الشرايين (5) الشعيرات (6) الاوردة (7) الاجوف

الدفق الصفحي والدفق المضطرب

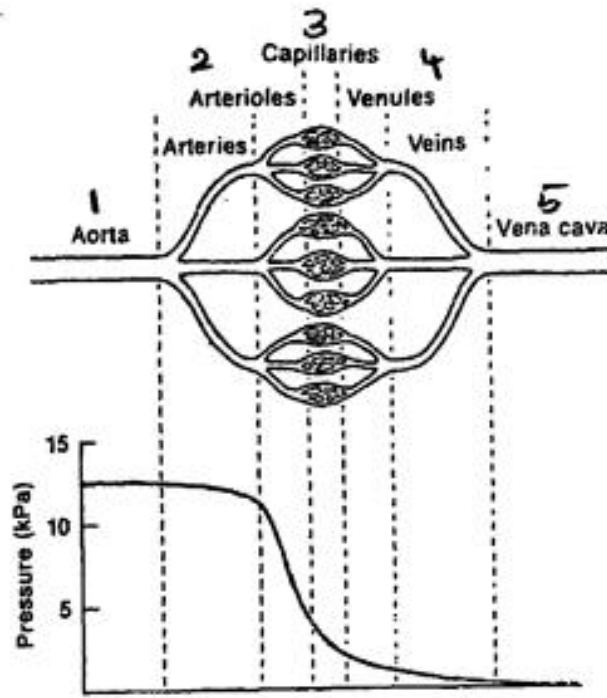
يكون سريان الدم، داخل العديد من اجزاء الدورة الدموية، انسيابي laminar أو صفحي stream-lined وهو يمتاز بأن له سرعة مكافئة المقطع الجانبي parabolic velocity profile (الشكل 8-17). أي يكون السريان صفرا

بالقرب من الجدار ويبلغ درجته القصوى عند محور الوعاء. للشرايين الكبيرة profile سريان للدم أكثر تمقيداً من الشرايين الصغيرة، التي يكون فيها السريان صفحى، إذ يندفع الدم داخل الشرايين الكبيرة بسرعة ثم يبطئ مع كل خفقة. وبما أن الأوعية مرنة فإنها تتمدد وترتخي مع اختلاف الضغط، أى تارجحه مع كل خفقة قلب وينتج عن ذلك مقطع جانبي أكثر عرضاً *much-flatter* profile لسرعة سريان الدم داخل الشرايين الكبيرة (الشكل 8-16).



الشكل 8-16 الشكل العام لسريان السوائل عبر الأنايب

يحدث السريان المضطرب *turbulent-flow* عند نقاط معينة من الدورة. يتحرك السائل في اتجاه غير متطابق مع محور السريان ويحتاج إلى طاقة أكبر لتحريك السائل داخل الوعاء في هذه الحالة. يكون السريان المضطرب مزعجاً *noisy* (عكس السريان المضطرب الذي يكون هادئاً) ويمكن سماعه بواسطة سماعة الطبيب. ينخفض الضغط إلى درجة كبيرة عندما يمر الدم من جهاز الشرايين إلى جهاز الأوردة (الشكل 8-17). لاختلاف لزوجة الدم تأثير واضح على سريانه. فلزوجة البلازما بالنسبة للماء 1.8 وتزداد اللزوجة نتيجة وجود خلايا الدم الحمراء. هذا وقد قيست لزوجة الدم عند الثدييات والطيور فكانت 3 و 4 أضعاف لزوجة الماء على التوالي. لذلك يحتاج الدم إلى ضغط أعلى ليندفع عبر الأوعية مما لو كان بلازما. هذا وتتجمع كريات الدم الحمراء في منتصف الوعاء لذلك تكون اللزوجة عالية في الوسط وتقل نحو الجدر.



الشكل 8-17 اختلاف ضغط الدم داخل الأجزاء المختلفة

للجهاز الدورة الدموية يحدث انخفاض كبير في الضغط عند مرور الدم من الشرايين إلى الشعيرات .
(1) الأهر (2) الشرايين (3) الشعيرات (4) الأوردة (5) الأوجف

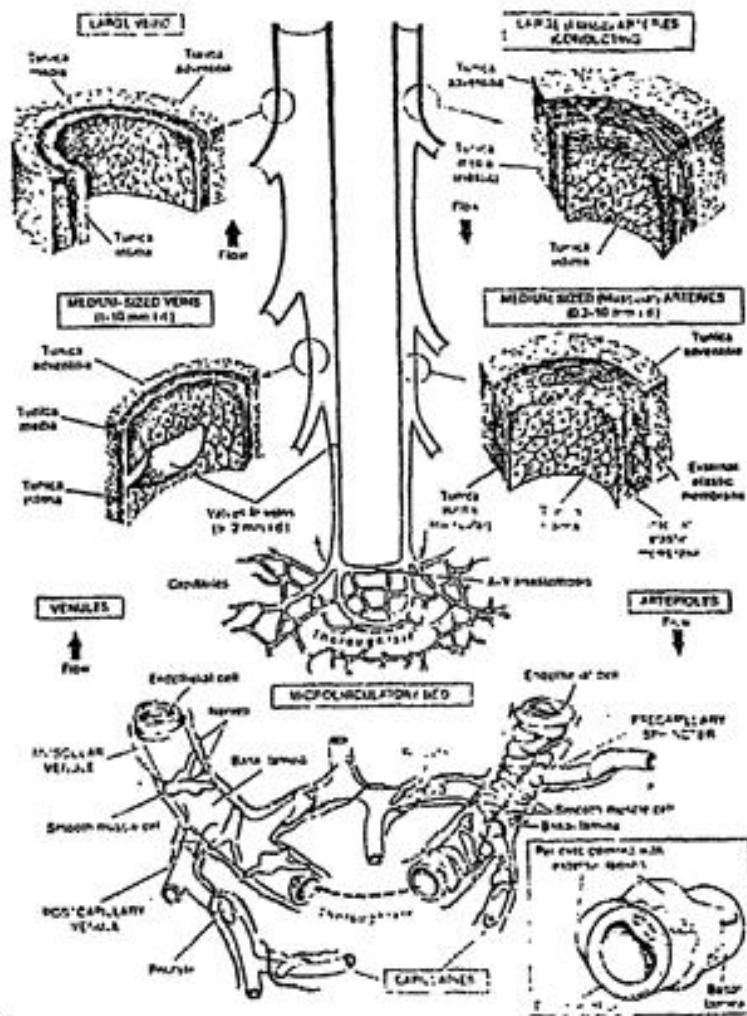
8-3 جهاز الشرايين :

يتكون جهاز الشرايين من أوعية متفرعة تنقل الدم من القلب إلى الشعيرات الدموية. جدر الشرايين سميكة ومرنة وعضلية، تبطنها كباقي الأوعية الدموية خلايا بطانية endothelial. تغلف الأوعية من الخارج بواسطة طبقة tunica adventitia (الشكل 8-18). يؤدي الجهاز الشرياني 4 وظائف موضحة بالشكل (8-19) وهي كالتالي :

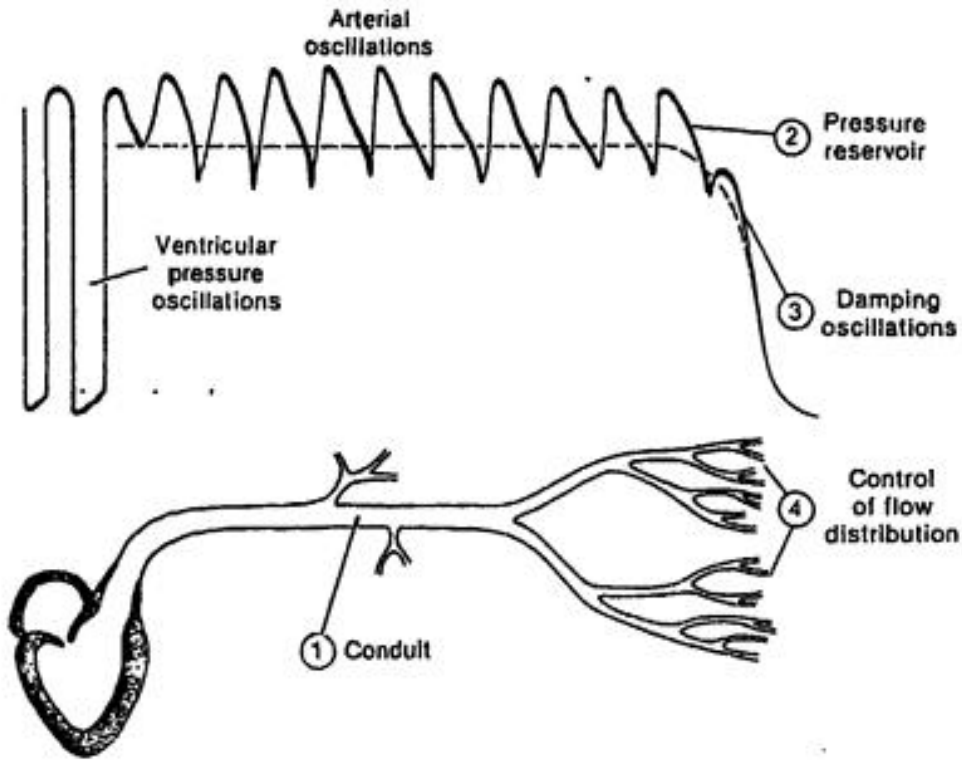
- (1) يعمل كمعبر للدم بين القلب والشعيرات .
- (2) يعمل كخزان للضغط يدفع الدم في الشرايين الرقيقة .

(3) يمتص الذبذبة أو التآرجح في ضغط وسريان الدم الذي يحدثه خفقان القلب وينتج بذلك سريان متجانس للدم داخل الشعيرات.

(4) يتحكم في توزيع الدم إلى شعيرات الأنسجة المختلفة عن طريق الانقباض للأفرع الطرفية «الشجرة» الشريانية . مثلاً قد يقل الدم المتدفق للجلد عن طريق حدوث ضيق في الشرايين التي تغذي، اثناء تناول الطعام حيث يتوجب امداد الجهاز الهضمي بقدر اكبر من الدم.



الشكل 18-8 رسم يوضح الشكل العام للشرايين والأوردة عند الثدييات.



الشكل 8-19 4 وظائف الجهاز الشرياني

- (1) توصيل الدم من القلب إلى اجزاء الجسم (2) مخزن للضغط نتيجة لمرونة جدر الشرايين
- (3) امتصاص التارجيع في الضغط وفي سريان الدم الناتج عن «نبض القلب»
- (4) التحكم في سريان الدم للأنسجة المختلفة ناتج عن مقاومة السوائل في الشرايين الطرفية

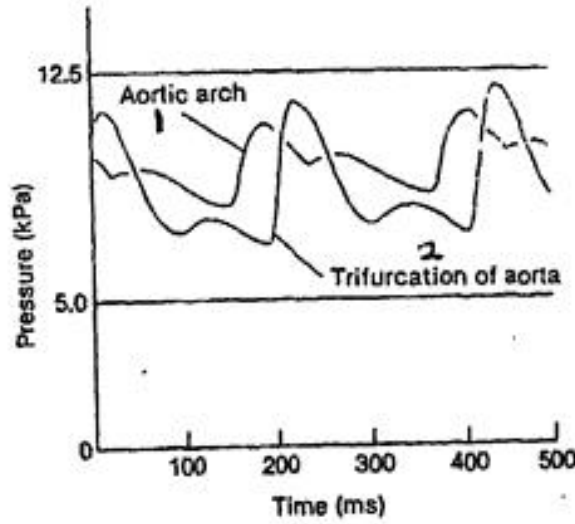
ضغط الدم

يقاس الضغط داخل الشرايين عبر الجدر *transmural pressure* (أي فرق الضغط داخل وخارج الوعاء عبر جدر الوعاء) اثناء دورة القلب . يشار إلى أقصى ضغط للدم داخل الشرايين بالضغط الانقباضي *systolic* وإلى أدنى ضغط *diastolic* . والفرق بينهما هو نبض الضغط بالانقباض *pressure pulse* ، يقاس الضغط بالمليمترات من الزئبق ونسبة الضغط كالآتي :

$$\frac{\text{systolic pressure}}{\text{diastolic pressure}} = \frac{120}{80} \text{ mm Hg}$$

(لتحويله إلى kilopascals يضرب في 0.1333).

يزداد كل من ذروة ضغط الدم وحجم نبض الضغط داخل الأبهري، عند الثدييات والطيور، كلما ازداد البعد عن القلب (الشكل 8-20). هناك 3 احتمالات لتفسير هذه الظاهرة.



الشكل 8-20 قياس ضغط الدم أنيا عند الارنب داخل الأورطي
(1) علي بعد 2 cm. من القلب ثم (2) عند التفرع trifurcation. 24cm. من القلب

(1) انعكاس الموجات من افرع الشرايين؛ يتم تجميع الموجة المبدئية والموجة المنعكسة. عندما تتطابق الذروات يكون الضغط أعلى منه عندما تكونان غير متطابقتين . يعتقد أنه ، بالقرب من القلب، تكون ذروة الضغط الأولى والضغط المنعكس غير متطابقتين . بذلك يقل الضغط داخل الأبهري بالقرب من البطين ويزداد كلما ابتعدنا عنه.

(2) تقل مرونة الأوعية كلما بعدنا عن القلب فتصبح أقل مرونة ويقل القطر.

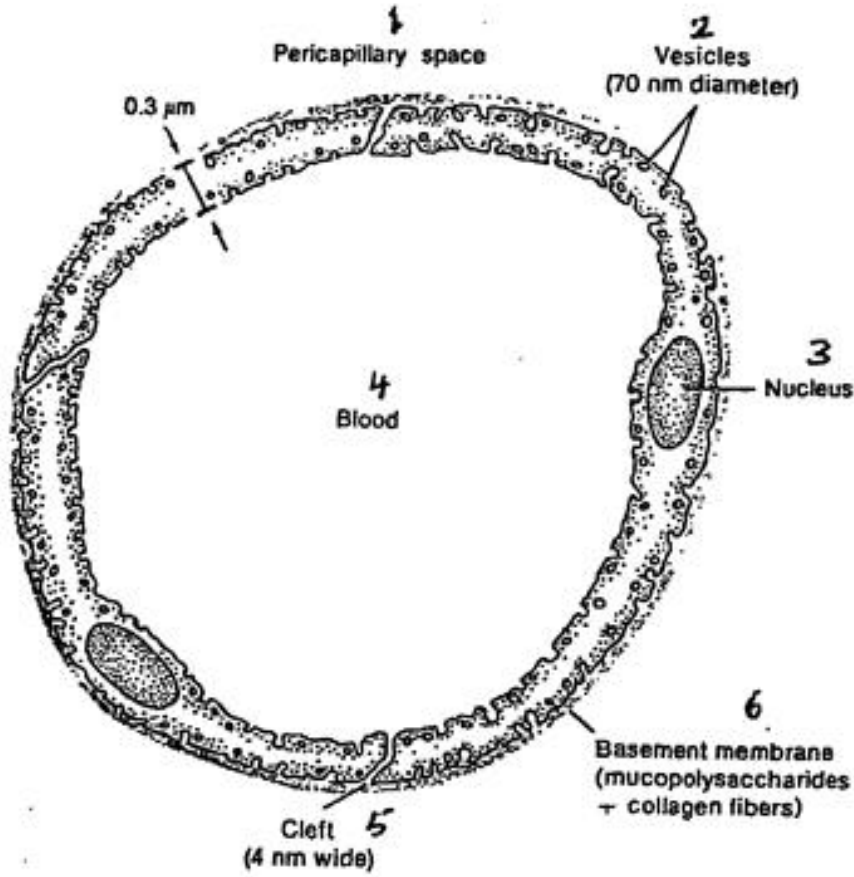
(3) نبض القلب عبارة عن موجة معقدة تتكون من العديد من الموجات المتناسقة. يعتقد أن الاختلاف في شكل موجة نبض الضغط مع المسافة نتيجة لتجميع الموجات المتناسقة مختلفة.

8-4 الجهاز الوريدي:

يعمل الجهاز الوريدي كمعبر لحركة مرور الدم من الشعيرات إلى القلب. حجم الدم الموجود داخل الأوردة ، عند الثدييات، حوالي 50 بالمئة ولا يتعدى الضغط 1.5 kpa. جدر الأوعية أقل سمكا من جدر الشرايين. هذا وتؤثر العديد من العوامل، بخلاف خفقان القلب، في سريان الدم عبر الأوردة، مثل نشاط عضلات الأطراف والضغط الذي يحدثه الستار الحاجز علي الأمعاء. أيضا تساعد عملية التنفس في إعادة الدم إلى القلب، أى أن يؤدي اتساع القفص الصدرى إلى انخفاض الضغط داخله مما قد يؤدي إلى جذب الدم الوريدي من الرأس والتجويف البطنى إلى داخل الوريد الاجوف vena cava .

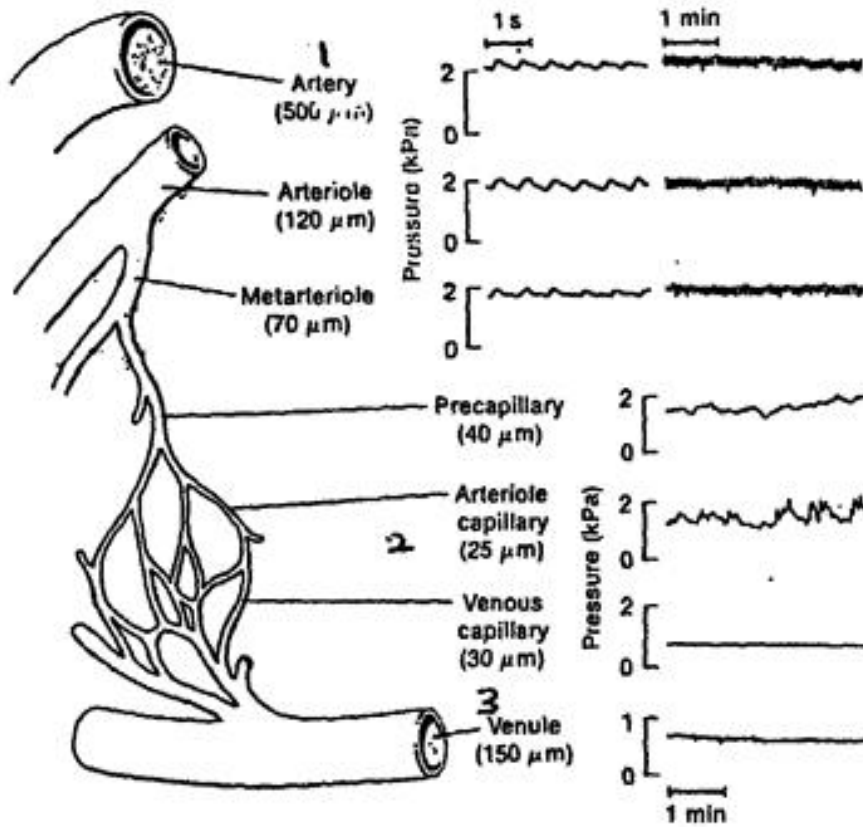
8-5 الشعيرات الدموية :

توجد في جميع الأنسجة شبكة متسعة من الشعيرات الدموية بحيث لا تزيد المسافة الفاصلة بين الخلية واحدة الشعيرات بأكثر من 2 أو 3 خلايا. هذا التوزيع مهم لتبادل المواد من غازات التنفس، المواد الاخراجية والمواد الغذائية عن طريق الانتشار الذى هو فى الأساس عملية بطيئة جدا. تتكون جدر الشعيرات من طبقة وحيدة من الخلايا البطانية. تتحطم هذه الخلايا بسهولة عند ازدياد ضغط الدم نتيجة لصغر قطرها. هذا ولا تحتوى جدر الشعيرات على نسيج ضام أو نسيج عضلى . يحيط بطبقة الخلايا البطانية غشاء قاعدى من الكولاجين و mucopolysacchride (الشكل 8-21).



الشكل 8-21 قطاع عرضي لجدار أحد الشعيرات داخل النسيج العضلي
 (1) مساحة خارجية (2) حويصلات (3) نواة (4) الدم
 (5) شق (6) غشاء قاعدي

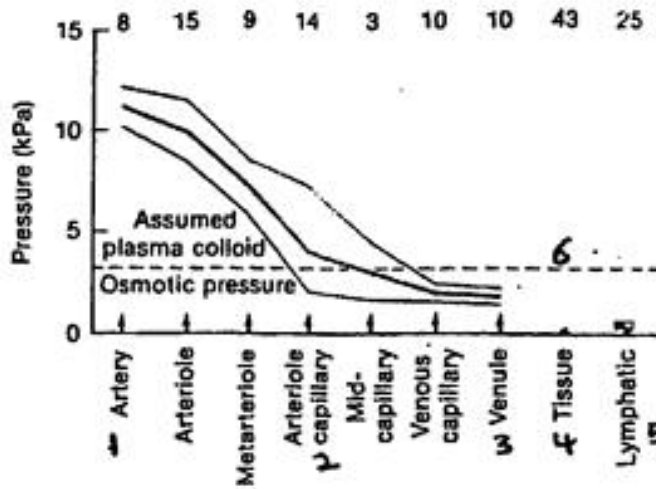
تختلف نفاذية الشعيرات باختلاف الأنسجة. يعزى هذا الاختلاف إلى اختلاف في الشكل. تمت دراسة الشعيرات داخل النسيج العضلي أكثر من غيرها في باقى الأنسجة (الشكل 8-22).



الشكل 8-22 ضغط وسريان الدم الذي ينفذ الامعاء عند الضفدع انخفض ضغط الدم من 2.6 kpa داخل الشرايين إلى 0.5 kpa داخل الوريد (1) شريان (2) شعيرات (3) وريد

توجد الشعيرات بحيث لا تبعد الا بمسافة قصيرة عن شريان أو وريد دقيق. نتيجة لذلك يكون هناك توزيع متساوي للضغط في أي مجموعة من الشعيرات في النسيج الواحد . عند قياس الضغط عبر جدر الشعيرات وجد أنه يساوي 1.3 kpa (الشكل 8-22 والشكل 8-23).

هذا وينتج عن الضغط العالي داخل الشعيرات ترشيح للدم داخل المساحات البينية. وتوجد قوة مضادة لضغط الترشيح هذا وهي الضغط الغزوي الأسموزي للدم.



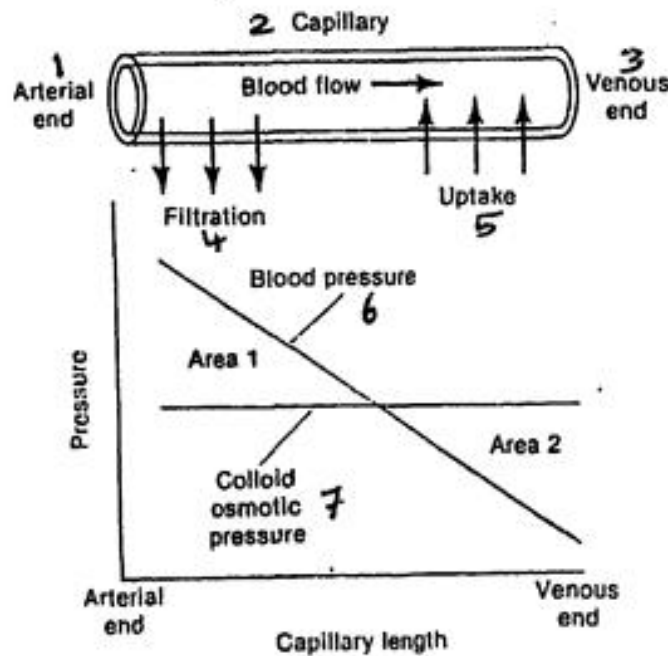
الشكل 8-23 الضغط داخل الدم ، الجهاز الليمفاوي والأنسجة (الطبقة تحت جلدية) للوطواط
 (1) شريان (2) شعيرات (3) وريد (4) نسيج (5) ليف (6) الضغط الغزوي
 تشير المساحة المظللة إلى $\pm 1SE$ (st. error)

إذا رجعنا للشكل (8-21) نجد أن ضغط الترشيح أعلى من الضغط الغزوي الاسموزي عند الطرف الشرياني للشعيرات (المساحة 1)، لذلك يتم ترشيح السوائل من الدم إلى المساحات البينية. ينخفض ضغط الدم على طول الشعيرات وفي الجهة الوريدية يفوق الضغط الغزوي الاسموزي ضغط الدم (المساحة 2) لذلك يتم إعادة السوائل مرة أخرى عن طريق الخاصية الاسموزية إلى مجرى الدم لكن عموماً يكون السائل المفقود (المساحة 1) أكبر من السائل المسترد (المساحة 2) لذلك يتبقى جزء من السوائل المرشحة داخل الأنسجة ويتم إعادة الدم. عن طريق الجهاز الليمفاوي. تسهل عملية خروج السوائل إلى المساحات البينية من عملية تبادل المواد بين الدم والأنسجة.

8-6 الجهاز الليمفاوي :

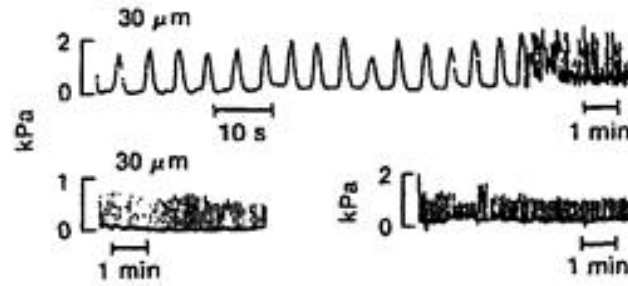
يعمل الجهاز الليمفاوي على إعادة السوائل الزائدة والبروتينات التي يتم ترشيحها داخل المساحات البينية عبر الشعيرات إلى مجرى الدم مرة أخرى.

يتم امتصاص الجزيئات الكبيرة خاصة الدهون والهرمونات من الأمعاء عن طريق الجهاز الليمفاوي ومن ثم تمر إلى الدم. أيضا يعمل الجهاز الليمفاوي في دفاع الجسم ضد الغزو الميكروبي عن طريق إنتاج الخلايا الليمفاوية lymph والخلايا الوحيدة monocytes عند العقد الليمفاوية. تشبه الأوعية الليمفاوية الكبيرة الأوردة وهي، عند الثدييات والعديد من الفقاريات، تفرغ عبر قناة صدرية thoracic duct داخل الوريد الأمامي ant. cardinal vein (راجع الشكل 8-5). عادة يكون ضغط الليمف أقل من ضغط الأنسجة المحيطة به بحوالي 1mmHg.

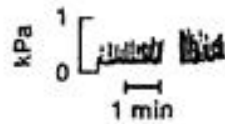


الشكل 8-24 الاختلاف في ضغط الدم بالنسبة للفرق في الضغط الغروي الاسموزي بين البلازما والسائل البيني داخل الشرايين (المساحة 1) تفوق ضغط الدم الغروي الاسموزي لذلك يتم ترشيح السوائل من الدم إلى المساحات البينية. هذا يحدث العكس داخل (المساحة 2) لذلك ترجع السوائل مرة أخرى إلى لدورة (1) شريان (2) شعيرات (3) وريد (4) ترشيح (5) أخذ (6) ضغط الدم (7) الضغط الغروي الاسموزي للبلازما

توجد بالأوعية الليمفاوية صمامات تسمح بمرور السائل بعيدا عن الأنسجة. هذا وتحاط الأوعية أحيانا بعضلات ملساء تنقبض تواتريا خالقة ضغط يصل 10mmHg يسمح بمرور السائل بعيدا عن الأنسجة (الشكل 8-25).



A Lymphatic trunks



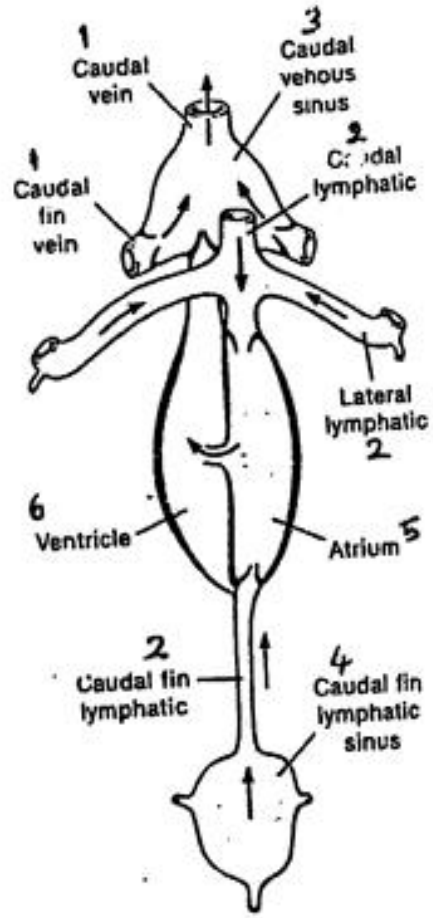
B Lymphatic capillary (5 μ m)

الشكل 8-25 الضغط داخل الأوعية الليمفاوية لجناح اللوطواط
A الترنك الليمفاوي B الشعيرات الليمفاوية

يوجد في العديد من المستديرات الغم cyclostomes ، الأسماك والبرمائيات قلب ليمفاوي يساعد في تحرك السائل الليمفاوي نمو القلب (الشكل 8-26). يوجد قلب الليمف كذلك عند الزواحف وأجنحة الطيور وقد يبقى في بعض الطيور بعد الموصلة الجنينية لكنه لا يوجد عند الثدييات .

8-7 تنظيم وظيفة القلب والجهاز الدوري بواسطة الجهاز العصبي المركزي

ترتكز عملية تنظيم وظيفة القلب والجهاز الدوري بواسطة الجهاز العصبي المركزي علي تنظيم ضغط الدم داخل الشرايين والذي يتم تنظيفه بغية الحصول على سريان الدم المناسب داخل الشعيرات وهي تعتمد على (1) الحفاظ على ضغط الدم اللازم لتغذية المخ وعضلة القلب



الشكل 8-26 قلب الليمف يوجد عند نيل سمكة ال eel

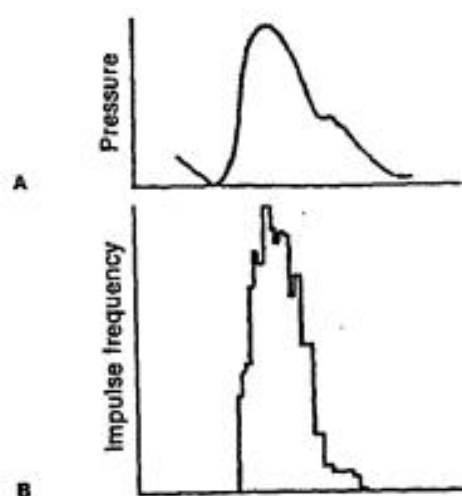
(1) أوردة (2) أوعية ليمفاوية (3) جيب وريدى (4) جيب ليمفاوى (5) أذنين (6) بطين

و(2) عند تحقيق هاتين الغايتين، مد الأجزاء الأخرى من الجسم بالدم .
 و(3) التحكم فى ضغط الدم داخل الشعيرات وبالتالي حجم الأنسجة وحجم
 ومكونات السائل البينى. هذا وتوجد مستقبلات الضغط baroreceptors فى
 مواضع مختلفة من الجهاز الدورى وكذلك توجد مستقبلات كيميائية
 chemoreceptors لقياس نسبة الأوكسجين، ثانى أكسيد الكربون و pH فى الدم ثم
 نقل الاشارات إلى المخ والجهاز العصبى المركزى، نستعرض فيما يلى
 المستقبلات المختلفة.

(1) المستقبلات الوعائية

(أ) المستقبلات الميكانيكية

تمت دراسة المستقبلات الميكانيكية أو مستقبلات الضغط السباتى الجيب carotid sinus بتوسع فى الثدييات. والجيب السباتى عبارة عن اتساع عند قاعدة الشريان السباتى carotid الداخلى . حيث يكون فيه جدار الشريان أقل سمكا من غيره. يوجد تحت الظروف الفزيولوجية الطبيعية جهد كهربي للغشاء عند الراحة. هذا وترسل المستقبلات اشارات عصبية عند شد جدران الشريان (الشكل 8-28) يتسبب ازدياد ضغط الدم فى شد جدر الشريان . هذا وتكون الصلة بين ضغط الدم والاشارات العصبية التى يرأسها المستقبلات sigmoid أى شبيه بحرف S ويكون الجهاز أكثر حساسية عند المدى الفزيولوجى (الشكل 8-27).



الشكل 8-27 العلاقة بين (A) نبض الضغط و (B) معدل نبض الضغط عند وحدة مستقبل ميكانيكى سباتى واحد

يتم نقل الاشارات إلى مركز القلب والأعوية فى النخاع المستطيل. ينتج عن ازدياد ضغط الدم ازدياد فى معدل نبض مستقبلات الضغط والذي يؤدي إلى رد فعل يترجم إلى تخفيض نتاج القلب وكذلك تخفيض المقاومة الطرفية لسريان

الدم فيذهب المزيد من الدم إلى الأطراف وبذلك ينخفض ضغط الدم
(الجدول 8-1).

الجدول 8-1 التأثيرات الانعكاسية التي تمت ملاحظتها

عند اختلاف الضغط داخل الجيب الكاروتيدي

الضغط داخل الجيب الكاروتيدي

انخفاض	ازدياد	المؤثرات
-	++++	العصب الحائر
+++	-	العصب السميتاوى للقلب
+	-	تغذية الكلى
+++	---	تغذية العضلات
++	-	الجلد
++	?	ADH

+ تشير إلى ازدياد التأثير المستقل

- تشير إلى انخفاض التأثير المستقل

ب- المستقبلات الكيميائية :

توجد المستقبلات الكيميائية داخل الجسم السباتى carotid والأوراطى aortic (راجع الفصل 10) وهى لا تقوم بالتأثير انعكاسيا فى التنفس فحسب ولكنها تؤثر كذلك على القلب والأوعية الدموية. تكون الاستجابة بازدياد النبض الكهريى للمستقبل عند ازدياد تركيز CO_2 فى الدم أو انخفاض تركيز O_2 أو اختلاف pH. تترجم هذه الاستجابة إلى انقباض فى الأوعية الدموية الطرفية وانخفاض فى معدل خفقان القلب يحدث ذلك عند الغطس ، بذلك يتوفر الدم اللازم للمخ فى وجه انخفاض نتاج أو مرود القلب.

(2) المستقبلات القلبية

توجد العديد من المستقبلات الميكانيكية والكيميائية فى مواضع مختلفة من القلب، تقوم بالكشف عن أى اختلال فى وظيفة القلب وتنقل هذه المعلومات

للجهاز العصبى المركزى الذى يتفاعل بالعديد من الاستجابات. هذا وتنقسم مستقبلات القلب الميكانيكية إلى نوعين :

(أ) مستقبلات أذينية :

توجد العديد من المستقبلات الميكانيكية على الأذين تقيس الاختلاف فى معدل أو درجة امتلاء الأذين. يستجيب النوع A وهى ألياف واردة مغلقة بالنخاع لمعدل خفقان القلب، بينما يستجيب النوع B ، أيضا ألياف حسية واردة مغلقة بالنخاع إلى معدل امتلاء وحجم الأذين.

أحد العوامل الهامة لتحديد حجم الأذين ، هو تحديد ضغط وحجم الدم داخل جهاز الأوردة . فازدياد حجم الدم الوارد يزيد من امتلاء الأذين مما يؤدي إلى اثاره المستقبلات من النوع B، هذا ويكون رد الفعل أولا ازدياد فى معدل خفقان القلب، ثم يليه التأثير الثانى وهو زيادة فى عملية اخراج البول بواسطة الكلى نتيجة لانخفاض افراز ADH. بذلك توجد حلقة من التغذية المرتجعة السالبة لتنظيم حجم الدم.

أيضا يتم افراز أحد الهرمونات atrial naturetic protein اختصاراً ANP بواسطة القلب ويقوم بتحفيز انتاج البول بواسطة الكلية وكذلك اخراج الصوديوم.

توجد مجموعة ثالثة من الألياف (النوع C) وهى غير مغلقة، عند مناطق الوصل بين الأذين والأوردة وهى تتحكم فى معدل خفقان القلب. هذا ويؤدى اثاره النوع C إلى انخفاض ضغط الدم.

ب- مستقبلات بطينية :

توجد كل من الألياف السمبتاوية المغلقة والغير مغلقة على جدار البطين . يتم تنشيط هذه الألياف نتيجة لاعتراض سريان الدم فى الشريان التاجى. هذه الألياف نوعان، ميكانيكية وكيميائية. عند التنشيط المنخفض تتسبب هذه الألياف فى ازدياد التأثير السمبتاوى وانخفاض التأثير نظير سمبتاوى مما يؤدي إلى

ارتفاع معدل خفقان القلب وكذلك ازدياد ضغط الدم. عند الاثارة العالية لهذه الالياف تتسبب بالاحساس بالألم فى القلب.

توجد كذلك الالياف من النوع C على جدار البطين وتؤدى اثارها إلى اتساع الأوعية الدموية الطرفية وعند ازدياد الاشارة يؤدى ذلك إلى ارتخاء المعدة وربما القيء.

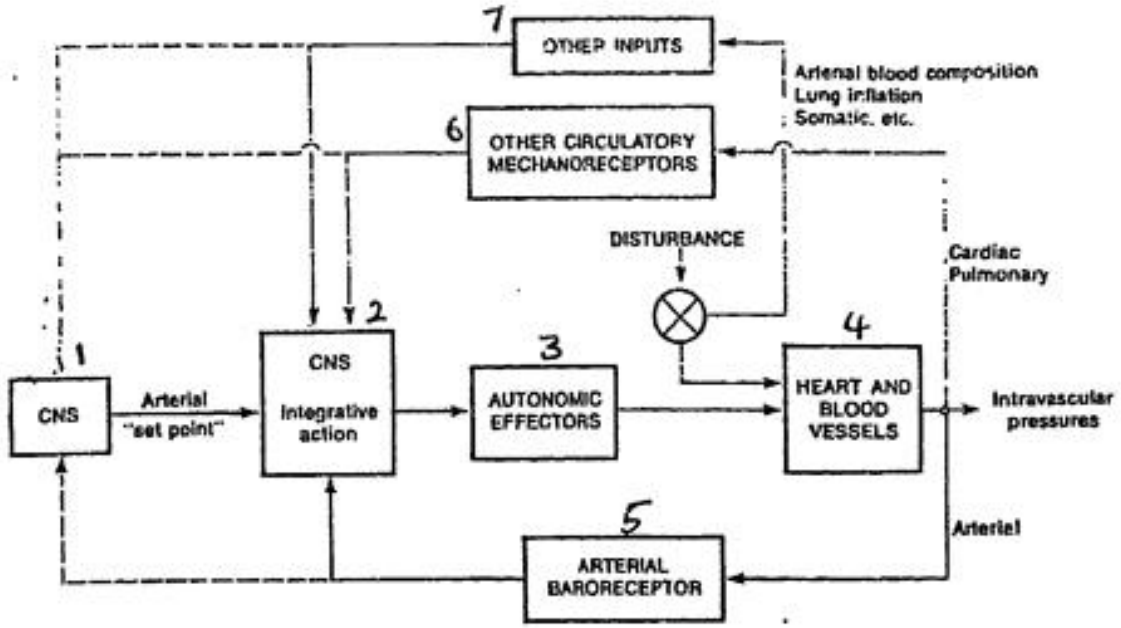
(3) الالياف الواردة من العضلات الحركية

توجد بالالياف خلايا حسية عبارة عن مستقبلات ميكانيكية تتم اثارها نتيجة لانقباض العضلات ، هذا وتختلف الاستجابة حسب اختلاف كيفية الانقباض ايسومترى isomeric (التمرين الساكن static) ومتواتر (متساوى التواتر) isotoric (وهو التمرين الفعال دينامى dynamic). يصاحب الأول ارتفاع فى ضغط الدم ولا يتغير نتاج القلب بينما يصاحب الأخير ازدياد كبير فى انتاج القلب دون اختلاف فى ضغط الدم. تكون الاستجابات انعكاسية ويتم تحليلها داخل مركز القلب - الأوعية داخل الجهاز العصبى المركزى. هذا ويصل رد الفعل للقلب عن طريق الالياف الصادرة التى تغذى القلب والأوعية الدموية وهى مبينة عن طريق الرسم فى الشكل (8-28).

يتم نقل المعلومات من مركز القلب والأوعية الدموية عن طريق الالياف السمبتاوية والنظير سمبتاوية التى تغذى القلب. ينتج عن اثاره الاعصاب السمبتاوية زيادة فى معدل خفقان القلب وفى انقباض الأوعية الدموية فيحدث نتيجة لذلك ارتفاع ملحوظ فى ضغط الدم، وفى نتاج أو مرود القلب. وعموما يحدث العكس عند اثاره الاعصاب النظير سمبتاوية فينتج عنه انخفاض فى ضغط الدم وفى مرود القلب.

8-8 استجابة القلب والأوعية الدموية للتمارين الرياضية :

تنظيم أداء القلب والأوعية الدموية اثناء التمارين الرياضية ، عملية معقدة تشمل العديد من مستويات التنظيم ، آليات تحكم عصبية مركزية، آليات عصبية انعكاسية طرفية وتحكم موضعى.



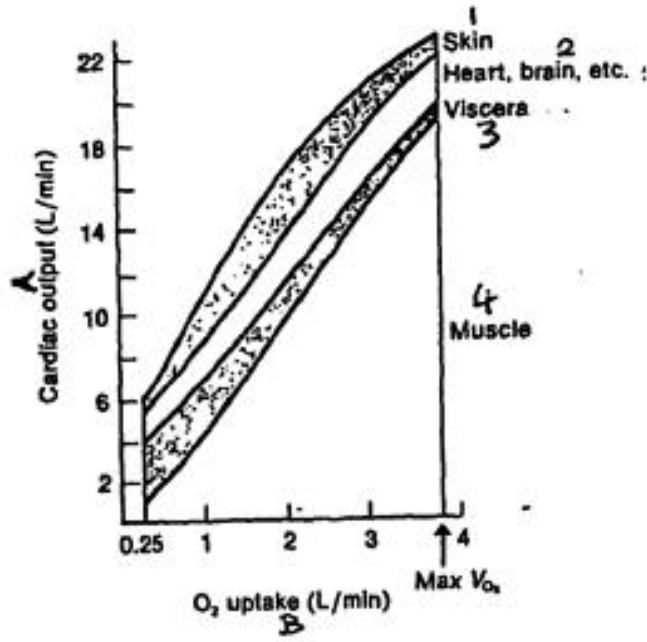
الشكل 8-28 التحكم في الدورة الدموية للثدييات

- (1) الجهاز العصبي المركزي (2) تكامل وظيفة CNS (3) الجهاز العصبي المستقل
 (4) القلب والأوعية الدموية (5) مستقبلات الضغط الشريانية
 (6) مستقبلات ميكانيكية أخرى (7) مدخلات أخرى

أثناء التمرين الرياضى يزداد تدفق الدم إلى العضلات في تناسب مع نشاط العضلة. يتحقق ذلك عن طريق ازدياد فى نتاج القلب وانخفاض فى تدفق الدم إلى الامعاء والكلى (الشكل 8-29).

يعزى معظم الازدياد فى مرود القلب إلى ارتفاع المقاومة الطرفية بحوالى 50 بالمئة من القيمة عند الراحة وكذلك ازدياد الدم الوريدي العائد نتيجة لفعالية العضلات علي الأوردة (والتي تدفع بالدم تجاه القلب).

يتم امتصاص التارجح الزائد فى «نبض الضغط» نتيجة لازدياد مرونة الشرايين ويرجع ذلك إلى ارتفاع تركيز الكاتكولامينات catecholamine (هرمونات تشمل ابينفرين و نورا بينفرين) فى الدم.

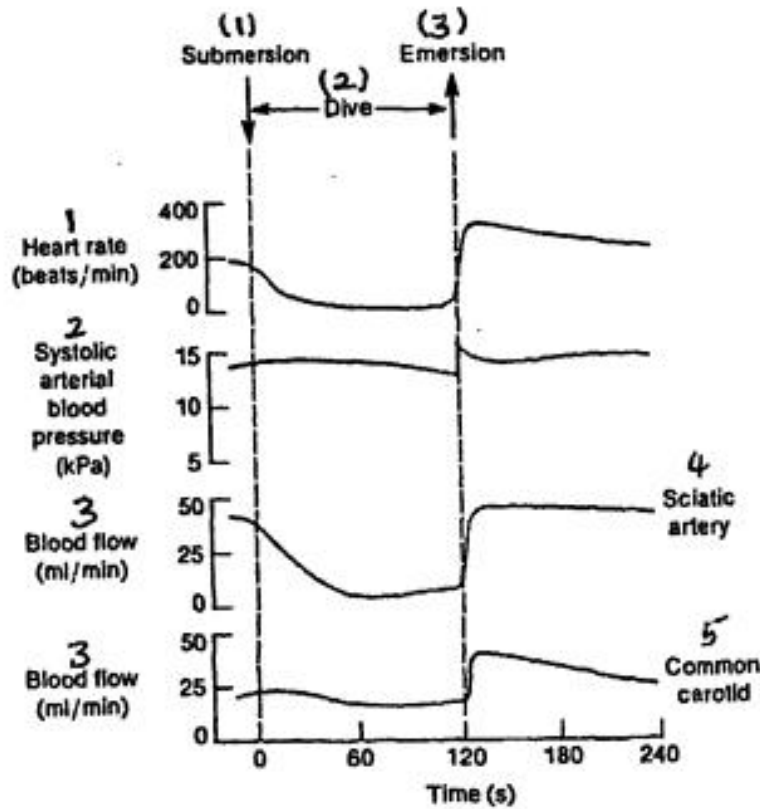


الشكل 8-29 A التوزيع النسب التقريبي للدم عند B مختلف مستويات التمرين (استهلاك O₂)
(1) الجلد (2) القلب - المخ (3) الامعاء (4) العضلات

8-8-1 استجابة الاوعية والقلب للغطس تحت الماء

تستطيع العديد من الفقاريات التي تتنفس الهواء أن تبقى تحت الماء فترات قد تطول. اثناء هذه الفترات تحدث تغيرات ملحوظة في التنفس وفي أداء القلب والأوعية الدموية بحتمية توجيه الدم وبالتالي الاكسجين إلى الاعضاء التي لا تتحمل نقص O₂ مثل المخ، القلب وبعض الغدد الصماء.

تتوقف عمليتي الشهيق والزفير نتيجة لاثارة المستقبلات الحسية الموجودة على ممرات الانف والطلق (الشكل 8-30). ينخفض تدفق الدم للعضلات ليصل صفرا في بعض الحيوانات مثل الفقمة عجل البحر seals كما يحدث تضخم في المخزون الوريدي يصاحبه انخفاض في معدل خفقان القلب. يعتبر النخاع المستطيل الموضع الرئيسي للتحكم في عملية الغطس في البط ولكن يتطلب ايضا بعض التعلم في الفقمة.



الشكل 8-30 تأثير الغطس على الدورة الدموية للبط
 (1) بداية الغطس (2) فترة الغطس (3) انتهاء الغطس
 (1) معدل خفقان القلب (2) ضغط الدم (3) سريان الدم (4) الشريان الوركى
 (5) الشريان السباتى

أيضا تعمل المستقبلات الكيميائية الطرفية (داخل الجسم السباتى carotid) في الاستجابة لنقص PO_2 ، نقص pH وارتفاع PCO_2 . لكن تختلف الاستجابة لهذه المؤثرات حسب وضع الحيوان أى اثناء عملية تنفس الهواء أو اثناء انقطاع التنفس كما يحدث عند الغطس .

عند الحالة الطبيعية التى يستنشق خلالها الحيوان الهواء ينتج عن اثاره المستقبلات الكيميائية ازدياد واضح في معدل تهوية الرئه ، اتساع الأوعية الدموية ازدياد مردود القلب للحفاظ على ضغط الدم فى مواجهة سريان الدم المتزايد للأطراف. تحدث مثل هذه الاستجابة عند نقص O_2 وذلك عندما يصعد الحيوان إلى أعلى مرتفعا بذلك عن سطح البحر. أما نقص O_2 اثناء الغطس (ولأن الحيوان لا يتنفس) فينتج عنه انخفاض فى معدل خفقان القلب وانخفاض فى مردود القلب .

الفصل التاسع
التنظيم الأسموزى والاعراج

الفصل التاسع

التنظيم الأسموزى والخراجى

علمنا فى فصول سابقة وفى كتاب علم وظائف الأعضاء العام (1999) أن ثبات البيئة الداخلية للحيوان homeostasis ونقصد بها ثبات مكونات السائل البينى، تمثل أهم مقصد للكائن الحى ومن أجل الحفاظ عليه، تعمل كل آليات التنظيم داخل الجسم، هذا وتشبه البيئة الداخلية للعديد من الحيوانات ماء البحر المخفف.

كما أن مقدرة العديد من الحيوانات فى تنظيم مكونات البيئة الداخلية مرتبط بمقدرتها على العيش فى بيئات تختلف الأسموزية فيها عن الأسموزية المطلوبة لوظائف أنسجة الجسم. يتطلب التنظيم الأسموزى تبادل الماء والأملاح بين البيئة البينية أى البيئة الداخلية للحيوان، والبيئة الخارجية التى يعيش بداخلها لتعويض أى فقدان حتمى ، أو غير محكوم وكذلك أى إضافة حتمية، أو غير محكومة. يمثل نقل المواد المذابة والماء عبر طبقة الطلائية أساس النشاط الأسموزى. هذا ويعتمد التبادل الحتمى obligatory للماء على الآتى :

(1) وجود الانحدار gradient الأسموزى بين البيئة الداخلية والخارجية، (2) نسبة مساحة سطح الحيوان إلى حجمه، (3) نفاذية الغشاء، غلاف ، أهاب integument، (4) تناول الطعام والماء، (5) فقدان الماء أثناء عملية التنظيم الحرارى ، (6) التخلص من الفضلات الأيضية والهضمية .

تنتج الكلى عند الثدييات والطيور بولاً عالى الملوحة hypertonic باستخدام العديد من الآليات مثل الترشيح filtration، إعادة الامتصاص reabsorption، الافراز secretion وآلية التيار المضاد countercurrent (راجع كلية الثدييات ، كتاب علم وظائف الأعضاء العام، 1999).

تعتمد آلية ترشيح البلازما داخل الكبيب على الضغط العالى للدم داخل الشرايين وبواسطته يتم ترشيح المواد المعدنية والمواد العضوية صغيرة الحجم تاركا الجزيئات الكبيرة وخلايا الدم. يعاد امتصاص الأملاح وبعض الجزيئات المرغوب فيها مثل سكر الجلوكوز. كما يتم افراز بعض المواد داخل الأنابيب الدقيقة. يوجد جهاز لآلية التيار المضاد ويشمل القناة الجامعة وحلقة هينلى ويمتد هذا إلى داخل نخاع الكلية، حيث يوجد تركيز عالى للأملاح واليوريا فى السائل البينى، بذلك يتم امتصاص الماء اسموزيا من داخل القنوات الجامعة إلى المساحات البينية ومن ثم إلى الدورة الدموية. هذا ويتم التحكم فى هذه الآلية بواسطة الهرمونات. بذا يمكننا القول أن تكوين البول، الناتج عن عمليات الترشيح، إعادة الامتصاص والافراز، يختلف كثيرا عن تكوين البلازما التى جاء منها:

تكوين البول فى معظم الفقاريات واللافقاريات شبيه بذلك إذ يتم ترشيح البلازما ultrafiltration، افراز Na^+ ، K^+ ، PO_4^{2-} بواسطة الأنابيب الدقيقة يتبعها التحرك السلبى للماء وبعض الجزيئات الأخرى، ثم يعاد امتصاص المواد الضرورية ومنها الماء.

تواجه الحيوانات التى تعيش فى مياه البحار وتلك التى تعيش على ظهر اليابسة بخطر الجفاف، بينما تواجه حيوانات المياه العذبة بازدياد دخول الماء إلى جسمها عن طريق الأسموزية عبر الجلد. تعوض الطيور والزواحف والأسماك العظمية التى تعيش فى البحار، فاقد الماء عن طريق شرب ماء البحر ثم افراز الملح الزائد. بينما تقوم أسماك المياه العذبة بامتصاص الأملاح نشطا من البيئة وتمتنع عن شرب الماء.

* تعتبر الطيور والثدييات الحيوانات الوحيدة التى تنتج بولاً مركزاً hypertonic. زد على ذلك تقوم الأنواع التى تعيش فى الصحارى باستخدام بعض الآليات التى تقلل من عملية فقدان الماء اثناء التنفس.

سنتناول فى هذا الفصل التبادل الأسموزى بين الحيوان والبيئة والاليات المختلفة التى تجعل الحيوان قابرا على العيش فى البيئات المختلفة عنه أسموزيا. فى نهاية الفصل سنتناول احدى المشاكل المرتبطة بالتنظيم الأسموزى وهى كيفية التخلص من المواد النيتروجينية السامة الناتجة عن أيض البروتينات والأحماض الأمينية.

9-1 مشاكل التنظيم الأسموزى :

إحدى أهم متطلبات التحكم فى البيئة الداخلية تكمن فى المقدرة على الاحتفاظ بقدر مناسب من الماء. وأحد المتطلبات الهامة الأخرى لوظيفة الخلية هو وجود التركيز المناسب من المواد المعدنية المذابة والمواد العضوية اللازمة لتغذية الخلية. تتطلب بعض الخلايا سائل بينى شبيه بماء البحر أى غنى بأيونى الصوديوم والكلوريد ومنخفض تركيز Ca^{2+} , K^{+} (الجدول 9-1 والجدول 9-2). يعمل ماء البحر كسائل بينى بالنسبة لللافقاريات البسيطة . هذا وفى اللافقاريات الأكثر تعقيدا يشابه التركيز الأيونى للسائل بينى ماء البحر. كما يوجد نوع أو درجة من التنظيم للمواد المذابة وذلك فى معظم الحيوانات متعددة الخلايا (الشكل 9-1).

أخيرا يجب تحرير البيئة الداخلية من المواد الضارة، الناتجة عن عملية الأيض. يتم ذلك فى الحيوانات المائية البسيطة عن طريق إنتشار المواد الضارة من خارج الخلايا والبيئة الداخلية إلى المياه المحيطة بالحيوان.

هذا ويتم ازالة المواد النيتروجينية الضارة، عند الحيوانات التى تمتلك جهازا دوريا، اثناء مرورها بعضو إخراج يكون فى الغالب الكلية. كما لا يقتصر دور الكلية، فى الحيوانات التى تعيش على اليابسة ، فقط على ازالة المواد العضوية الضارة بل يعمل كجهاز رئيسى للتنظيم الأسموزى، كما تساعد أعضاء

الجدول 9-1 الأيونات الغير عضوية الرئيسية

التأثير	التوزيع	الأيون
الضغط الاسموزي البيئي، نقل المواد عبر غشاء الخلية، التيار الداخلي لجهد الغشاء	السائل البيئي	Na^+
الضغط الاسموزي السيتوبلازمي يحدد جهد الغشاء عند الراحة	السيتوبلازم	K^+
التيار الخارج لإعادة الاستقطاب	تركيز منخفض داخل الخلية	Ca^{2+}
ينظم الاخراج الخلوي وانتفاخ العضلات، يعمل كرسول ثاني	داخل وخارج الخلية	HPO_4^{2-} HCO_3^-
ينظم تركيز أيون الهيدروجين	خارج الخلية	Cl^-
يعادل الأيونات الموجبة		

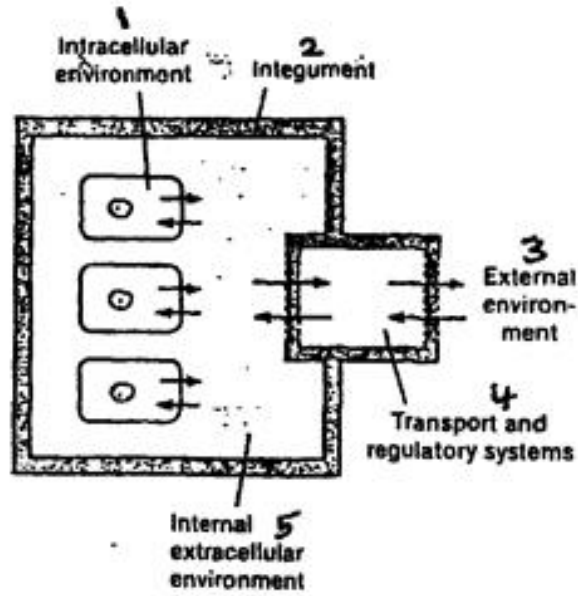
الجدول 9-2 تكوين السائل البيئي عند بعض الحيوانات

urea	Cl^-	Mg^{2+}	Ca^{2+}	K^+	Na^+	التركيز	النسبة	ماء البحر
	540	53	10	10	460	1000		
	537	52.4	10.0	10.1	445		SW	الطلائع
	43		2.9	4.0	76		ter	
	139	4.3	8.1	3.9	146		FW	الغشريات
	470	6.7	15.6	10.0	472		SW	
		25	17	12	60		Ter	المحشرات
	144	5.6	4.0	7.9	161		Ter	
376	258	1.1	3.2	4.3	269	1075	SW	الاسماك
132	180	2	3	8	200		FW	الغشورية
	160	1	3	4	180	337	SW	الاسماك
	107	3	6	2	142	293	FW	المتنمية
	70	1.6	2.3	3	92	210	FW	البرمائيات
	111	3.6	5.1	3.9	140	278	FW	الزواحف
	103		2.4	3.1	138	294	FW	الطيور
	104	2.0	5.0	4.0	142		Ter	الثدييات

• مقياس التركيز بواسطة / millimole

• SW = ماء البحر، FW = ماء عذب، ter = على اليابسة

أخرى، عند البرمائيات، الأسماك واللافقاريات المائية، على عملية التنظيم الأسموزي كالخياشيم الجلد وحتى الأمعاء.

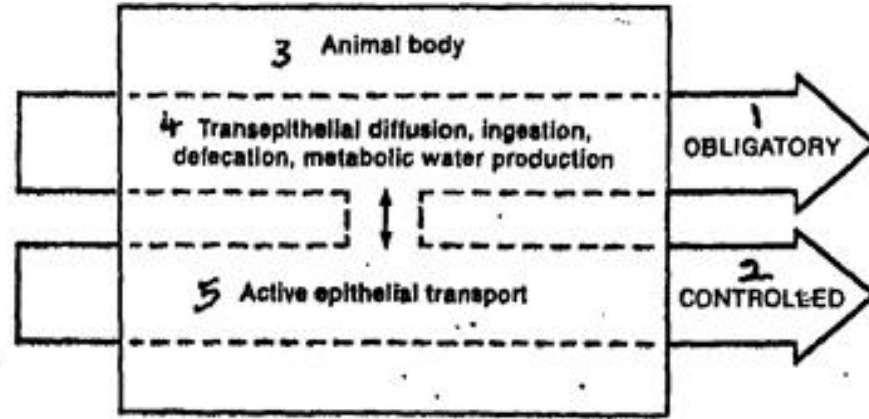


الشكل 1-9 تعمل نظم التحكم في الحفاظ على البيئة الداخلية للحيوان، أي السائل البيئي في وجه الاختلاف في البيئة الخارجية (1) البيئة داخل الخلية (2) الجلد، (3) البيئة الخارجية (4) نظم النقل والتحكم (5) البيئة الداخلية للحيوان السائل البيئي

هناك دائما اختلاف بين التركيز المثالي للأيونات داخل وخارج الخلية ، هذا ويستفاد من العديد من الآليات لتنظيم هذه الاختلافات بين، السائل داخل وخارج الخلية وبين السائل خارج الخلية والبيئة الخارجية التي يعيش فيها الحيوان. يسمى مجموع هذه الآليات بالتنظيم الأسموزي osmoregulation. بالرغم من حدوث بعض الاختلافات في التوازن الأسموزي من ساعة إلى أخرى إلا أن الحيوان، عموماً، يكون في حالة أسموزية ثابتة على المدى الطويل.

يمكن تقسيم التبادل الأسموزي بين الحيوان وبيئته إلى قسمين (الشكل

. (9-2)



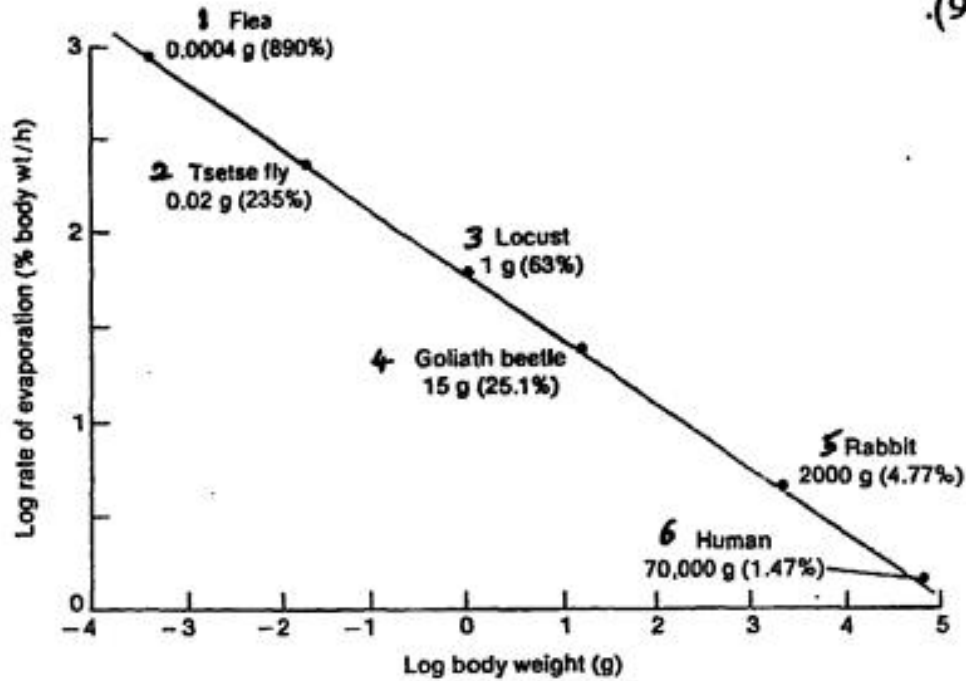
الشكل 2-9 يوجد نوعان من نظم التبادل الاسموزي بين الحيوان وبيئته
 (1) تبادل جبري (2) تبادل منظم (راجع النص) (3) جسم الحيوان
 (4) الانتشار عبر الطلائية ، تناول الطعام ، الاخراج ، ماء الايض (5) النقل النشط

(1) التبادل الجبري obligatory والذي يحدث نتيجة لعوامل فزيائية خارجية لا يستطيع الحيوان أن يتحكم فيها ، (2) تبادل منظم وهو ما يتم التحكم فيه فزيولوجيا وهو يساعد على الحفاظ على ثبات الوسط الداخلي. عادة يعوض التبادل المنظم ما يطرأ من خلل نتيجة للتبادل الجبري. لقد قام بنتلي Bently 1971 باستعراض العوامل المختلفة التي تساهم في التبادل الجبري وهي :

(1) ميل الانحدار بين السائل البيئي والبيئة المحيطة، كلما ازداد الفرق في تركيز احدى المواد بين البيئة المحيطة وسوائل الجسم كلما كان هناك ميل لانتشار المادة إلى الجهة الأقل تركيزاً.

(2) نسبة سطح الجسم إلى الحجم، يتراوح حجم الحيوان مع تكعيب ابعاده الخطية بينما يتراوح سطح الحيوان مع تربيع ابعاده. هذا يعني أن نسبة سطح الجسم إلى الحجم تكون أكبر لدى الحيوانات صغيرة الحجم. وهذا يعني أيضاً أن نسبة تبادل الماء عبر الجلد يكون أعلى بالنسبة للحيوانات الصغيرة.

لذلك ولنسبة تبادل معينة نجد أن الحيوانات صغيرة الحجم ستفقد أو ستأخذ الماء أسرع من الحيوانات كبيرة الحجم والتي لها نفس الشكل (الشكل 9-3).



الشكل 9-3 كمية الماء المفقود (كنسبة مئوية من الوزن الجسم في الساعة) في بيئة حارة كالصحراء (1) برغوث (2) نجاسة تستسي (3) جرادة (4) خنفساء (5) أرنب (6) انسان

(3) درجة نفاذية الجلد . يعمل الجلد كحاجز بين البيئة الداخلية والخارجية. تختلف درجة نفاذية الجلد للماء وغيره من المواد المذابة. نجد أن نسبة نفاذية الجلد للماء عالية بالنسبة للبرمائيات وهي تسمح بتبادل O_2 ، CO_2 ، الماء والأيونات، أيضا تكون ثلاثية الخياشيم لدى الأسماك عالية النفاذية للماء لكنها قد تستخدم أيضا في النقل النشط لامتنصاص الأملاح الضرورية من الماء، في حالة العيش داخل المياه العذبة أو لافرازه في حالة العيش داخل المياه المالحة.

هذا وللحيوانات التي تعيش على ظهر اليابسة جلد منخفض النفاذية للماء، لذلك فهي تفقد الماء بدرجة أقل عبر هذا الطريق. هذا وقد احتفظت الأنواع التي غزت الماء مثل الثدييات أو حشرات البرك بجلدها الذي لا ينفذ عبره الماء بسهولة. عموماً تقل درجة نفاذية الجلد للماء لدى الحيوانات التي تظهر درجة عالية من التنظيم الأسموزي. بينما ترتفع النفاذية في الحيوانات التي تظهر درجة

منخفضة من التنظيم الأسموزى.

(4) التغذية: يتم تناول الماء مع الغذاء. قد يحتوى الطعام على كمية مياه أكبر أو أملاح أكثر. يتناول طائر النورس اثناء تغذيته على اللافقاريات البحرية كميات كبيرة من الأملاح. لذلك لابد له من التخلص من الملح الزائد فى الجسم. بينما تتناول أسماك المياه العذبة وكذلك البرمائيات قدرا كبيرا من الماء لذلك لابد من التخلص من الماء الزائد.

(5) تنظيم درجة حرارة الجسم، نسبة إلى درجة حرارة التبخر العالية للماء فقد أصبح مثالياً لتخليص الجسم من الحرارة الزائدة وذلك عن طريق تبخره من الاسطح الرطبة. تخضع أهمية الماء فى تنظيم درجة حرارة الجسم إلى العديد من التسوية والتضارب بين التكيف الفزيولوجى لدرجة حرارة البيئة والضغط الأسموزية التى يواجهها الحيوان الذى يعيش على اليابسة خاصة فى الصحراء حيث يواجه الحيوان بدرجة حرارة جو مرتفعة يصاحبها يشح فى مصادر المياه يمكن فقدان الحرارة عن طريق تبخير الماء من أسطح التنفس مثل الرئتين، الممرات الهوائية واللسان وكذلك من سطح الجسم. يفقد الماء عن طريق التنفس حتى فى حالة الأيض الأساسى. سنعود مرة أخرى إلى عملية تنظيم درجة حرارة الجسم فى الفصل (11).

(6) عوامل أيضية، يتحتم على الحيوان التخلص من مخلفات الهضم والأيض التى لا يستطيع الجسم الاستفادة منها ينتشر CO_2 من أسطح التنفس إلى الخارج هذا ويتم إنتاج الماء ايضاً بكميات بسيطة (الجدول 3-9) لذلك فإن التخلص منه لا يشكل أية مشكلة. فى الحقيقة تستفيد بعض الثدييات الصغيرة التى تعيش فى الصحراء من هذا الماء ويسمى ماء الأيض *metabolic water* لكن يظل التخلص من المواد النيتروجينية السامة يشكل عبئاً أسموزياً على حيوانات اليابسة.

9-2 التنظيم الأسموزى بواسطة الحيوانات

تسمى الحيوانات التى تحافظ على أسموزية سوائل الجسم مختلفة عن البيئة المحيطة *osmoregulators* بينما تسمى الحيوانات التى تختلف فيها

أسموزية سوائل الجسم عن البيئة المحيطة osmocofermers وهما موضحين بالجدول (2-9). تعتبر معظم الفقاريات ماعدا الاسماك الغضروفية والـ hagfish، «منظمة صارمة» وهي تحافظ على تكوين سوائل الجسم في مدى أسموزي ضيق. عامة يكون الدم في الفقاريات ذا أسموزية منخفضة مقارنة بمياه البحر.

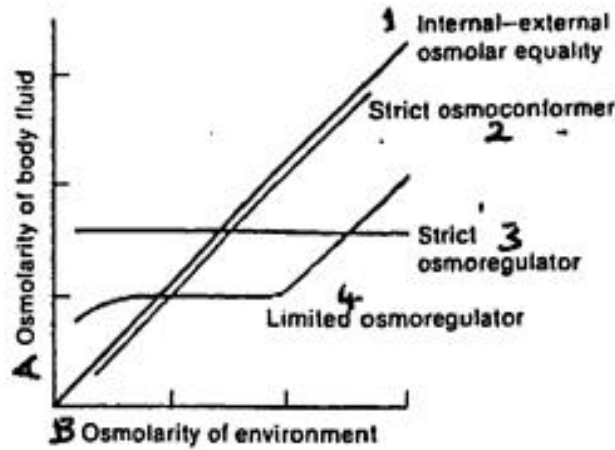
الجدول 3-9 العلاقة بين إنتاج ماء الأيض، تحول الطاقة واستهلاك الأكسجين عند أكسدة مواد الطعام المختلفة

المادة	الماء جرام/جرام من المادة	استهلاك O ₂ بالتر لكل جرام	الطاقة كيلو جول لكل جرام
الكربوهيدرات	0.56	0.83	17.58
الدهون	1.07	2.02	39.94
البروتينات	0.40	0.97	17.54

تقوم العديد من اللافقاريات التي تعيش على اليابسة بعملية التنظيم الأسموزي لسوائل الجسم. أما بالنسبة للفقاريات المائية فبعضها يدرج تحت «منظمة صارمة» مثلها مثل الفقاريات، بينما يقوم البعض بالتنظيم إلى درجة ماء، والبعض الآخر يتعايش مع البيئة المحيطة دون تنظيم لأسموزية سوائل الجسم. يوضح الشكل (4-9) اختلاف أسموزية سوائل الجسم مع الاختلاف في أسموزية البيئة المحيطة. يتضح الآن أن هناك طريقتان تستطيع بها الحيوانات التلائم مع الاختلاف الكبير في أسموزية البيئة المحيطة.

أولا : قد يختار الحيوان فزيولوجيا عدم تنظيم الأسموزية وفي هذه الحالة تظهر الخلايا درجة عالية من التحمل الأسموزي osmotic tolerance .

ثانيا : قد يقوم الحيوان بتنظيم أسموزية سوائل الجسم وبذلك تحافظ على درجة عالية من الثبات الأسموزي للبيئة الداخلية في وجه الاختلافات الكبيرة في البيئة المحيطة.



الشكل 9-4 العلاقة (A) بين اسموزية سوائل الجسم B وأسموزية البيئة المحيطة

لثلاثة رتب من الحيوانات المائية

- (1) تتساوى اسموزية سوائل الجسم مع اسموزية البيئة المحيط (2) تتبع اسموزية سوائل الجسم، اسموزية البيئة. (3) تنظيم الاسموزية في حدود ضيقة (4) تنظيم الاسموزية إلى درجة معينة

في بعض الفقاريات البحرية يقوم الحيوان بالاحتفاظ بجزئى عالى الاسموزية مثل اليوريا والذي يقوم برفع أسموزية سوائل الجسم فيجعلها مقاربة للبيئة المحيطة كما يحدث في الأسماك الغضروفية.

9-3 الطبقة الطلائية كنسيج منظم للأسموزية :

تعزى المقدرة على التنظيم الأسموزى في الحيوانات متعددة الخلايا إلى كفاءة أحد الأنسجة حيث توجد به خلايا عالية التخصص . هذا النسيج هو الطلائية الناقلة transport epithelium الموجودة على الخياشيم ، الجلد، الكلى، والقناة الهضمية. تختلف الخلايا الطلائية عن جميع الخلايا الأخرى لاحتوائها على قطبين تشريحيًا ووظيفيًا بحيث يواجه الجانب العلوى تجويف متصل بالبيئة الخارجية، بينما يحتوى الجانب القاعدى على طيات عميقة مهمتها نقل الماء اسموزيا وهى تواجه السائل البينى الذى يحيط بجميع خلايا الجسم الأخرى.

يعتمد تركيز المواد فى هذا السائل على الوظيفة التنظيمية الأسموزية التى تقوم بها الخلايا الجلدية.

94 أعضاء التنظيم الأسموزى عند الفقاريات :

توجد بالاضافة للكلية، وهى أكثر أعضاء الأخراج والتنظيم الأسموزى تعقيدا، العديد من الأعضاء لدى الفقاريات وهى لا تقل أهمية عن الكلية فى الحفاظ على ثبات أسموزية الوسط الداخلى. هذه الأعضاء مثل الخياشيم (عند الأسماك) أو غدد الملح (عند الزواحف والطيور).

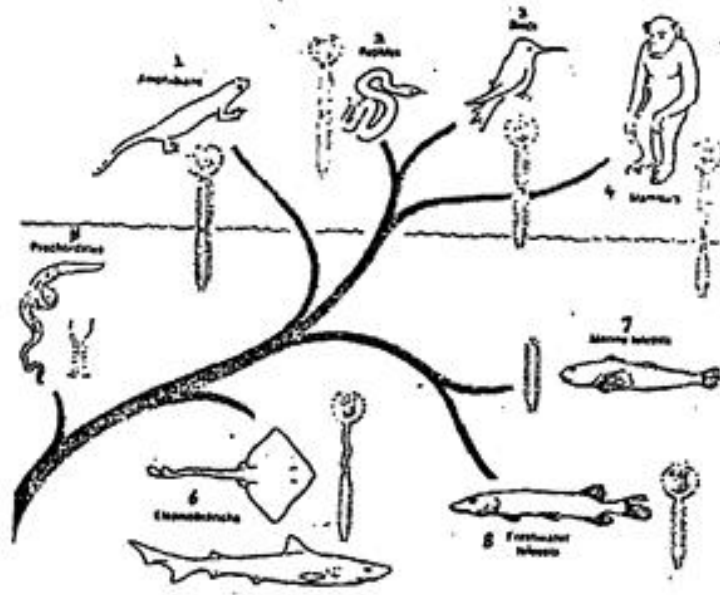
(1) الكلية :

تختلف الكلية فى الأنواع المختلفة للفقاريات. لكن تصبح الصورة واضحة إذا رجعنا أولا إلى تشريح ووظيفة الكلية عند الثدييات (راجع كتاب علم وظائف الأعضاء العام، 1999). تؤدى الكلية عند الثدييات بعض الوظائف التى تقوم بها فى الفقاريات الدنيا. أعضاء أخرى مثل الجلد والكيس البولى فى البرمائيات، الخياشيم عند الأسماك أو غدد الملح عند الزواحف والطيور. كذلك حظيت فزيولوجيا الكلية عند الثدييات باكبر قدر من الدراسة.

تطور النغرون عند الفقاريات :

يمكن تتبع تطور النغرون وهو الوحدة الوظيفية للكلية (الشكل 9-5) يوجد نوع بدائى سابق عند الحبليات الأولية protochordates حيث يفتح الطرف القريب للنغرون فى التجويف البطنى coelom . يوجد أكثر الأنواع بدائية للنغرون (عند الفقاريات فى بعض الأسماك العظمية البحرية التى ينعدم فيها وجود كل من الكيبب ومحفظة بومان. يتكون البول فى هذه الحالة عن طريق الإفراز ثم إعادة الامتصاص ولا توجد آلية للترشيح. ويوجد عكس هذه الحالة فى ال hagfishes حيث يوجد الكيبب لكن لا وجود للأنايبب الدقيقة. هذا وتنفى محفظة

بومان مباشرة داخل التجويف البطني . تظهر هذه الكلى درجة طفيفة من التنظيم الأسموزي ووظيفتها الرئيسية هي منع تراكم مخلفات الأيض السامة. لذلك يشبه السائل اليني في هذه الحيوانات ماء البحر (الجنول 2-9) في تكوينه من الأيونات وتكون البلازما في أسموزية مشابهة مع ماء البحر.



الشكل 5-9 تتبع تطور النغرون في الحيوانات الفقارية
(1) البرمائيات (2) الزواحف (3) الطيور (4) الثدييات
(5) الحبلية الأولية (6) الاسماك المياه العذبة العظمية

كقانون عام فإن حجم الكبيب عند الأسماك العظمية التي تعيش داخل المياه العذبة يكون أكبر عن حجم الكبيب عند نظيرتها التي تعيش داخل البحار. ينطبق هذا أيضا على باقي الفقاريات العليا.

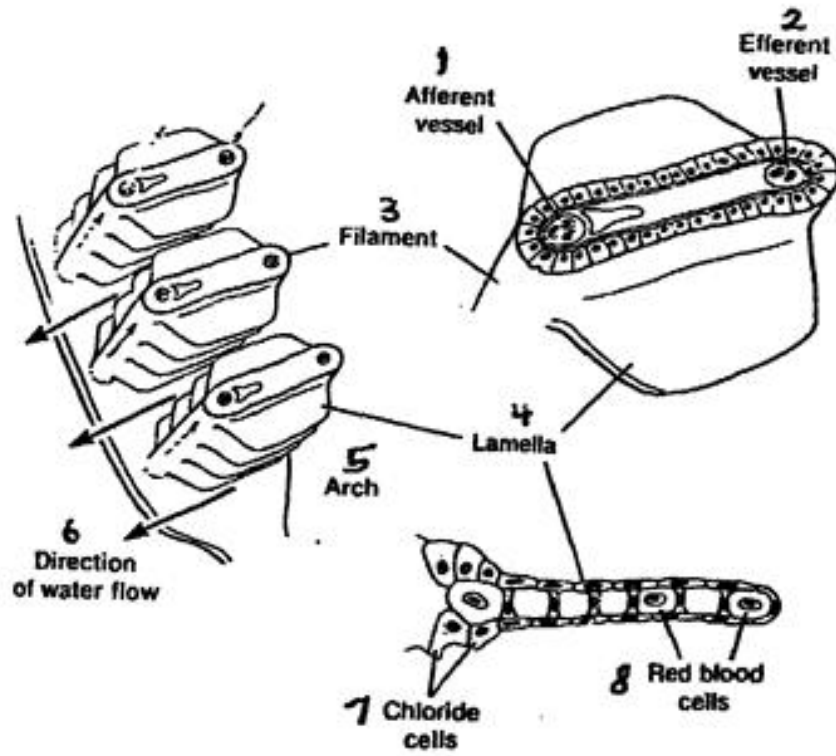
هذا ولا تستطيع الفقاريات الدنيا، حتى رتبة الزواحف، انتاج بولا عالى الملوحة (أى أعلى اسموزية) من البلازما فانتاج البول العالى الملوحة hypertonic مرتبط بالكفاءة العالية لآلية التيار المضاد. حيث تصير اسموزية البول أعلى بكثير من أسموزية البلازما وتقتصر هذه الآلية على الثدييات والطيور. جدير بالذكر أن آلية التيار المضاد توجد أيضا فى الغضروفيات ولكن يختلف النفرون عن نظيره عند الثدييات. فبينما يقوم النفرون فى الثدييات بأخراج اليوريا والاحتفاظ بالماء لينتج بولا عالى الملوحة hyper يقوم النفرون عند الغضروفيات بالاحتفاظ باليوريا ولا ينتج بولا عالى الملوحة لذلك تبقى وظيفة آلية التيار المضاد عند الغضروفيات غير واضحة.

(2) الخياشيم عند الأسماك :

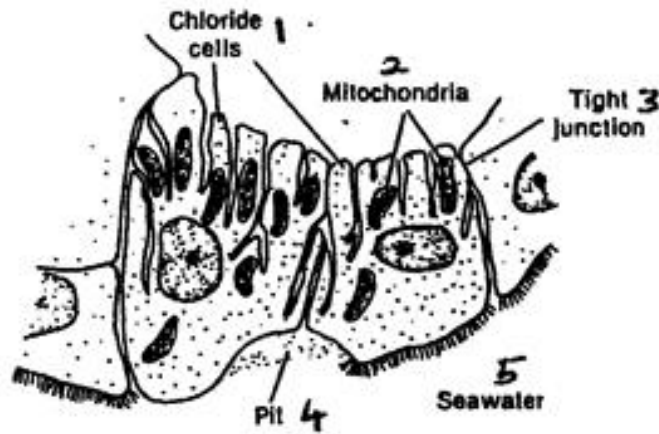
تكون الخياشيم فى العديد من الفقاريات واللافقاريات كذلك نشطة ، ليس فقط فى تبادل غازات التنفس لكن أيضا فى العديد من الوظائف المتنوعة مثل النقل النشط للأيونات، اخراج المواد النيتروجينية الضارة والحفاظ على التوازن الحمضى- قلوئى.

هذا وتلعب الخياشيم دوراً هاماً، فى الأسماك العظمية ، فى التحمل الأسموزى. يوضح الشكل (9-6) التشريح الوظيفى للخياشيم. تحتوى الطلائية بالاضافة للخلايا المسطحة التى تحتوى على عدد قليل من الميتوكوندريا، ووظيفتها هى تبادل الغازات، على نوع آخر من الخلايا العمودية له قاعدة عريضة ويعرف بخلايا الكلوريد chloride-cells التى تحتوى على العديد من الميتوكوندريا (الشكل 9-7)، وعلى انزيمات لها دور فى نقل الأملاح نقلا نشطا. أيضا يوجد بها انزيم glutamic dehydrogenases وغيره من أنزيمات أيض النيتروجين كذلك يوجد انزيم carbonic anhydrase وله دور فى التوازن

الحمضى-قلوى. كذلك تقوم خلايا الكلوريد بنقل الأيونات التالية H^+ , Na^+ , K^+ في الأسماك التي تهاجر بين المياه العذبة والمياه المالحة. HCO_3^- و NH_4^+ . ينعكس الاتجاه الذي يتم إليه نقل الملح تماشيا مع البيئة، فينقل إلى الخارج في البيئة المالحة وإلى لداخل في المياه العذبة. وهو تكيف يحدث تدريجيا ويمكن توضيحه تجريبيا في المعمل. حينما نقلل ملوحة المياه تحدث تغيرات في خلايا الكلوريد منها اختفاء ال pits .



الشكل 6-9 الخياشيم عند الاسماك العظمية، عضو للتنظيم الاسموزى
 (1) وعاء وارد (2) وعاء صادر (3) خيط (4) صفيحة
 (5) قوس (6) اتجاه الماء (7) خلايا كلوريد (8) خلايا الدم الحمراء



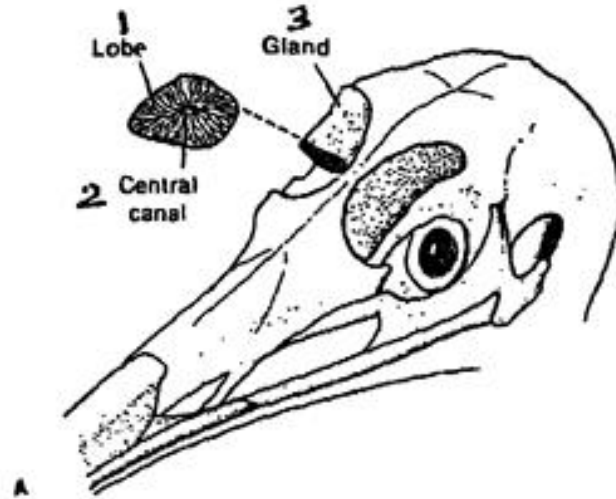
الشكل 7-9 خلايا الكلوريد وتحيط بها خلايا طلائية التنفس
(1) خلايا الكلوريد (2) ميتوكوندريا (3) نقاط وصل محكم (4) حفرة (5) ماء البحر

وعند التعرض إلى درجة ملوحة مرتفعة تظهر التغيرات التالية ، (1) ظهور الـ pits ، (2) ازدياد عدد خلايا الكلوريد، (3) ازدياد نشاط الانزيم $Na+K+ATPase$ وكذلك ازدياد نشاط الانزيم carbonic anhydrase و (4) ازدياد المساحة البينية للخلية بازدياد عدد الثنيات . يتم تحفيز هذه التغيرات عن طريق الهرمونات ومن بينها cortisol الذي يصاحب الانتقال للمياه المالحة و prolactin الذي يفرز كاستجابة للانتقال للمياه العذبة . هذا ويبدأ اسماك السلمون في افراز الملح للخارج بعد يوم واحد من نقله إلى الماء المالح.

(3) غدد الملح عند الزواحف والطيور؛

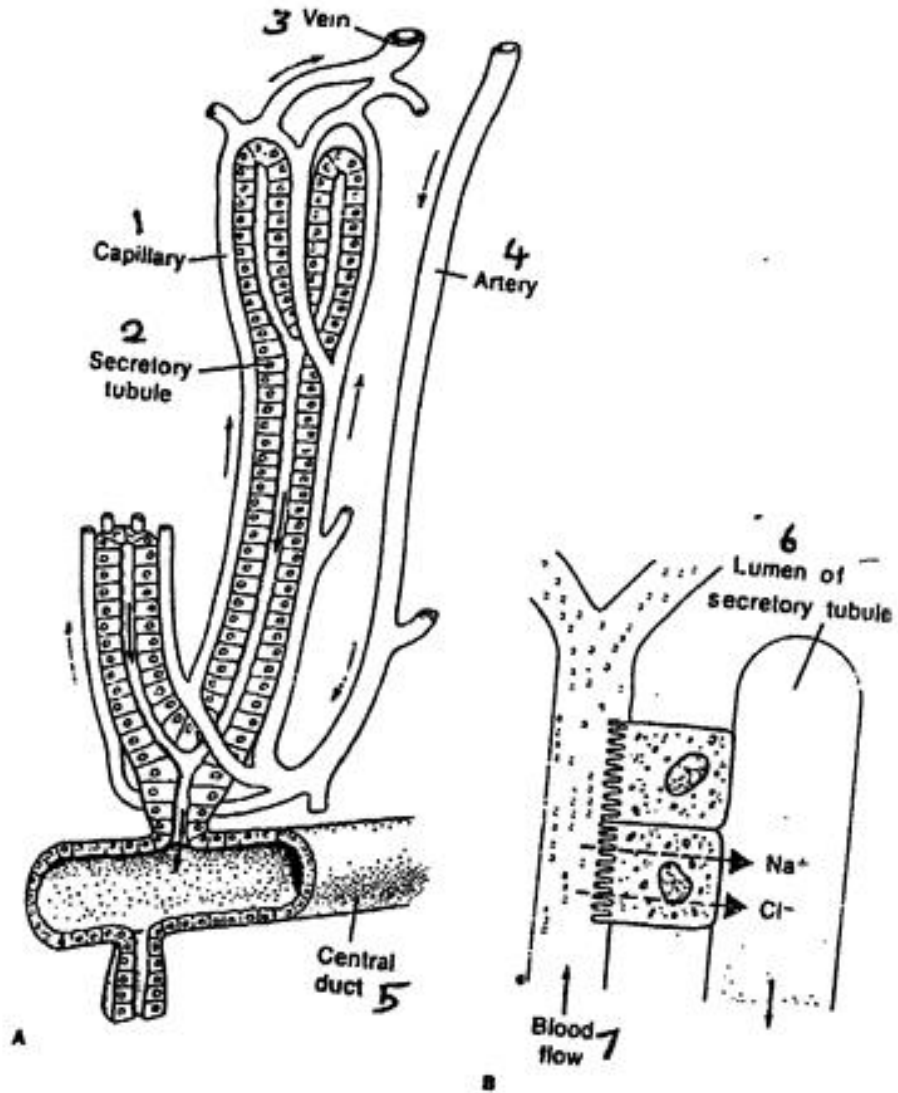
تم اكتشاف غدد الملح salt glands وتفرز محلولاً مركزاً من $NaCl$ بواسطة Knut Schmidt-Nielsen أثناء دراسته لطيور البحر التي تعيش على الماء المالح. وهي موجودة في كل طيور البحر، في الاغوانة iguana البحرية ، ثعابين البحر، سلاحف البحر وفي العديد من الزواحف التي تعيش على اليابسة وكذلك في النعام. للتماسيح غدد شبيهة، عند اللسان، تفرز الملح.

توجد غدة الملح عند الطيور في تجويف ضحل على الجمجمة فوق العينين
(الشكل 98).



الشكل 8-9 غدة الملح عند الطيور تقع فوق مجرى معين
وتفرغ محتوياتها الإفرازية عبر قنوات في مجرى الأنف
(1) معى (2) قناة مركزية (3) غدة الملح

وهي تتكون من العديد من الفصوص ، حوالى 1mm فى القطر، تفرز
الفصوص محتواها عبر انابيب افرازية دقيقة تؤدي إلى قناة مركزية (الشكل
99) . تجرى القناة المركزية عبر المنقار لتفريغ افرازها عند فتحتى الأنف. هذا
وتكون الخلايا الطلائية لغدة الملح مرتبطة بروابط وصل محكم تمنع تسرب المياه
من ناحية إلى أخرى عبر الطلائية ولا تشمل عملية تكوين السائل داخل غدد
الملح على آلية ترشيح كما هو الحال بالنسبة للنفرون وهناك دلائل تشير إلى أن
افراز الملح يتم كنتيجة للنقل النشط، هذا وتوجد آلية تيار مضاد لتركيز الملح
(الشكل 99).



الشكل 9-9 التشريح الوظيفي لغدة الملح عند الطيور يحتوى الغص على آلاف من الأنابيب المتفرعة

من قناة الملح وهي تعمل وفق آلية التيار المضاد لتركيز الملح

(1) شعيرات (2) أنابيب افرازية (3) وريد (4) شريان

(5) قناة مركزية (6) تجويف الأنبوب (7) مسار الدم

يتم التحكم في افراز الغدة للملح بواسطة الجهاز السمبثاوى وكذلك عن

طريق هرمونات من خلايا عصب افرازية، توجد داخل تحت المهاد وتشبه هذه

الهرمونات ADH ويتم افرازها كاستجابة لارتفاع اسموزية البلازما فتفرز الغدد سائلا أكثر تركيزا.

9-5 أعضاء التنظيم الأسموزي عند اللافقاريات

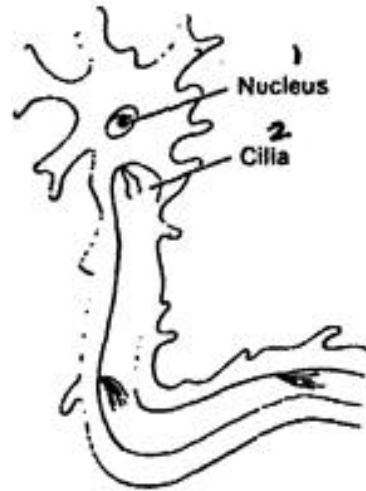
تظهر اللافقاريات درجة أكبر من التنوع وقد طورت مختلف أعضاء التنظيم الأسموزي (الشكل 9-10) عموما توّظف هذه الأعضاء الآليات المختلفة التي سبق ذكرها من الترشيح، الامتصاص والافراز لتنتج بولا يختلف في تكوينه واسموزيته عن سوائل الجسم.

تعتبر الحشرات والعناكب اللافقاريات الوحيدة التي تنتج بولا مركزا. يعتقد أنه يتم امتصاص الماء نشطاً من البول والفضلات في المعى الخلفي لبعض الحشرات ولا توجد مثل هذه الآلية عند الفقاريات التي تعتمد على انسياب الماء أسموزيا.

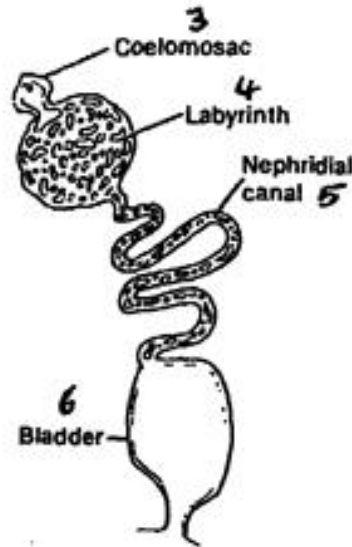
(1) أعضاء الترشيح وإعادة الامتصاص

توجد آلية الترشيح، كما في محفظة يومان عند الفقاريات، في كل من الحلزونات والقشريات. يتم في العديد من الحلزونات الترشيح عبر جدار القلب إلى داخل التجويف التاموري pericardial. وينقل السائل الرشح إلى «الكلية» بواسطة قناة خاصة حيث يعاد امتصاص الجلوكوز، الأحماض الأمينية والأيونات الضرورية داخل الكلية. العضو الأساسي للتنظيم الأسموزي بالنسبة للإربيان / جراد البحر crayfish هو الغدة القرنية. antennal gl. (الشكل 9-10).

حيث يتم الترشيح داخل تجويف coelomosac وهو شبيه بالكبيب عند الفقاريات، بينما يتم افراز بعض المواد وإعادة امتصاص البعض الآخر حسب متطلبات الحيوان الفسيولوجية فيخرج البول مختلفا عن السائل الذي تم ترشيحه مبدئيا.



A Protonephridium (turbellarian)



B Crayfish antennal "gland"

الشكل 9-10 نغرون بدائي النيدان المطلحة

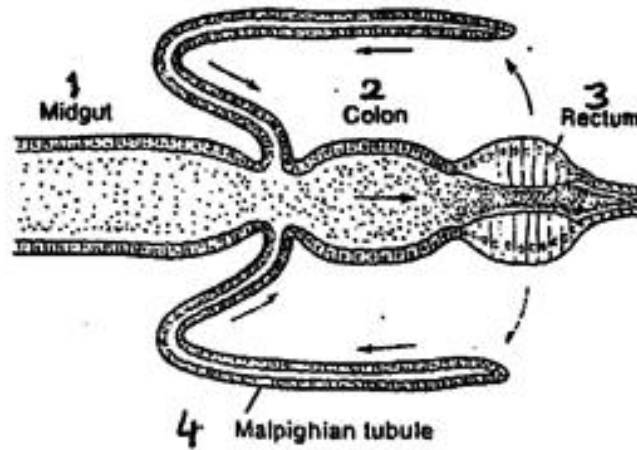
B غدة «قرن الاستشعار» cray fish يمثلان عضوي اخراج عند الحيوانات اللافقارية
(1) نواة (2) هدايب (3) كيس تجويفي (4) التيه (5) قناة النغرون (6) كيس

إن هذه الآلية ، ترشيح كل المواد ذات الوزن الجزئي الصغير الموجودة في البلازما ثم إعادة امتصاص المواد المرغوب فيها مثل الجلوكوز، تسمح بتفادي الحاجة لوجود آلية للنقل النشط للمواد السامة الناتجة عن الأيض أو التي

يتعرض لها الحيوان في بيئته. عيب هذه الآلية يكمن في تكلفتها العالية من الطاقة اللازمة لاعادة امتصاص المواد المذابة المرغوب فيها.

(2) أعضاء الافراز الخاصة بالتنظيم الأسموزي

تمثل قنوات مالبيجان الدقيقة، والمعى الخلفى، عند الحشرات، الأعضاء الرئيسية التى تقوم بعملية الإخراج والتنظيم الأسموزي. (الشكل 9-11). يتكون هذا الجهاز من أنابيب طويلة رفيعة تفتح فى القناة الهضمية عند نقطة الاتصال بين المعى الأوسط والمعى الخلفى . هذا وتقع الأطراف المغلقة للأنابيب داخل تجويف الجسم.



الشكل 9-11 جهاز الإخراج عند الحشرات

(1) المعى الأوسط (2) القولون (3) المستقيم (4) أنبوب مالبيجان

يمر السائل الذى يتم افرازه داخل الأنابيب إلى المعى الخلفى حيث يتم ازالة الماء ويخرج كبول مركز من خلال فتحة الشرج. مع نشوء جهاز الشعب الهوائية التنفسية عند الحشرات (راجع الفصل 10) تضاعلت الحاجة إلى وجود جهاز نوري قوى. نتيجة لذلك لا تستقبل أنابيب مالبيجان ضغطا عاليا للدم كما يحدث بالنسبة للنفرون، بدلا عن ذلك يحيط بها الدم الذى لا يختلف ضغطه عن ضغط السائل داخل الأنبوب.

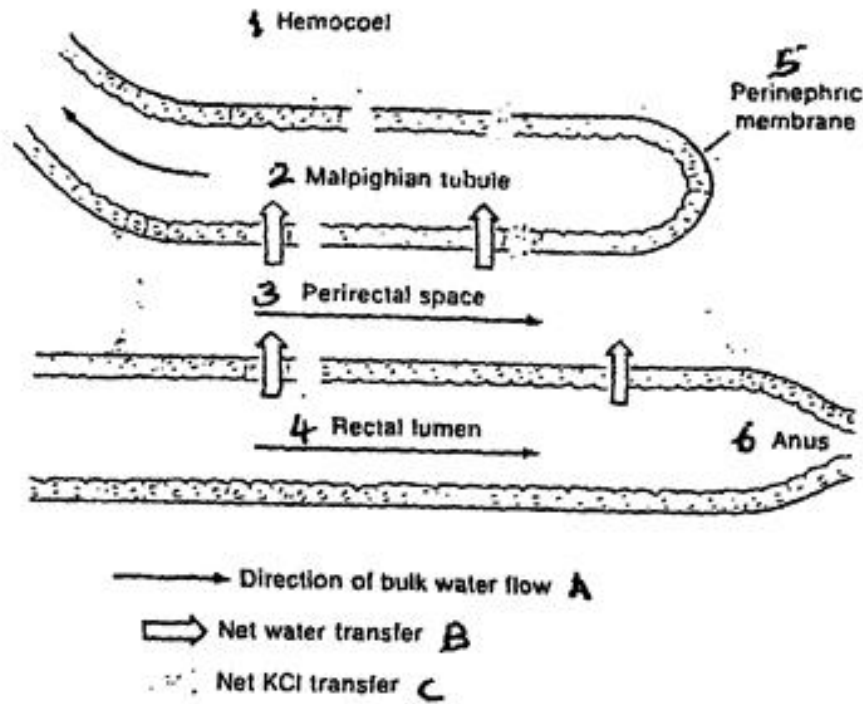
لذلك لا تحدث آلية الترشيح عند الحشرات بل يتم تكوين البول عن طريق الافراز وربما اعادة امتصاص بعض المكونات وهي بذلك شبه بتكوين البول بواسطة الكلية التي لا يوجد بها كبيب للأسماك العظمية التي تعيش داخل البحار. يحمل الجانب التجويفي لطلائية الأنايبب خملات نقيقة وميتوكوندريا (الشكل 9-12).



الشكل 9-12 خلية الفرازية من جدار الأنبوب المالبجيان عند الصرصار (1) ناحية البول (2) ناحية الدم وهي سمات طلائية افرازية عالية النشاط. يتم افراز K^+ , Na^+ ومخلفات أيض النيتروجين ، مثل حمض اليوريك allantion ، داخل الانايبب.

أن المحرك الأساسي للآلية هو نقل K^+ نقلا نشطا بينما تتبع معظم المواد الأخرى سلبيا. أيضا يتم نقل حمض اليوريك وغيره من مخلفات أيض النيتروجين نقلا نشطا. يتم تحديد مكونات البول في المعى الخلفي حيث يعاد امتصاص الماء وبعض الأيونات للحفاظ على ثبات تركيز الدم.

هذا وينتقل الماء والأيونات التي تتم ازالتها من البول بواسطة المعى الخلفي إلى تجويف الانايبب بذلك يعاد تداول هذه المواد في آلية شبيهة بالتيار المضاد (الشكل 9-13).



الشكل 9-13 جهاز امتصاص الماء على جدار المستقيم للخنفساء tenebrion يعاد امتصاص معظم الماء و KCl من المستقيم إلى أنابيب مالبيجيان
 A اتجاه نقل الماء B صافي الماء المنقول C صافي KCl
 (1) تجويف الجسم (2) انبوب مالبيجيان (3) مساحة خارج المستقيم
 (4) تجويف المستقيم (5) غشاء محيط (6) فتحة الشرج

9-6 التنظيم الاسموزي داخل الماء:

تختلف ملوحة الماء بين البيئات المائية المختلفة وهي تتراوح ببضع ميلي أوزمولات في اللتر الواحد في حالة مياه البحيرات العذبة إلى 1000m osm/l في حالة مياه البحار وربما أكثر في حالة البحار المقفولة. عموماً تختلف سوانل الجسم عن النهايات القصوى لاسموزية البيئة المحيطة يطلق على بعض الحيوانات المائية لفظ euryhaline وهي تستطيع تحمل مجال واسع من الملوحة، بينما يطلق على البعض الآخر stenohaline وهي تعيش ضمن مجال اسموزي ضيق.

سنتناول فيما يلي الطريقة التي تستطيع بواسطتها الحيوانات المائية التكيف مع المشاكل الأسموزية .

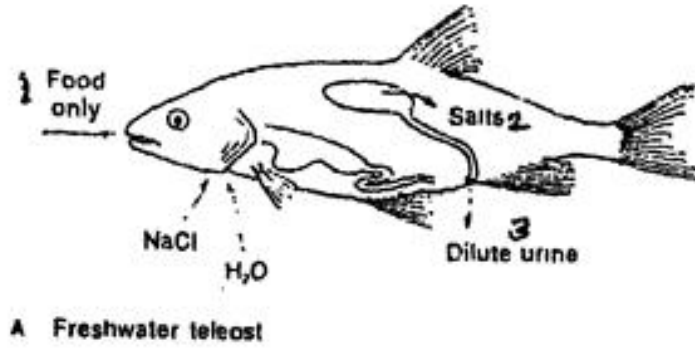
(1) حيوانات المياه العذبة

لسوائل جسم حيوانات المياه العذبة ، بما فيها اللافقاريات، الأسماك ، البرمائيات، الزواحف والثدييات، عموماً أسموزية أعلى من الماء المحيط (الجدول 2-9)، حيث تتراوح بين 200 إلى 300mosm/l بينما تصل أسموزية الماء 50mosm/l . نسبة لدرجة الأسموزية العالية hyperosmotic ، لحيوانات المياه العذبة، فهي مواجهة بنوعين من المشاكل فيما يخص التنظيم الأسموزي ، (1) معرضه للانتفاخ نتيجة لتحرك الماء إلى داخل الجسم مع انحدار ميل التركيز و (2) لأن البيئة المحيطة تحتوي على كمية منخفضة من الملح فهي مواجهة بفقدان الملح من الجسم إلى البيئة المحيطة باستمرار. لذلك على حيوانات المياه العذبة أن تمنع صافي دخول الماء للجسم وصافي نقصان الملح يتم ذلك بطرق عديدة :

- (1) إنتاج بولا مخففاً (2) إعادة امتصاص الأملاح الضرورية من البول.
- (3) النقل النشط للأملاح من البيئة المحيطة ، عبر بِلَائِيَةِ الأمعاء، الخياشيم أو الجلد، إلى داخل الجسم.

هذا ونجد أن الخياشيم عند الأسماك، وكثير من الفقاريات المائية ، هي عضو التنظيم الأسموزي الرئيسي في الجسم وتقوم الكلى في كفاءتها لأداء هذه المهمة. باستطاعة أسماك المياه العذبة امتصاص Na و Cl بواسطة الخياشيم (الشكل 14-9) من مياه تحتوي على 1mM/l من NaCl حينما يفوق تركيز NaCl في البلازما 100mM/l . أيضاً لحيوانات المياه العذبة، الأسماك الزواحف، الطيور والثدييات، جلد ذو نفاذية منخفضة جداً للماء والأملاح.

هذا ولا تقوم الحيوانات التي تعيش داخل المياه العذبة ، عموماً بشرب المياه (بخلاف الزواحف والطيور والثدييات) بذلك نقل الحاجة إلى اخراج الماء الزائد.



الشكل 9-14 تبادل الماء والملح عند أسماك المياه العذبة
 (1) تتناول الطعام فقط (2) يتم امتصاص الأملاح (3) تخرج بولاً مخففاً

(2) حيوانات المياه المالحة :

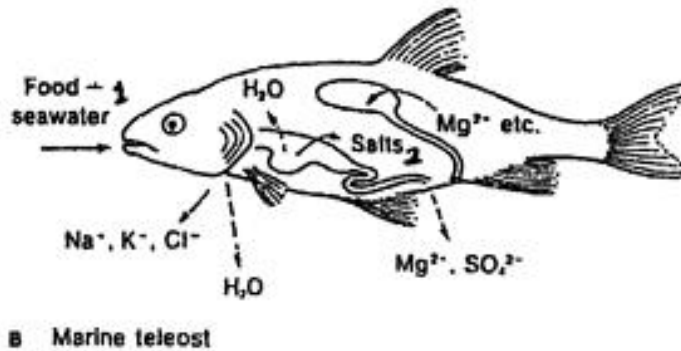
عموماً تكون لسوائل الجسم عند اللافقاريات البحرية وكذلك الزقي (حيوان مائي) ascidians أو الحبيليات البدائية، أسموزية شبيهة بماء البحر. كما أن الأملاح المعدنية في سوائل الجسم شبيهة أيضاً بماء البحر في تكوينها (الجدول 9-2) لذلك لا تحتاج هذه الحيوانات للتنظيم الأسموزي. حالة نادرة بين الفقاريات الـ isoosmotic التي لها أسموزية مشابهة لماء البحر hagfish.

لكنها تختلف عن اللافقاريات بأنها تقوم بتنظيم تركيز الأيونات المختلفة . حيث يكون Ca^{2+} ، Mg^{2+} ، SO_4^{2-} أقل و Na^+ ، Cl^- أعلى تركيزاً من ماء البحر. تنوع هنا إلى أن تنظيم تركيز أيوني Ca^{2+} ، Mg^{2+} داخل سوائل الجسم هام جداً للوظيفة العصب - عضلية لدى الفقاريات.

كما نجحت الأسماك الغضروفية في التعايش مع ماء البحر إلا أن منشأة هو الاحتفاظ باليوريا بينما يتم إخراج الملح الزائد بواسطة الكلية وكذلك بواسطة غدد المستقيم rectal glands وهي موجودة عند مؤخرة القناة الهضمية.

سوائل الجسم عند الأسماك العظمية البحرية تكون أقل ملوحة من ماء البحر لذلك فهي تفقد الماء. لتعويض ذلك تقوم بشرب ماء البحر (الشكل 9-15).

يتم افراز الملح الزائد ، المأخوذ مع الماء، بواسطة طلائية الخياشيم وتشمل الأيونات K^+ , Na^+ , Cl^- وتقوم الكلية بافراز Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} ويتم امتصاصها إلى درجة أقل بواسطة طلائية الأمعاء، هذا ويكون البول شبيه مع البلازما لكنه غنى بالأيونات التي تفرزها الكلية . أيضا تفرز الطيور والزواحف البحرية بولا أقل ملوحة من ماء البحر لكن تقوم بافراز الملح الزائد بواسطة غدد الملح التي ذكرناها سابقا



الشكل 9-15 تبادل الماء والملح عند أسماك البحار (1) تناول الطعام وماء البحر (2) يتم امتصاص الاملاح لكن تقوم باخراج الاملاح مع الفضلات وبعبارة الخياشيم

لا تمتلك ثدييات البحر وهي الفقمة seals واسب البحر seals وال cetaceans وهي الحيتان والميلة البحر prboises اعضاء لاافراز الملح الزائد كغدد الملح عند الطيور والزواحف أو الخياشيم عند الأسماك، لكنها تمتلك، كباقي الثدييات كلية ذات درجة عالية من الكفاءة تقوم بافراز بولا عالي الملوحة hypertonic . بالرغم من ذلك لا تقوم ثدييات البحر بشرب الماء المالح لكنها تبتلع القدر الموجود داخل الطعام. مصدر آخر للماء بالنسبة لثدييات انبعر، كما في بعض ثدييات الصحراء هو الماء الأبيض (الجدول 9-3).

أما الإنسان وباقي الثدييات فهي غير مهيأة لشرب ماء البحر. تستطيع الكلية عند الإنسان التخلص من 6 g من Na^+ من الدم في كل لتر من البول. يحتوى ماء البحر على 12g/l من $NaCl$ لذلك يعرض الإنسان جسمه للجفاف إذا شرب ماء البحر.

9-7 التنظيم الأسموزي على اليابسة

ما لم يكن الجو رطبا فإن الحيوانات التي لها طلائية جلدية منفذة للماء تكون عرضة للجفاف. تقل هذه الظاهرة إذا كانت الطلائية غير منفذة للماء. ولكن يصبح ذلك محدود إلى درجة ما حين يراد من السطح أن يقوم بتبادل غازات التنفس O_2 , CO_2 . لذلك نجد الحيوانات التي تتنفس الهواء عرضة للجفاف عبر طلائية التنفس ولقد تطورت العديد من الطرق لمجابهة هذه الظاهرة.

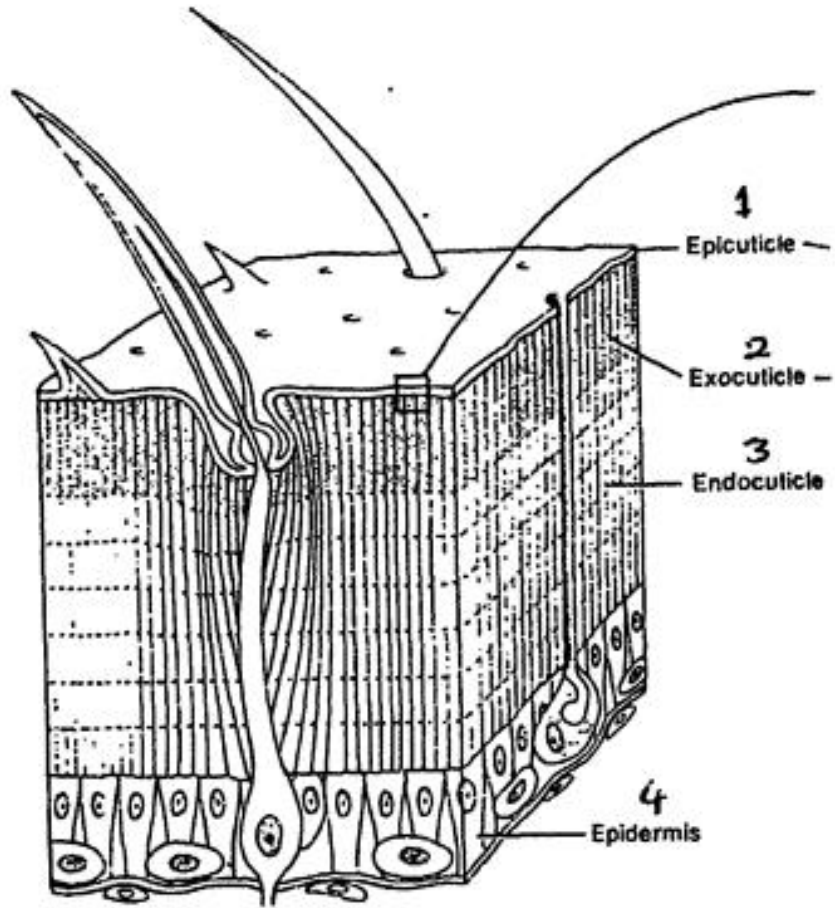
• تحريك الماء عبر الجلد

تكون طبقة الجلد في معظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة غير منفذة للماء، ويتم فقدان القليل من الماء عبر الجلد. مثلا نجد لدى الحشرات طبقة شمعية cuticle. تمنع تبخر الماء (الجدول 9-4) ، الشكل (9-16).

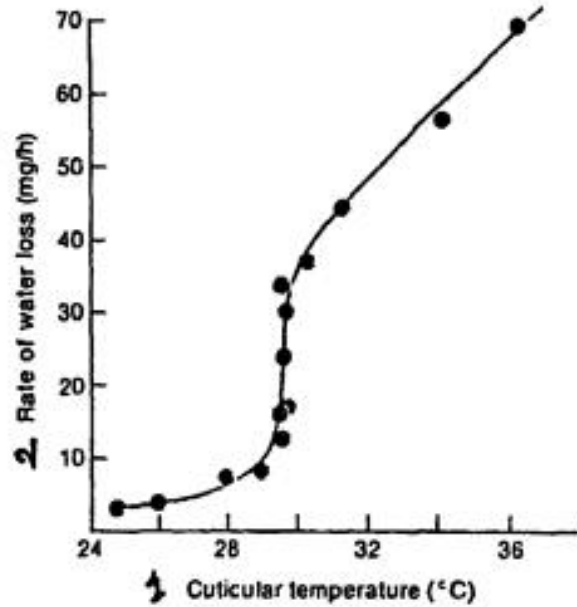
يتم توضيح أهمية الطبقة الشمعية لحماية الحيوان من الجفاف عن طريق قياس معدل فقدان الماء عند درجات الحرارة المختلفة (الشكل 9-17) حيث نلاحظ ارتفاع مفاجئ في معدل فقدان الماء يزامن درجة انصهار الشمع.

تتراوح نفاذية الجلد للماء عند الفقاريات بدرجة كبيرة (الجدول 9-4). للزواحف ، بعض برمانيات الصحراء، الطيور والعديد من الثدييات جلدا غير منفذ للماء نسبيا. لكن تواجه البرمانيات والثدييات التي تثبت الحرارة عن طريق تبخر الماء بامكانية اصابتها بالجفاف عند درجات الرطوبة الأقل.

تبقى البرمانيات بالقرب من الماء. أما بالنسبة للضفادع التي تخاطر بالابتعاد عن الماء أو تلك التي تمضي فترة سكون أثناء موسم الجفاف، فلها كيس بول كبير نسبيا تقوم بتخزين الماء فيه لمقابلة احتياجها منه. هذا وتحتوى الطبقة الخارجية الضفدع قنوات صغيرة تقوم بسحب الماء بواسطة عن طريق الخاصية الشعرية لترطيب الجلد فتحفظ بذلك الماء الخارجى من التبخر.



الشكل 16-9 الشكل العام لجلد المشرات تسمى الطبقة الشمعية الخارجية العشرة من الجفاف
 (1) الجلد السطحي (2) الجلد الخارجي (3) الجلد الداخلي (4) الطلائية



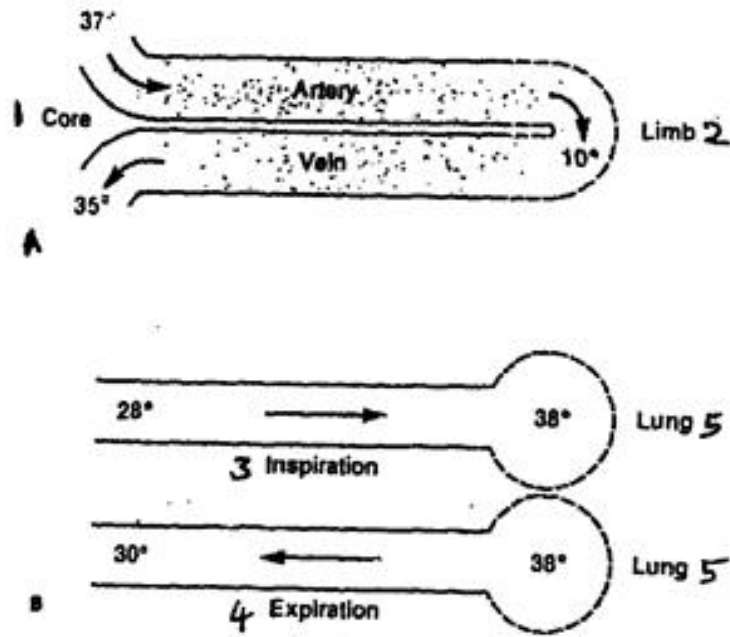
الشكل 17-9 تأثير (1) درجة حرارة الجلد على (2) معدل فقدان الماء من الصرصار
 عند درجة 30°C تعثت لفترة في معدل فقدان الماء وهي تعادل درجة نوبان الشمع

الجدول 9-4 فقدان الماء عن طريق التبخر لبعض الحيوانات
عند ظروف مناخية صحراوية

الظروف		فقدان الماء mg/cm ² / h	النوع
درجة الرطوبة	درجة الحرارة		
0%	30°C	0.2	المفصليات
100%	25°C	4.90	البرمائيات
جاف	30°C	0.22	الزواحف
	30°C	1.48	الطيور
	22°C	3.24	الثدييات

• فقدان الماء أثناء تنفس الهواء

كما ذكرنا أعلاه فإن أسطح التنفس، وكننتيجة لجوهر وظيفتها تمثل معبرا رئيسيا يتم عن طريقه فقدان الماء من الجسم. وقد قللت الحيوانات من تبخر الماء بوجود أسطح التنفس (الرئتين) داخل تجويف ولكن حتي داخل القفص الصدري، يتسبب تهوية الرئة بواسطة الهواء الجاف في تبخر الماء من الأسطح الطلائية الرطبة. يزيد من هذا التبخر في الطيور والثدييات ارتفاع درجة حرارة الجسم عن درجة حرارة الهواء. ينطبق نفس الشيء على الطيور والزواحف التي ترفع درجة حرارة جسمها بطرق سلوكية. درجة تشبع الهواء الساخن تفوق درجة تشبع الهواء البارد لذلك يحتوي هواء الزفير الساخن على جزئيات ماء أكثر من هواء الشهيق وقد أمكن التغلب على هذه الظاهرة في عدد من الفقاريات التي تعيش في الصحاري عن طريق آلية تيار مضاد داخل الممرات الأنفية (الشكل 9-18). تعمل كالآتي :



الشكل 18-9 آلية التيار المضاد A للمفاظ على درجة حرارة الدم الذي يلفى الأطراف عند الثدييات والطيور التي تقطن المناطق الباردة B للمفاظ على درجة حرارة الجسم والماء عند العبيد من الحيوانات الفقارية (1) داخل الجسم (2) الأطراف (3) هواء الشهيق (4) هواء الزفير (5) الرئتين

يتم تزويد هواء الشهيق ببخار الماء أثناء مروره على طلائية الأنف، ثم يزداد تشبعه بالماء وتسخينه داخل حجيرات الرئة. ثم يتم تبريد الهواء الزفير أثناء خروجه بواسطة طلائية الأنف فيفقد بذلك الكثير من الماء (عن طريق تكثيفه). ويساعد هذا الماء المتكثف في ترطيب الهواء الداخل أثناء الشهيق. وهكذا تتكرر الدورة، عن طريق إعادة تكثيف بخار الماء داخل جهاز التنفس. عادة تكون للثدييات التي تستخدم هذه الآلية أنوفاً باردة نسبياً.

أكبر طريق لفقدان الماء عند الحشرات التي تعيش على اليابسة هو فقدان الماء عن طريق جهاز الشعب الهوائية. والذي يتكون من شعب دقيقة تخترق الأنسجة وتنتشر بداخلها. ينتشر بخار الماء للخارج طالما بقيت هذه الشعب مفتوحة. لذلك السبب تم تزويد مدخل الشعب بواسطة فوهات spiracles شبيهة

بالصمامات تقفل عن طريق انقباض النسيج العضلي وذلك لتقليل فقدان الماء. هذا وتفتح الفوهات عند ارتخاء العضلات ويحدث ذلك نتيجة لارتفاع CO_2 في الدم فيتم تبادل الغازات . هذا وقد لوحظ أن مستوى تركيز CO_2 المتطلب لفتح الفوهة التنفسية spiracles يزداد بازدياد اسموزية الدم، أى حينما تزيد الحاجة للحفاظ على الماء .

• امتصاص الماء من الهواء:

لبعض المفصليات التى تعيش على اليابسة مقدرة على امتصاص بخار الماء من الهواء، وفي بعض الأنواع ، حتى عندما تقل نسبة الرطوبة عن 50 بالمئة (الجنول 9-5).

الجنول 9-5 درجة الرطوبة المرحة لبعض المفصليات
التي تستخلص الماء من البخار الموجود فى الهواء

درجة الرطوبة %	
92.0	العنكبوتيات (1)
84.0-90.0	(2)
45.0	الحشرات (1)
88.0	(2)

توجد هذه الظاهرة فى بعض العنكبوتيات arachnids مثل القراد ticks والعث mites والتي تعيش فى بيئة ينعدم فيها وجود الماء الحر. فى الحشرات يتم امتصاص الماء من الهواء عن طريق المستقيم بينما يتم عن طريق الفم فى القراد.

• فقدان الماء أثناء الأخراج وتنظيم الأيونات

تفقد حيوانات اليابسة الماء «قهرياً» للتخلص من مخلفات أيض النيتروجين (سنتعرض له لاحقاً في هذا الفصل).

وكذلك لتنظيم الأيونات داخل البلازما. وقد ظهرت العديد من التكيفات الفيزيولوجية لتقلل فقدان الماء المصاحب. نجد بين اللافقاريات التي تعيش على اليابسة أن الحشرات أكثر كفاءة في اقتصاد فقدان الماء المصاحب للأخراج أو التنظيم الأسموزي. يوضح الجدول (6-9) نتائج إحدى التجارب التي تم من خلالها تعريض الجراد لشرب ماء نقي أو محلول ملح مركز 450 mosm/l يحتوي على NaCl, KCl. فبينما بقي تركيز الدم ثابتاً (اختلف بحوالى 0.5 mosm/l فقط) ارتفع تركيز الملح في البراز مئات الأضعاف بعد شرب الملح. تمثل الكلية، في معظم الفقاريات التي تعيش على اليابسة العضو الرئيسي لعملية إخراج المواد النيتروجينية والتنظيم الأسموزي، خاصة في الثدييات التي لا تمتلك أى طريقة أخرى للتخلص من المواد النيتروجينية أو الأملاح الزائدة. وقد أمكن ذلك نتيجة لكفاءة التيار المضاد وحلقة هنلى الليتن بلغتا أقصى كفاءة لها في ثدييات الصحراء حيث تنتج بعض أنواع القنران بولا أعلى التركيز تصل أسموزيته 9000 mosm/l

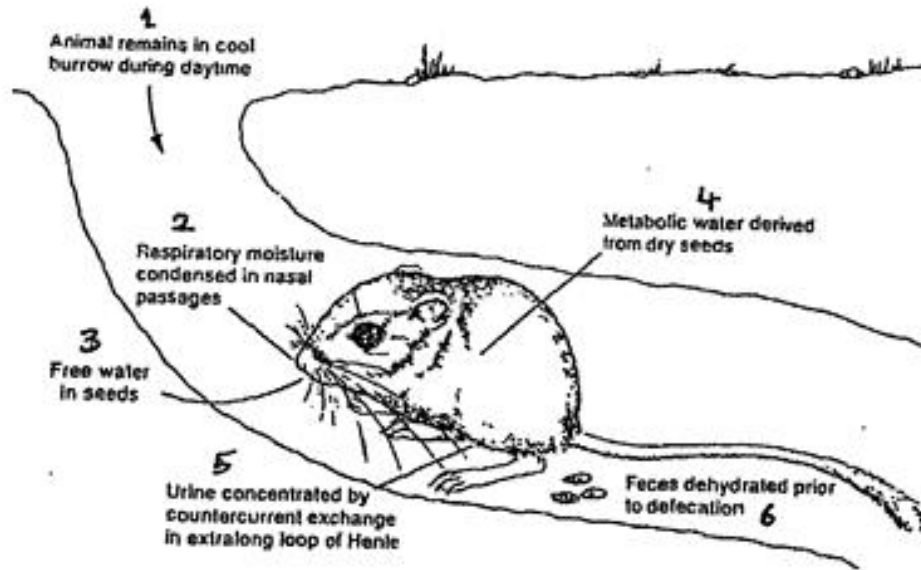
الجدول 6-9 تنظيم الأيونات عند الجراد

التركيز meq/l			السائل
Cl	K	Na	
450	150	300	ماء الملح
15	11	108	الدم عند شرب الماء
163	19	158	الدم عند شرب ماء الملح
			السائل داخل المستقيم
5	22	1	(1) عند شرب الماء
569	241	405	(2) عند شرب ماء الملح

9-8 مثال كلاسيكي:

تخصص متكامل للحياة في الصحراء لقد صار أحد الفئران *Dipodomys morriami* وهو يستوطن جنوب غرب أمريكا، مثلاً كلاسيكياً لكيفية حياة الثدييات الصغيرة في الصحراء .

يوضح الشكل (9-19) الاستراتيجيات المختلفة التي يستطيع بواسطتها، هذا الحيوان الصغير ، العيش في الصحراء من دون شرب الماء الذي تفتقر له البيئة الصحراوية. يواجه D.M ، مثل بقية حيوانات الصحراء، ارتفاع شديد في درجة الحرارة ونقص أو انعدام الماء. وإذا أخذنا في الاعتبار الصلة الوثيقة بين تنظيم الماء وتنظيم درجة حرارة الجسم، إذ أن إحدى طرق التخلص من الحرارة الزائدة هو عن طريق تبخير الماء، ندرك ما لاستراتيجيات الحفاظ على الماء مع تقادى ارتفاع درجة حرارة الجسم من أهمية قصوى.



الشكل 9-19 الاستراتيجيات التي يتبعها إحدى الثدييات الصغيرة للحفاظ على الماء
(1) يبقى الحيوان داخل الجحر البارد اثناء حر النهار (2) يتم تكثيف الماء المحمول في هواء الزفير داخل الممرات الأنفية. (3) الماء المر داخل العيوب (4) ماء الأيض من اكسدة الحبوب الجافة (5) يتم تركيز البول عن طريق آلية التيار المضاد (6) يتم تجفيف الفضلات قبل اخراجها.

ولأن التبريد عن طريق تبخير الماء يتعارض مع شح المياه فقد تغلبت حيوانات الصحراء على ذلك بعدة طرق سلوكية وفزيولوجية. ففي D.M مثل معظم حيوانات الصحراء الصغيرة ، يتجنب الحيوان الحرارة العالية أثناء النهار بالتواجد داخل جحر داخل الأرض، حيث تنخفض درجة الحرارة ، والخروج ليلاً أي تتبنى سلوكاً ليليلاً nocturnal لإداء وظائفها الحيوية مثل التغذية والتزاوج . وهو سلوك منتشر كتكيف للعيش في الصحراء بذلك يتحاشى الحيوان النشاط الحركي، الذي يولد حرارة، أثناء النهار يقلل الوجود داخل الجحر البارد نسبياً العبء الحرارى على الحيوان ويقلل كذلك من فقدان الماء مع التنفس.

تعتمد آلية التيار المضاد (الشكل 18-9) على كون درجة حرارة البيئة المحيطة (أى داخل الجحر) منخفضة انخفاضاً ملحوظاً عن درجة حرارة الجسم الداخلية 37°C إلى 40°C .

كذلك يقوم D.M. بإنتاج بولا عالى التركيز نسبة لوجود كلية عالية الكفاءة. وفضلات جافة تماماً حيث يتم امتصاص الماء عبر المستقيم . هذا وقد مكنت جميع هذه التكيفات البيئية السلوكية والفزيولوجية الفأر من تحقيق توازنا مائياً بحيث يتساوى الماء المتناول مع الماء المخرج.

ولكن من أين لـ D.M. بالماء ليشربه ؟ فهو يتغذى على الحبوب الجافة تماماً (ربما احتوت على أثر من الماء) ولا يشرب اطلاقاً إذ لا يوجد ماء. لذلك نجد أن هذا الحيوان يعتمد كلية على ماء الأيض، الذى ينتج عن أكسدة جزئيات الطعام داخل الجسم (الجدول 7-9). هذا ولا ينفرد D.M. فى ملائمة البيئة الصحراوية فهذه الاستراتيجيات شائعة بين العديد من حيوانات الصحراء الصغيرة.

الجدول 7-9 ائزان الماء فى أءء الثفاء الصغفرة فى المءءراء

Kangaroo rat

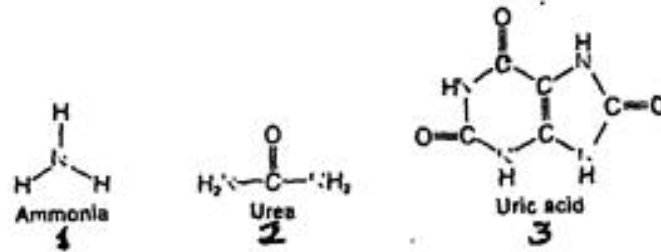
فقدان الماء	اكتساب الماء
التبءر +	90% ماء الافض
70% التنفس	10% ماء فى الطعام
25% البول	0% الشراب
5% البراز	
100%	100% المءوء

9-9 اءراء الفضلاء النفءروءففة

عءء هءم الأحماض الامففة فءم ءءرفر المءوءة الأمففة NH_2 وكءلك المءوءة الكاربوءكسفافة $COOH$ ءءءلف المءوءة الأمففة عن المءوءة الكاربوءكسفافة الءى فمكن اكسءءءها لءعطفى CO_2 وماء. من الممكن اسءءءاء NH_2 لءصنع ءمض أمففى آءر والا فأنها ءصبع سامة. ففءوءب أنالءها ءءى لا فرفءع ءركفزها فى البلازما. فبما أن الماء فشكل عنصرا هاما لاءراء المواء النفءروءففة ، نءء أن الءفواناء ءء طورء طرقا مءءلفة للءءلص من هءه المواء وءلك ءسب ءرءة ءوفر الماء فى بفءءها. هءا ففءم اءراء المواء النفءروءففة فى واءء من الصور ءالافة، أمونفا ammonia فورفا urea أو ءمض فورفك uric acid (الشكل 9-20) ءءءلف هءه المركبء الكفمفاة فى ءرءة سمفءها، لءلك كان «الءفار الفزفولوجى» أمام الءفواناء لءى ءفرز آءء هءه الأشكال أو الآءر اءءاء كل أو ءءء من ءورة ءفاءها.

ءءرء مءءم الأسماك العظففة واللافقارفاء المائفة المواء النفءروءففة فى شكل أمونفا، ءلك لأنها ءسءطف وفسهولة ءءلص من هءه الماءة السامة ءءا والءى لها ءرءة نوبان عافة ءءا. ءفء أن ءركفز الأمونفا فى الدم إذا وصل $3x$

10^{-5} mol/l فقط فإنه يكون مميتا للأرنب. هذا وترجع سمية الامونيا العالية إلى ،
 (1) ترفع درجة pH في سوائل الجسم ، (2) تعيق بعض الآليات الحيوية لنقل
 الأيونات ، (3) تحتاج لكميات كبيرة من الماء لازالتها وغسلها. إذ تحتاج إلى
 300 إلى 500ml لكل جرام من النيتروجين . لذلك فهي لا تصلح كنتاج نهائى
 لأيض النيتروجين فى حيوانات اليابسة ، التى لجأت إلى تحويل الأمونيا إلى
 حمض يوريك أو إلى يوريا.



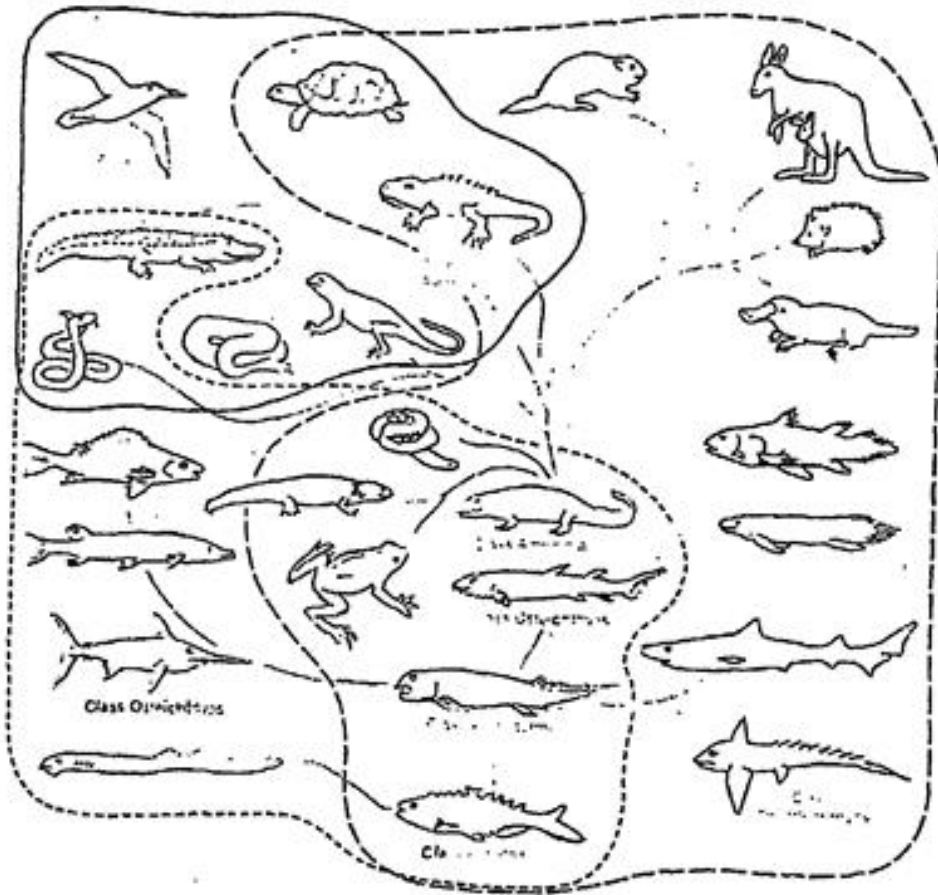
الشكل 20-9 التركيب الكيميائى لمواد الاخراج النيتروجينية الثلاث
 (1) أمونيا (2) يوريا (3) حمض يوريك

بالرغم من أن اليوريا تنوب بسهولة فى الماء إلا أنها أقل سمية وتحتاج إلى
 قدر أقل من الماء لغسلها 50ml لكل جرام نيتروجين . هذا ويحتوى جزئ
 اليوريا على ذرتى نيتروجين.

تخرج الطيور والزواحف ومعظم المفصليات التى تعيش على اليابسة حمض
 يوريك أو الـ guanine وله الميزات التالية ، (1) يحمل جزئ الحمض 4 ذرات
 نيتروجين ، (2) لأنه ينوب بدرجة طفيفة فى الماء فإنه يتطلب فقط 10ml لكل
 جرام نيتروجين لذلك يتم ترسيبه واخراجه فى شكل معجون . تخلف الطيور ما
 يعرف بالجوانو guano الذى يحتوى على بلورات بيضاء من حمض اليوريك
 وتشتهر به على الشواى الشرقية لافريقيا .

ترسب أجنة الطيور حمض يوريك داخل البيضة لذلك لا تؤثر على أسموزيته وهي محدودة بكمية السائل الموجود داخل البيضة.

يوضح الشكل (9-21) العلاقات الـ phylogenetic الخاصة باخراج النيتروجين في الفقاريات. ونلاحظ في الشكل بعض التداخلات في العديد من المجموعات الحيوانية ، وهناك ثلاث فوارق رئيسية:



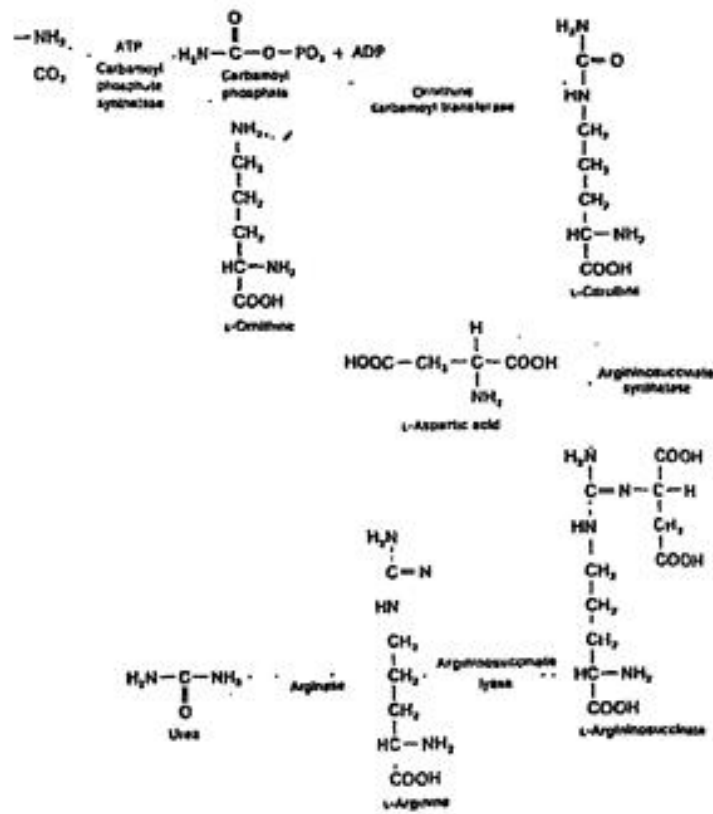
الشكل 9-21 توضح العلاقات الـ phylogenetic واخراج النيتروجين عند الفقاريات وتشمل كل من المجموعات الثلاث على حيوانات منقرضة. لاحظ التداخل بين المجموعات الثلاث
 --- تخرج أمونيا --- - - - - تخرج يوريا --- تخرج حمض اليوريك

(1) الحيوانات التي تخرج اليوريا ureotelic يتم في كل الفقاريات، عدا الأسماك العظمية تصنيع اليوريا في الكبد بواسطة ornithine urea cycle (شكل 9-22) . يتم اضافة جزئى أمينى و CO_2 إلى ornithine ليكون arginine ومن ثم يتم تحرير جزئى اليوريا بواسطة الانزيم arginase الذى يوجد بكميات كبيرة فى هذه الحيوانات. تستخدم الاسماك العظمية والعديد من اللافقاريات مسارا آخر يعرف بالـ uricolytic pathway (الشكل 9-23) حيث يتم انتاج اليوريا من حمض اليوريك الذى ينتج إما عن طريق التبادل trans amination عن طريق aspartate أو أثناء أيض الأحماض النووية. يتم أولا تحويل حمض يوريك إلى allantoin أو allantoinic acid بواسطة الانزيم uricase و allantoinase على التوالي . ثم تحرر اليوريا بواسطة allantoinase .

(2) الحيوانات التي تخرج حمض اليوريك uricotelic animals والتي تخرج النيتروجين فى شكل حمض يوريك.

ينشأ N_2 الذى يحتويه حمض يوريك من هدم الأحماض الأمينية glycine ، aspartate ، glutamine (الشكل 9-23). يحتاج حمض اليوريك إلى القليل جدا من الماء لآخراجه ولأنه يترسب فهو لا يضيف على ملوحة tonicity البول أو الفضلات، عامة تكون هذه الحيوانات قد تكيفت للعيش فى بيئات يشح فيها الماء.

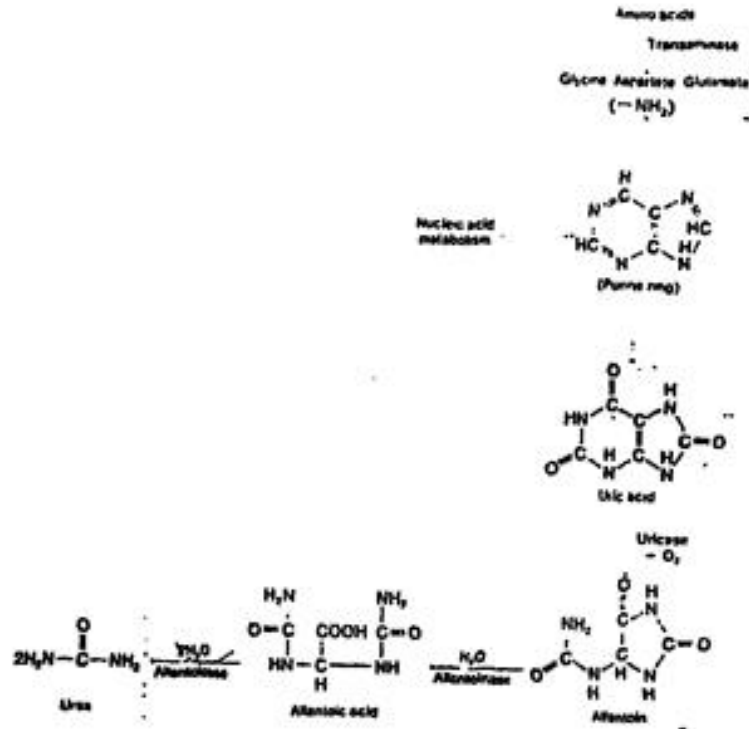
(3) الحيوانات التي تخرج الأمونيا ammonotelic . تخرج هذه الاحيوانات الأمونيا حيث يتم نقل المجموعة الأمينية للأحماض الأمينية المختلفة بواسطة الانزيم transaminase إلى glutamate ومن ثم إلى glutamine (الشكل 9-24) . يتم هدم الأخير داخل أنابيب الكلية حيث يتم تحرير الأمونيا. تأخذ الأمونيا NH_3 أيونا H^+ وتتحول إلى أيون الأمونيوم NH_4^+ ولأن هذا الأيون لا ينفذ بسهولة عبر غشاء الخلية بذلك لا يمكن له أن يرجع مرة أخرى إلى الأنسجة ولذلك يتم اخراجه مع البول.



الشكل 9-22 تكوين اليوريا عبر دورة اورثين omithine

لأن درجة سمية الأمونيا NH_3 أو NH_4^+ عالية جداً لذلك تنتقل المجموعة NH_2 داخل الجسم في شكل glutamine وهو غير سام، إلى أن يتم هدمه بواسطة الكلى.

يتم اخراج الامونيا و H^+ في الاسماك العظمية ، الموجودة داخل المياه العذبة، عبر ثلاثة الخياشيم في تبادل مع Na^+ بذلك تتمكن الطلائية، وفي خطوة واحدة، أن تمتص Na^+ من الماء فتعوض بذلك فاقد الملح وفي ذات الوقت تخلص الحيوان من NH_4^+ وهو عالي السمية وكذلك من H^+ الزائدة.



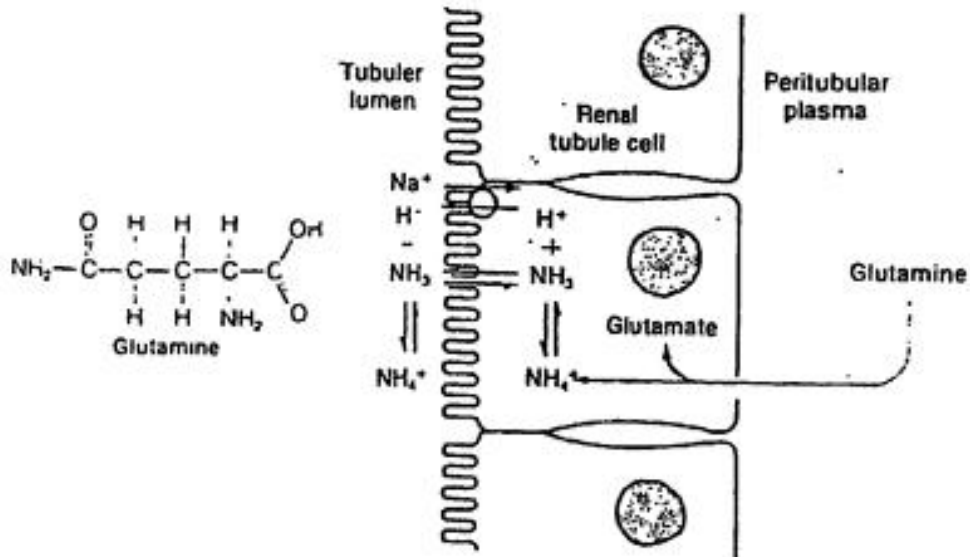
الشكل 9-23 انتاج حمض اليوريك واليوريا عبر مسار يوريكواييك

يتم افراز NH_4^+ بواسطة الخياشيم، أيضا في الاسماك العظمية البحرية لكن يتم التخلص من Na^+ الزائد بطرق أخرى.

تتم عملية تركيز الفضلات النيتروجينية في بول الفقاريات عن طريقتين:

(1) الترشيح الكبيبي تم اعادة امتصاص الماء والمواد المرغوب فيها بتركة المواد الضارة كما في الثدييات.

(2) الإفراز النشط لبعض المواد داخل الأنابيب عبر الطبقة الطلائية ومن ثم إلى مجرى البول. يتم في كلية الأسماك العظمية التي تعيش داخل مياه البحر، والتي لها كلية لا يوجد بها كيبب، التخلص من N_2 عن طريق الإفراز فقط.



الشكل 9-24 تكوين الأمونيا. تحمل مجموعة NH_2 داخل الدم في داخل حمض جلوتامين. داخل طلائية أنابيب الكلية يتم نزع NH_2 من جلوتامين لتعطي NH_3 ينتقل إلى داخل تجويف الأنبوب عن طريق الانتشار حيث تتحد مع H^+ الذي يتم نقله في تبادل مع Na^+ مكونا NH_4^+

الفصل العاشر

جهاز التنفس

الفصل العاشر

جهاز التنفس

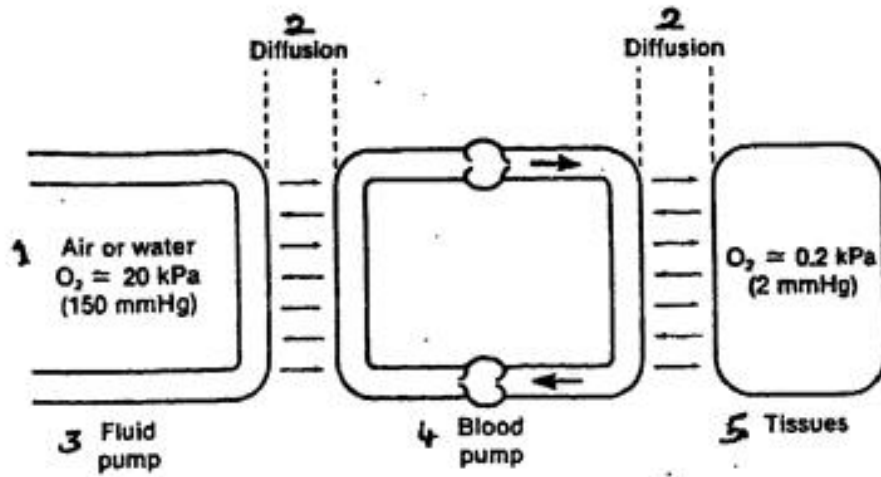
أثناء عملية التنفس الخلوى ، يقوم الحيوان باستهلاك الأوكسجين وإنتاج ثانى أكسد الكربون. تحدث التفاعلات اللازمة لذلك داخل الميتوكونديريا. يحصل الحيوان على O_2 من البيئة ثم هو يحرر CO_2 . لتستمر عملية التنفس الخلوى يجب أن يكون هنالك امداد دائم لغاز O_2 مع ازالة مستمرة لغاز CO_2 . يزيد احتياج الحيوان للأوكسجين وإنتاجه لثانى أكسيد الكربون كدالة من الوزن، بينما يتناسب معدل نقل الغاز عبر السطح على مساحة السطح (تزيد مساحة سطح الكرة مع مربع القطر بينما يزيد الحجم مع مكعب القطر. فى الحيوانات الصغيرة، نسبة مساحة السطح للحجم كبيرة جدا، لذلك نجد فى هذه الحيوانات مثل الحيوانات وحيدة الخلية والتي يقل قطرها عن 0.5 mm، أن الانتشار وحده يكفى لتبادل غازات التنفس. يزيد ازدياد الحجم من المسافة اللازمة للانتشار ويقلل من نسبة مساحة السطح إلى الحجم. تم التغلب على هذه المشكلة، عند الحيوانات ، بتخصيص مساحة كبيرة لتبادل الغازات. فى بعض الحيوانات، تساهم المساحة الكلية للجسم فى تبادل الغازات ولكن بالنسبة للحيوانات الكبيرة النشطة نجد أن هنالك سطحا مخصصا لتبادل الغازات. يتكون هذا السطح من طبقة من الخلايا الوحيدة، طلائية التنفس، يصل سمكها 0.5 إلى 15 mm. تتراوح مساحة سطح التنفس عند الانسان بين 50، و $100 m^2$ بينما لا تتعدى مساحة سطح الجسم $2 m^2$.

يتم تحريك الوسط الذى يحتوى على O_2 , CO_2 أى الهواء أو الماء، عن طريق تحريك هذا الوسط فى عملية تعرف بالتهوية ventilation. يوجد جهاز دورى فى الحيوانات كبيرة الحجم يساعد على نقل O_2 , CO_2 بين الأنسجة وأسطح التنفس هذا ويمر الدم عبر شبكة واسعة من الشعيرات وينتشر فى طبقة

رفيعة جدا تحت طلائية التنفس، مقلداً بذلك من المسافة اللازمة لانتشار غازا التنفس.

ينص قانون غراهام Graham على أن معدل انتشار أى مادة يتناسب عكسياً مع الجذر التربيعى للوزن الجزيئى (أو الكثافة) لجزيئى O_2 , CO_2 نفس الحجم لذلك فهما ينتشران بمعدلات شبيهة فى الهواء. أيضا يتم استهلاك O_2 ونتاج CO_2 بنفس المعدل تقريبا. لذلك من المتوقع أن أى جهاز نقل يحقق تزويد الحيوان بالاكسجين ، أيضا يحقق إزالة CO_2 بالمعدلات المناسبة.

يتم نقل غازات التنفس فى أى حيوان على عدة مراحل (الشكل 10-1) وهى:



الشكل 10-1 جهاز تبادل O_2 , CO_2 وهو يتكون من مضختين وحاجزى انتشار (1) الهواء أو الماء (2) الانتشار (3) مضخة للسائل (الماء أو الهواء) (4) مضخة الدم عبر السطح التنفسي (6) الأنسجة.

1- التنفس الخارجى أو التهوية الذى يضمن التزويد المستمر بالهواء أو الماء لاسطح التنفس (مثل الرئة والخياشيم).

2- انتشار O_2 , CO_2 عبر طلائية التنفس.

3- نقل O_2 , CO_2 بواسطة الدم.

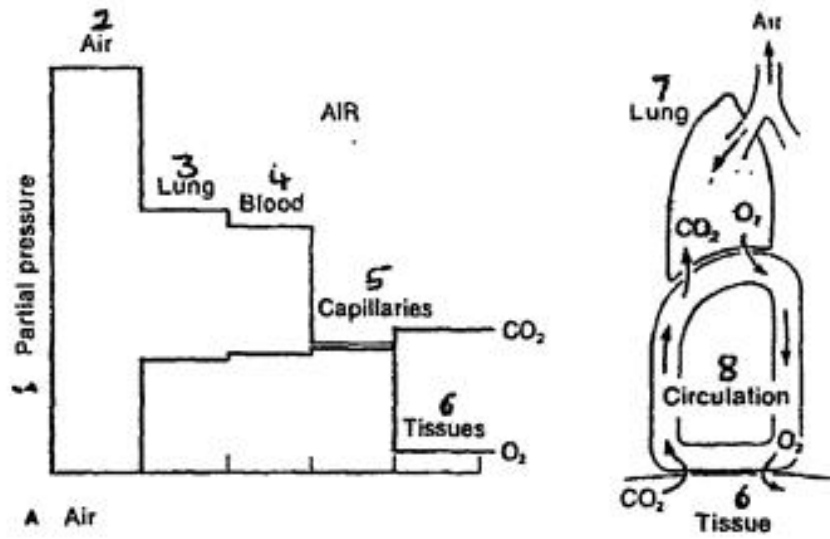
4- انتشار O_2 , CO_2 عبر جدر الشعيرات، بين الدم والميتوكوندريا داخل خلايا الأنسجة المختلفة في هذا الفصل، سنقوم بدراسة الأجهزة المخصصة لتبادل O_2 , CO_2 . هذا وقد تناولنا في الفصل (25) (كتاب علم وظائف الأعضاء العام 1999) انتشار O_2 , CO_2 عبر طلائية التنفس (الخطوة 2)، نقل O_2 , CO_2 بواسطة سوائل الجسم من وإلى الخلايا (الخطوة 3) وتنظيم عملية التهوية .

10-1 الرئة عند الفقاريات : تنفس الهواء :

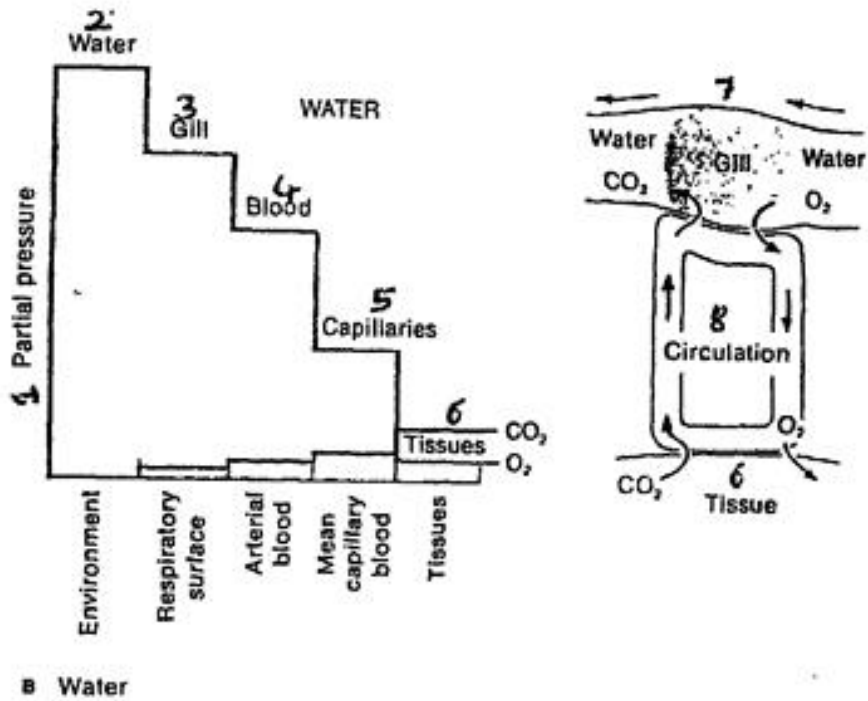
سنتناول في هذا البند كيفية انتقال O_2 , CO_2 من البيئة المحيطة إلى الدم عبر طلائية التنفس للرئية.

تختلف الرئية في شكلها وتشريحها عن الخياشيم وتختلف طريقة تهويتها. تنشأ هذه الاختلافات لأن كثافة وإزوجة الماء 1000 ضعف كثافة الهواء ويحتوى الماء على جزء من 30 من تركيز O_2 الموجود في الهواء. زد على ذلك أن جزيئات الغاز تنتشر بمعدل أسرع (10.000 ضعفاً) في الهواء عن الماء. لذلك ، يتكون تنفس الهواء من تحريك تبادلي للهواء إلى داخل وخارج الرئتين (الشكل 10.2) بينما يتكون التنفس المائى من تحرك الماء في اتجاه واحد فوق الخياشيم (الشكل 10.3).

ينتج عن هذه الاختلافات ، فى البيئة، شكل الجهاز التنفسي وطبيعة التهوية، اختلافات فى الضغط الجزئى للغازات فى الدم وفى الأنسجة بين الحيوانات التى تنفس الهواء وتلك التى تنفس الماء خاصة الضغط الجزئى لغاز ثانى أكسيد الكربون PCO_2 .



الشكل 10-2 التغير في PO_2 , PCO_2 بين الهواء والأنسجة عند الفقاريات التي تتنفس الهواء

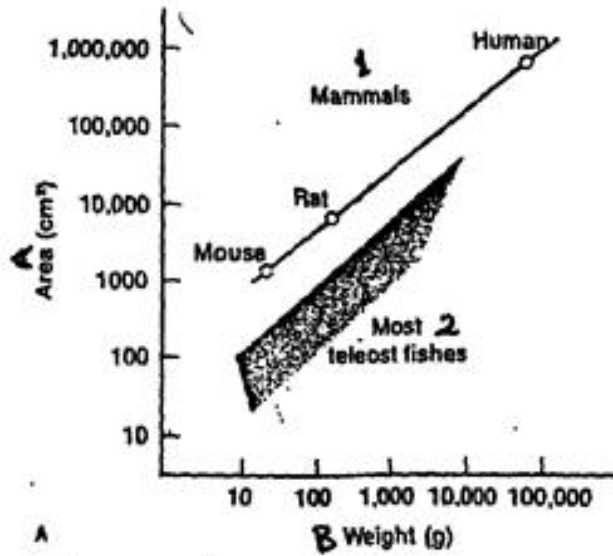


الشكل 10-3 التغير في PO_2 , PCO_2 بين الماء والأنسجة عند الفقاريات التي تتنفس الماء
 (1) الضغط النسبي (2) الماء (3) الخياشيم (4) الدم (5) الشعيرات
 (6) الأنسجة (7) الخياشيم (8) الدورة الدموية

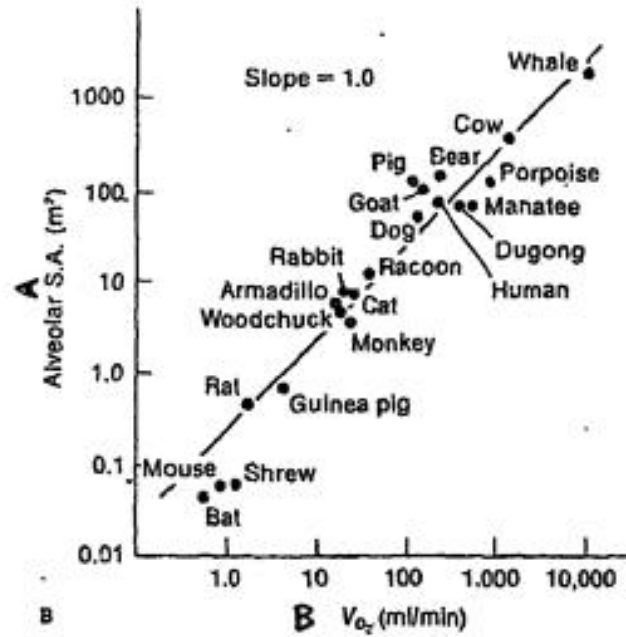
10-1-1 التشريح الوظيفي للرئتين :

تنشأ الرئة عند الفقاريات من انبوية مسدود عند أحد طرفيه diverticulum من الأمعاء وهي عبارة عن شبكة معقدة من الأنابيب والأكياس. هذا ويختلف شكلها بدرجة كبيرة من نوع إلى آخر. يختلف شكل الرئة عند البرمائيات وهو يتراوح بين كيس ذو جدر ملساء إلى رئة تقسمها أغشية وثنيات إلى العديد من الأكياس الهوائية المتصلة ببعضها .

يوجد النوع الأخير عند الضفادع: تزداد درجة تقسيم الرئة عند الزواحف وتزداد أكثر عند الثدييات وتكون النتيجة ازدياد مساحة سطح التنفس للحجم الواحد من الرئة. يوجد تراوح كبير بين مسافة سطح التنفس عند الثدييات، عموماً تزداد المساحة مع ازدياد وزن الجسم (الشكل 10-4) ومع ازدياد استهلاك O_2 (الشكل 10-5).



الشكل 10-4 العلاقة بين (A) سطح التنفس وB وزن الحيوان بالنسبة للحيوانات (1) الثدييات (2) الأسماك العظمية



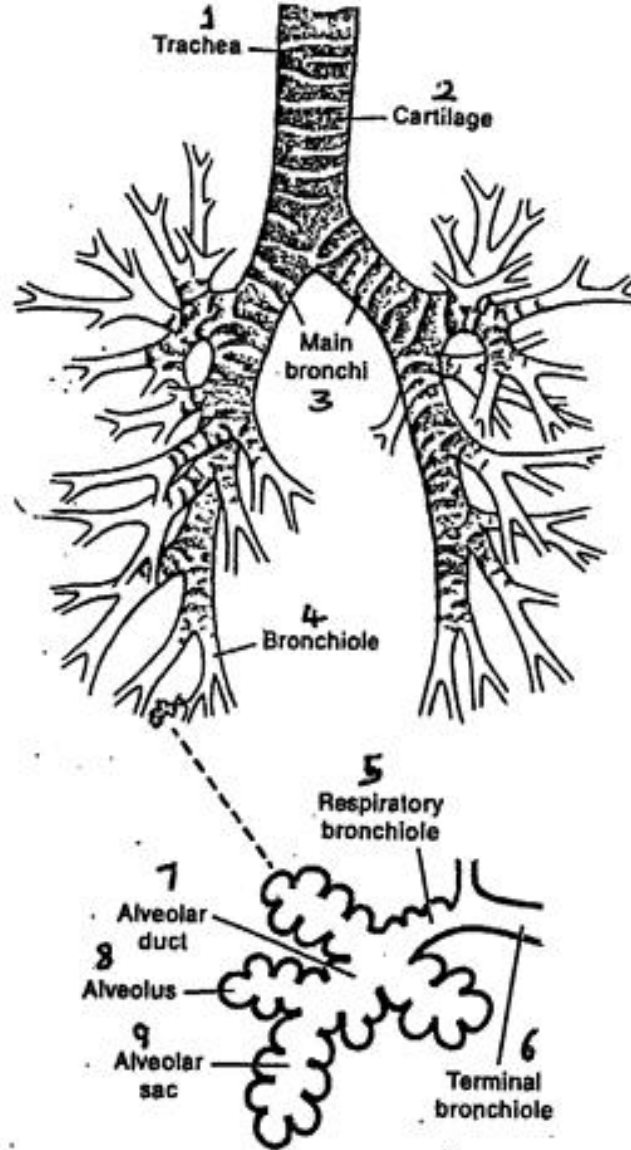
الشكل 5-10 العلاقة بين (A) مساحة السطح الكلية لحجيرات الرئة ومعدل استهلاك O_2 بالنسبة للثدييات

تتكون الرئة عند الثدييات من ملايين الأكياس المتصلة ببعضها وتعرف بحجيرات الرئة alveoli المفرد alveolus . هذا وتنقسم القصبة الهوائية trachea مكونة شعبتين هوائيتين bronchi المفرد شعبة هوائية bronchus والتي تتفرع مفضية في النهاية إلى شعب دقيقة. تنتهي كل واحدة من الشعب الدقيقة في العديد من قنوات وحجيرات الرئة (الشكل 6-10).

يتم تبادل الغازات عبر طلائية حجيرات الرئة ولهذا السبب فقد زودت بجدر رفيعة (الشكل 7-10).

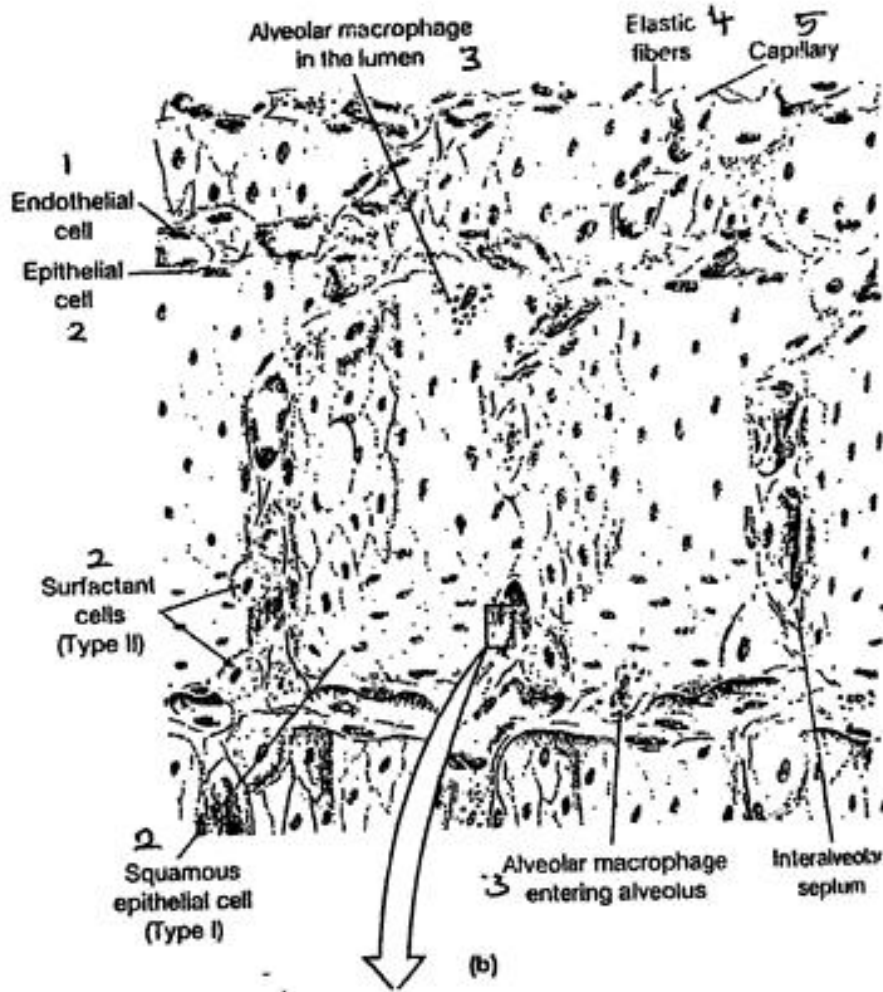
تحتوى القنوات الهوائية المؤدية للرئة علي مادة غضروفية وعضلات ملساء وتحدها الأهداب التي تساعد علي تحريك الحبيبات الغريبة نحو الفم. هذا ولا

يوجد غضروف داخل الجزء التنفسي للرئة. بينما تساعد العضلات الملساء في تغيير حجم الممرات الهوائية داخل الرئة. يكون استهلاك O_2 في الحيوانات الصغيرة أكبر منه في الحيوانات كبيرة الحجم ويصاحبه ازدياد في مساحة حجيرات الرئة لكل وحدة من وزن الجسم.



الشكل 6-10 التشرح الوظيفي للرئة عند الثدييات

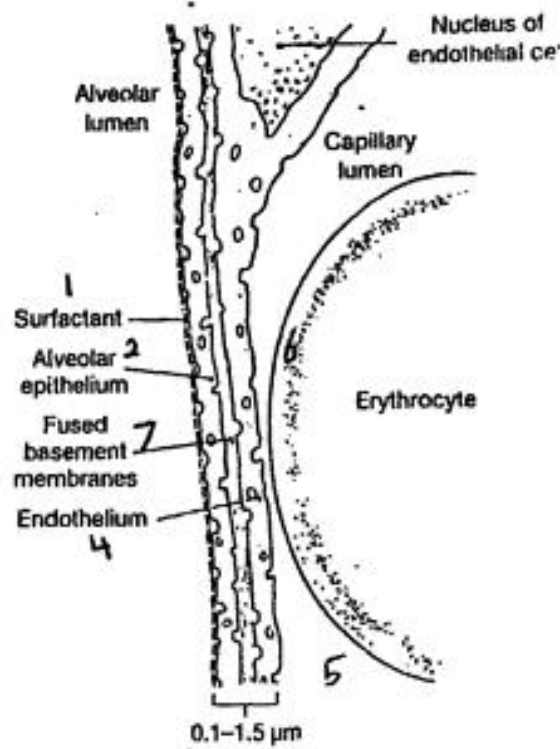
(1) القصبة الهوائية (2) غضروف (3) الشعب الرئيسية (4) الشعب الدقيقة (5) الشعب التنفسية (6) الشعب الطرفية (7) قناة العجيرة (8) حجيرات الهواء (9) كيس العجيرة



الشكل 7-10 الحاجز الرفيع الذي يفصل بين الهواء والنم داخل المجيريات الهوائية للشديات
(1) خلايا بطانية (2) خلايا طلائية (3) خلايا بلعمية (4) ألياف (5) شعيرات دموية

يتكون حاجز الانتشار في الشديات من (1) فيلم سطحي مائي، (2) الخلايا
الطلائية للمجيرات، (3) المساحة البينية، (4) الطبقة البطانية للشعيرات، (5)
البلازما، (6) جدر الدم الحمراء (الشكل 8-10).

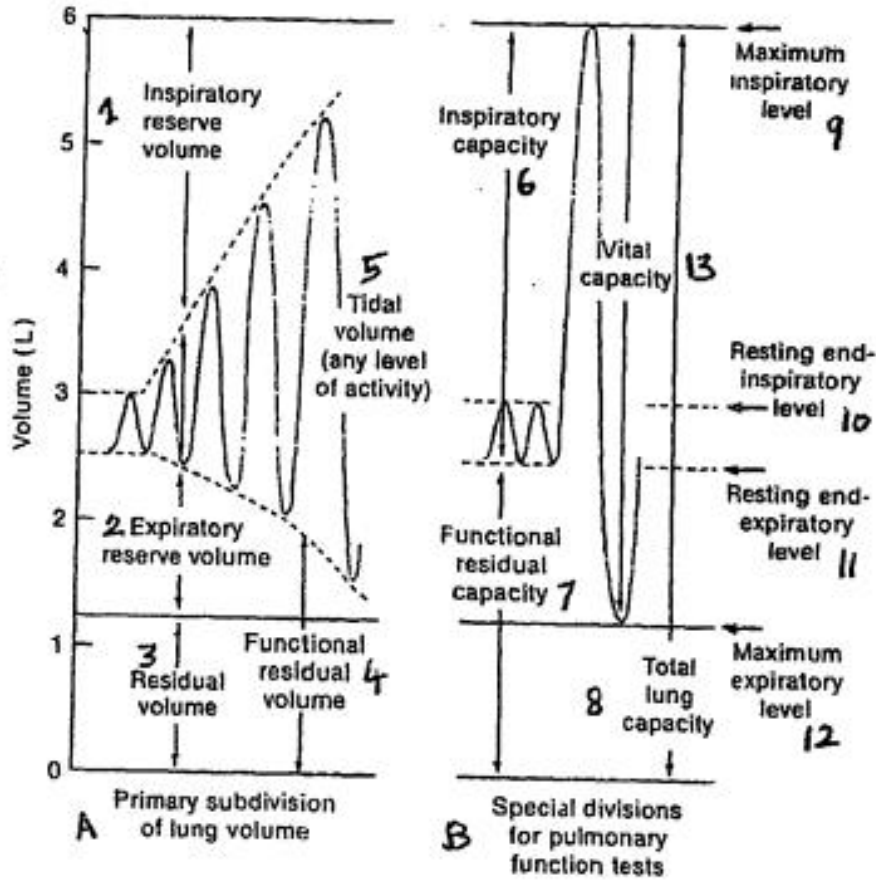
يمر الهواء من البيئة المحيطة بالعديد من الأنابيب (القصبة الهوائية،
الشعب، والشعب الدقيقة) قبل أن تصل إلى حجيرات الرئة. هذا ويعرف حجم
الهواء الموجود داخل هذه الأنابيب المساحة الترشيفية الساكنة anatomical
اختصاراً . a.d.s.



- الشكل 8-10 يتكون حاجز الانتشار عند الشيات من
- (1) فيلم سطحي مائي (2) الخلايا الطلانية للحجيرات (3) المساحة البيئية
 - (4) الطبقة البطانية للشعيرات (5) البلازما (6) جدر خلايا الدم الحمراء
 - (7) الغشاء المزوج للحجيرة الهوائية والشعيرة الدموية

قد يدخل الهواء في بعض الحجيرات «الغير عاملة» أو قد يتم تهوية بعض الحجيرات بمعدلات عالية مما يزيد من حجم الهواء الغير مستفاد منه في التبادل. يعرف هذا الحجم المساحة الفزيولوجية الساكنة physiological dead space. ويكون مساويا أو أكبر من a.d.s. أما كمية الهواء التي تدخل وتخرج مع كل نفس فتعرف بالحجم الجزرى tidal volume اختصارا V_t يساوى حجم الهواء الذى يدخل ويخرج من حجيرات الرئة الـ V_t ناقصا a.d.s ويعرف بحجم تهوية الحجيرات alveolar ventilation volume. هذا الجزء فقط من الهواء هو الذى يدخل مباشرة في عملية تبادل الغازات بين هذا ولا يترك أفرغ الرئتين نهائيا

حتى عند الزفير العالى الذى يتم حجما متبقيا residual volume اختصارا Vr داخل الرئتين. يعرف أقصى حجم من الهواء يمكن أن يدخل ويخرج من الرئتين بالسعة الحيوية للرئة vital capacity (الشكل 9-10).



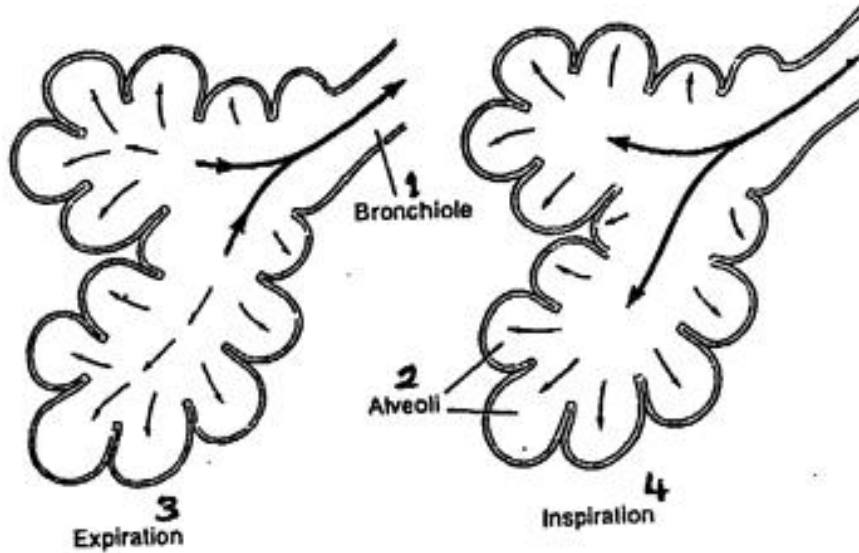
الشكل 9-10 حجم وسعة الرئة A التقسيمات الأولية لحجم الرئة B

تقسيمات خاصة لاختبار وظيفة الرئة اكلينيكيًا

- (1) حجم الشهيق الاحتياطي (2) حجم الزفير الاحتياطي (3) الحجم المتبقى (4) الحجم المتبقى الوظيفي (5) الحجم الجزئى (6) سعة الشهيق (7) السعة المتبقية الوظيفية (8) السعة الكلية للرئة (9) أعلى مستوى للشهيق (10) مستوى الشهيق عند الراحة (11) مستوى الزفير عند الراحة (12) أعلى مستوى للزفير (13) السعة الحيوية للرئة

يختلف تركيز كل من O_2 , CO_2 , فى الهواء داخل الحجيرات من الهواء المحيط بالحيوان ، تكون نسبة O_2 أقل، ونسبة CO_2 أعلى داخل الحجيرات، يتم

اختلاط الهواء داخل القنوات والحجيرات بواسطة الانتشار وكذلك التيارات convection الناتجة عن التنفس (الشكل 10-10).



الشكل 10-10 اختلاف سريان الهواء (الاسهم السميكة) وانتشار O_2 (الاسهم الرفيعة) داخل (1) الشعب الدقيقة و (2) حجيرات الهواء اثناء عمليتي (3) الزفير و (4) الشهيق

هذا ويختلف معدل تهوية الرئة والحجم الـ V_L في الأنواع المختلفة للحيوان. معدل التنفس عند الإنسان هو 12 في الدقيقة ويصل الحجم الـ V_L واحد من عشرة من الحجم الكلى للرئة. يتم تحديد مستوى O_2 , CO_2 داخل الحجيرات بواسطة عملية التهوية وكذلك معدل نقل الغازات. تؤثر العوامل التالية على حجم التراوح $oscillation$ في تركيز O_2 , CO_2 في الدم اثناء الدورة التنفسية وهي: معدل تهوية الطلائية، الحجم الـ V_L ، $a.d.s$ ، وأيضا طبيعة ودرجة التهوية.

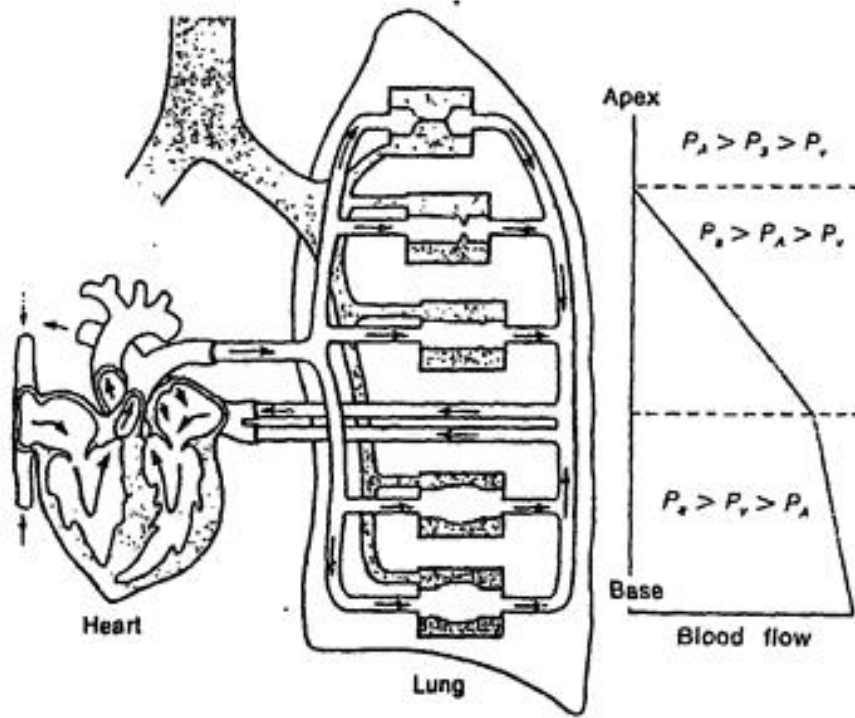
10-1-2 الدورة الدموية في الرئة:

تتلقى الرئة، مثل القلب، الدم من مصدرين. الجزء الرئيسي هو الدم الغير مؤكسج الوارد من الشريان الرئوي الذي ينتشر عبر الشعيرات التي تحد

حجيرات الرئة فتتم أكسدته فيأخذ O_2 ويمرر CO_2 (دورة الرئة) يغذى الرئة أيضا الدورة الشعبية bronchial circulation وهو يأتي من الدورة الدموية للجسم ويغذى النسيج الرئوي . سنناقش فيما يلي دورة الرئة pulmonary cir.

يأتي الدم إلى الرئة ، عند الثدييات في ضغط أقل من ضغط الدم لباقي الجسم. يقلل ضغط الدم المنخفض داخل الرئة من ترشيح الدم داخل النسيج الرئوي، إذ يزيد ذلك من مسافة الانتشار بين الدم والهواء وبذلك يقلل من كفاءة الرئة كعضو لتبادل الغازات. يساوي متوسط ضغط الدم داخل الرئة عند الانسان 1.7 kpa . عند الوضع العمودي للرئة، يكون الضغط كافيا لرفع الدم إلى قمة الرئة فحسب. بذلك يكون سريان الدم منخفضا في الاجزاء العليا للرئة ويزداد ناحية القاعدة (الشكل 10-11). هذا ويتم توزيع الدم بالتساوي إلى الأجزاء المختلفة للرئة في الحالة الأفقية (عند الاستلقاء). لنقصان O_2 أو pH تأثير واضح ومباشر على الأوعية الدموية داخل الرئة، حيث يتسببان في انقباض موضعي للأوعية. هذه الاستجابة هامة لتوزيع الدم إلى المناطق الأكثر تهوية داخل الرئة.

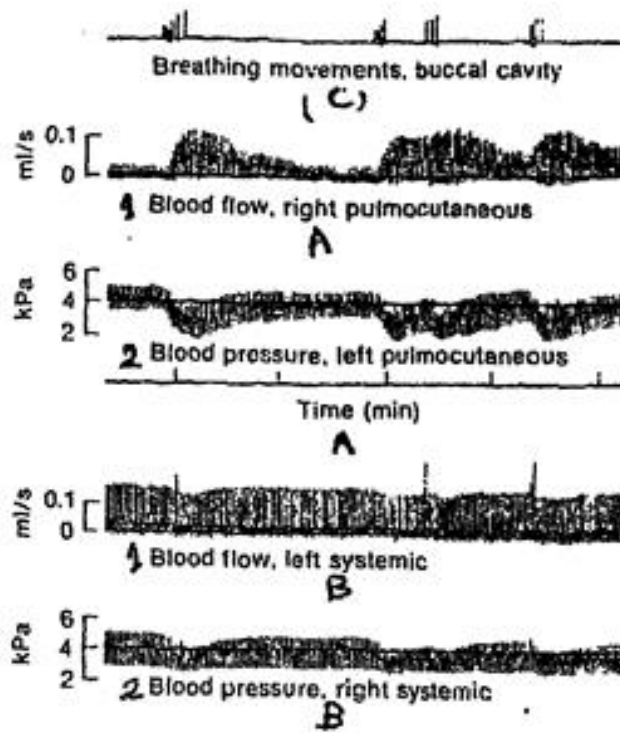
نتاج أو مرود القلب لدورة الرئة - شبيه بنتاج القلب لدورة الجسم عند الثدييات والطيور (راجع كتاب علم وظائف الأعضاء العام، 1999). أما بالنسبة للبرمائيات والزواحف التي لها بطين وحيد أو مقسوم جزئيا، يدفع الدم في كل من دورة الرئة ودورة الجسم، يمكن تغيير نسبة سريان الدم في الدورتين. في الضفادع والسلاحف، يكون هناك ازدياد ملحوظ في سريان الدم إلى الرئة بعد أخذ نفس. وينخفض سريان الدم إلى الرئتين في الضفدع بين التنفس بينما لا يتغير سريان الدم للجسم (الشكل 10-12).



الشكل 10-11 نمط سريان الدم داخل رئة الإنسان اثناء وضع الوقوف
توضح المستطيلات داخل الرئية حال الأوعية داخل جدر المجيريات في الاجزاء المختلفة للرئة.
 P_A ضغط الهواء داخل المجيريات P_A ضغط الدم الشرياني P_V ضغط الدم الوريدي

10-1-3 آلية التهوية :

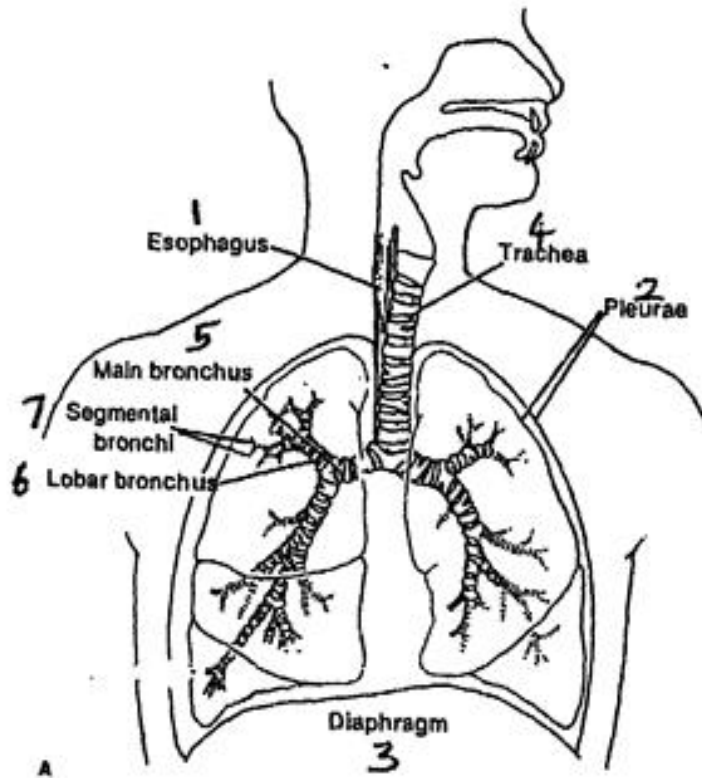
الرئة عند الثدييات مرنة elastic، عديدة الحجرات ومعلقة داخل تجويف الصدر pleural cavity وتفتح للخارج بواسطة قناة وحيدة، القصبة الهوائية (الشكل 10-13). عادة يشار إلى التجويف الصدر بالقفص الصدري - thoracic cage وتحده الضلوع والستار الحاجز. هذا وتكون المسافة بين الرئتين والقفص الصدري صغيرة وممتلئة بالسائل الذي يوفر وسطا مرنا يصل بين السطح الخارجي للرئة والقفص الصدري.



الشكل 10-12 ضغط سريان الدم داخل (A) شريان الجلد- رئوي
 (B) شريان الجسم اثناء تنفس الضفدع xenopus
 (C) تحركات قاعدة تجويف الفم

حينما يتغير حجم القفص الصدري يتغير حجم الرئتين الملتئتين بالغاز
 أيضا وتبقى السوائل المبطنة كما هي لأنها غير قابلة للضغط.

إذا كان حجم الرئتين كبيراً، فبمجرد فتح الفم والبلعوم glottis يندفع الهواء
 خارجاً من الرئة لأن وزن الضلوع سيقفل من حجم القفص الصدري. عندما يكون
 حجم الرئتين وسطاً فإن الضغط داخل الحجيرات يساوي الضغط الخارجى
 (الشكل 10-14).



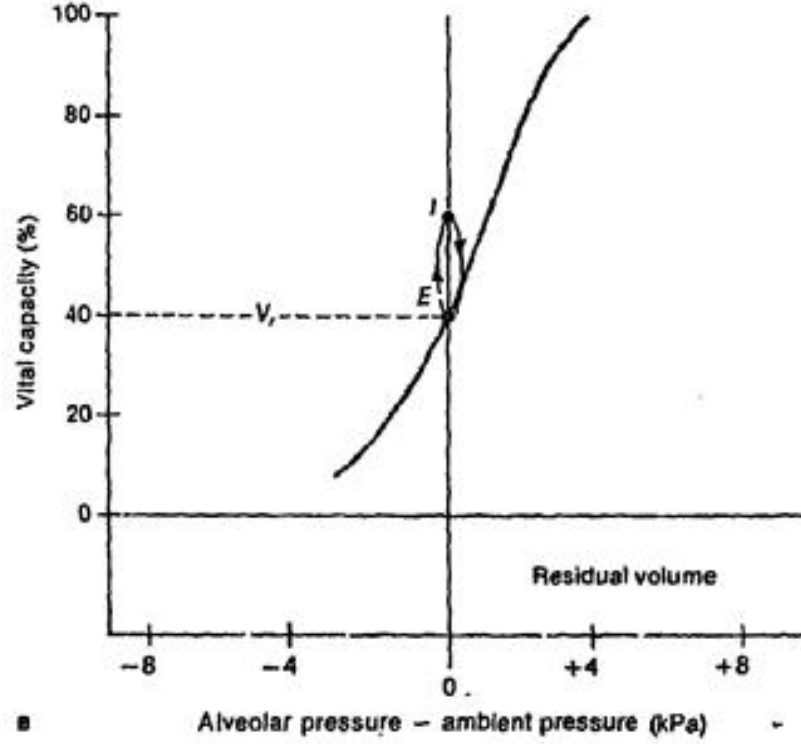
الشكل 10-13 القفص الصدري والرتين عند الإنسان

تحتوى الرئة اليمنى على 3 فصوس وتحتوى اليسرى على 2 (1) العرنى (2) غشاء (3) الستار الحاجز (4) القصبة الهوائية (5) شعبة هوائية رئيسية (6) شعبة هوائية للقص (7) شعبة هوائية جزئية

يتم اثناء عملية التنفس، اتساع القفص الصدري وانقباضه بواسطة مجموعة من العضلات الهيكلية ، الستار الحاجز والعضلات بين الضلوع intercostal الخارجية والداخلية (الشكل 10-15). هذا ويتم تحديد تقلص هذه العضلات بواسطة نشاط الخلايا العصبية الحركية التى يتحكم فيها مركز التنفس داخل النخاع المستطيل.

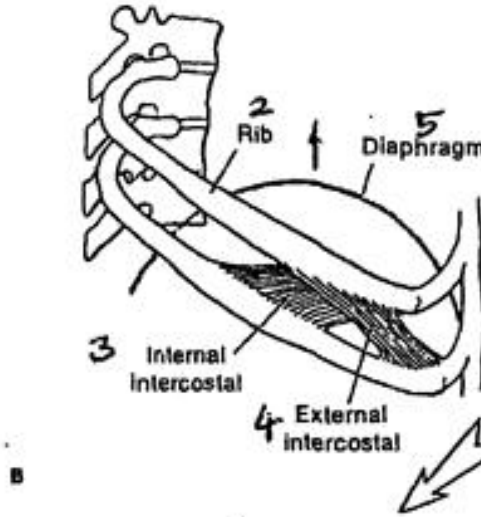
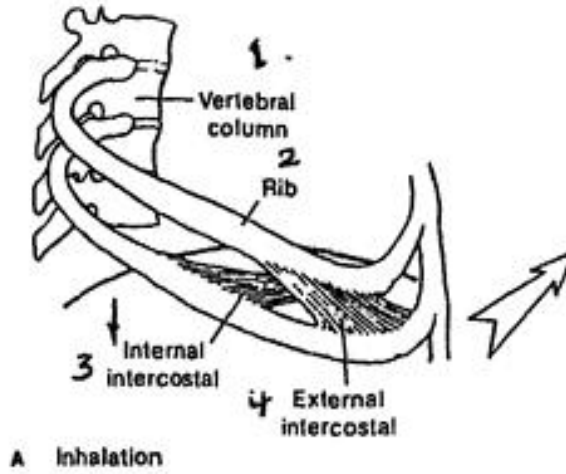
يقلل اتساع القفص الصدري من ضغط الهواء داخل الحجيرات فيؤدى إلى جذب الهواء إلى الداخل. بينما يقلل ارتخاء الستار الحاجز والعضلات بين

الضلوع من حجم الصدر فيرفع الضغط داخل الحجيرات مما يدفع بالهواء إلى الخارج. عند التنفس الهادئ يكون حجم الرئة عند V_T (الشكل 10-14).



الشكل 10-14 العلاقة بين حجم الرئتين والضغط داخل الصدر عند ارتخاء العضلات V_T هو حجم الرئة عندما يكون الضغط داخل الحجيرات مسايا للضغط الخارجى. النقطة I تمثل ضغط وحجم الجهاز عند الشهيق وE عند الزفير وعند التنفس الهادئ

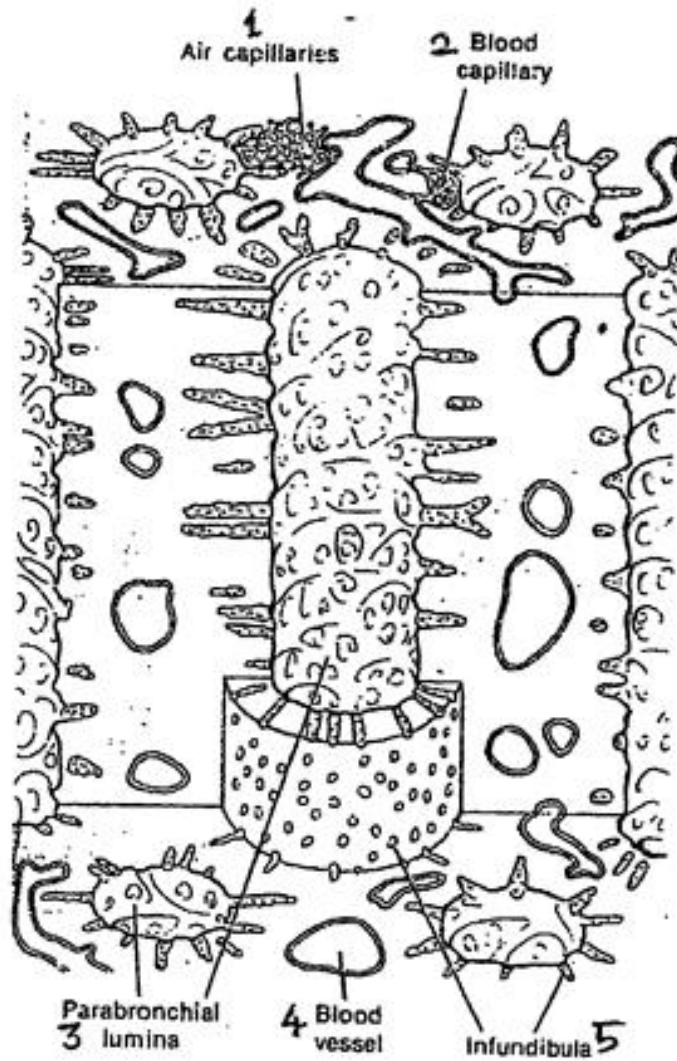
ويكون الزفير سلبيا نتيجة لارتخاء الستار الحاجز وعضلات بين الضلوع الخارجية. يصبح الزفير عملية نشطة مع ازدياد V_I ويحدث نتيجة إلى ما نون V_T عند انتهاء الزفير.



الشكل 10-15 الاختلافات في وضع الضلوع والستار العاجز أثناء (A) الشهيق (B) الزفير
 (1) العمود الفقري (2) الضلوع (3) العضلات بين الضلوع الداخلية
 (4) العضلات بين الضلوع الخارجية (5) الستار العاجز

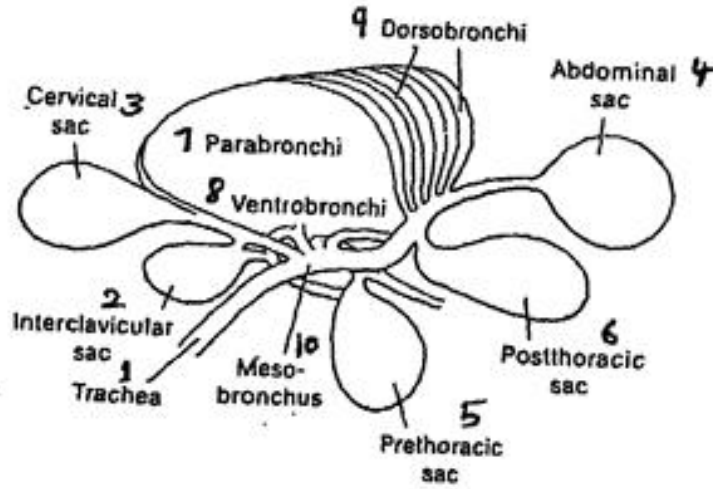
آلية التهوية عند الطيور

تختلف آلية تهوية الرئة إلى درجة كبيرة بين الحيوانات الفقارية. يتم تبادل الغازات عند الطيور، داخل شعيرات هوائية صغيرة (قطرها 10mm) والتي تتفرع من شعب هوائية parabronchi (الشكل 10-16).



الشكل 10-16 رسم يوضح الشعب الهوائية عند الطيور المغردة يتم تبادل O_2 , CO_2 داخل الشعيرات الهوائية المتفرعة من الشعب (1) شعيرات هوائية (2) شعيرات دموية (3) صفيحة الشعب (4) وعاء دموي

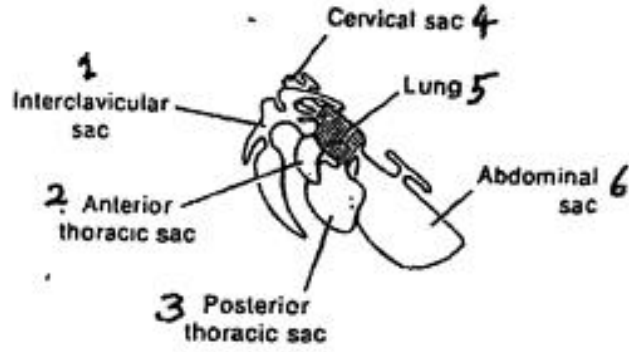
وهي تعادل حجيرات الهواء عند الثدييات وظيفيا، وتتفرع بدورها من شعب هوائية خلفية *dosobronchi* وأخرى أمامية *ventrobronchi* واللذان تتفرعان بدورها من *mesobronchus* التي تلتقي بالقصبة الهوائية عند مقدمتها (الشكل 10-17) تكون الشعب والأنابيب الموصلة والشعيرات الهوائية؛ الرئة وتوجد داخل القفص الصدري. هذا ويوجد غشاء يفصل الصدر عن البطن ولا يوجد ستار حاجز.



الشكل 10-17 رسم توضيحي للشعب الهوائية والأكياس المتفرعة منها
 (1) القصبة الهوائية (2) كيس بين الترقوة (3) كيس عنقي (4) كيس بطني
 (5) كيس صدري أمامي (6) كيس صدري خلفي (7) الشعب para (8) الشعب الأمامية
 (9) الشعب الخلفية (10) الشعب meso

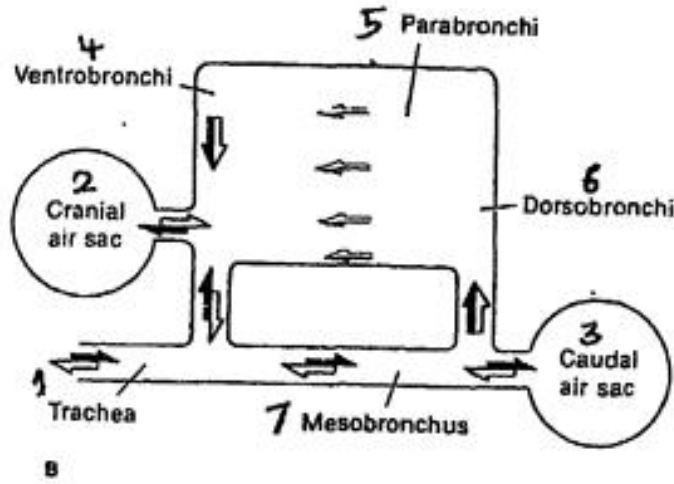
كيف تتم تهوية الرئة عند الطيور، علما بأن حجم الصدر والرئتين لا يختلفان كثيرا أثناء التنفس؛ تكمن الإجابة في وجود أكياس الهواء air cass المتصلة بالرئتين. تمتد الأكياس الهوائية بين الأعضاء وإلى داخل العظام المجاورة بذا تقلل من كثافة الطائر (الشكل 10-18). أثناء التنفس، يتغير فقط حجم الأكياس الهوائية الصدرية والبطنية. هذا ويمر الهواء في كلا الاتجاهين عبر mesob. ولكن يمر في اتجاه واحد عبر parab. (الشكل 10-19). أثناء الشهيق يندفع الهواء داخل الأكياس الهوائية البطنية عبر mesob. أيضا يندفع الهواء داخل الأكياس الأمامية عبر الشعب الخلفية .

أثناء الزفير يترك الهواء الأكياس البطنية . مارا بالشعب parab. وإلى درجة أقل، عبر mesob. من ثم القصبة الهوائية : أيضا يقل حجم الأكياس الرأسية، عن طريق مرور الهواء من هذه الأكياس عبر الشعب البطنية ومن ثم إلي القصبة الهوائية. من هنا نلاحظ أن مرور الهواء عبر الشعب يكون في اتجاه واحد أثناء كل من مرحلتى الشهيق والزفير.



18 A

الشكل 10-18 وضع الرئتين وأكياس الهواء بالنسبة لجسم الطائر (1) كيس بين الترقوة (2) كيس صدري أمامي (3) كيس صدري خلفي (4) كيس العنق (5) الرئة (6) كيس بطني meso



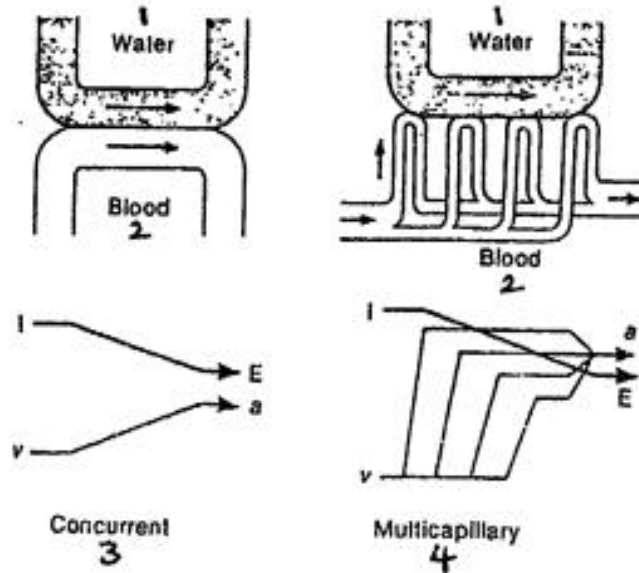
B

الشكل 10-19 رسم توضيحي للرئة عند الطيور تشير الأسهم إلى اتجاه سريان الهواء ولا تشير لحجم الهواء (1) القصبة الهوائية (2) الكيس الهوائي الرأسي (3) كيس الهواء الذيلي (4) الشعب الامامية (5) الشعب para (6) الشعب الخلفية (7) الشعب meso

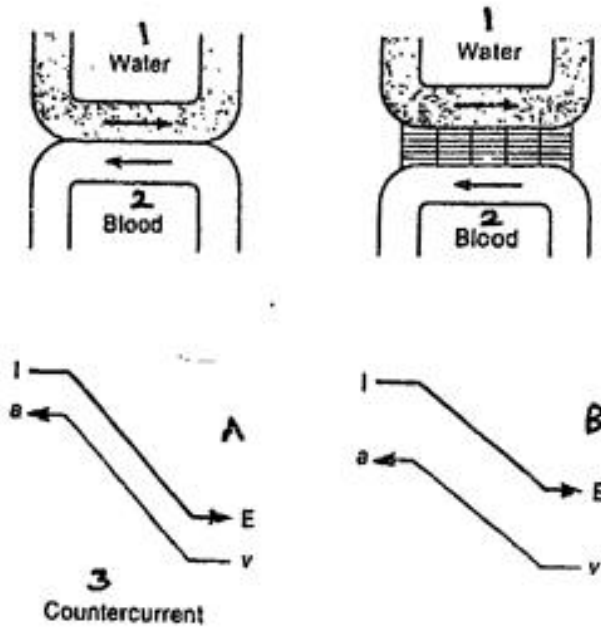
10-2 الخياشيم عند الحيوانات المقاربية التنفس المائي:

في معظم أنواع الأسماك ، ينساب الماء عبر الخياشيم في اتجاه واحد (راجع الشكل 10-3). وبما أن الماء أعلى كثافة ولزوجة من الهواء، لذا تصبح التهوية بطريقة المد والجزر، كما هو الحال بالنسبة للرئة، مكلفة أيضا. يمر الدم عبر الخياشيم ويكون انسياب الدم بالنسبة لانسياب الماء أما في نفس الاتجاه

concurrent وإما في عكس الاتجاه counter current (الشكل 10-20، الشكل 10-21). أو بعض التوافقيات التي تجمع بين هاتين الآليتين.



الشكل 10-20 السريان الموحد الماء والدم عبر أسطح التنفس للحيوانات المائية (1) الماء (2) الدم (3) اتجاه موحد (4) اتجاه موحد بين الشعيرات I شهيقي E زفير a شريان v وريد

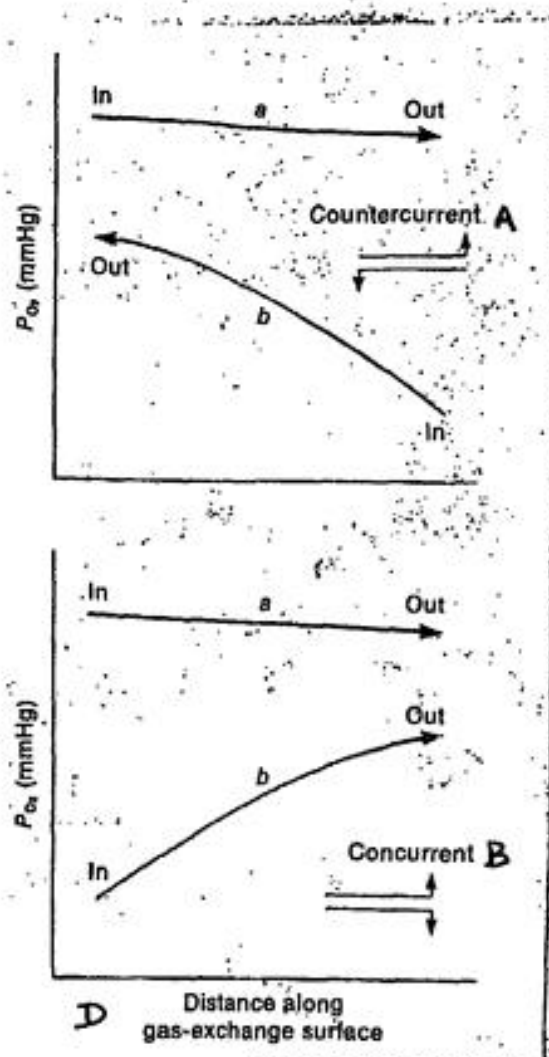


الشكل 10-21 السريان المضاد الماء فوق الدم وعبر أسطح التنفس للحيوانات المائية (1) الماء (2) الدم (3) تيار مضاد I شهيقي E زفير a شريان v وريد A مقاومة منخفضة B مقاومة عالية

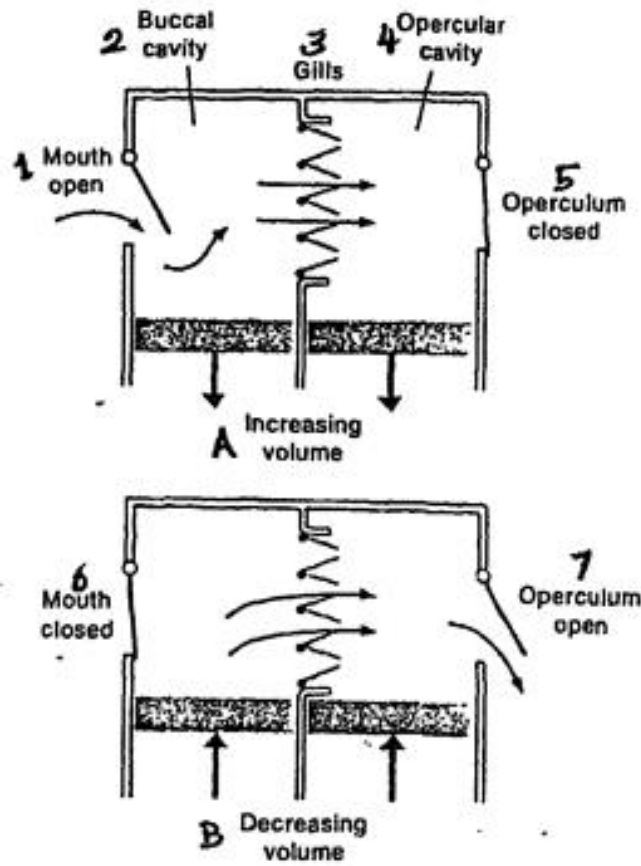
تكنم ميزة الاتجاه العكسى على الاتجاه الموحد ، فى أنه يمكن الحصول على فرق أكبر فى الضغط النسبى للاكسجين PO_2 عبر سطح التنفس وهذا يسمح بالتالى بتبادل قدر أكبر من O_2 . كذلك يكون الاتجاه العكسى أفضل من الموحد عندما تكون نسبة تركيز O_2 لمعدل السريان متشابهة لكل من الدم الذى يمر عبر الخياشيم والماء الذى يمر من فوقها، أى تكون النسبة مساوية لواحد صحيح. أما إذا كانت هذه النسبة بعيدة عن واحد صحيح فلا يكون هناك أفضلية تذكر للانسياب العكسى على الانسياب الموحد. مثلا إذا كان انسياب الماء عالى جدا بالنسبة لانسياب الدم يكون هنالك تغيير طفيف فى PO_2 داخل الماء عند مروره فوق الخياشيم، وسيكون متوسط الفرق فى PO_2 عبر الخياشيم متشابه فى كل من الانسياب العكسى والانسياب الموحد (الشكل 10-22). لكن عادة تكون نسبة تركيز O_2 للانسياب متشابهة فى كل من الدم والماء. لذا نجد أن لمعظم الأسماك أنسياب عكسى بين الدم عبر الخياشيم والماء الذى يمر فوق الخياشيم. وبالرغم من أن PO_2 فى دم الأسماك يكون عموما قريبة من واحد صحيح وذلك لأن معدل انسياب الماء فوق الخياشيم أعلى بكثير من معدل انسياب الدم عبر الخياشيم.

يتم الحفاظ على انسياب الماء فوق الخياشيم فى الأسماك العظمية عن طريق مضخات قوامها العضلات الهيكلية فى كل من تجويف الفم وتجويف الخياشيم يتم جذب الماء إلى داخل الفم ماراً بالخياشيم ثم يخرج عبر فتحة الغطاء operculum (الشكل 10-23).

هذا وتوجد صمامات تسمح بمرور الماء فى اتجاه واحد. كذلك يكون الضغط داخل تجويف الخياشيم أقل منه داخل تجويف الفم مما يسمح بمرور الماء فى اتجاه واحد. هذا ويتغير حجم التجويف الفمى عن طريق خفض ورفع أسفل الفم - بينما يفتح ويقفل فيؤثر بذلك على حجم التجويف الخياشيم.

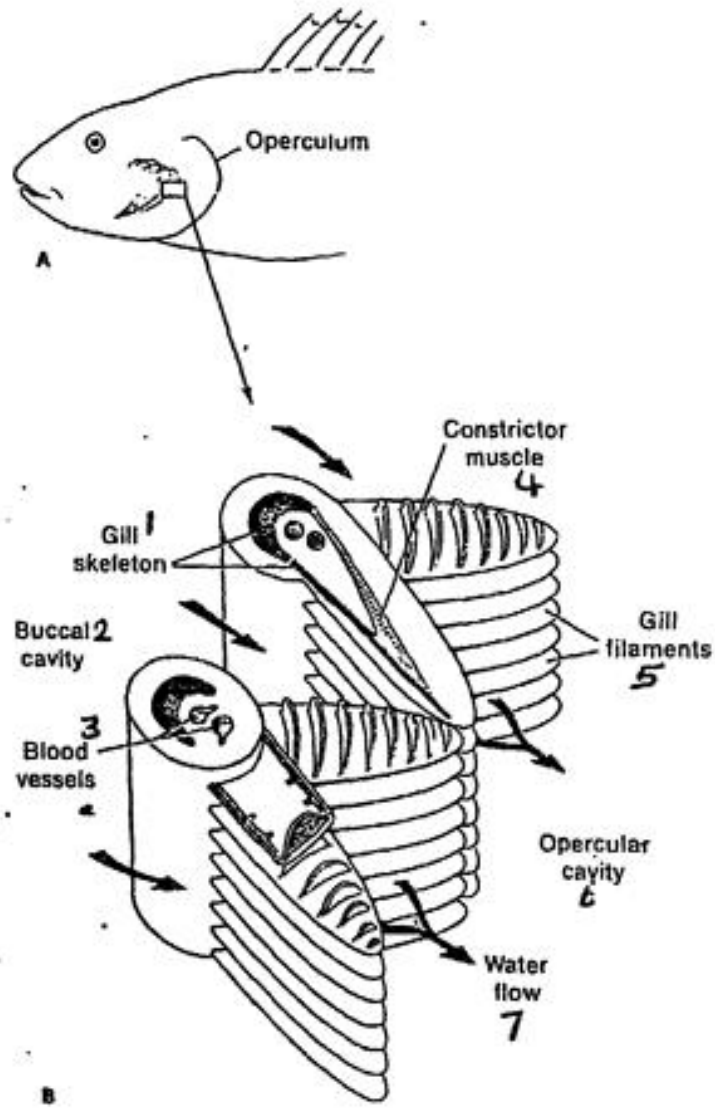


الشكل 10-22 يعتمد الاختلاف PO_2 على جانبي سطح التنفس على طبيعة سريان كل من الماء والدم أي (A) تيار مضاد (B) تيار موحد (D) المسافة على طول سطح التنفس

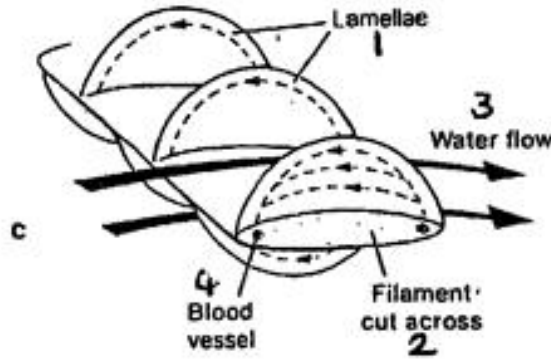


الشكل 10-23 رسم توضيحي لعملية تهوية الخياشيم عند الأسماك العظمية A
 (1) الفم مفتوح ، يدخل الماء إلى (2) تجويف الفم ، حيث يمر عبر (3) الخياشيم إلى
 (4) تجويف الخياشيم ويكون أثناءها (5) غطاء الخياشيم (راجع النص)

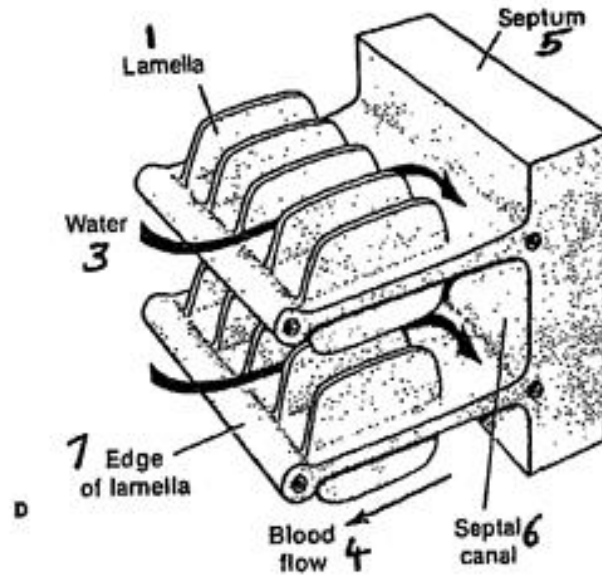
تختلف التفاصيل التشريحية للخياشيم من نوع إلى آخر لكنها تتفق في الشكل العام. تتكون الخياشيم في الأسماك العظمية من 4 أقواس خيشومية gill arches على كل ناحية من الرأس وهي تفصل التجويف الفمي من التجويف الخياشيم (الشكل 10-24). لكل قوس صفيين من الخيوط filaments. كل خيط مصطح ظهر - بطني وله صف علوي وآخر سفلي من الرقائق lamellae (الشكل 10-25).



الشكل 10-24 A وضع الخياشيم تحت الغطاء عند الاسماك العظمية ،
 B جزء من 2 من الخياشيم وتلامس رؤس الخيوط المتجاورة بعضها
 (1) هيكل الخياشيم (2) التجويف الفمي (3) أوعية دموية
 (4) عضلة قابضة (5) خيوط (6) التجويف الخياشيم (7) سريان الماء



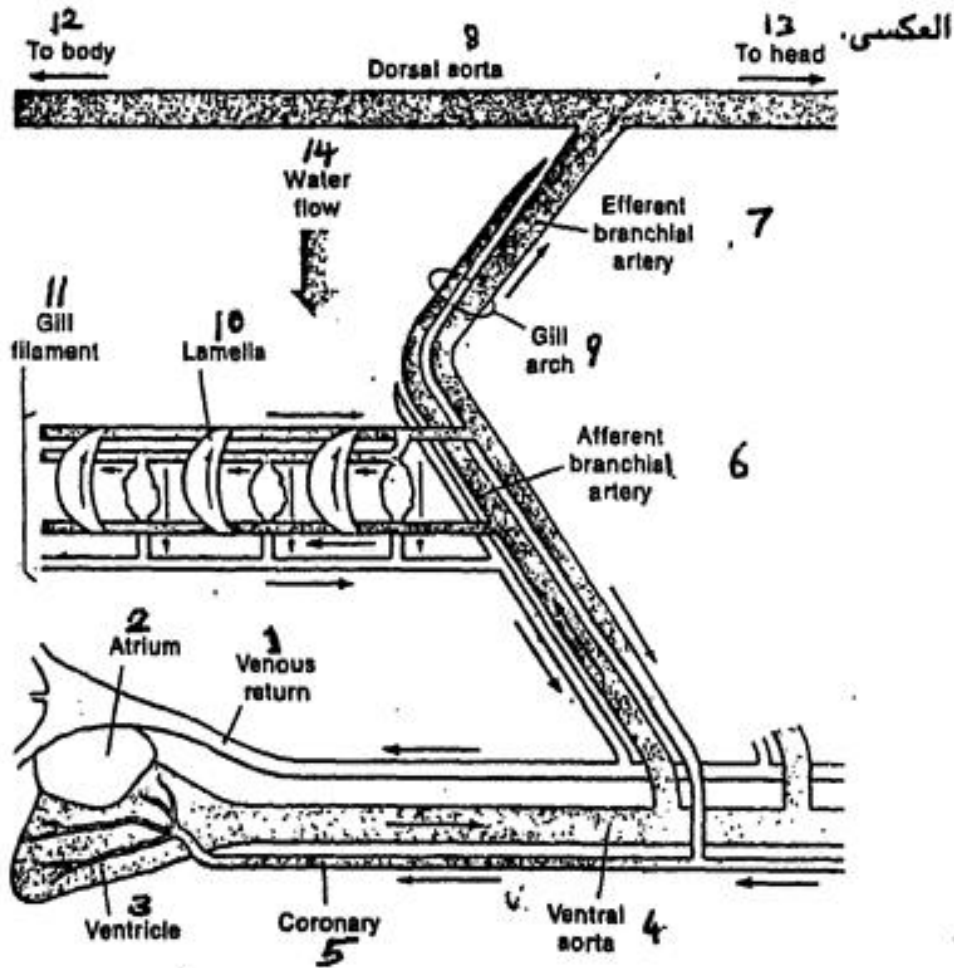
A



الشكل 10-25 A جزء من أحد خيوط الخياشيم - سريان الدم يكون عكس سريان الماء. B جزء من خياشيم سمك القرش كما في الأسماك العظمية يكون اتجاه سريان الدم عكس سريان الماء (آلية التيار المضاد (1) صفائح (2) خيوط تم قطعها عرضيا (3) سريان الماء (4) سريان الدم (5) فاصل (6) قناة (7) حافة lamella

تصطف الرقائقي بالقرب من بعضها البعض بالنسبة للخيوط المتعاقبة في أحد الصفوف . هذا ويتصق أطراف الخيوط في الأقواس المتقاربة بحيث تكون الخياشيم ما يشبه المصفاه، يمر من خلالها الماء.

تمثل الرقائق السطح التنفسي المعنى بتبادل الغازات وتكون مسافة الانتشار بين 0.01 ، 0.25 mm ، وهي نصف المسافة التي تفصل الرقائق المتجاورة على الخيوط، تتراوح المسافة الكلية للرقائق 1um . بين 1.5 إلى 15 cm²/g من وزن الجسم اعتمادا على حجم السمكة وما إذا كانت من الأسماك النشطة أو الخاملة. هذا ويوضح الشكل (10-26) انسياب الدم والماء في النظام العكسي.



الشكل 10-26 رسم توضيحي لجهاز الدورة الدموية

الذي يلقى الخياشيم والخيوط عند الأسماك العظمية

- (1) الدم الوريدي (2) الألتين (3) البطين (4) الأبهري الأمامي (5) الشريان التاجي
 (6) الشريان الوارد (7) الشريان الصادر (8) الأبهري الخلفي (9) قوس الخياشيم
 (10) صفائح (11) خيط (12) الدم للجسم (13) الدم للرأس (14) سريان الماء

10-3 تنظيم عملية تبادل الغازات والتنفس :

لقد تمت دراسة عملية تبادل الغازات بتوسع في الثدييات فقط. يتم تنظيم تحرك O_2 , CO_2 بين الهواء والدم عن طريق تغيير تهوية الرئة وسريان وتوزيع الدم عبر الرئة.

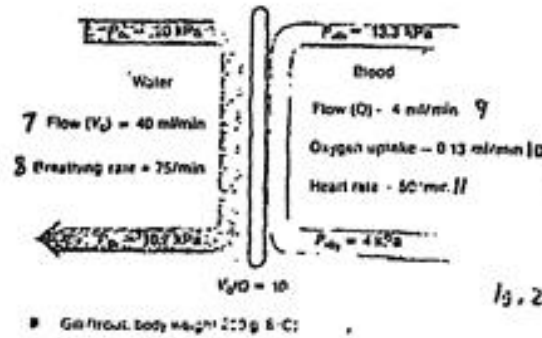
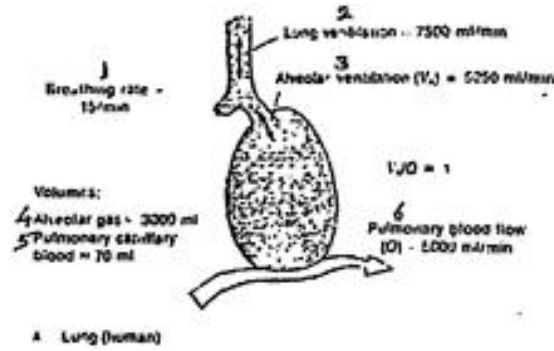
نسبة التهوية إلى التشبع بالدم

يتم استهلاك الطاقة عند تهوية أسطح التنفس بالهواء أو الماء وكذلك عند تشبع خلايا التنفس بالدم . من الصعب تقدير التكلفة الكلية لهاتين العمليتين ، لكنها قد تصل 4 إلى 20 بالمئة من الطاقة الهوائية aerobic للحيوان اعتماداً على نوع الحيوان وحالته الفسيولوجية. هذا ويعتمد معدل تشبع خلايا التنفس بالدم على احتياج الأنسجة لنقل الغازات وكذلك على سعة نقل الدم للغازات. وللتأكد من أنه قد تم توصيل O_2 إلى سطح التنفس بالقدر الكافي لتشبع الدم بالأكسجين، يجب تعديل معدل التهوية (V_A) مع معدل التشبع (Q).

تعتمد نسبة معدل التهوية إلى معدل التشبع (V_A/Q) عند سطح التنفس ، على الفرق في محتوى الغاز بين الدم الشرياني والدم الوريدي وبين هواء الشهيق وهواء الزفير. محتوى الدم الشرياني من O_2 عند الانسان شبيه بالهواء لذلك فإن (V_A/Q) ، عند الانسان، تساوى واحد صحيح (الشكل 10-27).

لكن يحتوى الماء على جزء واحد من 30 من الاكسجين المذاب كما الهواء عند نفس PO_2 ونفس درجة الحرارة. إذن ، عند الأسماك تجد أن نسبة تحرك الماء (V_G) فوق الخياشيم إلى نسبة سريان الدم يكون بين (10:1) إلى (20:1) وهو بذلك أعلى بكثير من نسبته عند الثدييات التي تتنفس الهواء. جدير بالذكر أن هذه النسبة أي (V_G/Q) عند الأسماك لا تصل (30:1) (كما يمكن أن نتوقع عند مقارنة نسبة O_2 المذاب في الماء إلى نسبة O_2 في الهواء)، ذلك لأن نسبة دم

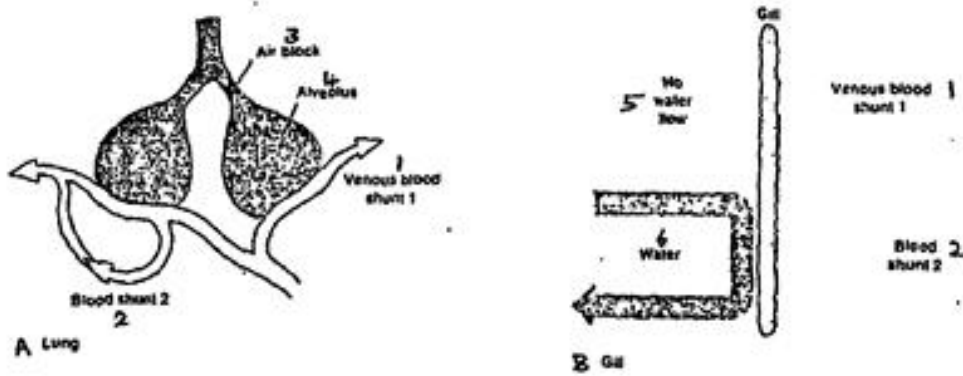
الحيوانات الفقارية الدنيا للأكسجين يكون فقط نصف سعة دم الحيوانات
الثديية. أيضا يؤثر الاختلاف في PO_2 على نسبة (V_A/Q) .



الشكل 10-27 A حجم وسريان الهواء والدم داخل رئة الإنسان $\frac{V_A}{Q}$
نسبة التهوية - إلى - التشبع تساوي A. (B) حجم وسريان الماء والدم داخل جهاز الخياشيم عند
سمكة trout نسبة التهوية - إلى - التشبع $\frac{V_g}{Q}$ تساوي 10
(1) معدل التنفس (2) تهوية الرئة (3) تهوية حجيرات الرئة (4) حجم الغاز داخل المجترات
(5) سريان الدم عبر الرئة (6) سريان الماء (7) معدل التنفس (8) سريان الدم
(9) معدل استهلاك O_2 (10) معدل نبض القلب

يجب أن يعكس توزيع الهواء أو الماء فوق سطح التنفس أيضا توزيع الدم
لأنه من غير المجدد تهوية حجيرة هوائية من غير تشبع بالدم والعكس صحيح.
وفي الحقيقة، وكما ذكرنا سابقا، ينتج عن نقصان O_2 انقباض للأوعية الدموية

الرئة وهذا يعكس توجيه الدم إلى المناطق جيدة التهوية. هذا وتقل كفاءة تبادل الغازات إذا كان بعض الدم الداخل للرئة، أما يتخطى سطح التنفس أو يقوم بتشبع منطقة ضعيفة التهوية (الشكل 10-28). لذلك يتم تنظيم سريان الدم والهواء أو الماء للحصول على نسبة (VA/Q) أقرب للامتثل في الأوضاع والحالات المختلفة. عموما يتم تنظيم Q لتقابل احتياجات الأنسجة و VA للحفاظ على نقل كافي للأكسجين و CO₂.



الشكل 10-28 ينتج عدم كفاءة تبادل O₂, CO₂

(1) إذا تمت تغذية أحد أسطح التنفس التي تتعدم فيها التهوية أو (2) إذا مر الدم بعيدا عن أحد أسطح التنفس وذلك بالنسبة لكل من A الرئة (3) تم حجز الهواء من الدخول إلى (4) الحجيرة و B الخياشيم (5) توقف سريان الماء (6) في حالة سريان الماء

10-4 التحكم في تهوية الرئة بواسطة الجهاز العصبي.

تتم تهوية الرئة عن طريق تحريك الستار الحاجز والعضلات بين الضلوع. تتحكم في نشاط هذه العضلات، خلايا عصبية حركية من النخاع المستطيل والعصب الخاص بالحجاب الحاجز والتي تتلقى إشارات من مجموعة خلايا

عصبية تكون مراكز التنفس في النخاع المستطيل. كما أن هذا التحكم على درجة عالية من الدقة بحيث يسمح بالتحكم في سريان الهواء عند القيام بالغناء والصفير (والمخاطبة عند الإنسان) بالإضافة إلى مجرد التنفس.

هذا ويتم الحفاظ على النشاط التواترى بواسطة خلايا موجودة في pons وفى مركز التهوية وكذلك فى النخاع المستطيل. يعتمد هذا النشاط على اشارات عصبية واردة من مستقبلات كيميائية طرفية ومركزية وكذلك مستقبلات ميكانيكية موجودة على الرئتين.

يتأثر معدل وعمق التنفس بالاختلاف فى O_2 , CO_2 و H₂ وكذلك بالعواطف وبالنوم. باختلاف درجة الضوء ودرجة الحرارة، بحساسية الرئة. باختلاف النشاط الرياضى وبمتطلبات التحدث أو اصدار الاصوات. أيضا يمكن التأثير على التنفس اراديا.

تستجيب معظم الحيوانات لاختلاف O_2 , CO_2 بتغيير فى الحجم الكلى للتهوية. يتم اكتشاف التغييرات فى تركيز O_2 , CO_2 فى الدم بواسطة مستقبلات كيميائية توجد عند الثدييات داخل الاجسام السباتية والأورطية aortic وداخل الجسم السباتى عند الطيور وال carotid labyrinth عند البرمائيات. كذلك توجد مستقبلات كيميائية مركزية، عند الثدييات، على النخاع المستطيل وهى تستجيب لانخفاض pH فى السائل الشوكى.

عند الحيوانات التى تتنفس الهواء مثل الثدييات والفقاريات الأخرى، يتم التحكم فى التنفس بواسطة المستقبلات الكيميائية كاستجابة للاختلاف فى تركيز CO_2 وليس O_2 . أما فى الفقاريات التى تستخلص O_2 من الماء، يمثل تركيز O_2 العامل الرئيسى للتحكم فى التنفس. وإذا اختلف تركيز O_2 من مكان إلى آخر فى البيئة المائية. كذلك ولأن درجة نوبان O_2 أقل بكثير من CO_2 بحيث أنه، إذا كان التنفس كافيا بالقدر الذى يسمح بتبادل O_2 إلى الخياشيم فهو حتما سيكون

كافيا لازالة CO₂. لذلك لا تحدد التهوية، في معظم الحالات، اخراج CO₂ بالنسبة للحيوانات المائية.

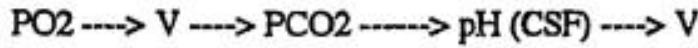
10-5 استجابة الجهاز التنفسي للاختلاف في تركيز الغازات :

10-5-1 نقص الاكسجين :

تتعرض الحيوانات التي تعيش داخل البيئة المائية إلى اختلافات في مستوى O₂ أكثر تكراراً وأسرع وقوعاً من الحيوانات التي تتنفس الهواء. قد يصاحب اختلاف تركيز O₂ في الماء اختلاف في تركيز CO₂ أو قد لا يصاحبه. هذا ويكون تركيز O₂, CO₂ في الهواء أكثر استقراراً وعادة تجنب الحيوانات المناطق التي بها انخفاض في تركيز O₂ أو ارتفاع في تركيز CO₂. بالطبع هناك نقصان تدريجي في PO₂ كلما ارتفعنا عن سطح البحر كما تختلف مقدرة الحيوانات على احتمال PO₂. أعلى منطقة توجد بها مجتمعات انسانية مستقرة حوالي 5800 m فوق سطح البحر حيث يصل PO₂ حوالي 10.5 kpa مقارنة مع 20.7 kpa عند مستوى سطح البحر. تحلق الطيور عند هجرتها ، لمسافات طويلة، على ارتفاع يزيد عن 6000 m فوق سطح البحر. وهو علو لا تستطيع العديد من الثدييات أن تعيش فيه إلا «بمشقة الأنفس» ويراد هنا المعنى الحرفي لهذه العبارة. هذا ويصاحب العلو عن سطح البحر انخفاض في درجة الحرارة وذلك يؤثر سلباً على انتشار الحيوانات.

تستطيع معظم الحيوانات المائية تحمل فترات طويلة من نقص O₂ حيث تستخدم الحيوانات المائية، في هذه الحالة، العديد من مسارات الأيض اللاهوائية أو هي تعدل من وظيفة جهازى التنفس والدورة الدموية لتحصل على O₂ الكافى للأيض في مواجهة نقصان O₂ في البيئة. يؤدي تركيز O₂ في الهواء إلى انخفاض PO₂ في الدم ويتسبب ذلك في ازدياد تهوية الرئة (في الثدييات).

كنتيجة لاثارة الجسم السباتى والأوراطى كيميائية. ينتج عن ازدياد تهوية الرئة ازدياد فى اخراج CO_2 وبالتالي انخفاض PCO_2 فى الدم. يتسبب انخفاض PCO_2 فى الدم فى انخفاض PCO_2 وبالتالي ارتفاع pH داخل السائل الشوكى cerebro spinal fluid. يؤدي انخفاض PCO_2 وازدياد pH فى CSF إلى خفض التهوية ويمكن أن يجهض ازدياد التهوية نتيجة لنقص O_2 .



ولكن إذا ما استمرت حالة نقصان O_2 كما يحدث عند ارتفاع عن سطح البحر يعود كل من PCO_2 فى الدم و pH داخل الدم و CSF إلى الوضع الطبيعى تسود استجابة المستقبلات الكيميائية لنقصان O_2 وتكون النتيجة ازدياد تدريجى فى التهوية مع تأقلم الحيوان للعيش فى المرتفعات.

كما ذكرنا سابقاً، تكون الاستجابة لنقص O_2 بتقلص الأوعية الدموية موضعياً عند الثدييات. لكن يقل هذه الاستجابة فى الثدييات التى تأقلمت مع المرتفعات، ربما يتحدد ذلك وراثياً. عادة تتميز السلالات البشرية التى تسكن المرتفعات بقصر القامة، كبر حجم الرئتين (وبالتالى اتساع الصدر) وارتفاع ضغط الدم الذى يغذى الرئة وينتج عن ذلك تضخم فى البطين الأيمن. ومن آثار التكيف بعيد المدى فى معظم الحيوانات الفقارية ازدياد فى عدد كريات الدم الحمراء ونسبة الهيموجلوبين فى الدم وبذلك ازدياد سعة الدم للاكسجين. كما يزداد diposphoglycerate اختصاراً DPG عند الانسان وتقل بذلك قابلية الهيموجلوبين للاكسجين .

2-5-10 ارتفاع تركيز ثانى أكسيد الكربون :

يصاحب ازدياد PCO_2 ، فى معظم الحيوانات، ازدياد فى الحجم الكلى للتهوية : عند الثدييات ، يكون الازدياد متناسباً مع الارتفاع فى تركيز CO_2 فى الدم لكن يكون تأثير pH داخل CSF أكثر وضوحاً.

10-6 الاستجابة للغطس تحت الماء

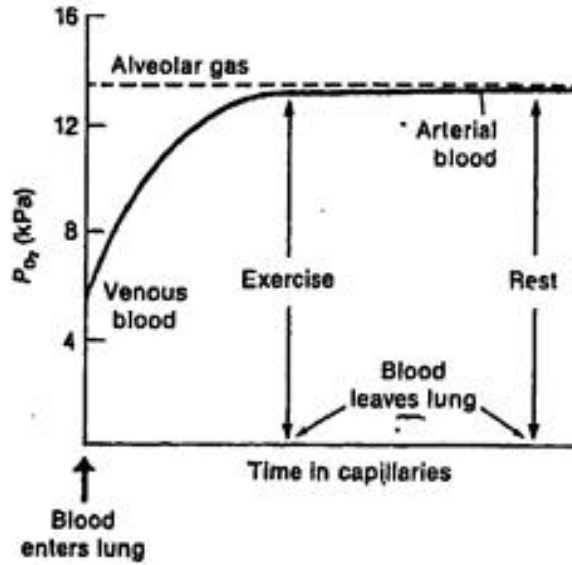
تتعرض الطيور والثدييات التي تغطس إلى فترات من نقص O_2 . لا يستطيع الجهاز العصبي المركزي ولا القلب تحمل نقص O_2 لذلك يجب تزويدهما بالكمية اللازمة طوال فترة الغطس. وهذا يحدث بالطبع على حساب الأنسجة الأخرى التي يقل انسياب الدم إليها وهي بذلك تلتجأ للأيض اللاهوائي طوال فترة الغطس. هذا ويكون هناك انخفاض ملحوظ في معدل خفقان القلب وكذلك في نتاج القلب.

توجد بالقرب من البلعوم ومن الفم والأنف (حسب النوع) مستقبلات تستجيب لوجود الماء وتقوم بتنشيط عملية الشهيق أثناء الغطس. لذلك لا يتسبب نقص O_2 أو ازدياد CO_2 في تهوية الرئة حيث يتم تجاهل المدخل من هذه المؤثرات أثناء الغطس.

تقوم معظم الحيوانات بتفريغ الرئة من الهواء قبل الغطس. يؤدي ضغط الماء، أثناء الغطس إلى الأعماق، بتقليص حجم الرئة فيهرب الهواء إلى الشعب الهوائية والقصبية الهوائية. يؤدي وجود الهواء داخل حجيرات الرئة إلى أنتشار الغازات إلى داخل الدم مع ازدياد الضغط، فترتفع بذلك نسبة النيتروجين المذاب في الدم. لذلك قد يتسبب الصعود السريع من الأعماق إلى سطح البحر في تكوين فقاعية داخل الدم وتكون لها آثار غير حميدة.

10-7 الاستجابة للتمارين الرياضية :

تزيد التمارين الرياضية من معدل استخدام O_2 وإنتاج CO_2 . وبالتالي يزداد مردود القلب ليلاقى ازدياد حاجة الأنسجة، ويقل وقت عبور الدم عبر شعيرات الرئة لكن ما يزال هناك وقتا كافيا لتبادل الغازات (الشكل 10-29).



الشكل 10-29 الطريقة التي يرتفع بها PO_2 عند سريان الدم عبر شعيرات الرئة

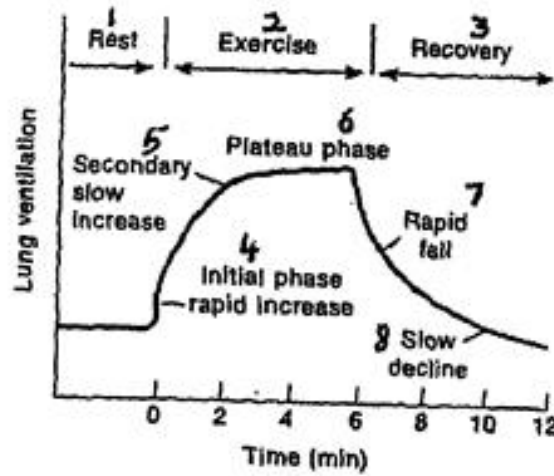
هذا ويزداد الحجم الكلى للتهوية في وجه الحفاظ على تركيز O_2 في الدم بالرغم من الانسياب السريع للدم. يكون ازدياد التهوية عند الشديتات سريعاً ويتزامن مع بداية التمرين الرياضى. هذا الازدياد الفجائى فى التهوية يعقبه ارتفاع أكثر تدرجا حتى يتم الوصول إلى حالة مستقرة لكل من حجم التهوية واخذ O_2 بواسطة الدم (الشكل 10-30). عند نهاية التمرين يحدث انخفاض مفاجئ فى التنفس يعقبه انخفاض متدرج فى حجم التهوية.

أثناء التمرين الرياضى يقل PO_2 ويزداد PCO_2 و H^+ فى الدم الوريدى ، لكن لاختلف هذه العوامل كثيراً فى الدم الشريانى ما عدا اثناء التمرين القاسى، ألعاب القوى . كما يكون هنال ازدياد فى تأرجح PO_2 و PCO_2 فى الدم الشريان مع كل شهيق وزفير، لكن يبقى المتوسط ثابتا.

هذا وتتراوح التمارين الرياضيه بين الحركات البطيئة إلى التمارين القاسية. وبين هذين الحدين تكون التمارين فوق مستوى الراحة وتستمر الطاقة اثناعها هوائيا ويكون الحصول على الطاقة من المصادر اللاهوائية ضئيل جدا.

بينما يصل استهلاك O_2 إلى اقصاه اثناء التمارين القاسية لذا تستمد الطاقة ايضا من المصادر اللاهوائية.

يبدو أن هناك العديد من نظم المستقبلات التي تشارك في الاستجابة للتمارين وربما لم يتم التعرف عليها جميعا. كما يبدو أن المستقبلات الكيميائية الطرفية (الجسم السباتي والأجسام الأورطية) وكذلك المستقبلات المركزية داخل النخاع المستطيل، غير مسؤولة مباشرة عن استجابة الجهاز التنفسي للتمارين الرياضية، لأن متوسط PO_2 , PCO_2 في الدم الشرياني لا يتغير كثيرا اثناء التمرين، لكن من المحتمل أن استجابة هذه المستقبلات تزيد اثناء التمرين، في هذه الحالة نتيجة للزيادة الواضح في الكاتكولامينات catecholamines (مثل ابيتفرين) التي يتم تحريرها اثناء التمرين الرياضي.



الشكل 10-30 الاختلاف في معدل تهوية من الرئة (1) المستوى عند الراحة ثم (2) التمرين الرياضي (3) بعد انتهاء التمرين (4) في البداية ازدياد سريع في معدل التنفس، يعقبه (5) ازدياد بطيء، حتى يصل إلى (6) ذروة عند انتهاء التمرين (7) يهبط معدل التهوية فجأة وبعد ذلك (8) يتدرج الهبوط إلى أن يصل مستوى الراحة

كذلك توجد مستقبلات ميكانيكية على العضلات، الألياف الوتيرية والمفاصل تؤدي اثارها إلى ازدياد التهوية وربما تكون هي المسئولة عن التغير المفاجئ في التهوية الذي يصاحب بداية التمرين الرياضى ونهايته . أيضا يعتقد أن اختلاف النشاط العصبى فى المخ والحبل الشوكي، المسئول عن انقباض العضلات، يؤثر أيضا على مركز التنفس فى النخاع المستطيل مما ينتج عنه ازدياد فى التهوية.

10-8 نظم أخرى لنقل الغازات :

جهاز القصبات الهوائية عند الحشرات

يختلف الجهاز التنفسى عند الحشرات كلية عن نظيره عند الفقاريات التى تتنفس الهواء . فهو يتكون من العديد من القصبات الهوائية tracheal system عند الحشرات.

جهاز القصبات الهوائية عبارة عن انابيب مملوءة بالهواء تخترق الجسم من السطح الخارجى إلى الخلايا وتعمل كمعبر للانتقال السريع لكل من CO_2 , O_2 وبذلك تم تجنب الحاجة إلى جهاز دورى ينقل الغازات بين اسطح التنفس والأنسجة .

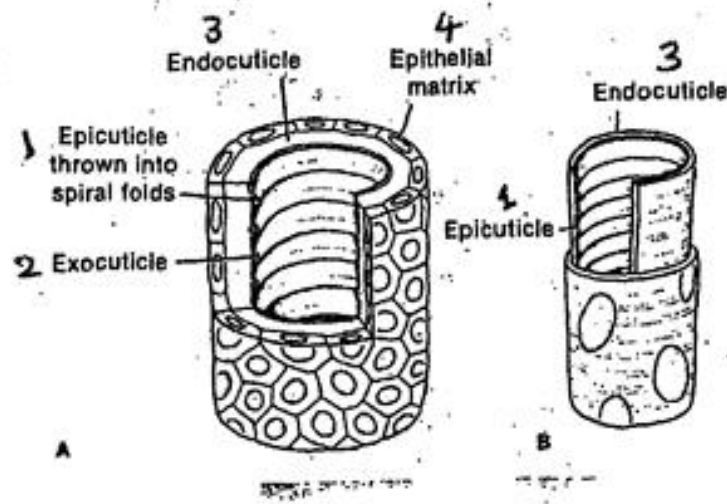
للقصبات الهوائية تشكيل جدارى شبيه بالجلد (الشكل 10-31) وهي عبارة عن انبعاث من سطح الجسم الخارجى تتفرع إلى كل موضع فى الأنسجة. هذا وتنتهى الأفرع الصغيرة لتلامس الخلايا وبذلك توصل الأكسجين إلى جوار الميتوكوندريا . وتظهر كفاءة هذا الجهاز إذا علمنا بأن الغازات تنتشر أسرع فى الهواء (10.000 ضعفا) عنه فى الماء أو الأنسجة.

أيضا توجد أكياس هوائية على بعد مسافات متراوحة تزيد من حجم الجهاز وتؤدي فى بعض الأحيان إلى التقليل من كثافة الحشرة. توجد عند مدخل

القصبات الهوائية spiracles تتحكم في انسياب الهواء، وبالتالي تنظيم فقدان الماء كما تمنع دخول الغبار.

تقوم بعض الحشرات كبيرة الحجم بتهوية الجهاز التنفسي والاكياس الهوائية عن طريق ضغط وتمديد جدار الجسم خاصة في منطقة البطن وبذلك تزيد من عملية انتقال الغازات.

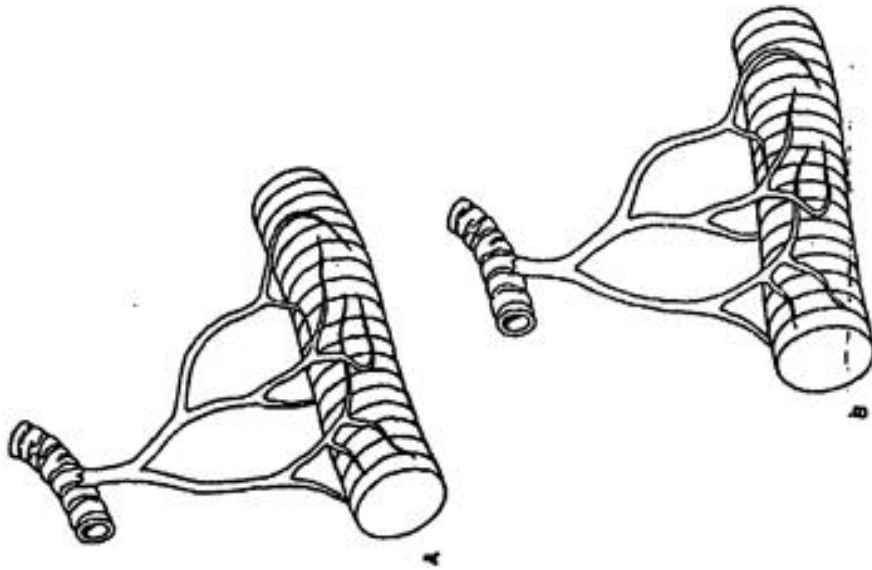
يختلف الحجم الكلي للقصبات الهوائية كثيراً في الأنواع المختلفة من الحشرات. فهو يصل 40 بالمئة من حجم الجسم عند الخنفس melolontha ويصل 10 بالمئة من حجم الجسم عند يرقانه الخنفس. الغطاس dysticus



الشكل 10-31 شكل القصبة الهوائية عند الحشرات A بالقرب من فتحة التنفس B فرع صغير تم تكبيره (1) الجلد السطحي (2) الجلد الخارجي (3) الجلد الداخلي (4) خلايا طلائية

يتم تبادل الغازات عبر جدر القصبات الهوائية الدقيقة والتي يصل سمكها 40 إلى 70 nm . هذا وتمتلئ أطرافها بسائل ويتم تبادل الغازات عبر هذا السائل . ولكن يتم تغيير حجم هذا السائل في الأنسجة النشطة عن طريق ازدياد اسموزيتها. فينتج عنه تحرك الماء من القصبات الهوائية الدقيقة إلى الأنسجة (الشكل 10-32). وبذلك يستطيع O_2 أن ينفذ بسرعة اكبر إلى الخلايا. هذا

ويزداد استخدام O_2 بواسطة عضلات الطيران عند الحشرات 10 إلى 100 ضعفا أثناء الطيران منه عند الراحة.

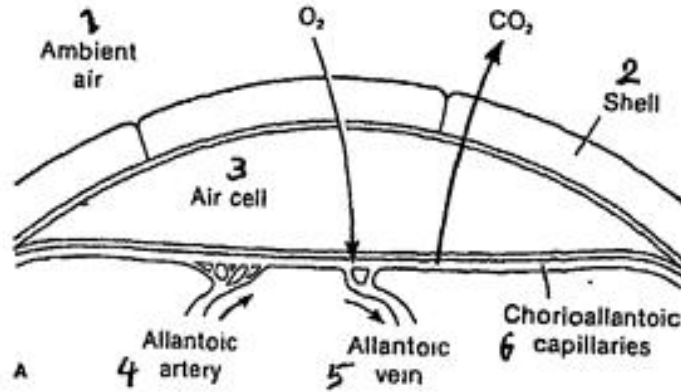


الشكل 10-32 الأفرع الدقيقة للقصبات الهوائية للحشرات وهي تغذي احدى الالياف العضلية A عند الراحة تحتوى نهايات الأفرع على سائل و B عند النشاط يختفى السائل ويمتد الهواء ليلامس الليفة ..

10-9 كيف تتنفس البيضة

للقشرة الخارجية لبيضة الطيور أبعاد هندسية محددة (السُمك، مساحة السطح، حجم وعدد المسامات ... الخ). وهي تحوى بداخلها الجنين الذى يزداد احتياجه لتبادل غازات التنفس 10^3 ضعفا بين وضع البيضة وعملية الفقس.

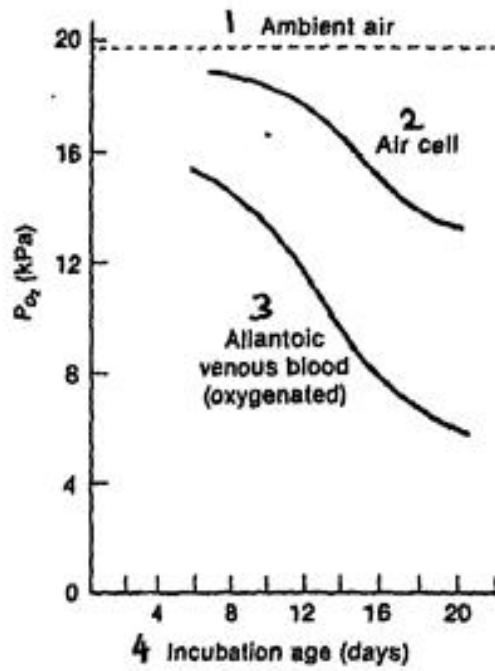
لذلك يزداد معدل نقل O_2 , CO_2 عبر القشرة اثناء الطور الجنيني بينما تبقى أبعاد سطح النقل (قشرة البيضة) ثابتة لا تتغير . هذا وتنتشر الغازات عبر مسامات أو ثقوب صغيرة مليئة بالهواء موجودة على القشرة ومن ثم عبر الأغشية المبطنة بما فيها الغشاء المشيمي allantoic mem (الشكل 10-33).



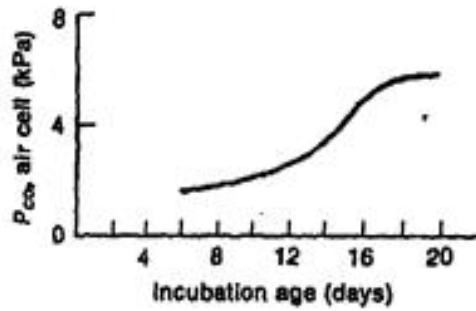
الشكل 10-33 رسم توضيح مسار انتشار الهواء عبر قشرة البيضة عند الطيور من الهواء المحيط إلى الدورة الدموية للجنين (1) الهواء (2) القشرة (3) حجرة هوائية (4) شريان (5) وريد (6) شعيرات دموية (مشيمية)

تكون الدورة المشيمية (الدورة الدموية التي يتنفس من خلالها الجنين) لصيقة بقشرة البيضة وتزداد مع نمو الجنين، ويتم تبادل O_2 , CO_2 بين هذه الدورة وبين الهواء الخارجى، عبر القشرة، مع انحدار تركيزها (الشكل 10-34).

يتم فقدان الماء من البيضة اثناء النمو وينتج عنه تكوين تدريجى لحجرة هوائية air cell داخل القشرة يصل حجمها 12ml عند الفقس فى بيضة الدجاجة والتي تزن حوالى 50g . قبل الفقس مباشرة، يدخل الجنين منقارة داخل هذه الحجرة، بذا يقوم بتهوية رئتيه لأول مرة. يكون PCO_2 داخل الدم منخفض فى المراحل الأولى للطور الجنينى لكنه يصل 40mm Hg قبل الفقس مباشرة (الشكل 10-35). يتم الحفاظ على هذا الضغط بعد الفقس بذا يتم تجنب حدوث اختلاف كبير في التوازن الحمضى -قلوى عندما يتحول الطائر من التنفس عبر القشرة إلى التنفس بواسطة الرئة.



الشكل 10-34 اختلاف PO_2 داخل الحجرة الهوائية والوريد المشيمي مع عمر الجنين (1) الهواء الخارجى (2) حجرة الهواء (3) الدم الوريدي (مؤكسج) (4) فترة الحضانة (بالايام)



الشكل 10-35 اختلاف PCO_2 داخل الحجرة الهوائية الهوائية مع عمر الجنين فترة الحضانة بالايام و PCO_2 داخل الحجرة الهوائية يساوى PCO_2 داخل الدم الوريدي

10-10 تجمع الاكسجين داخل اكياس العوم أو العوامات

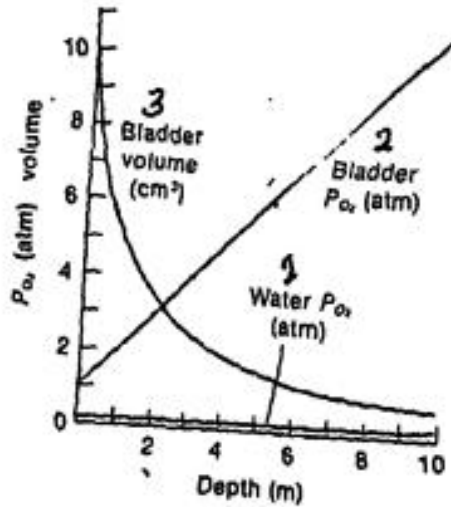
تحقق معظم الحيوانات المائية طفوا neutral buoyancy لتعوض عن الكثافة العالية لهياكلها العظمية، وذلك عن طريق احتواء مادة أخف وزنا داخل اعضاء متخصصة. قد تحتوي هذه الاعضاء علي محلول NH_4Cl (كما في الحبار) ، طبقات دهنية (كما في العديد من الحيوانات ومن بينها أسماك القرش) أو عوامات مليئة بالهواء (كما في العديد من الأسماك). تمتاز الأجهزة التي تحتوي على NH_4Cl والدهون بأنها غير قابلة للضغط ولذلك لا يتغير حجمها مع تغير الضغط الذي يصاحب الحركة عموديا داخل الماء. أما العوامات فهي قابلة للضغط لذلك يختلف حجمها وعليه تختلف buoyancy الحيوان مع اختلاف عمق المياه. أحدي الطرق لمنع اختلاف حجم العوامة يكون عن طريق اضافة أو ازالة الهواء عند هبوط أو صعود الحيوان.

تقضى معظم الأسماك التي لها عوامات وقتها عند طبقة يصل عمقها 200m. هذا ويتراوح الضغط داخل العوامة من 1 atms عند السطح إلى 21 atms عند عمق 200 m . الماء في توازن مع الهواء ولا يختلف PO_2 داخل الماء مع العمق لأن الماء لا يقبل الضغط .

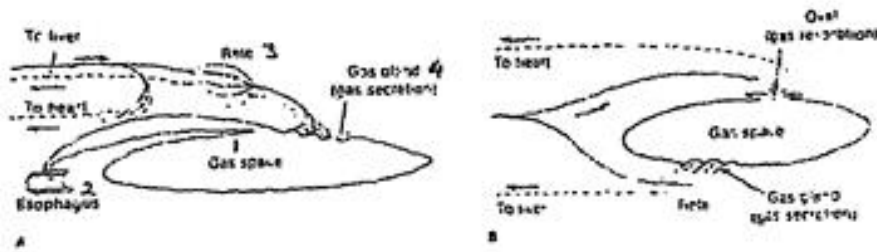
بينما يختلف PO_2 وتركيز باقي الغازات داخل العوامة مع العمق (الشكل 10-36). يتكون الهواء داخل العوامة في معظم الأسماك من O_2 لكنه قد يحتوي علي CO_2 أو N_2 . هذا ويزداد الفرق في PO_2 بين العوامة والماء مع ازدياد عمق الماء (الشكل 10-36).

عندما تنتقل الأسماك إلى عمق 100 m يتم اضافة O_2 للعوامة. يكون مصدره من البيئة المحيطة وهي الماء. يتم نقل O_2 ضد انحدار تركيزه، في هذا المثال يكون PO_2 داخل العوامة حوالي 10 atms بينما لا يتعدى PO_2 في داخل الماء 0.228 atms . لفهم كيفية حدوث ذلك سنقوم باستعراض شكل العوامة

وهو في الاسماك العظمية عبارة عن كيس نشأ من مقدمة المعي (الشكل 10-37). هذا وتوجد، في بعض الأسماك، قناة بين العوامة والمرئ لكنها غير موجودة في معظم الأسماك الناضجة. جدار العوامة قوى ولا يسمح بتسرب الغازات حتى عند الضغط العالي جدا. لكن يتمدد الجدار بسهولة مع ازدياد الضغط. للأسماك التي تستطيع افراز O_2 داخل العوامة شبكة ، تتكون من العديد من حزم الشعيرات (شريانيه ووريدية) التي يسرى عبرها الدم وفق آلية التيار المضاد. مما يسمح بسريران الدم إلى جدار العوامة بدون فقدان كبير للغاز من العوامة، وهذا يقلل من فقدان O_2 من العوامة. لكن كيف يتم افراز O_2 داخل العوامة ؟



الشكل 10-36 الاختلاف في PO_2 داخل الماء مع اختلاف عمق المياه (2) الاختلاف في PO_2 داخل العوامة مع اختلاف عمق المياه و (3) الاختلاف في حجم العوامة مع اختلاف عمق المياه



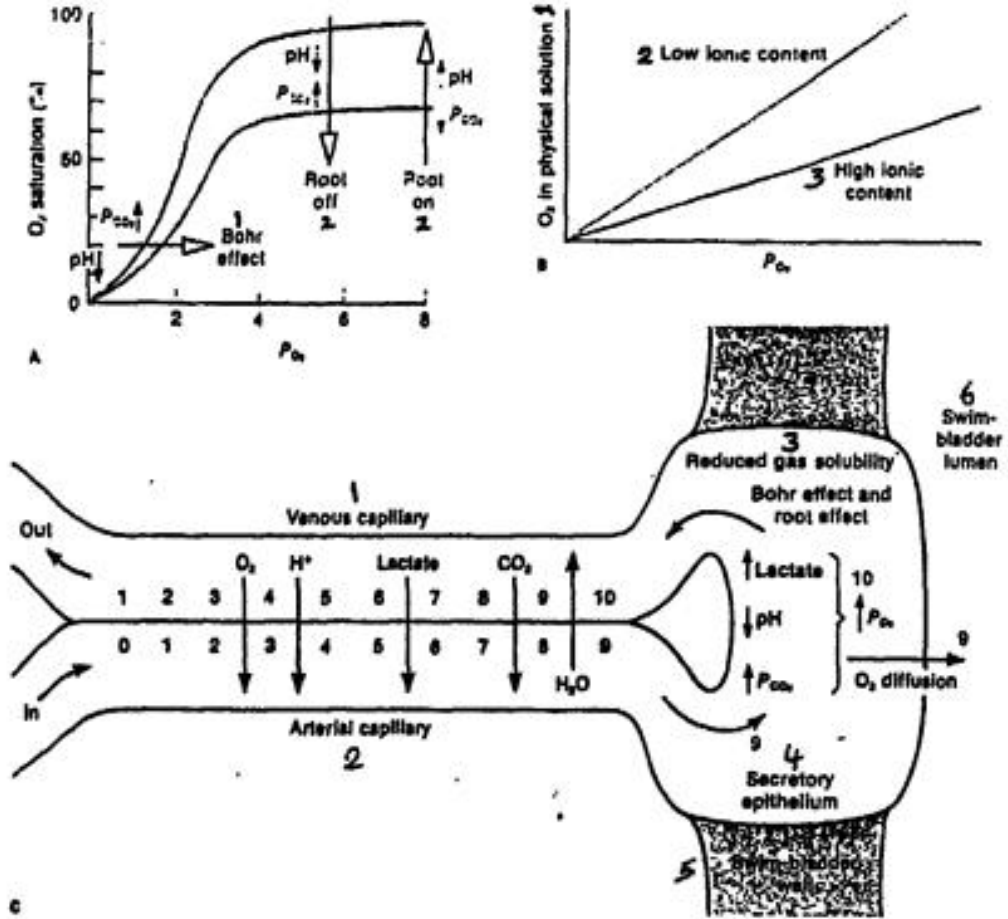
الشكل 10-37 شكل (1) العوامة عند سمك ال eel توجد قناة تصلها مع (2) المرئ يمر الدم عبر الشبكة الدموية ليغذي (4) غدة الغاز (راجع النص)

أولا : لناخذ العلاقة بين PO_2 ، نوبان O_2 وتركيز أو محتوى O_2 . ينتقل O_2 في الدم مرتبطا بالهيموجلوبين وكذلك ذائبا في البلازما. إذا تم تحرير O_2 من الهيموجلوبين لينوب في البلازما يرتفع PO_2 . يمكن تحرير O_2 من الهيموجلوبين عن طريق انخفاض pH (تأثير بور أو روت Bohr or Root) (الشكل 10-38).

أيضا يتسبب ازدياد التركيز الأيوني في ارتفاع PO_2 . بذلك يمكن تحقيق ارتفاع في PO_2 في الدم بتحرير O_2 من الهيموجلوبين أو بازدياد التركيز الأيوني للدم .

يحدث هدم الجلوكوز glycolys في الطلائية الإفرازية للعوامة حتي عند توفر O_2 ، ينتج عن ذلك 2 جزئي lactate و 2 بروتون لكل جزئي جلوكوز. يؤدي ذلك إلى (1) انخفاض pH الذي يستبب في تحرير O_2 من الهيموجلوبين و (2) ازدياد التركيز الأيوني. وبذلك انخفاض نوبانية O_2 . يتسبب كل من هذين التأثيرين في ازدياد PO_2 في الطلائية الإفرازية أكثر منه داخل العوامة. ينتج عنه انتشار O_2 من الدم إلي داخل العوامة. أيضا يتسبب ازدياد التركيز الأيوني في خفض

نوبانية غازات أخرى مثل N_2 و CO_2 ربما يعلل ذلك التركيز العالي لهذه الغازات الذي تمت ملاحظته داخل العوامات.



الشكل 10-38

- (A) تأثير الاختلاف في PA و PCO_2 على منحنى تفكك الأكسجين عند الأسماك
 (1) تأثير بود (2) تأثير روت
 (B) تأثير ازدياد التركيز الأيوني على PO (1) وتركيز O_2 الذائب في الماء
 (2) تركيز أيوني منخفض (3) تركيز أيوني مرتفع
 (C) رسم توضيحي لعملية افراز O_2 داخل العوامة بواسطة غدة الغاز والشبكة الدموية (1) وريد
 (2) شريان (3) انخفاض درجة نوبان O_2 (بود روت) (4) طلائية الفرازية
 (5) جدار العوامة (6) داخل العوامة

الفصل الحادى عشر
أيض الطاقة
وتنظيم درجة حرارة الجسم

الفصل الحادى عشر

أيض الطاقة وتنظيم درجة حرارة الجسم

11-1 ما هو أيض الطاقة ؟

يشمل مصطلح أيض metabolism مجموعة التفاعلات الكيميائية التى تحدث داخل جسم الكائن الحى، وهى تنقسم إلى أيض بنائى anabolism ويتم فيه بناء مواد مركبة من مواد أبسط كيميائياً. مثال لذلك بناء البروتينات من الأحماض الأمينية. (2) أيض هدم catabolism ويتم فيه تكسير المواد المعقدة والجزئيات كبيرة الحجم إلى جزئيات أبسط وأصغر مثال لذلك عملية هدم البروتينات إلى أحماض أمينية.

يمكن قياس الأيض البنائى عن طريق توازن النيتروجين الموجب أى يأخذ الحيوان نيتروجيناً أكثر مما يفقد، وعندما يحدث العكس يكون الأيض هدمى. تصاحب عملية الهدم تحرير الطاقة الكيميائية التى يخزن جزء منها فى جزئى ATP الذى يستخدم بواسطة الخلايا عند تادية وظائفها المختلفة عندما لا يؤدى الحيوان أى نشاط حركى خارجى ولا يقوم أيضاً بتخزين الطاقة الكيميائية، تظهر كل الطاقة التى يتم تحريرها بواسطة العمليات الأيضية أنتاج الطاقة الحرارية كدالة لأيض الطاقة energy metabolism بشرط أن يكون الكائن فى حالة سبات أو ثبات بالنسبة للبيئة المحيطة به. يقاس تحويل الطاقة الكيميائية إلى حرارة فى شكل معدل أيض metabolic rate وتعريفه كالتى: الطاقة الحرارية التى يتم تحريرها فى وحدة زمنية.

هذا ويختلف معدل الأيض باختلاف نشاط الحيوان. أيضاً يتأثر معدل الأيض بدرجة حرارة الطقس، الوقت خلال اليوم، فصول السنة، السن، الجنس، الوزن، الحجم، التوتر، ونوع الطعام المتناول، وكذلك الحمل عند الأمهات. لذلك لا

يمكن أن نقارن بين معدل الأيض للحيوانات المختلفة إلا تحت ظروف معينة ومحكمة. وقد قاد ذلك إلى قياس معدل الأيض الأساسي basal metabolic rate اختصاراً BMR وهو يقاس بالنسبة للثدييات والطيور تحت ظروف بيئية وفزيولوجية ثابتة بأقل أجهاد للحيوان.

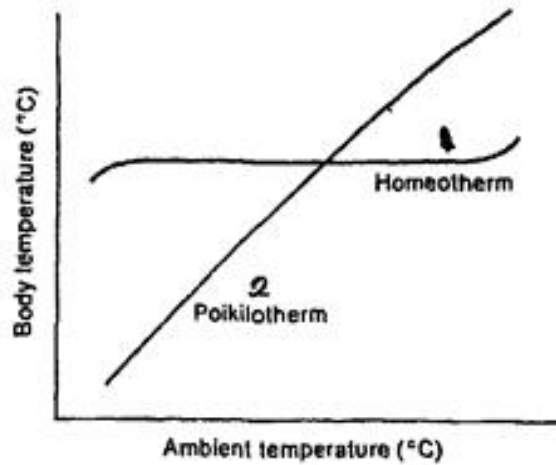
وكذلك معدل الأيض القياسي standard metabolic rate اختصاراً SMR وهو يقاس، بالنسبة للزواحف وغيرها من الحيوانات، في الحيوان الصائم، عند الراحة وعند درجة حرارة محددة للجسم.

11-2 تصنيف الحيوانات حسب درجة حرارة الجسم

مبدئياً، تصنف الحيوانات حسب مقدرتها على الاحتفاظ بدرجة حرارة ثابتة إلى :

1- حيوانات ثابتة الحرارة homeotherm وهي التي تستطيع أن تحافظ على درجة حرارة ثابتة للجسم ولا تتأثر كثيراً بدرجة حرارة الجو. إذ تستطيع ابقاء درجة حرارة الجسم عالية عن طريق توليد الطاقة الحرارية والتحكم في إنتاجها وكذلك التحكم في معدل فقدان الحرارة (الشكل 11-1). تستطيع الثدييات الحفاظ على درجة حرارة الجسم الداخلية core temp عند 37°C إلى 38°C بينما تكون درجة حرارة الجسم الداخلية عند الطيور 40°C . أيضاً تستطيع بعض الحيوانات الفقارية الدنيا وبعض اللافقاريات التحكم في درجة حرارة الجسم بهذه الطريقة. لكن يتم ذلك فيما يبدو أثناء فترات من النشاط أو النمو السريع في هذه الحيوانات .

2- حيوانات متغيرة الحرارة poikilotherms في هذه الحيوانات تعيل درجة حرارة الجسم إلى التغير مع تغير درجة حرارة البيئة المحيطة.



الشكل 1-11 العلاقة بين درجة حرارة الجسم ودرجة حرارة الجو عند الحيوانات
(1) ثابتة درجة الحرارة (2) متزايدة درجة الحرارة

ولكن هذا التصنيف إلى «ثابتة الحرارة» و«متغيرة الحرارة» يبدو غير ملائماً ذلك لأن المصطلحين يشيران إلى ثبات درجة حرارة الجسم بينما نجد أن العديد من الحيوانات متغيرة الحرارة، مثل الزواحف، تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق التحكم في التبادل الحراري مع البيئة.

كذلك نجد أن العديد من الطيور والثدييات يسمح، في بعض الأحيان، بتراوح في درجة حرارة الجسم أو درجة حرارة أجزاء من الجسم يقود ذلك إلى تبني أساس آخر للتصنيف يعتمد على تحديد مصدر الطاقة الحرارية. فالحيوانات ثابتة الحرارة صنفت إلى حيوانات يكون مصدر الطاقة الحرارية فيها، تستمد عن طريق توليد الحرارة أيضاً *endothermic animals* سنشير لها بمصطلح «ذوات الدم الحار» أما الحيوانات متغيرة الحرارة فقد صنفت إلى حيوانات يكون مصدر الطاقة الحرارية فيها مستمد من البيئة المحيطة أي من خارج الجسم *ectothermic animals* سنشير لها بمصطلح «ذوات الدم البارد»، تقوم الحيوانات ذات دم الحار بتوليد الطاقة الحرارية أيضاً فتدفع بذلك درجة حرارة

insulation جيداً مما يساعدها على الاحتفاظ بالحرارة بالرغم من انخفاض درجة حرارة الجو. عادة يكون معدل الأيض في الحيوان ذى الدم الحار 5 أضعاف الحيوان ذى الدم البارد الذى له نفس الحجم وعند درجة حرارة موحدة. تنتج نوات الدم البارد الحرارة أيضاً بمعدلات منخفضة نسبياً لذلك يكون التبادل الحرارى مع البيئة أهم من الحرارة الأيضية فى تحديد درجة حرارة الجسم. لهذا السبب يكون عزلها الحرارى ضعيفاً .

جدير بالذكر أن هناك نوع ثالث أسميناه «مختلف الحرارة» neterotherm وهي الحيوانات التى تستطيع إنتاج الطاقة الحرارية أيضاً لكنها لا تقوم بتنظيم درجة حرارة الجسم فى نطاق ضيق، أى تسمح بتراوح درجة حرارة الجسم .

وتشمل بعض الحشرات وبعض الزواحف والأسماك وكذلك بعض الطيور والثدييات. وهى تسمح بتفاوت درجة الحرارة مع اختلاف التوقيت اليومي. مثال لذلك، فى الجو الحار، يستطيع حيوان كبير مثل الجمل أن يسمح بارتفاع فى درجة حرارة الجسم أثناء النهار ليفقد الحرارة بعد ذلك أثناء الليل، سنتعرض لذلك لاحقاً.

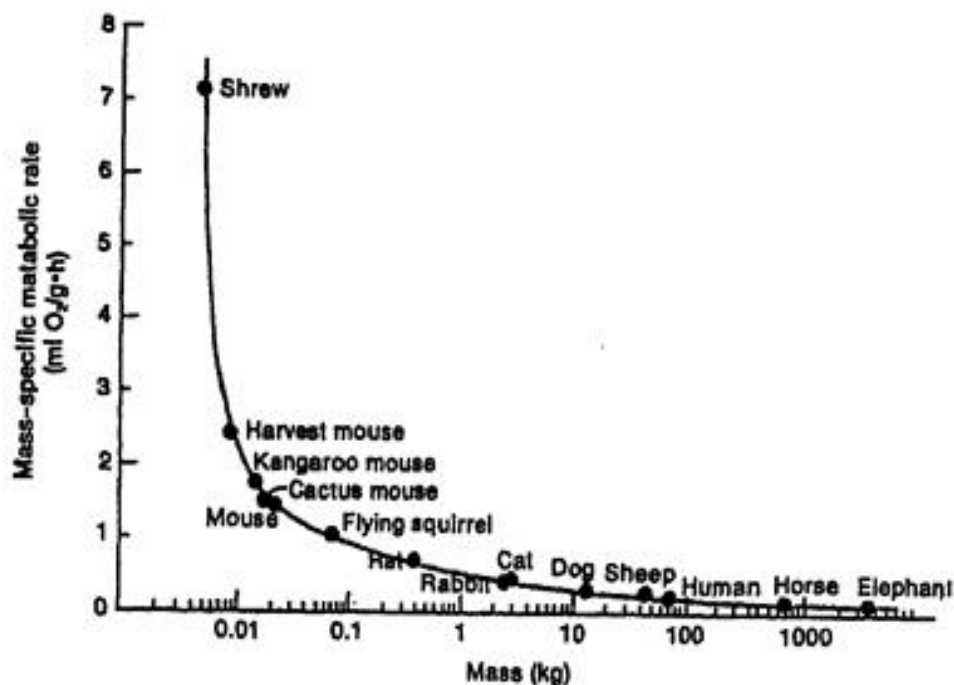
11-3 حجم الجسم ومعدل الأيض

أحد الخواص الهامة لأى حيوان هو حجمه. يحدث ازدياد الحجم اختلافات لاتتسم بالبساطة دائماً وغير متناسبة.

مثلاً عند مضاعفة طول أحد الحيوانات التى تعيش على اليابسة تزداد مساحة السطح 4 أضعاف بينما تزداد الكتلة 8 أضعاف مما يترتب عليه نتائج وظيفية وتشريحية مباشرة للحيوان.

مثلاً يختلف معدل الأيض مع اختلاف الحجم، وإذا أخذنا التنفس (معدل استهلاك O_2) كقياس لمعدل الأيض نجد أن هناك صلة عكسية بين معدل استهلاك O_2 لكل جرام من حجم الجسم والكتلة الكلية للجسم . بذا نجد أن حيواناً ثديياً يزن 100 g يستهلك طاقة (لوحدة الوزن الواحدة فى الوحدة الزمنية

(cal/g/s) أكثر من حيوان يزن 1000 g . يوضح الشكل (11-2) والجدول (11-1) عدم التناسب بين BMR وحجم الحيوان .



الشكل 11-2 العلاقة بين وزن الجسم (kg) ومعدل الأيض (ml O₂/g.h) عند الثدييات

الجدول 11-1 معدل استهلاك الأوكسجين بواسطة الثدييات

الحيوان	الوزن g	الاستهلاك الكلي للأوكسجين ml/h	الاستهلاك O ₂ للجرام ml/g.h
الفئران	25	41.0	1.65
السنجاب	96	98.8	1.03
القط	2,500	1,700	0.68
الكلب	11,700	3,870	0.33
القرود	42,700	9,590	0.22
الإنسان	70,000	14,760	0.21
المصان	50,000	71,100	0.11
الليل	3,833,000	268,000	0.07

يتضح الآن أن الأيض الكلي يزداد مع ازدياد كتلة الجسم بينما يقل معدل

الأيض بالنسبة للوحدة من كتلة النسيج مع ازدياد كتلة الجسم. كما أن معدل الأيض في الحيوانات ذات الدم الحار يتناسب مع مساحة سطح الجسم ذلك لأن معدل انتقال الحرارة بين جسم الحيوان والبيئة المحيطة يتناسب مع سطح التلامس بينهما أي مساحة سطح الجسم. هذا وبالنسبة لأي جسم بكثافة محددة وبشكل متناسق نجد أن مساحة السطح تختلف مع الأس 0.6 للكتلة بينما تزيد الكتلة كمعب الضلع وتزيد المساحة كمربع الضلع فقط (يقصد بالضلع الأبعاد الخطية للجسم).

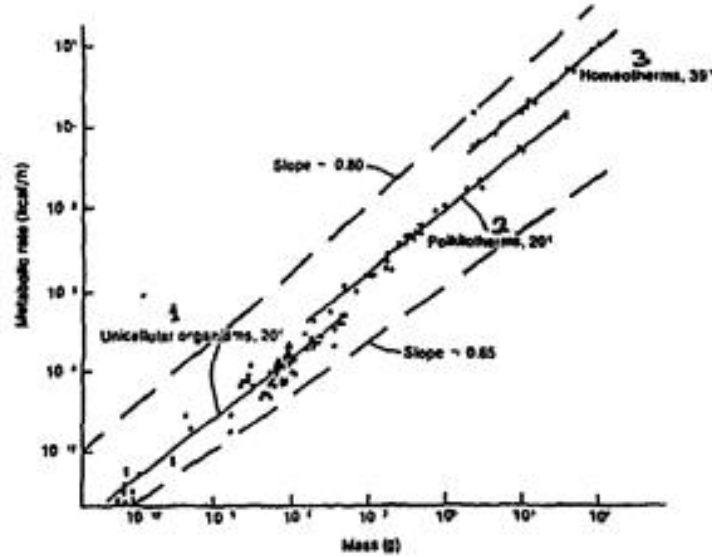
ولقد تم تدعيم هذه النظرية إذ وجد أن معدل الأيض في الحيوانات ذات الدم الحار يتناسب مع مساحة السطح بذا يكون للحيوانات صغيرة الحجم معدل أيض أكبر للوحدة من الكتلة. لكن هذا لا ينطبق عند مقارنة حيوانات من أنواع مختلفة.

هذا وقد تبلورت نظرية أخرى تقول بأن ما يتناسب مع معدل الأيض هو مساحة القطاع العرض وليس مساحة سطح الجسم. إذ تتناسب مساحة القطاع العرضي مع أس 0.75 من الكتلة. وقد أمكن إثبات ذلك في عدد كبير من الحيوانات (الشكل 3-11). ربما تمت برمجة مساحة القطاع العرضي ومعدل الأيض وراثياً ، وكل على حدة، بحيث تكون كل منها مثالية بالنسبة لحجم الحيوان.

11-4 تأثير درجة الحرارة على الحيوان ؛ اعتماد معدل الأيض على درجة الحرارة

يعتمد معدل التفاعلات الأنزيمية إلى درجة كبيرة على درجة الحرارة. لذلك فإن الأيض داخل أنسجة الإنسان وبالتالي حياته يعتمدان على ابقاء درجة حرارة البيئة الداخلية للحيوان عند القيمة المناسبة.

هذا ولاختبار تأثير درجة الحرارة على معدل التفاعلات الانزيمية يكون من المفيد الحصول على معامل حراري temperature quotient بمقارنة المعدل عند درجتى حرارة مختلفتين، تؤخذان بفارق 10°C . ثم يحسب ما يعرف بواسطة Q_{10} باستخدام معادل فان ت هوف Van't Haff



الشكل 3-11 العلاقة بين أدنى معدلات الأيض kcal / h ووزن الجسم g عند الحيوانات (1) وحيدة الخلية ، (2) متراوحة درجة الحرارة و (3) ثابتة درجة الحرارة بالنسبة للمجموعات الثلاث تكون العلاقة الأسية (4) حوالى

$$n = a M^b$$

حيث n تساوى BMR أو SMR، M وزن الجسم، a معامل التناسب يختلف بالنسبة لنوع الحيوانات المختلفة ، b أس يعبر عن معدل التغير فى n مع التغير فى الوزن.

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{10/(t_2-t_1)} \quad (1)$$

K_1, K_2 ثوابت تعبران عن سرعة التفاعل الأنزيمى عند درجة حرارة t_1, t_2 . يتم تعديل المعادلة كما يلى لتكون أكثر مناسبة لنقاشنا الحالى :

$$Q_{10} = \left(\frac{n_2}{n_1} \right)^{10/(t_2-t_1)} \quad (2)$$

n_2, n_1 عبارة عن معدل الأيض عند درجة حرارة t_2, t_1 . الحرارة t_2, t_1 وبما أن درجة حرارة تختلف بمقدار 10°C فنختصر المعادلة لتصبح .

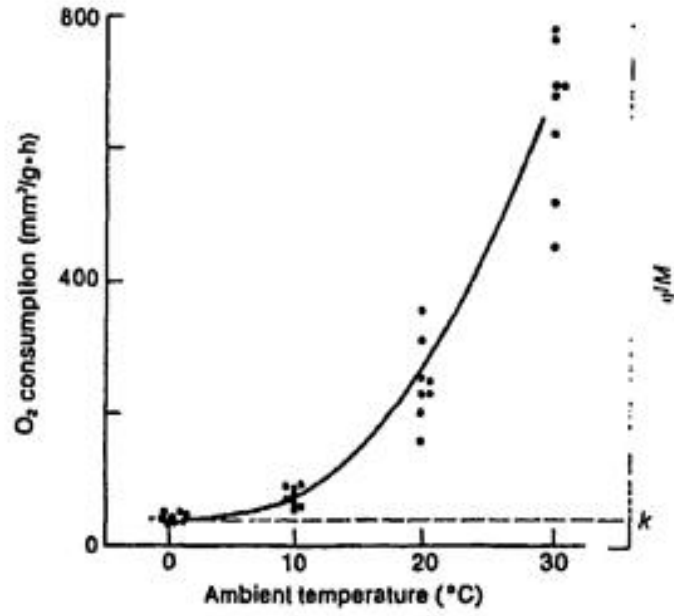
$$Q_{10} = \left(\frac{n(t+10)}{n_1} \right) \quad (3)$$

حيث أن n هو معدل الأيض عند درجة الحرارة الصغرى و $n(t+10)$ عند درجة الحرارة العظمى . تجدر هنا ملاحظة أن Q_{10} ليس لها أى أساس نظري بل هى قيمة تجريبية بحتة . كما أنها تختلف باختلاف مدى درجة الحرارة لذلك من المهم تسجيل قيمة t_1 و t_2 التى يتم عندها تحديد قيمة Q_{10} . عموماً تكون قيمة Q_{10} للتفاعلات الكيميائية بين 2 و 3 بينما تكون قيمة Q_{10} للتفاعلات الفيزيائية، مثل الانتشار ، أكثر انخفاضاً حوالى 1.0 تسمح درجة الحرارة الطبيعية داخل الوسط المائى ببقاء البروتينيات فى حالة استقرار كما تسمح بدرجة الحرارة المثلى للتفاعلات الانزيمية ($2^\circ -$ إلى 4°C).

لذلك لا تمثل درجة حرارة البيئة المحيطة مشكلة كبيرة بالنسبة للحيوانات التى تعيش داخل الماء، والتى تعتمد على مصدر خارجى لاكتساب الحرارة. لكن بتوجب على نظيرتها التى تعيش على ظهر اليابسة التعامل مع درجة حرارة تتراوح بين $65^\circ\text{C} -$ إلى $70^\circ\text{C} +$ هذا ويزداد معدل الأيض أسياً مع درجة حرارة الجسم (الشكل 4-11) ، والمعادلة التالية :

$$\frac{n}{M} = K 10^{b/t} \quad (4)$$

n/M هى الكثافة الأيضية metabolic intensity وتقاس بواسطة (hr/kg/ kcal) .
 k و b ثوابت و t درجة الحرارة.

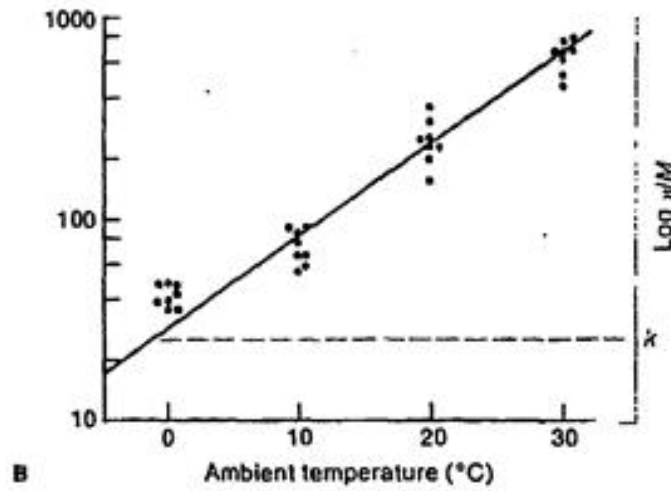


الشكل 11-4 معدل استهلاك O₂ (mm³/g.h) عند درجات الحرارة المختلفة ليراقاة الفراش .
يزداد معدل الأيض أسياً مع درجة الجسم (المعادلة (4))

بتحويل المعادلة (4) إلى علاقة لوغاريتمية نحصل على ،

$$\log \frac{n}{M} = \log K + b_1 t \quad (5)$$

في هذه الحالة يعطينا ميل الخط أى الأزياد فى لوغاريثم n/m لدرجات
الحرارة المختلفة (الشكل 11-5).



الشكل 11-5 العلاقة اللوغارتمية للرسم في الشكل 11-4

$$\log n/m = \log k + b1t$$

n/m الكثافة الايضية (kcal / kg/ hr) ، k ، b ثوابت t درجة الحرارة $b1$ ميل الخط أي

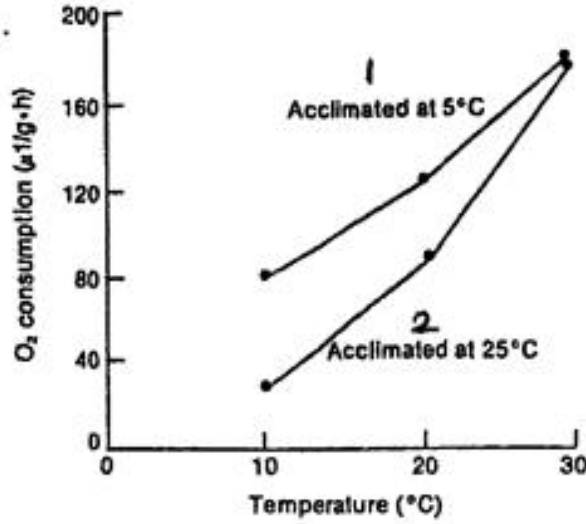
الازدياد في لوغاريتم n/m عند درجات الحرارة المختلفة

11-5 التكيف الحرارى

في العديد من أنواع الاجهاد الطبيعي من الحرارة أو البرودة في البيئة، تظهر تغييرات تعوضية في الفزيولوجى أو المورفولوجى للحيوان تساعده علي حمل هذا الاجهاد.

يسمى التغير الكلى الذى يحدث للحيوان acclimatization لكننا هنا سنحصر أنفسنا في مفهوم التكيف acclimation والذى يعنى التغييرات الفزيولوجية التى تحدث مع الوقت داخل المعمل كاستجابة لتغيير حالة بيئية واحدة مثل درجة الحرارة.

لقد تم توضيح التكيف لكل نسيج علي حدة وكذلك بالنسبة للحيوان ككل. مثلاً وجد، عند درجة حرارة معينة، أن للنسيج العضلى للضفادع فى فصل الشتاء خواص تختلف عن النسيج العضلى للضفادع فى فصل الصيف. فى



الشكل (11-6).

الشكل 11-6 معدل استهلاك O₂ عند درجات الحرارة المختلفة
(1) تكيف عند 5°C و (2) تكيف عند درجة حرارة 25°C

تم رسم استهلاك O₂ عند درجات الحرارة المختلفة بالنسبة للضفادع
تأقلمت على 5°C و 25°C.

يتضح أن للرسمين ميلين مختلفين . هذا يدل على وجود اختلاف في تأثيرية
الأنزيم بدرجة الحرارة بين المجموعتين. في بعض الحالات يكون الاختلاف مع
التأقلم نتيجة لاختلاف في تركيز الأنزيم بين المجموعتين في هذه الحالة نلاحظ
فقط ازاحة displacement دون تغيير في ميل الرسم (الشكل 11-7).

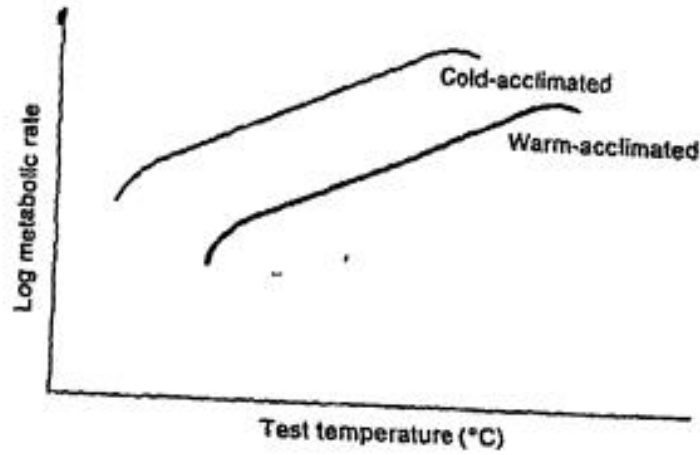
ما الذي يحدد درجة حرارة الجسم ؟

تعتمد درجة حرارة الجسم في الحيوانات نوات الدم البارد ونوات الدم
الحار، على كمية الحرارة (سعات) للوحدة من وزن النسيج. يعتمد معدل التغيير

فى درجة الحرارة علي، (1) معدل توليد الحرارة أيضا بواسطة الجسم، (2) معدل اكتساب الحرارة من البيئة و(3) معدل فقدان الحرارة أى

درجة حرارة الجسم = الحرارة الأيضية + الحرارة المكتسبة - الحرارة المفقودة.

= الحرارة الأيضية + الحرارة المتبادلة



الشكل 7-11 لوغاريتم معدل الأيض عند درجات الحرارة المختلفة بالنسبة إلى حيوان (1) تكيف على البرد و (2) تكيف على الحر يوضح تشابه ميدان الرسمين أن الحيوانين Q_{10} متشابه

هناك ثلاث آليات تؤثر في عملية إنتاج الحرارة أيضا وهي، (1) آليات سلوكية مثل التمارين أو النشاط العضلي، (2) آليات بواسطة الجهاز العصبي المستقل و(3) آليات نتيجة لتأقلم الحيوان مع البيئة وهي تأخذ زمنا أطول لتظهر عن سابقيتها.

هذا ويعتمد تبادل الحرارة مع البيئة علي، (1) مساحة سطح الجسم، (2) اختلاف درجة حرارة الجسم عن درجة حرارة البيئة المحيطة، (3) التوصيل الحرارى $specific\ heat\ conductance$ لسطح الحيوان. يغطى جسم الحيوانات نوات الدم الحار ريش ، فراء أو صوف ليزيد من العزل الحرارى.

11-6 الصفات الحرارية للحيوانات (أ) ذوات الدم البارد

11-6-1 في البيئات الباردة

كما ذكرنا أعلاه، تعتمد درجة الحرارة في الحيوانات ذوات الدم البارد على درجة حرارة البيئة المحيطة لذلك ربما تتجمد هذه الحيوانات إذا تعرضت لدرجات حرارة منخفضة جداً. عموماً لا يستطيع أي حيوان أن يعيش إذا تجمد الماء كلية داخل أنسجته الحية. حيث أن تكوين بلورات الثلج داخل الخلايا يمزق الخلايا متسبباً في موتها. وقد تغلبت بعض الحيوانات على هذه المشكلة. مثلاً تستطيع بعض الخنافس تحمل درجات حرارة منخفضة تحت الصفر، إذ تتكون بلورات الثلج خارج الخلايا أي في السائل البيئي، ساحبة الماء من الخلايا وتكون النتيجة ارتفاع تركيز السائل داخل الخلايا وبذا تنخفض درجة تجمده. كما أن بلورات الثلج التي تتكون في السائل البيئي لا تؤدي إلى تحطيم الخلايا.

مثال آخر، تمر بعض الحيوانات بحالة تبريد مفرطة "supercooling" أي يمكن تبريد سوائل الجسم إلى ما دون الصفر من غير أن تتجمد حيث لا توجد نواة لتكوين بلورات الثلج. وقد تمت ملاحظة ذلك في بعض الأسماك التي تسكن قاع الخلجان العميقة القطبية.

مثال آخر، توجد في بعض المفصليات، مادة ضمن مكونات سوائل الجسم مضادة للتجمد antifreeze مثل مادة الجليسرول glycerol التي تقوم بخفض درجة التجمد إلى -17°C . كذلك تتحمل Brachon larvae درجة حرارة تعمل -47°C دون أن تتجمد نسبة إلى وجود مادة مضادة للتجمد.

11-6-2 في البيئات الحارة :

بما أن تبادل الحرارة مع البيئة المحيطة نوصلة وثيقة بسطح الجسم

فسنجد أن درجة حرارة الجسم، في نوات الدم البارد، ترتفع وتتخفص بسرعة مع التغير في درجة حرارة البيئة المحيطة.

تقوم بعض الزواحف بتنظيم درجة الحرارة عن طريق تنظيم معدل خفقان القلب ومعدل سريان الدم لسطح الجسم.

3-6-11 مزايا المصدر الخارجي للحرارة

(1) بما أن درجة حرارة الحيوان قريبة جداً من درجة حرارة البيئة المحيطة بذلك يستهلك الحيوان طاقة أقل في إنتاج الحرارة وعامة تعيش مثل هذه الحيوانات بمعدل أيضا منخفض. لذلك فهي توجه القسم الأكبر من الطاقة للنمو والتوالد.

(2) أيضا يستهلك الحيوان ماء أقل لأنه يفقد القليل منه عن طريق التبخر. كما لا يحتاج الحيوان لأنه يكون ذو حجم كبير ليقول من نسبة السطح إلى الحجم.

(3) كذلك لا تحتاج الحيوانات لتناول كميات كبيرة من الطعام لكن من سلبيات هذه الآلية هو أن فترة النشاط تكون قصيرة جدا نتيجة «لدين الأكسجين».

كما لا يعتبر الحيوان ذا الدم البارد أقل تعقيداً في آلياته من ذي الدم الحار فلكل من آليات «المصدر الداخلي» و«المصدر الخارجي» للحرارة قوتها وضعفها . حيث توفر كل منها مزايا مختلفة عند الأحوال البيئية والمناخية المختلفة. ففي المناطق المدارية، تتنافس الحيوانات خارجية المصدر مع الحيوانات داخلية المصدر بنجاح وأحياناً تفوق الثدييات في كل من تنوعها وعددها. يعتقد أن هذا النجاح نتيجة للعوامل التالية (1) يتيح الجو الدافئ في المناطق المدارية للزواحف أن تنشط اثناء الليل بينما يكون نشاط معظم الثدييات المدارية اثناء النهار .

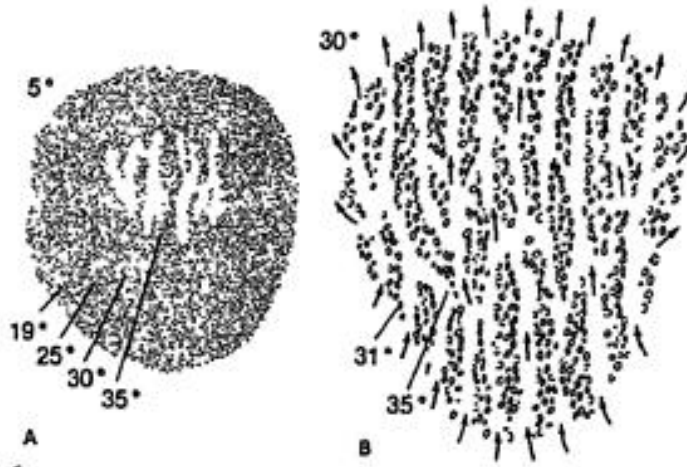
(2) توفير الطاقة الكبير حيث لا تحتاج في الجو الدافئ أن تستهلك طاقة لكي ترتفع درجة حرارة الجسم.

هذا وتتفوق الحيوانات داخلية المصدر علي الحيوانات خارجية في المناخات الباردة حيث تكون الزواحف اكثر خمولا وأقل نجاحا في افتراس الحيوانات، هذا ويرجع تفوق الثدييات لمقدرتها على ابقاء حرارة الجسم مرتفعة عن طريق التوليد الأيضى للحرارة. وعموما كلما بعدنا عن خط الاستواء كلما زادت حيوانات اليابسة داخلية المصدر الحرارى. فمثلا لا توجد في المناطق القطبية زواحف أو حشرات. كما لا تقطن المناطق شبه القطبية سوى أنواع بسيطة من البرمائيات والحشرات.

11-7 الاستراتيجيات الحرارية للحيوانات مختلفة الحرارة .

تقع بين الحيوانات داخلية المصدر الحرارى وخارجية المصدر الحرارى الأنواع التي يمكننا أن نطلق عليها مختلفة المصدر وهي تشمل بعض الحشرات والأسماك مثال هام وربما غريب لهذا النوع نجده في أسراب النحل honeybee swarms . تقوم النحلة بتنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق حركات ارتعاشية وكذلك عن طريق تغيير شكل السرب (الشكل 8-11). يصبح السرب أقل حجماً عندما تكون درجة حرارة البيئة المحيطة منخفضة (مثلاً 5°C) بذلك تعادل من معدل مرور الهواء داخل السرب، وعندما يقرب من 35°C ، وعلى العكس من ذلك ، فى الجو الدافئ، يتمدد السرب سأمحا لمزيد من الهواء أن يتخلله ، بذلك تزيد درجة الحرارة داخل السرب عن الدرجة المحيطة بدرجات قليلة فقط.

تستطيع بعض الأسماك ، مثل سمك التوننا، رفع درجة حرارة الجسم أعلى من البيئة المحيطة. وهي تحافظ علي عضلات العوم عند درجة حرارة تسمح بالنشاط العضلى وذلك عن طريق ، (1) توجد هذه العضلات فى الطبقات العميقة من الجسم، (2) يمكن منع تدفق الحرارة المتولد فى هذه الانسجة عن طريق آلية التيار المضاد لتدفق الدم بين سطح الجسم وهذه العضلات، (3) تعوم هذه الأسماك باستمرار بذلك لا تهبط درجة حرارة العوم إلى مستوى درجة الحرارة المحيطة بالجسم.



الشكل 11-8 توليد الحرارة وتنظيم درجة الحرارة بواسطة سرب من النحل (A) في الجو البارد (5°C) يتم توليد الحرارة بتجمع النحل (أي منع سريان الهواء) والقيام بالحركات الارتعاشية في الجو الساخن (30°C) يبعد النحل عن بعض سامحا بتخلل الهواء ويقلل من توليد الحرارة

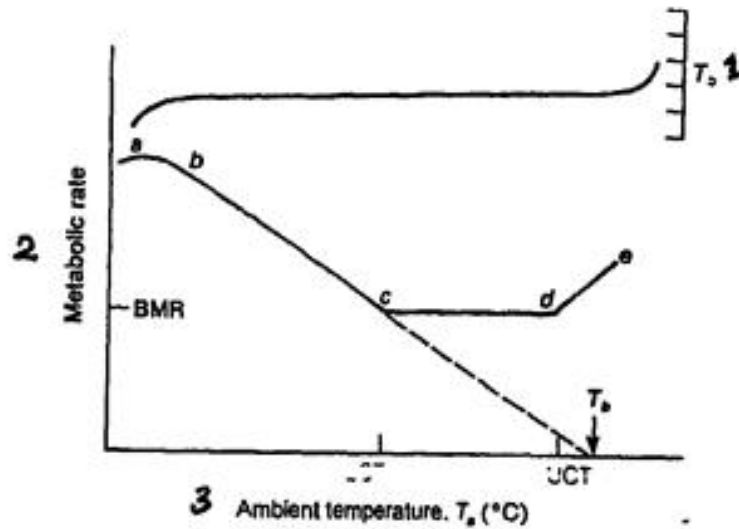
11-8 الصفات الحرارية عند الحيوانات داخلية المصدر الحرارى

عند الحيوانات نوات الدم الحار والتي تولد الحرارة أيضا، وتشمل معظم الثدييات والطيور، يتم تنظيم درجة حرارة الجسم بواسطة آليات تنظيم معدل إنتاج وفقدان الحرارة بحيث يحافظ الجسم على درجة حرارة ثابتة ومستقلة عن درجة حرارة البيئة المحيطة. فى الثدييات تكون درجة حرارة الجسم الداخلية ثابتة عند 37°C إلى 40°C وفى الطيور عند 37°C إلى 41°C ولكن تكون درجة حرارة الأطراف أقل ثباتاً، ربما تصل فى بعض الأحيان درجة حرارة البيئة المحيطة. هذا ويتساوى BMR عند الحيوانات داخلية المصدر الحرارى بنفس الحجم. ويصل 3 إلى 10 أضعاف SMR عند الحيوانات خارجية المصدر الحرارى وعند نفس درجة حرارة الجسم.

11-8-1 النطاق الحرارى المعايير

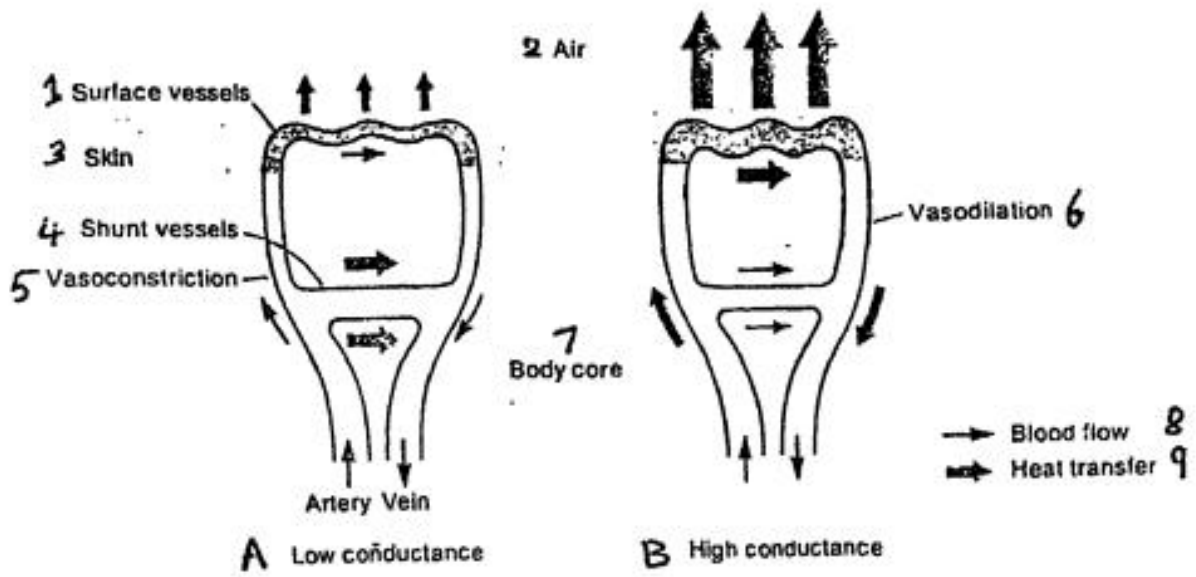
كلما اقتربت درجة حرارة البيئة من النهايات القصوى كلما ازداد النشاط

الأيضى أو خلافه الذى يقوم به الحيوان داخلى المصدر للحفاظ على درجة حرارة ثابتة للجسم. هذا ويكفى انتاج الحرارة الأساسى ليعوض الحرارة المفقودة للبيئة عندما تكون درجة الحرارة وسطا. فى هذا المدى من درجة الحرارة والذى يعرف بالنطاق الحرارى المحايد thermoneutral zone اختصارا (الشكل 11-9) TZN (الخط Cd).

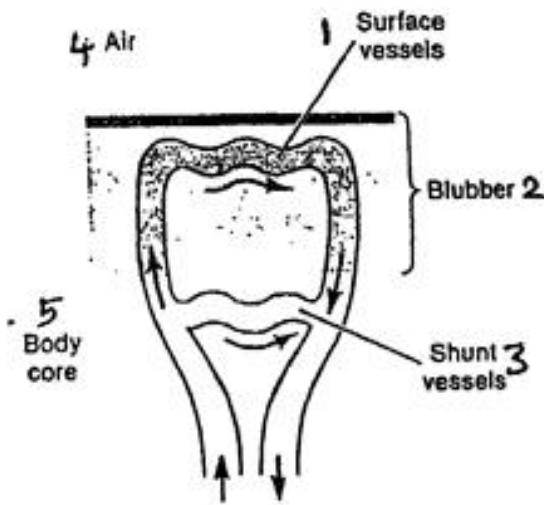


الشكل 11-9 درجة حرارة الجسم (الرسم العلوى) (2) ومعدل الايض (الرسم السفلى) حيوان داخلى مصدر الحرارة وثابت الحرارة عند (3) درجات الحرارة المختلفة للجو

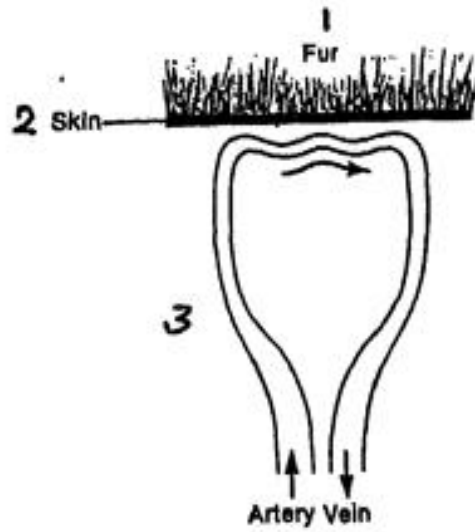
يمكن للحيوان أن يحافظ على ثبات درجة الحرارة عن طريق تغيير توصيل سطح الجسم، تشمل هذه الآلية استجابات الأوعية الدموية (الشكل 11-10) والشكل 11-11)، تغيير وضع الجسم لتغيير المناطق المكشوفة من سطح الجسم. كذلك نشاط العضلات التى تتحكم فى شعر الجسم أو الصوف وخلافة فتزيد من كفاءة هذا الغطاء (الشكل 11-12). عندما تنخفض درجة حرارة البيئة، تصل إلى درجة حرارة حرجة the lower critical temp. اختصاراً LCT (الشكل 11-9) لا يستطيع عندها الحيوان داخلى مصدر الحرارة تعويض فاقد الحرارة عن طريق BMR والآليات المذكورة أعلاه.



الشكل 10-11 توصيل سطح الجسم للحرارة عن طريق تنظيم سريان الدم للجلد (1) أوعية سطحية
 A توصيل ضعيف B توصيل عالى (2) الهواء (3) الجلد (4) تحويل سريان الدم
 (5) انقباض الاوعية (6) اتساع الاوعية (7) سريان الدم (8) توصيل الحرارة



الشكل 11-11 وجود طبقة من الشحم تحت الجلد تعمل كعازل حرارى خاصة عند تحويل سريان
 الدم يبدأ عن الجلد (1) أوعية سطحية (2) طبقة الشحم (3) تحويل سريان الدم (4) الهواء (5)
 داخل الجسم تشير الأسهم إلى سريان الدم



الشكل 11-12 وجود الشعر الكثيف (الفراء) كعازل حرارى على الجلد (1) الفراء (2) الجلد (3) داخل الجسم تشير الأسهم إلى سريان الدم

على الحيوان ، عند درجة حرارة أقل من LCT أن يزيد إنتاج الحرارة فوق المعدل الأساسى وذلك عن طريق التوليد الحرارى thermogenesis (سنتعرض له لاحقاً). يزداد إنتاج الحرارة خطياً مع انخفاض درجة الحرارة عن LCT فيما يعرف بـ zone of metabolic regulation اختصاراً ZMR (الشكل 9-11) (الخط cb). هذا وإذا انخفضت درجة حرارة البيئة عن ZMR، (1) فشل آليات تعويض الحرارة المفقودة، (2) تنخفض درجة حرارة الجسم، (3) ينخفض معدل الأيض، (4) يدخل الحيوان فى حالة فقدان حرارة hypothermia (الشكل 9-11) (5) إذا استمرت الحالة يستمر الحيوان فى فقدان المزيد من الحرارة إلى أن يموت .

نلاحظ من الرسم فى الشكل (9-11) أن TNZ يقع تحت درجة حرارة الجسم الاعتيادية T_b (37° إلى 40°C). لماذا هذا الوضع ؟ لناخذ فى الاعتبار أن فقدان الحرارة بواسطة الآليات السلبية لا يمكن أن يتحقق عند درجة حرارة أعلى من درجة الحرارة المفقودة upper enitical temp. اختصاراً UCT وذلك لأن عزل السطح يكون فى أقله (أى لا يمكن أن يكون أقل من ذلك). إذن أى

ازدياد في درجة حرارة الجسم ، ما لم توظف ألياته للتخلص من الحرارة. بدون هذه الاليات يتسبب في ارتفاع درجة الحرارة عن TNZ في ارتفاع درجة حرارة الجسم hyperthermia، وذلك لأن الحرارة التي يتم انتاجها بواسطة معدل الأيض الأساسى لا تتشتت إلى خارج الجسم بنفس السرعة التي تتولد بها.

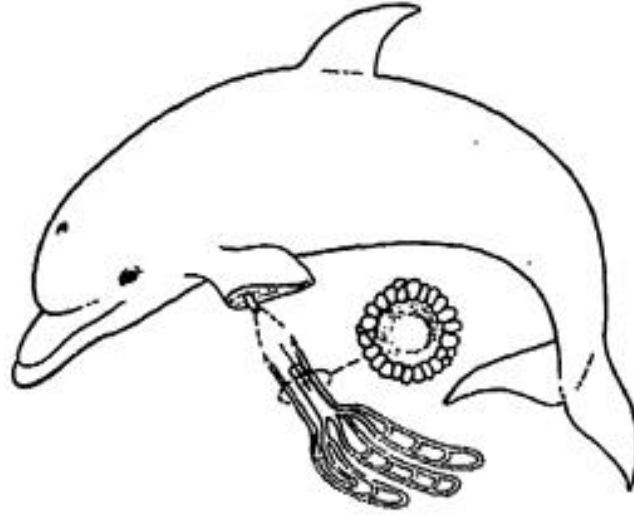
11-8-2 توليد الحرارة

عندما تهبط درجة حرارة البيئة عن LCT يستجيب الحيوان الداخلى عن طريق توليد المزيد من الحرارة من مخزون الطاقة لديه بذلك يحول دون انخفاض درجة حرارة الجسم. هناك طريقتان رئيسيتان لتوليد الحرارة بخلاف التعاريف الرياضية وهي ، (1) توليد الحرارة الارتعاشى shivering thermogenesis و (2) توليد الحرارة اللارتعاشى non-shivering thermogenesis. يتم فى كليهما تحويل الطاقة الكيميائية إلى طاقة حرارية.

عند الارتعاش ، يتم استخدام عملية انقباض العضل لتوليد الحرارة عن طريق تنشيطها بواسطة الجهاز العصبى السمبىتاوى. توجد هذه الآلية فى كل من الحشرات والفقاريات. فى النوع الثانى اللارتعاشى، يتم تنشيط نظم انزيمية لتكسير الدهون، خاصة الدهون البنية ، داخل الجسم وأكسدتها محررة بذلك الطاقة الحرارية. توجد الدهون البنية فى منطقة العنق وبين الكتفين ويعزى لونها إلى كثرة وجود أحد الانزيمات المرتبطة بالميتوكوندريا mitochondrial chrom oxidaze. للدهون البنية تغذية دموية عالية. هذا ويتم أكسدة هذه الدهون داخل الخلايا الدهنية بخلاف الدهون العادية التي يتم هدمها أولا إلى أحماض دهنية، يتم تحريرها فى الدورة الدموية ، ومن ثم تأخذها الأنسجة الأخرى حيث تتم أكسدتها هناك.

ترتفع درجة حرارة الدهون البنية ، أثناء عملية الأكسدة، ويتم توزيع هذه الحرارة لباقي الجسم بواسطة الدورة الدموية. يوجد هذا النوع من التوليد الحرارى عند الثدييات التى تمر بفترة بيات شتوى أو سكون حيث يساعد فى إعادة الدفاء سريعا للجسم اثناء عملية القيام من السبات arousal. كذلك توجد الدهون البنية فى الأطفال حديثى الولادة حيث يوفر طريقة لتدفئة الجسم إذا ما تعرض الطفل لانخفاض فى درجة الحرارة.

3-8-11 الحيوانات داخلية المصدر الحرارى فى الجو البارد لقد طورت الحيوانات داخلية المصدر الحرارى التى تعيش فى الجو البارد العديد من الآليات الوقتية والدائمة لتساعدها فى الاحتفاظ بالطاقة الحرارية داخل الجسم. من الآليات الوقتية (1) نفش الفراء ، (2) الاحتماء بالأماكن المحمية مما يقلل من فقدان الحرارة عن طريق الحمل الحرارى convection والتشتيت بواسطة الرياح. من التطورات طويلة الأمد، وجو طبقة سميكة فى شكل دهون تحت الجلد. كذلك الفراء أو الريش السميك أحد أهم التكيفات للمناخ البارد عند الثدييات، هو كبر حجم الجسم حيث تقل نسبة مساحة السطح للحجم فيقل بذلك فقدان الحرارة عن طريق الجلد. كذلك يتم التحكم فى فقدان الحرارة فى كل من الحيوانات داخلية المصدر الحرارى وخارجية المصدر عن طريق تحويل سريان الدم بعيدا عن الجلد (الشكل 10-11). كذلك الاستفادة من آلية التيار المضاد بين الدم الذى يغذى الجلد والأطراف والدم الذى يغذى داخل الجسم حيث يتم فقدان الحرارة من الدم الشريانى الدافئ الوارد إلى الجلد ليحملها الدم الوريدي الصادر من الجلد، فتعود بذلك الحرارة إلى داخل الجسم مرة أخرى (الشكل 11-13).



الشك 11-13 آلية التيار المضاد عند الطرف الأمامي للدلفين وهي تحفظ درجة حرارة الجسم الداخلية من فقدان (راجع النمر)

وكننتيجة لانخفاض درجة الحرارة في المناطق القطبية والشبة قطبية تواجه أرجل وأقدام الثدييات والطيور درجة حرارة تقرب من درجة التجمد. هذا قد يؤدي إلى تغيير صفات «سيولة الطبقة الدهنية المزدوجة للخلايا تقاديا لهذه المشكلة نجد أن الدهون في الأطراف، عند الثدييات، أقل تشبعا من الدهون داخل الجسم. ولذلك فهي تنوب ، أي تظل سائلة، عند درجة حرارة أكثر انخفاضا.

11-8-4 تشتيت حرارة الجسم

في المناخ الحار الجاف ، تكون للحيوانات كبيرة الحجم مزايا على الحيوانات الصغيرة نسبة إلى انخفاض نسبة مساحة السطح إلى الكتلة . وكذلك السعة الحرارية الواسعة للحيوانات الكبيرة. فإذا أخذنا الجمل كمثال لحيوان كبير الحجم نجح في غزو الصحراء حيث ترتفع درجة الحرارة أثناء النهار مع شح المياه. يستطيع الجمل وغيره من الثدييات الكبيرة، امتصاص قدر من الحرارة أثناء النهار تاركاً بذلك درجة حرارة الجسم لترتفع بحوالي 3 إلى 4°C أثناء النهار.

ثم يفقد هذه الحرارة اثناء الليل حيث يكون الجو معتدلا بل يسمح الحل بانخفاض درجة حرارة الجسم الداخلية العديد من الدرجات تحت المعدل الطبيعي بذلك يبدأ اليوم بنقص حرارى يسمح له بامتصاص المزيد من الحرارة اثناء النهار. بممارسة هذا القدر المحدود من الاستراتيجية المختلطة يستطيع الجمل لتحمل درجة الحرارة المرتفعة فى الصحراء دون الحاجة إلى تشتيت الحرارة عن طريق تبخر الماء وهو كما نعلم نادر الوجود فى الصحراء.

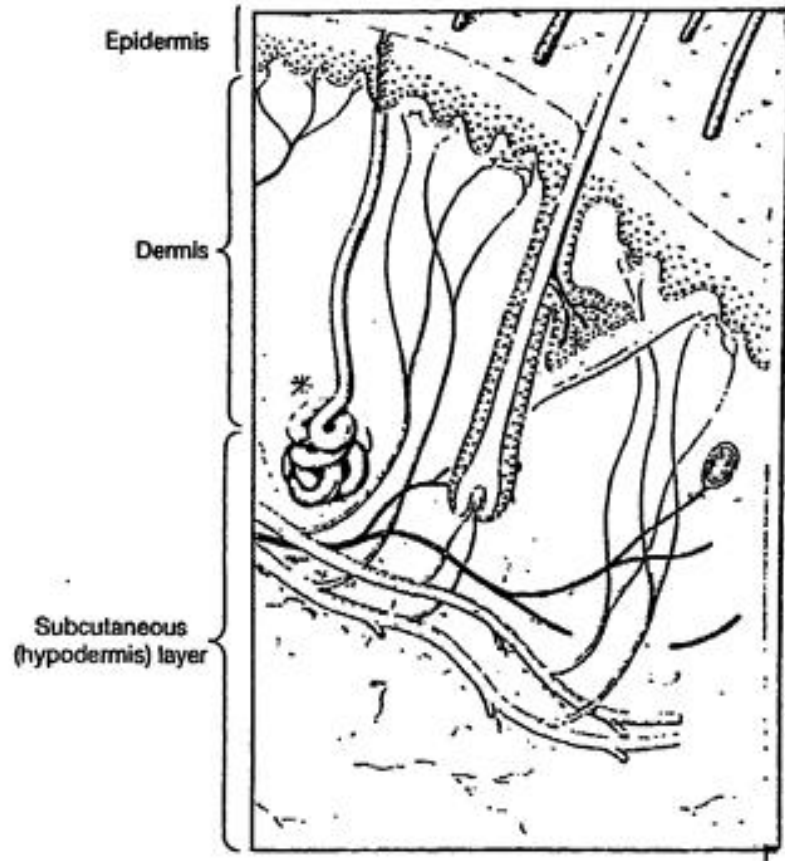
تمتلك بعض الثدييات التى تعيش فى مناخ ترتفع فيه درجة الحرارة، بعض المناطق فى جسمها يكون فيها الغطاء (الشعر أو الوبر) أقل كثافة بل قد ينعدم ليسمح بتشتيت الحرارة عن طريق الاشعاع أو التبخر أو التوصيل .

أيضا يعدل الحيوان من وضع جسمه أو وجهته بالنسبة للشمس بحيث يؤثر على معدل امتصاص أو فقدان الحرارة.

التبريد عن طريق تبخر الماء

أكثر الطرق كفاءة لتشتيت الحرارة الزائدة هى عن طريق تبخر الماء الذي يمتص 585 cal لكل جرام من الماء. تنتشر بعض أنواع الزواحف والطيور وبعض الثدييات الماء المتاح (فى شكل لعاب، بول أو المياة الرائدة) على اجزاء عديدة من سطح الجسم لتبخر هذا الماء عن طريق امتصاص الحرارة من الجسم. لكن تستخدم بعض الحيوانات الفقارية الأخرى العرق أو اللهث تكية للتبريد عن طريق تبخر الماء.

عند افراز العرق، عند الثدييات، تقوم غدد العرق (الشكل 14-11) بافراز الماء عبر ثقوب موجودة على سطح الجلد. هذا ويخضع افراز العرق للتنظيم بواسطة الجهاز العصبى المستقل. جدير بالذكر العرق لا يتبخر عندما تكون درجة رطوبة الجو عالية.



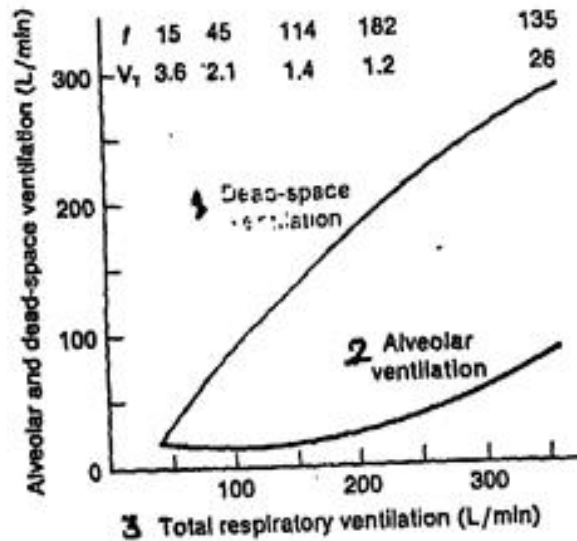
الشكل 11-14 غدد العرق ومكونات طبقة الجلد عند الثدييات وتظهر فيها الغدد العرقية *

أيضا تستخدم الثدييات والطيور تبخير الماء من الجهاز التنفسي كآلية للتبريد (للمزيد من فقدان الحرارة) تقوم الثدييات بالتنفس عبر الفم بدلا عن الأنف حيث يمر الهواء سريعا وبذا لا يفقد الحرارة التي اكتسبها داخل الرئتين. أيضا تقوم الثدييات بزيادة معدل تهوية الرئة hyperventilation لكي تفقد المزيد من الحرارة. لكن ينتج عن تغيير معدل التهوية تغيير في PCO_2 و pH في الدم. لتجنب ذلك يزيد الحيوان من تهوية المساحة الساكنة dead space ، أي مرور الهواء عبر الفم والقصبية الهوائية لكون ازدياد في تهوية الحجيرات (الشكل 11-15).

بذا يقل الحجم الجذري وفي ذات الوقت يزداد المعدل. وهذا بالفعل ما

يحدث عند اللهث panting. يلهث الكلب في الجو الحار، حيث يمر هواء الشهيق عبر الأنف وهواء الزفير عبر الفم ويخرج كذلك لسانه ليزيد من عملية التبخر الماء. هذا وتكون الطاقة المطلوبة لعملية اللهث قليلة جدا حيث يقل المجهود العضلي. يصاحب عملية اللهث ازدياد افراز اللعاب بواسطة الفم والأنف. هذا ويقوم الكلب بابتلاع الماء الزائد حتى لا يفقده.

لأن تبخر الماء عن طريق افراز العرق أو من طلائية التنفس هي أكثر طرق تشتيت الحرارة الزائدة كفاءة ، لذلك نجد في الجو الحار صلة وثيقة بين الأتزان المائى والتحكم في درجة حرارة الجسم. إذ تواجه الحيوانات التي تعيش في الصحراء جوا حارا جافا تكون فيه عرضة لارتفاع درجة الحرارة أو للجفاف.

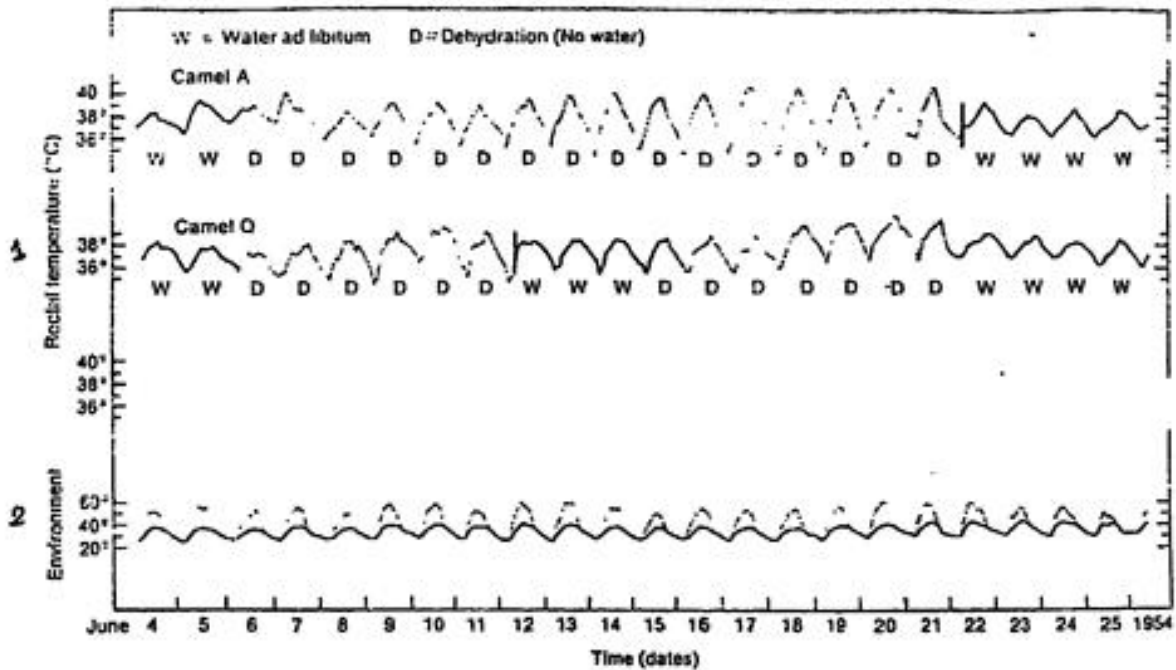


الشكل 11-15 اختلاف (1) التهوية المساحة الساكنة و (2) التهوية حجيرات الرئة مقارنة مع (3) التهوية الكلية أثناء اللهث عند الثور. يزداد (1) مع ازدياد (3) steady (1) سريان عبر الفم والقصبه الهوائية عند ازدياد اللهث ينخفض معدل التهوية أو يزداد حجم V_t (الارقام أعلى الرسم).

يتم توضيح العلاقة التبادلية reciprocally بين الاقتصاد في الماء وتشتيت الحرارة في حيوان صحراوي صغير الحجم هو D.M ليحافظ على الماء.

يستخدم هذه الحيوان آلية تيار مضاد تسمح بتكثيف الماء المحمول مع هواء الزفير، علي الممرات الأنفية (راجع الشكل 9-18 والشكل 9-19). لكن تبقى هذه الطريقة أيضا درجة حرارة الجسم في حالة اعادة دوران وتتطلب أن يكون هواء الشهيق عند درجة حرارة أقل من درجة حرارة الجسم. لذلك يبقي هذا الحيوان داخل جحره، الأقل حرارة، في باطن الأرض اثناء فترة النهار، ويحصر نشاطه إلى فترة المساء فقط (راجع الفصل 9).

يتم توضيح أهمية الماء في التحكم في درجة حرارة الجسم في حيوان كبير الحجم مثل الجمل (الشكل 11-16).



الشكل 11-16 اختلاف درجة حرارة الجسم الداخلية مع اختلاف درجة حرارة الجو (نهار وليل) عند الجمل في حالة W شرب الماء و D تعرضه للجفاف (منع من شرب الماء)
(1) درجة حرارة الجسم الداخلية (تقاس من المستقيم) (2) درجة حرارة الجو

عند تدوين هذه الملاحظات سمح للجمل بشرب الماء كما يشاء *adlibitum* أو تم اخضاعه إلى فترة من الجفاف منع اثنائها من شرب الماء لأيام عديدة. وجد أن درجة حرارة الجسم الداخلية تتراوح بين درجة عليا اثناء النهار وأخرى صفرى أثناء الليل. تكون هذه الاختلافات قليلة حينما يسمح للجمل بشرب الماء لكنها تصبح أكثر حدة فى الحيوان الجاف أى حينما يقل محتوى المياه داخل الجسم، بذا يقتصد الحيوان فى فقدان الماء عن طريق العرق الشئ الذى يسمح به فى حالة توفر الماء.

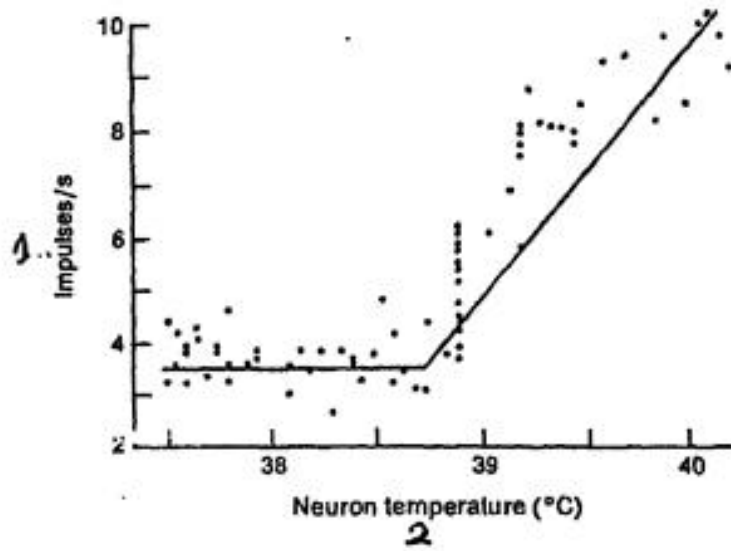
11-9 المنظم الحرارى للتدييات :

توجد خلايا عصبية أو نهايات عصبية تعمل كمستقبلات للاحساس بدرجة الحرارة داخل المخ، الحبل الشوكي، الجلد ومواقع أخرى من الجسم. توفر هذه المستقبلات مدخلات للمراكز التى تقوم بتنظيم درجة حرارة الجسم. بالرغم من احتمال وجود العديد من مراكز تنظيم الحرارة داخل الجسم إلا أن أهم مركز لتنظيم درجة الحرارة عند الثدييات يوجد داخل تحت المهاد *hypothalamus* وهو بمثابة منظم حرارى *thermostat*.

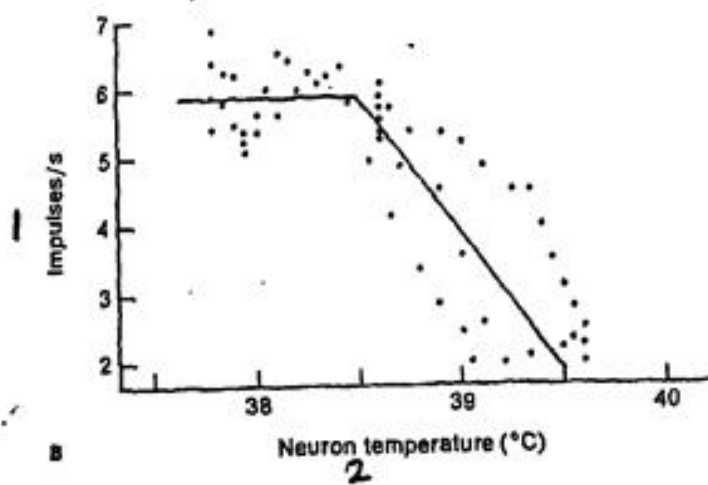
توجد داخل تحت المهاد خلايا عصبية تظهر حساسية عالية لاختلاف درجة الحرارة وهى تستجيب لتغير درجة الحرارة داخل تحت المهاد (الشكل 11-17). تساعد فى تشتيت الحرارة مثل اتساع الأوعية الدموية فى الجلد وافراز العرق. هذا وتظهر بعض الخلايا العصبية داخل تحت المهاد انخفاض فى معدل السيل العصبى مع ارتفاع درجة الحرارة (الشكل 11-18).

كذلك توجد داخل تحت المهاد، بعض الخلايا العصبية التى تنشط عند انخفاض درجة حرارة المخ تحت درجة معينة *set-point* حيث تقوم بتنشيط آليات توليد الحرارة مثل الارتعاش وأيض الدهون البنية وآليات الاحتفاظ

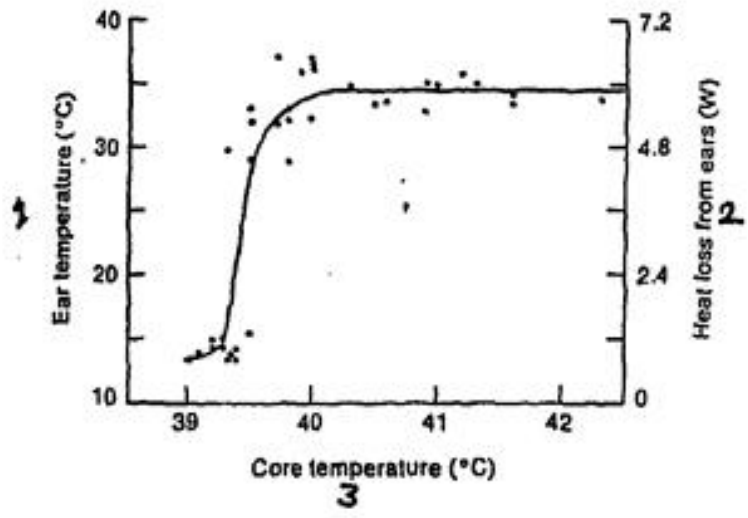
بالحرارة مثل «وقوف» شعر الجسم. بالإضافة للمدخلات التي يتلقاها تحت المهاد من خلايا الحس الحراري، المذكورة اعلاه، والتي هي موجودة بداخله، يستقبل تحت المهاد أيضا مدخلات من خلايا الحس الحراري الموجودة خارج تحت المهاد. إن ارتفاع في درجة حرارة داخل الجسم فقط 0.5°C يتسبب في اتساع الأوعية الدموية التي تغذي الجلد 7 أضعاف الحجم الطبيعي. يتم توضيح هذا التأثير بواسطة الشكل (11-19). حيث ترتفع درجة حرارة الأذن في الأرنب من 15° إلى 35°C حينما تتجاوز درجة الحرارة داخل الجسم 39.4°C . بما أن درجة حرارة الأذن قد وصلت قيمة قصوى فنستنتج أن الأوعية الدموية فيها قد اتسعت كلية حينما تخطت درجة حرارة الجسم الداخلية هذا الحد.



الشكل 11-17 درجة ارسال (1) النبض العصبى مع اختلاف (2) درجة حرارة الخلايا العصبية العسية الحرارية داخل تحت المهاد فى الأرنب يزداد معدل النبض خليا مع ازدياد درجة الحرارة عن 38.7 عكس الوضع فى الشكل (11-18) استجابة موجبة



الشكل 11-18 درجة ارسال (1) النبض العصبى مع اختلاف (2) درجة حرارة الخلايا العصبية الحسية الحرارية داخل تحت المهاد فى الارنب يقل معدل النبض خطيا مع ازدياد درجة الحرارة عن 38.4°C عكس الوضع فى الشكل (11-17) استجابة سالبة



الشكل 11-19 (1) درجة حرارة صوان الأذن (2) معدل فقدان الحرارة عبر صوان الأذن عند اختلاف (3) درجة حرارة الجسم الداخلية فى الأرنب سجلت عند درجة حرارة الجو 10°C تم رفع درجة حرارة الجسم عن طريق اجبار الأرنب على الجرى. عندما ترتفع درجة حرارة الجسم عن 39.5°C ترتفع درجة حرارة الأذن ومعدل فقدان الحرارة عبر الأذن وتصل قيمة قصوى عند 40°C

مُتأهرة الهمى

إحدى الخواص الهامة لمركز تنظيم درجة حرارة الجسم داخل تحت المهاد، تعكسه حساسية هذا المركز لبعض المواد الكيمائية التي تسبب الهمى pyrogens. هنالك نوعان من هذه المواد نوع خارجى المنشأ تسببه بعض أنواع البكتيريا ولها فعالية عالية يمكن لجرعة مقدارها 10^{-6} g أن تسبب الهمى عند حقنه فى أحد الثدييات كبيرة الحجم. ونوع داخل المنشأ ينتجه جسم الحيوان. تفرز خلايا الدم البيضاء النوع الثانى كاستجابة لوجود النوع الأول داخل الجسم والذى عادة ما يحدث نتيجة لعدوى بكتيرية.

بذلك يبدو أن المواد المسببة للهمى خارجية المنشأ تعمل بطريق غير مباشر عن طريق تنشيط المواد داخلية المنشأ والتي تعمل مباشرة على تحت المهاد فتسبب فى ارتفاع درجة حرارة الجسم وتصيب الحيوان بما يعرف بالهمى fever. يعكس المواد التي تسبب الهمى ، تؤدي مواد التخدير anesthetics والمواد الأفيونية مثل المورفين إلى خفض درجة حرارة الجسم.

قد يساعد الارتفاع فى درجة الحرارة فى مكافحة البكتيريا ولكن الهمى نفسها تضر بالجسم وقد تسبب الموت أحياناً.

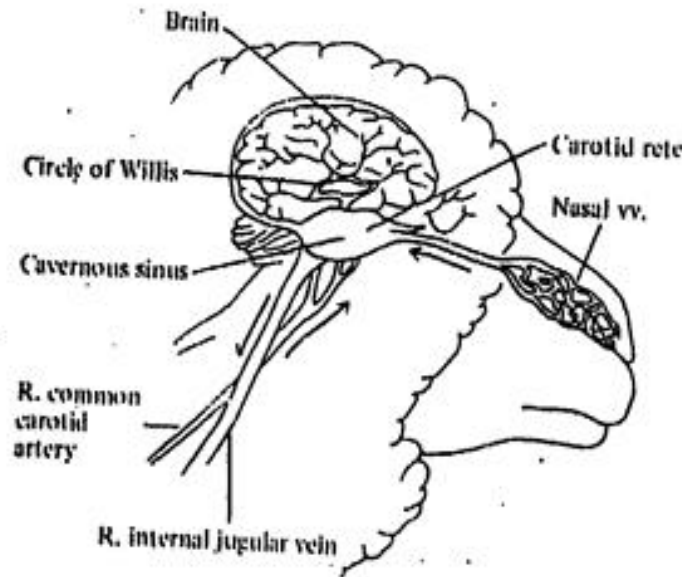
10-11 تنظيم درجة حرارة الجسم أثناء التمرين الرياضى

تصل درجة كفاءة الانقباض العضلى 25 بالمئة . بمعنى أنه فى مقابل كل سعر يتم تحويله من طاقة كيميائية إلى طاقة ميكانيكية تفقد 3 سعرات فى شكل حرارة، ينتج عن ذلك ارتفاع درجة الحرارة أثناء التمرين الرياضى ما لم يتم فقدان الحرارة للبيئة المحيطة وينفس معدل تكونها.

بالفعل يتم فقدان بعض الحرارة ويفيد الارتفاع المعقول فى درجة الحرارة

اثناء التمرين الجسم من ناحيتين ، (1) تزيد من الفرق بين درجة حرارة الجسم Tb ودرجة حرارة البيئة المحيطة ta. وبذلك تزيد من كفاءة آليات فقدان الحرارة و (2) تؤدي إلى ازدياد معدل التفاعلات الكيميائية بما فيها تلك التي تدعم المجهود البدني. تمنع بعض أنواع الثدييات ذات الحوافر (مثل الخرفان، الأغنام والغزلان) وأكلات اللحوم (مثل القطط والكلاب) ارتفاع درجة حرارة المخ عن طريق آلية التيار المضاد لسريان الدم داخل جهاز الشبكة السباتية carotid rete حيث يستخدم الدم الوريدي البارد القادم من الجهاز التنفسي في خفض درجة حرارة الدم الشرياني الذي يغذي المخ.

يأتي معظم الدم الذي يغذي المخ في هذه الحيوانات من الشريان السباتي الذي يتفرع إلى مئات الأفرع عند قاعدة الجمجمة مكونا الشبكة الوعائية vascular rete، ثم تتحد هذه الأوعية قبل ذهابها إلى المخ (الشكل 11-20).



الشك 11-20 تبريد الدم الشرياني الذاهب للمخ عن طريق آلية التيار المضاد بواسطة الدم الوريدي القادم من مجرى الأنف عند الخروف

تمر هذه الشرايين عبر الجيب الكهفي *cavernous sinus* الوريدي، يكون الدم فيه أقل حرارة من الدم الشرياني لأنه يأتي من الممرات الأنفية حيث تم تبريدها بواسطة سريان الهواء أثناء التنفس. نتيجة لذلك تكون درجة حرارة المخ 2° إلى 3°C أقل من درجة حرارة الجسم بذلك يتجنب الحيوان اختلال وظيفة المخ أثناء الجرى في الأجواء الساخنة.

11-11 السكون Dormancy

نوع عام من تبني استراتيجية مختلطة للتعامل مع درجة الحرارة في البيئة المحيطة هو السكون *dormancy* تقوم أثناءه بعض الحيوانات بخفض درجة حرارة الجسم بما في ذلك BMR. تم التعرف على 5 أنواع من السكون في عالم الحيوان، (1) النوم (2) ، السبات ، خدار *torpor*، (3) البيات الشتوي، سبات شتوي *hibernation*، (4) النوم الشتوي *winter sleep*، (5) التصيف (قضاء وقت والصيف في حالة سبات *estivation*)

(1) النوم

النوم نوع من السلوك تحدث خلاله العديد من التغيرات في وظيفة المخ، تنخفض أثناءه درجة حرارة الجسم وكذلك حساسية تحت المهاد لاختلاف درجة الحرارة. هذا ويتجمع بعض المواد التي تحفز النوم أثناء فترة اليقظة ومن ثم تتراكم داخل السائل البييني للجهاز العصبي المركزي مؤدية إلى ظاهرة النوم التي ما تزال قيد البحث.

(2) خدار

كلما قربت درجة حرارة الجسم من درجة حرارة الجو كل ما قل فقدان الحرارة للجو

$$Q = C (T_b - T_a)$$

كلما قلت T_b كلما قل معدل تحويل مخزون الطاقة داخل الجسم إلى حرارة لذلك وفيما عدا حينما يكون الحيوان تحت الاجهاد الأسموزي أو الحراري فمن الأفيد أن تنخفض درجة حرارة الجسم أثناء فترات عدم الطعام.

تتعرض الحيوانات داخلية المصدر الحراري صغيرة الحجم إلى فتراه من الجوع starvation بين فتراه الطعام نتيجة لارتفاع معدل الأيض لديها. بعض هذه الحيوانات تدخل في فترة سكون (أثناء عدم الطعام) سامحة بدرجة حرارة الجسم و BMR بالانخفاض. ثم قبل أن تصبح نشطة تحدث ذروة من النشاط الأيضى خاصة نتيجة أكسدة الدهون البنية. هذا وتمارس العديد من الطيور والثدييات الصغيرة السكون يوميا.

(4,3) البيات والنوم الشتوي

تقوم بعض الثدييات متوسطة الحجم بتخزين الطاقة في شكل دهون قبل أن تدخل في فترة بيات شتوي hibernation وهي فترة سكون عميق وطويل الأمد قد يمتد لأسابيع أو حتى شهور عديدة أثناء فصل الشتاء. قد يصحو الحيوان خلالها من وقت لآخر لتحقيق بعض المطالب مثل إفراغ كيس البول.

يتم ضبط المنظم الحراري داخل تحت المهاد، أثناء عملية البيات الشتوي، إلى درجة جديدة 20°C أو أكثر تحت المعدل الطبيعي. عندما تصل درجة حرارة الجو 5°C إلى 15°C يحافظ الحيوان على درجة حرارة جسمه 1°C أعلى من البيئة المحيطة. إذا انخفضت درجة حرارة الجو إلى درجة خطيرة، يقوم الحيوان بتوليد الحرارة أيضا ليحافظ على درجة حرارة جسمه أو يصحو الحيوان. إنن لا يتم الغاء المنظم الحراري داخل تحت المهاد، أثناء السكون أو البيات الشتوي، إنما يتم ضبطه عند درجة حرارة منخفضة.

ينخفض معدل الأيض في حيوان صغير مثل السنجاب إلى 7 بالمئة من المعدل الطبيعي حينما تنخفض درجة حرارة الجسم إلى 8°C.

يؤدي انخفاض التنفس ، نتيجة لانخفاض معدل الأيض الأساسي، إلى انخفاض pH لتصل 7.4 قد تسبب هذه الحمضية المزيد من انخفاض النشاط الانزيمي نتيجة لاختلاف pH عن القيمة المثلى للنشاط الانزيمي.

بالرغم من أن العديد من الحيوانات داخلية المصدر الحراري صغيرة الحجم تمر بفترة سكون خلال اليوم إلا أنها لا تستطيع الدخول في فترة بيات شتوي. لأنها سوف تستنفذ بذلك مخزون الطاقة سريعاً حتى وهي في حالة البيات.

الحيوانات التي تمارس البيات الشتوي الحقيقي هي ثدييات متوسطة الحجم، لأنها من الكبر بحيث يتكون لديها مخزون طاقة يكفيها فترة البيات الشتوي الطويلة. هذا ولا يوجد بيات شتوي حقيقي بين الثدييات الكبيرة الحجم. فالدب، الذي كان يعتقد في الماضي أنه يدخل في نوم شتوي ، لا يفعل ذلك بل يدخل في نوم شتوي بدون أن تنخفض درجة حرارة جسمه إلى درجة كبيرة. بل يبقى ملفوفاً حول نفسه داخل مخبأ مثل أحد الكهوف. ويصحو بين الحين والآخر ليمارس نشاطه سريعاً خلال فصل الشتاء الطويل.

لكن لماذا لا تمارس الحيوانات كبيرة الحجم البيات الشتوي ؟ تكمن الإجابة في أن، (1) الحيوانات الكبيرة أقل حاجة لتوفير الطاقة لأن BMR منخفض بالنسبة لما لديها من مخزون للطاقة. (2) نسبة لحجمها الكبير فتحتاج إلى مجهود أيضاً كبير لترفع درجة حرارة جسمها من مستوى الجو إلى المستوى الطبيعي اثناء فترة الصحيان.

وقد قدر للدب بأنه يحتاج يوماً كاملاً على الأقل ليرفع درجة حرارة الجسم

من 5°C (درجة حرارة الجو) إلى 37°C ، درجة حرارة الجسم الطبيعية.

(5) سبات صيفي aestivation

توجد ظاهرة البيات الصيفي عند كل من الفقاريات واللافقاريات وتشير حالة السبات التي يدخل فيها الحيوان كاستجابة لدرجة حرارة مرتفعة أو خوفاً من الجفاف. مثال بعض الحلزونات الذي يقضى فترة انخفاض رطوبة الجو داخل القشرة وذلك بعد فقدان الماء عن طريق التبخر.

يعيش السمك الرئوي الإفريقي فترة الجفاف، حيث تجف البرك التي يوجد بداخلها ، عن طريق البيات داخل القاع الشبه جاف، وذلك حتى موسم الأمطار القادم. يختفى نشاط بعض الثدييات صغيرة الحجم في فصل الصيف حيث تظل داخل جحورها وتسمح لدرجة حرارة جسمها أن تنخفض إلى درجة حرارة الجحر. هذا وقد تكون هذه الحالة شبيهة بظاهرة البيات الشتوي مع اختلاف التوقيت من السنة.

11-12 طاقة الحركة

تتاولنا في بداية هذا الفصل معدل الأيض الأساسي BMR حينما يكون الحيوان في حالة راحة. يتم استهلاك طاقة إضافية عندما يكون الحيوان نشطاً (أى يقوم بتحريك عضلاته). أحد أهم الأعمال الروتينية لأى حيوان هو الانتقال من مكان إلى آخر بحثاً عن الطعام أو الشريك أو للهرب من الأعداء أو الحيوانات المفترسة . لذلك سنتناول في ما تبقى من هذا الفصل ما تتطلبه الحركة من مجهود أيضاً.

11-12-1 حجم الحيوان، سرعته وتكلفة الحركة

يمكن تعريف الجهد الأيضى للنشاط الحركى على أنه ، كمية الطاقة

المتطلبية لتحريك وحدة وزن من حيوان وحدة مسافة وعادة ما تميز بواسطة كيلو
سعر للكيلو جرام للكيلو متر (kcal / kg/ km) وذلك بعد حساب قيمة BMR.

يتم تجريبيا قياس استهلاك O₂ واطراح CO₂ ، الذين يعطيان قياسا للأيض
، للحيوان وهو يجرى على طاحون الدوس treadmill ، يسبح داخل حوض flow
tank أو يطير داخل نفق wind tunnel . ثم يتم ترجمة معدل استهلاك O₂
واخراج CO₂ إلى معدل تحويل الطاقة.

جدير بالذكر أن قسما كبيرا من الجهد الفعلى اثناء التحرك لا يساهم فى
دفع الحيوان للأمام. إذا يستخدم بعض المجهود العضلي فى حمل المفاصل فى
الوضع الصحيح للمفاصل articulation كما يصرف جزء كبير من الجهد
العضلى لمقاومة الجاذبية الأرضية، امتصاص الصدمات وتنسيق تحرك
العضلات.

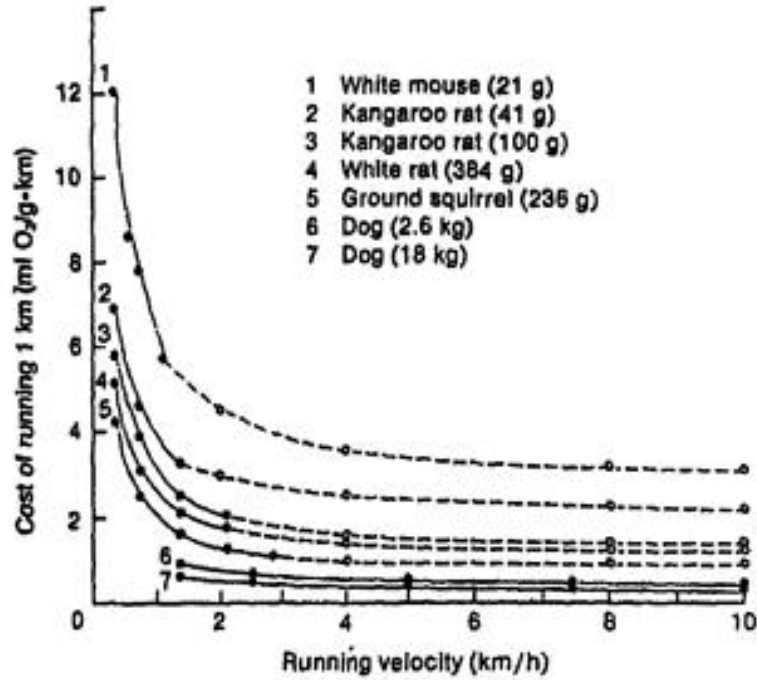
هذا وتتضح العديد من التصميمات عند مقارنة التكلفة الكلية للحركة مع
حجم وسرعة أى حيوان. فمثلا كلما زادت سرعة الجرى كلما قلت الطاقة
المتطلبية لقطع مسافة ما (الشكل 11-21). من ناحية أخرى يزداد معدل
استهلاك O₂ فوق BMR خطيا مع السرعة (الشكل 11-22).

جدير بالذكر أن الزيادة فى استهلاك الطاقة، عند الحركة، بالنسبة لوحدة
الوزن يكون أقل فى الحيوانات الكبيرة عن الحيوانات صغيرة الحجم.

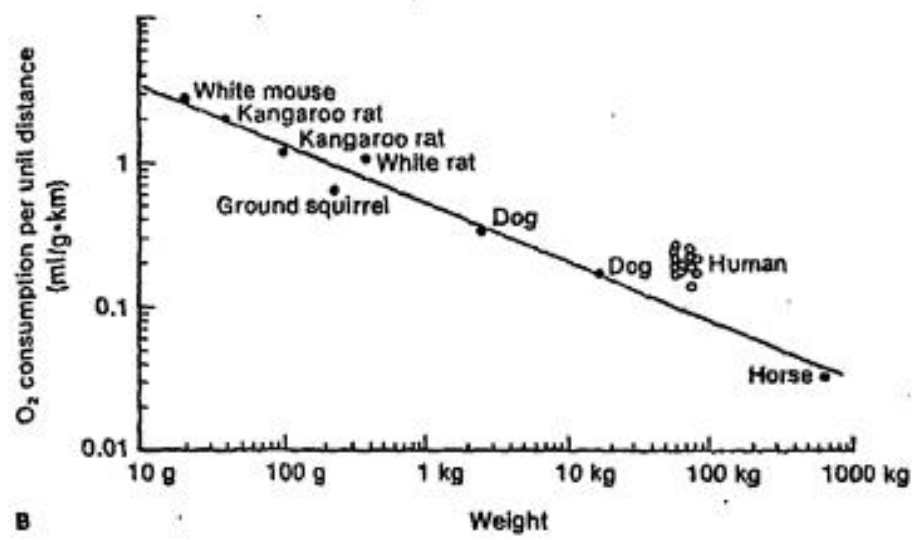
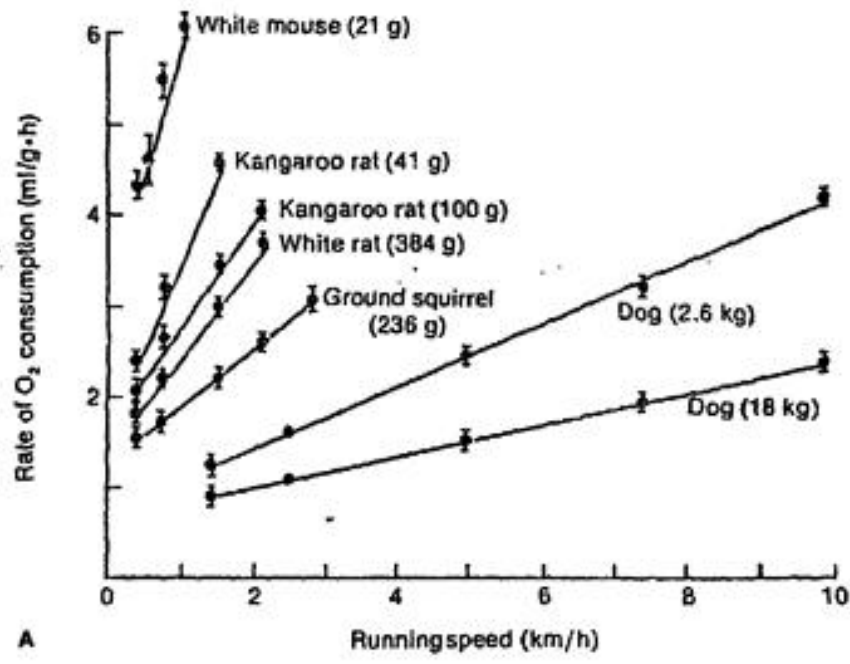
يمكن ملاحظة ذلك فى الشكل (11-21) وفى الميل المختلف للرسومات فى
الشكل (11-22).

كذلك عند رسم تكلفة الحركة كمعدل استهلاك الطاقة للجرام مع وزن
الجسم يتضح مرة أخرى أن استهلاك الحيوانات كبيرة الحجم للطاقة يكون أقل

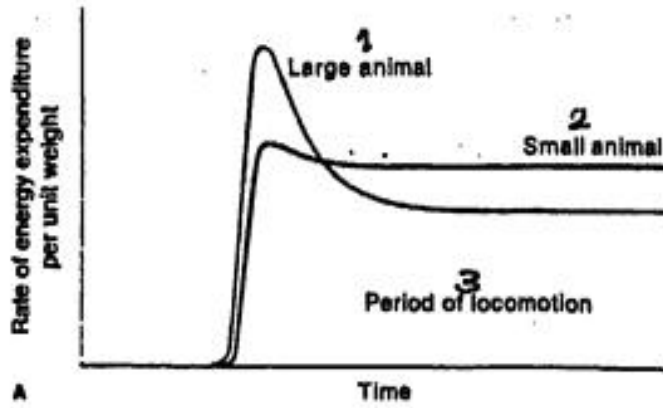
من الحيوانات صغيرة الحجم (الشكل 11-23). قد يكون انخفاض الكفاءة في الحيوانات صغيرة الحجم نتيجة للمقاومة السحب drag (سنتعرض له لاحقاً)، لا ينطبق هذا بالطبع على حيوانات اليابسة التي تتحرك بسرعة منخفضة أو معتدلة خلال الهواء حيث يمكن تجاهل قوة المقاومة .



الشكل 11-21 تكلفة الحركة من الطاقة لقطع مسافة ما عند مختلفة سرعات الجري بالنسبة للثدييات تختلف عن بعضها في حجم الجسم (يظهر داخل الأقواس وزن الحيوان)



الشكل 11-22 العلاقة بين معدل استهلاك O₂ والسرعة A كلما زادت السرعة كلما زاد استهلاك O₂ ويكون الاستهلاك أعلى في الحيوانات الصغيرة الحجم (B) العلاقة اللوغارثمية بعد خصم قيمة " BMR



الشكل 11-23 تأثير كتلة الجسم على معدل استهلاك الطاقة (cal/g) عند الحركة بالنسبة للحيوانات
(1) الكبيرة الحجم (2) صغيرة الحجم مع (3) امتداد زمن الحركة

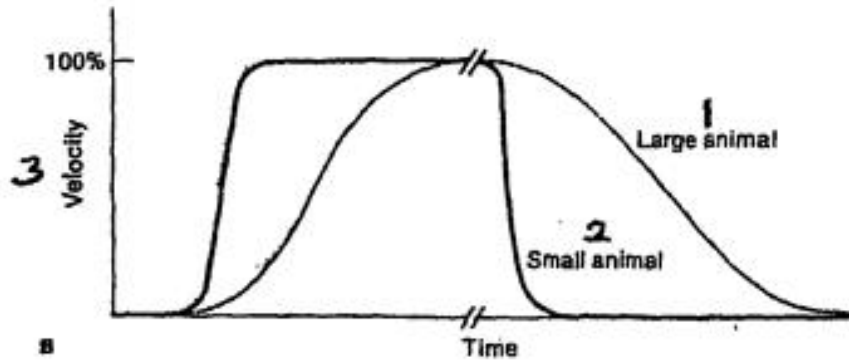
11-12-2 العوامل الطبيعية التي تؤثر في الحركة :

تعتمد الطاقة المستهلكة لتحريك كتلة من جسم الحيوان على العديد من العوامل الطبيعية وتشمل، (1) ميل الحيوان إلى مقاومة التسارع أى القصور الذاتى inertia والذي يكون أكبر بالنسبة للحيوانات كبيرة الحجم لذلك فهى تستخدم طاقة أكبر للتغلب على هذه الظاهرة (الشكل 11-24). بينما الحيوان صغير الحجم كممثل السيارة صغيرة الحجم، يحتاج إلى طاقة أقل للتسارع إلى سرعة معينة. كذلك تقل سرعة تباطؤ الحيوان كبير الحجم عند نهاية الحركة (الشكل 11-24).

(2) ميل الحيوان المتحرك للحفاظ على سرعته وعلى قوة الدفع momentum يكون أيضا أكبر بالنسبة للحيوانات الكبيرة.

(3) بما أن الحيوانات لا تتحرك داخل فراغ، يؤثر الغاز أو السائل الذى تتحرك خلاله الحيوانات على كمية طاقة الحركة. تسبب لزوجة وكثافة الهواء أو الماء قوة مضادة لحركة الحيوان تعرف بقوة السحب drag force وهى تتناسب مع

مساحة سطح الجسم بالنسبة للأجسام ذات الشكل الموحد. بما أن نسبة المساحة إلى الكتلة أقل عند الحيوانات الكبيرة لذلك تكون قوة المقاومة لوحدة الوزن أقل بالنسبة للحيوانات الكبيرة الحجم. وبناء عليه تستهلك الحيوانات كبيرة الحجم قدراً أقل من الطاقة للتغلب على مقاومة الوسط.



الشكل 11-24 ميل الحيوان إلى مقاومة التسارع يكون أكبر في الحيوانات (1) كبيرة الحجم تصل السرعة القصوى بسهولة بينما تقل مقاومة التسارع في (2) الحيوانات صغيرة الحجم (3) السرعة. كذلك يتم التباطؤ عن نهاية الحركة في زمن قليل بالنسبة للحيوانات صغيرة الحجم بينما تأخذ الحيوانات كبيرة الحجم زمناً أطول

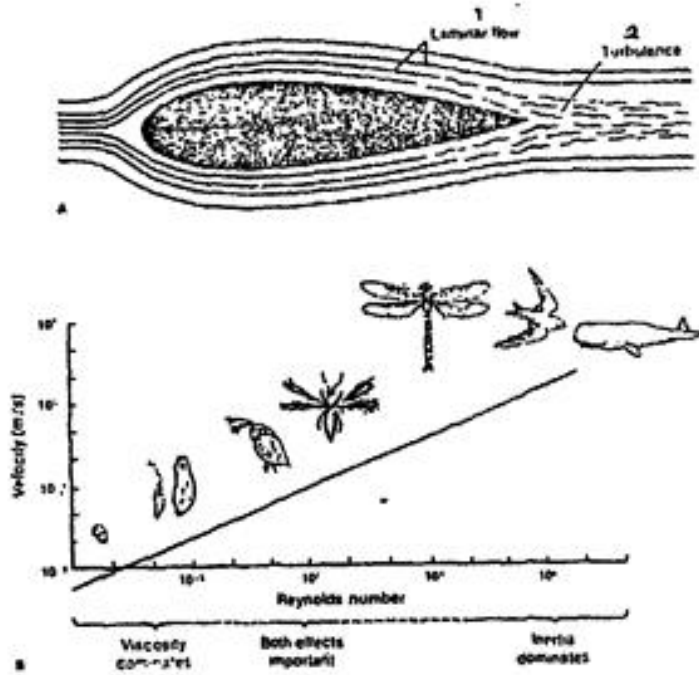
بما أن لزوجة وكثافة الماء أعلى بكثير من لزوجة وكثافة الهواء لذلك تكون لهذه الظاهرة أهمية أكبر بالنسبة للحيوانات التي تتحرك داخل الماء. كذلك تظهر أهمية المقاومة عند الطيران نتيجة للسرعة العالية عند الطيران. هذا وتكون المقاومة أقل أهمية عند الجرى نسبة لانخفاض السرعة عند الجرى كما أن لزوجة الهواء تكاد تنعدم.

11-12-3 أنواع الحركة: (1) السباحة

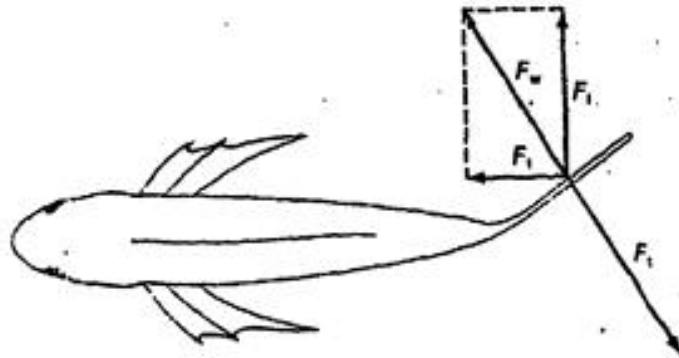
تحتاج الحيوانات التي تسبح داخل الماء إلى قوة أقل لتدعم وزنها داخل الماء. كما أن للحيوانات المائية تراكيب أو هياكل تساعد على الطفو (مثل أكياس الهواء).

وهي بذلك تستطيع التواجد عند عمق معين بأقل مجهود أيضاً. ولكن بالرغم من أن لزوجة الماء تدعم وزن الحيوان إلا أنه ينتج عنها مقاومة عالية للتغلب على هذه العقبة فقد أصبح شكل الجسم بين الأسماك والثدييات المائية انسيابى streamlined، ويتجلى ذلك فى أحسنى صورته عند أسماك القرش، الأسماك العظمية والدلافين. سنوضح فيما يلى كيف ساعد هذا الشكل الأسماك والثدييات على التحرك بسهولة أكبر داخل الماء.

هناك نوعان من سريان الوسط أو الماء الذى يتحرك الحيوان بداخله الأول يعرف بالاندفاع الصفحى laminarflow (الشكل 11-25) وفيه يقلل سرعة السائل تدريجياً smoothly عندما يتحرك السائل مبتعداً عن سطح الجسم المتحرك. ويعرف النوع الثانى بالمضطرب turbulent flow وهو يقلل من كفاءة تحويل الطاقة الأيضية إلى حركة دافعة بالنسبة للحيوان. هذا ويشجع شكل المستطيل والانسيابى على تكوين التدفق الصفحى ويقلل من التدفق المضطرب يوضح الشكل (11-26) القوة الدافعة والقوة المعاكسة لها اللتين تعملان على سمكة سباحة. تتناسب سرعة الحيوان السابح مع نسبة المقاومة . هذا وتتناسب القوة مباشرة مع كتلة العضل وبما أن كتلة العضل تزيد بإزدياد كتلة الجسم لذلك فإن القوة تزداد بإزدياد كتلة الجسم (التي تحدد القوة المتاحة) بالنسبة لمكعب القطر. لذلك يستطيع الحيوان كبير الحجم أن ينتج قوة تفوق نسبة قوة المقاومة وبذلك يستطيع التوصل إلى سرعة عالية عند السباحة من الحيوانات صغيرة الحجم بنفس الشكل.



الشكل 11-25 سريان الوسط (هواء أو ماء) حول جسم متحرك (1) تعلق صفحي (2) تعلق مضطرب (راجع النعم)

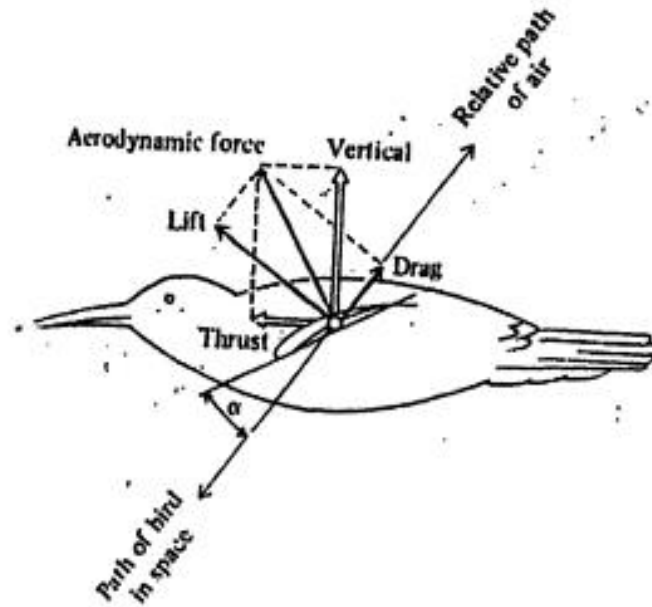


الشكل 11-26 القوى التي تعمل على سمكة متحركة F_c قوة تحريك الذيل تضادها F_w مقاومة الماء ينتج من F_t قوتان F_t في الاتجاه الامامي و F_t في الاتجاه الجانبي

هذا ويمكن للحيوانات المائية أن تصل سرعتها عند السباحة سرعة الطائر عند الطيران فقط إذا كان حجمها أكبر بكثير من حجم الطائر وأكثر قوة منه.

(2) الطيران :

الهواء، ليس كمثل الماء، فهو لا يوفر دعماً لوزن الحيوان. لذلك على الطيور أن تتغلب على الجاذبية لكي تحلق وذلك عن طريق استخدام نظريات الديناميكية الهوائية هذا ونسبة لقوة المقاومة المنخفضة في الهواء تستطيع الطيور أن تحقق سرعات عالية عند الطيران من غير الحاجة إلى جسم انسيابي الشكل بالقدر الموجود عند الأسماك. يتم إنتاج القوة الدافعة للأمام والحركة للأمام والقوة الرافعة للأعلى (التحليق) أنياً أثناء الضربة الخافضة downstroke لجناح الطائر (الشكل 11-27).

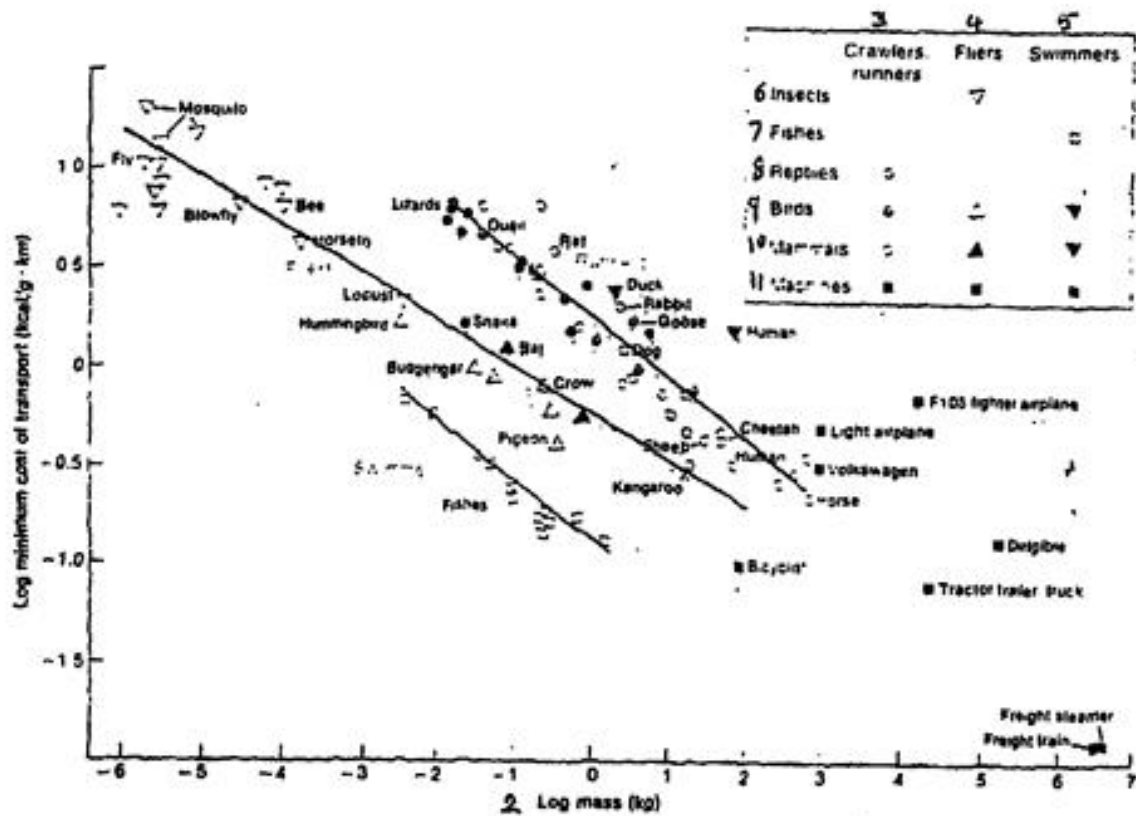


الشكل 11-27 القوة الناتجة عن الضربة السلفية (إلى أسفل) لجناح طائر. الرسم الأعلى يوضح الجناح في المرحلة 3 (موضحة تحت α زاوية الضرب α . القوة الرافعة L . القوة المقاومة D (راجع النص).

يتحرك الجناح إلى تحت وإلى الأمام بزاوية استهلاك تدفع الهواء إلى تحت وإلى الخلف خالقة بذلك قوة دافعة إلى أعلى وإلى الأمام. يؤدي ذلك إلى تحليق الطائر ودفعه للأمام وهو ما يحتاجه للتغلب على الجاذبية والمقاومة الوسط.

(3) الجري:

عند مقارنة السباحة، الطيران والجري بالنسبة إلى تكلفة الطاقة وجد أن الجري أكثر تكلفة لوحدة الكتلة عند سرعة معينة (الشكل 11-28) بينما السباحة أقل تكلفة.



الشكل 11-28 (1) تكلفة الحركة مع (2) وزن الجسم للأنواع الحركة المختلفة (3) المشي أو الجري (4) الطيران (5) السباحة (6) العشرات (7) الأسماك (8) الزواحف (9) الطيور (10) الثدييات (11) الآلة (الدراجة - الخ)

تأتى عدم كفاءة الجرى للطريقة التى تستخدم بواسطتها العضلات عند الجرى والاختلاف «الدورى» فى وضع مركز كتلة الجسم بالنسبة للجاذبية الأرضية. تقنياً تقوم العضلات باستهلاك طاقة للتغلب على الجاذبية (مجهود سلبي). هذا ولا تستخدم الحيوانات عند السباحة أو الطيران طاقة العضل لتبطين الناتج عن كتلة الجسم مثلما يحدث عند الجرى أو المشى.

تبدو عملية تخزين الطاقة داخل العناصر المرنة مثل الليفة الوترية هامة جداً عند الجرى إذ تساعد فى دفع الحيوان للأمام كما تساعد فى اختيار المشية gait الأمثل للحركة.

المراجع

المراجع

Eckert R.E., Randall, D. & Augustine G Animal Physiology.

Guyton, A.C.: Textbook of Medical Physiology, Saunders.

Keele, C. A; Neil, E & Joels N: Sampson Right's applied physiology.

Journal of physiology

Journal of Comparative Physiology & Biochemistry

*Nature**

Physiological Reviews

Science

Scientific American

٢٠٠٨/١٠٤٠٩	رقم الإيداع :
I.S.B.N	الترقيم الدولي :
977-212-145-X	



Bibliotheca Alexandrina
0945227