



فيزيولوجيا الحشرات
الجزء النظري





منشورات جامعة دمشق
كلية الزراعة

فيزيولوجيا الحشرات

الدكتورة

نسرین قطیش

مدرس في كلية الزراعة
الثانية السوياء

الدكتور

وجیه قسیس

أستاذ في قسم وقاية النبات

١٤٣٥-١٤٣٦ هـ

٢٠١٣-٢٠١٤ م

جامعة دمشق:



الفهرس

رقم الصفحة	عنوان الفصل	
٧	جدار الجسم.	١
٣١	التغذية والهضم.	٢
٧١	جهاز الاطراح.	٣
٩٣	الجهاز العصبي.	٤
١٢٣	الجهاز الصمي.	٥
١٤١	أعضاء الحس.	٦
١٨٧	الجهاز العضلي.	٧
٢١٣	جهاز الدوران.	٨
٢٣٩	التنفس.	٩
٢٧١	الجسم الدهني.	١٠
٢٨٥	جهاز التكاثر.	١١
٣٣٣	التطور الجنيني.	١٢
٣٦٥	التطور ما بعد الجنين.	١٣
٤٠٧	المراجع	١٤

مقدمة الطبعة الثانية

يعد علم فيزيولوجيا الحشرات والمعروف باسم علم وظائف الأعضاء من العلوم الضرورية للعاملين والقائمين على دراسات وأبحاث كل ما يخص الحشرات، وهو الأداة التي تفسر دائماً ما يتم من نتائج أو سلوكيات أو تغيرات مورفولوجية وغيرها في الحشرات.

زاد الاهتمام حديثاً بدراسة فيزيولوجيا الحشرات نظراً لانشغال علماء الحشرات بمكافحة الآفات الحشرية الضارة بالمزروعات أو الصحة العامة أو الصحة البيطرية، إضافة إلى الاهتمام بتربية الحشرات النافعة (المتطفلة أو المفترسة) ولذلك الحشرات المنتجة للعسل والحريز، ولكي يتم ذلك بصورة مجدية لابد من معرفة فيزيولوجيا تلك الحشرات سواء من ناحية احتياجاتها الغذائية وسلوكها واستجابتها للحشرات المتطفلة وتحملها الظروف الجوية غير الملائمة ومعرفة دورات السكون الإجبارية أو الاختيارية والمعلومات الأخرى التي تتحكم في طرق تكاثرها ونموها (وصف العمليات الأساسية للأنشطة الحيوية والتغيرات الطبيعية والكيميائية المتعاقبة والتي تضمن دوام واستمرار حياتها).

وبما أن الحشرات تعد من أكبر مجموعات الكائنات الحية المنتشرة على سطح الكرة فمن الصعب وضع قاعدة عامة تنطبق على كافة الأنواع فهي تتفق في الأساسيات إلا أنها قد تختلف في التفاصيل، فمن الحشرات ما يعيش على اليابسة، وأخرى في أوساط مائية، نجد بعض أطوار الأنواع المائية يعيش على اليابسة، وهناك حشرات تستطيع الطيران وأخرى غير قادرة على الطيران، كما أن هناك بعض الأنواع تعيش حياة اجتماعية ضمن طوائف أو مستعمرات (نحل العسل والنمل الأبيض) وأخرى تعيش معيشة فردية.

لذلك توخينا في هذه الطبعة، أن يتميز الكتاب بالحدثاء والبساطة والوضوح، كي يكون مثيراً لاهتمام الطلبة، وكافة العاملين في مجال الحشرات ومكافحتها.

وحسبنا أن يكون هذا المجهود المتواضع عوناً لهم. .
والله ولي التوفيق

أ.د. وجيه قسيس

د. نسرين قطيش

الفصل الأول

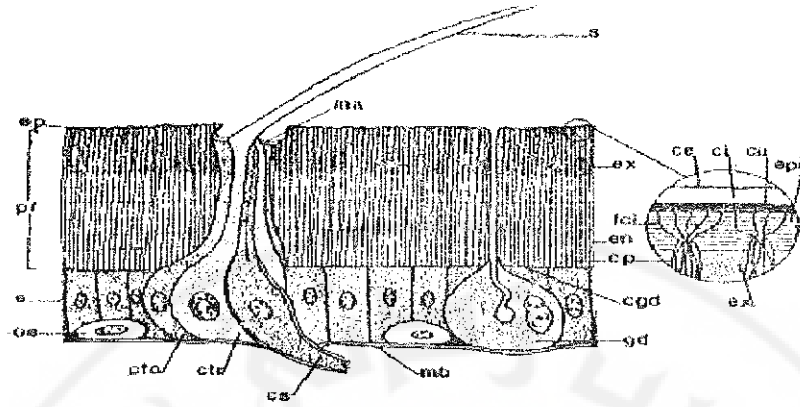
جدار الجسم Integument

يحدد جدار الجسم الصفات الرئيسة للحشرات على الرغم من بساطة تركيبه أثناء فترة النمو الجنيني، وتلعب الأدمة الخارجية دوراً مهماً في التشكل المورفولوجي، ويعتمد شكل جسم الحشرة بشكل أساسي على البشرة التي تفرز طبقة الكيوتيكل، إذ إنه أثناء ملازمة هذه الطبقة المباشرة للوسط الخارجي تتطور تركيبات حسية متخصصة لاستقبال الكثير من التحريضات المختلفة ويؤمن بذلك وظائف ربط أساسية.

يتدخل جدار الجسم وبشكل فعال في الكثير من الظواهر الفيزيولوجية في حياة الحشرة إذ تقوم خصائصه الميكانيكية بدور الهيكل الخارجي الذي يحمي الأعضاء الداخلية من المؤثرات الخارجية، ويساهم في الكثير من النشاطات المهمة كالحركة والتكاثر والتغذية (راجع كتاب مورفولوجيا وتصنيف الحشرات).

أما خصائصه الكيميائية والفيزيائية فتشكل سداً منيعاً ما بين الوسط الخارجي وجسم الحشرة وتمنع بذلك فقد الماء ودخول المواد الغريبة والممرضة واختراق المواد الكيماوية كالمبيدات الحشرية.

وترتبط فيزيولوجيا النمو ارتباطاً وثيقاً بخصائص جدار الجسم وهو الذي يسمح بنمو الحشرة، لقدرته على الانسلاخ أثناء الانتقال من طور لآخر، ولا يقتصر جدار الجسم على تكوين الهيكل الخارجي ولكنه يساهم بتشكيل أعضاء داخلية كثيرة، مثل: القصبات الهوائية التي تتشكل من انغمادات جدار الجسم وكذلك تفرعاتها النهائية التي يبلغ عددها الملايين، ومهمة الجهاز القضيبي (الرغامي) هو تزويد كل خلية بالأكسجين وكذلك التخلص من غاز ثاني أكسيد الكربون، ونذكر من الأعضاء الداخلية ذات الأصل الأدمي الخارجي الأمعاء الأمامية، الأمعاء الخلفية - الغدد اللعابية. ... الخ



الشكل 1.1 رسم تخطيطي لجدار الجسم يبين طبقاته المختلفة

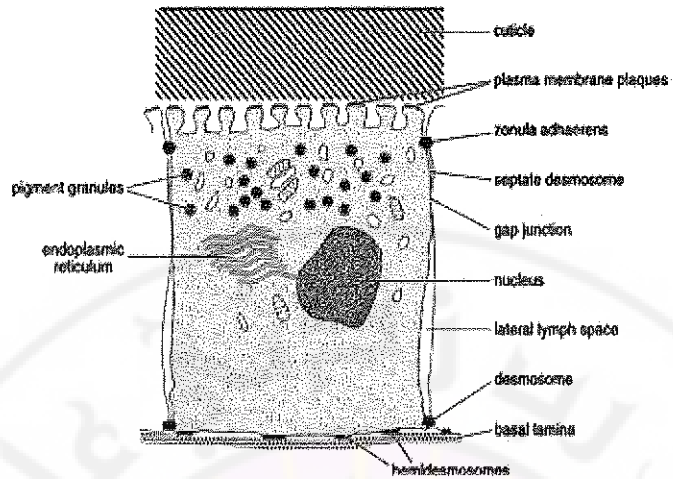
Ce	الطبقة السمنتية	Ep	الإبيكوتيكال	Oe	خلايا الإينوسيت
Cgd	قناة غدة البشرة	Epi	الإبيكوتيكال الداخلية	Pr	البروكيوتيكال
Ci	الطبقة الشمعية	Ex	الكيوتيكال الخارجية	S	الشعيرة
Cp	قناة الثقب (قناة ثقبية)	Gd	غدة البشرة	CTR	خلية التريكوحين
Cs	الخلية الحسية	Ma	غشاء التمثيل	Cu	الكيوتيكالين
Cto	خلية التورموجين	Mb	الغشاء القاعدي	E	البشرة
En	الكيوتيكال الداخلية				

أولاً- البشرة وملحقاتها is Epiderm

١ - خلايا البشرة Epidermal cells:

تتألف خلايا البشرة من طبقة من الخلايا الطلائية تفرز طبقة الكيوتيكال (Cuticle) وتقوم هذه الخلايا بإفراز الهيكل الخارجي، ويوجد إلى جانب هذه الخلايا الرئيسة خلايا أخرى متخصصة تقوم بتشكيل تركيبات حسية وتنمى إلى غدد خاصة (الشكل ١,١)

يختلف كثيراً شكل خلية البشرة والأهمية النسبية لمختلف مكتنفاتها الخلوية (جهاز غولجي - الجسيمات الكوندرية - الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية) أثناء فترة الانسلاخ، ويحتوي الكثير من هذه الخلايا على حبيبات ملونة (Pigment granules) تسهم في إعطاء اللون العام للحشرة حيث يكون السطح العلوي لخلايا البشرة متعرجاً، ويشكل الغشاء السيتوبلاسمي القمي زغيبات متفاوتة الطول (Plasma membrane plaques) ويسهل وجود هذه الزغيبات دون شك عبور المواد أثناء تشكل طبقة الكيوتيكل إضافة إلى ذلك ترسل الخلية استطالات سيتوبلاسمية داخل قنوات ثقب الكيوتيكل (Pore canals). تحصل الخلية على المواد الضرورية لها من الدم عن طريق ظاهرة الابتلاع (pinocytose) والتي تلاحظ بشكل واضح على الغشاء السيتوبلاسمي القاعدي للخلية. تترابط خلايا البشرة المتجاورة مع بعضها بعضاً من الأعلى بروابط خلوية من النوع (zonuale adhaerens) نزولاً إلى الأسفل بوساطة روابط خلوية من نوع (septate desmosome)، وتكون هذه الخلايا غير مرتبطة مع بعضها بعضاً بإحكام بعيداً عن منطقة الكيوتيكل مشكلة فراغات فيما بينها (lateral lymph spaces) وتكون هذه الفراغات مفصولة عن الدم بواسطة (desmosome) وتفصل الصفيحة القاعدية (basal lamina) البشرة عن الدم وتتكون هذه الصفيحة من سكريات متعددة حيادية (Mucopolysaccharide Neutres) (الشكل ١،٢).



الشكل ١,٢ رسم تخطيطي لإحدى خلايا البشرة غير النشطة (Noirot & Quennedey, 1974)

أدى وجود الأعضاء الحسية إلى تخصص بعض خلايا البشرة، فمثلاً تشكل الشعيرات المتحركة مجموعة من الخلايا (ثلاث خلايا) العضو الحسي، تفرز هذه الشعيرات من قبل خلية متخصصة هي خلية التريكوجين (Trichogen)، أما غشاء التمثفصل فتفرزه خلية التورموجين (Tormogen)، إضافة إلى الخليتين السابقتين يوجد الخلية الحسية (Sense cell) والتي تنتج المحور العصبي (الشكل ١,١).

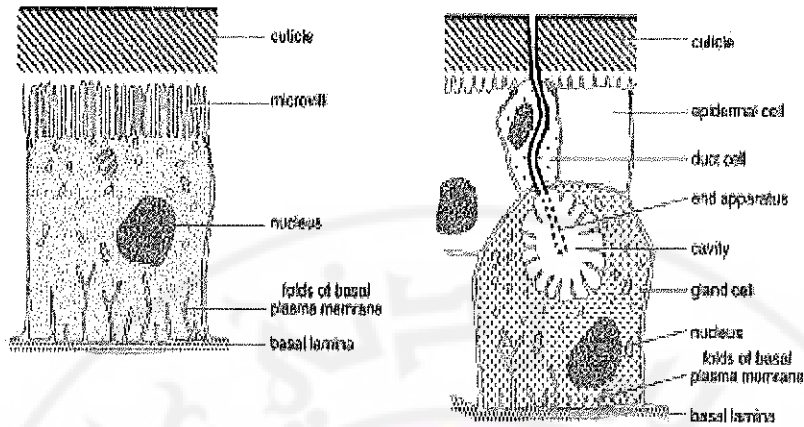
تعد خلايا البشرة كلها خلايا مفرزة، لأنها تقوم بإفراز الطبقة الكيتينية والأنزيمات المتعلقة بإنتاج وهضم هذه الطبقة عند الانسلاخ، وتتدخل في عملية التئام الجروح. ومع ذلك هناك بعض خلايا البشرة ذات وظيفة إفرازية متخصصة، ويمكن تقسيمها إلى ثلاثة أنماط: النمط الأول تتوضع فيه هذه الخلايا تحت طبقة الكيوتيكل ولكنها لا تتصل معها أو مع سطح الجسم بقناة متخصصة، ولكنها تشكل زغيبات قمية (Microvilli) تكون فراغ بينها وبين طبقة الكيوتيكل تتراكم فيه المفرزات. معظم هذا النوع من الخلايا مسؤول عن إنتاج الفرمونات (الشكل ١,٣). النمط الثاني: وهي خلايا مشتقة من خلايا البشرة ولكن ليس لها أي ارتباط مباشر مع الكيوتيكل، ولا تحتوي على

مخزن أو قناة ناقلة للمفرزات (مثل الغدد الاسترنية للنمل الابيض). أما النمط الثالث: فهو خلية مفرزة، كبيرة الحجم مع وجود تجويف خلوي (Cavity) تتراكم فيه نواتج الإفراز، تشكل خلية أو خليتين قناة الإفراز (Gland duct) التي تجتاز طبقة الكيوتيكل وتصب خارج جدار الجسم. والمثال على هذا النوع من الغدد هو غدد الانسلاخ والتي تسهم في صنع سائل الانسلاخ. وكذلك الغدد التي تفرز المادة السمنتية التي تغطي طبقة الكيوتيكل الخارجية (الشكل ١،٣).

٢ - خلايا الإينوسيت *Oenocytes* :

تتوضع خلايا الإينوسيت بين خلايا البشرة والغشاء القاعدي (الشكل ١،١) وهذه الخلايا ذات منشأ أديمي خارجي (Ectoderme). وقد تتفصل هذه الخلايا عن البشرة، وتشكل كتلة بجانب الثغور التنفسية (Stigmata) كما هو الحال عند حشرات حرشفية الأجنحة وبعض حشرات ذات الجناحين وبعض غمديات الأجنحة، وقد تحاط بالجسم الدهني عند بعض الحشرات الأخرى.

تتعرض خلايا الإينوسيت إلى تغيرات مورفولوجية وفيزيولوجية تتعلق بدورة الانسلاخ أو مراحلها : إذ يزداد حجمها وتزداد كمية الفجوات قبل إفراز الكيوتيكل الجديد بوقت قصير وتقوم بتصنيع البروتينات الدهنية والعائدة لطبقة الكيوتيكل الخارجية وتسهم هذه الخلايا بإفراز الكيوتيكلين (Lacuticuline) وذلك عند حشرات الـ Rhodnius Calliphora. أما عند الصرصار فتدخل بتركيب شمع الكيوتيكل الخارجي وذلك بإمداد خلايا البشرة بالمواد الضرورية لصنع الشمع.



الشكل ١,٣ خلايا البشرة المفترزة من النمط الأول والنمط الثالث.

ثانياً - الكيوتيكل cuticle:

الكيوتيكل هي الطبقة الخارجية لغطاء الجسم تفرزها خلايا البشرة وتعطي الكيوتيكل المظهر الخارجي للحشرة إضافة إلى الشعيرات المتحركة والأعضاء الحسية التي تغطي سطح الجسم. أما لون الحشرة فهو ناتج عن وجود بعض الصبغات داخل طبقة الكيوتيكل أو في خلايا البشرة ولكن بعض الحشرات تبدي ألواناً تركيبية منها ما يكون مسنناً ويتغير حسب زاوية الرؤية وتعود هذه الألوان للاختلافات الناتجة عن البنية الحلقية الدقيقة الموجودة على الحراشف أو على طبقة الكيوتيكل.

١ - البنية والتركيب الكيميائي للكيوتيكل :

تختلف سماكة طبقة الكيوتيكل والخصائص الميكانيكية والفيزيائية حسب أجزاء الجسم ويمكن تمييز طبقتين رئيسيتين في كيوتيكل الحشرات وذلك حسب تركيبهما الكيميائي هما :

- طبقة الكيوتيكل الخارجية Epicuticle وهي طبقة خارجية رقيقة غير كيتينية.
- طبقة البروكيوتيكل الداخلية (طبقة الكيوتيكل الأولية) Procuticle وهي أكثر سماكة وكيتينية.

آ- الكيوتيكل السطحي Epicuticle:

هي طبقة رقيقة جداً تتراوح سماكتها بين ٠,٠٣ ميكرونًا عند يرقات البعوض و٤ ميكرونات عند يرقات Sarcophaga وعلى الرغم من رقتها فإنها تتميز بتركيبها المعقد، وتحتوي من الخارج إلى الداخل على الطبقات التالية (الشكل ١,٤):

- الطبقة السمنتية Cement:

وهي طبقة رقيقة خارجية قد تتكون من السكريات المتعددة مع الليبيدات والتي تحمي عادة الطبقة التي تحتها مباشرة، وهي غير موجودة عند كل الحشرات حيث يلاحظ غياب هذه الطبقة عند نحل العسل.

- الطبقة الشمعية Wax:

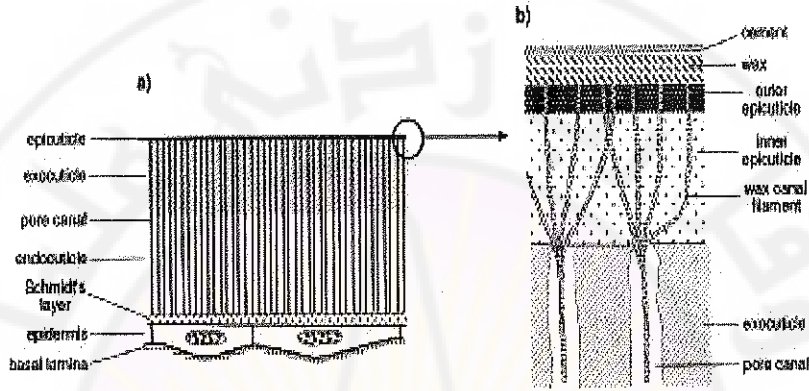
تتألف هذه الطبقة من خليط من شمع البارافين مع إسترات الأحماض الدهنية والكحولات الأولية. تتوضع جزيئات الشمع في نقطة التقائها بطبقة الكيوتيكلين على هيئة طبقة منتظمة متراسة وترى بمساعدة المجهر الإلكتروني (الشكل ١,٥). أما الجزيئات الأخرى الخارجية فتشكل طبقة سميكة أقل انتظاماً من سابقتها وقد تمتزج بالطبقة السمنتية

- الكيوتيكلين Cuticulin أو الإبيكيوتيكل الخارجي Outer epicuticle:

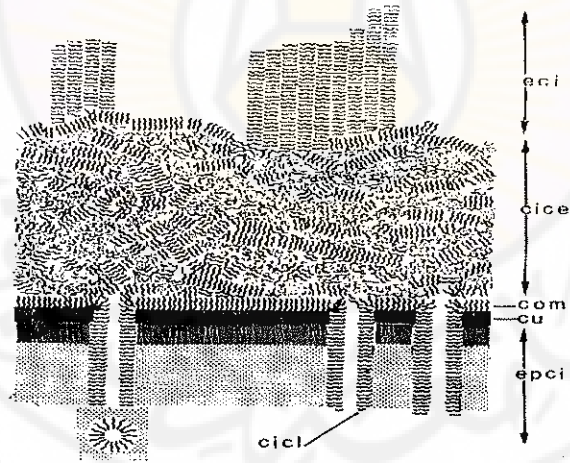
طبقة رقيقة جداً تتكون من الدهون المتوضعة عمودياً على السطح وتغطي طبقة الإبيكيوتيكل الداخلية، وهي الطبقة الأولى التي تتشكل بعد كل انسلاخ، وبذلك فإنها تحمي طبقة البروكوتيكل الجديدة من أنزيمات الانسلاخ. وهناك تراكيب ليفية يتراوح قطرها بين ٦٠ - ١٣٠ إنغستروماً داخل قنوات الثقوب الخارجية وتجتاز هذه التراكيب طبقة الإبيكيوتيكل الداخلية وكذلك الكيوتيكلين. وتعطي هذه التراكيب شكل أسطوانة متوضعة حول جزيئات الشمع، ويوجد الشمع على هيئة سائل أو بلورات وذلك حسب الطور ويتصل هذا الشمع بالطبقة الشمعية.

- الإبيكيوتيكل الداخلي Inner epicuticle:

هذه الطبقة ذات طبيعة بروتينية وقد تحتوي أثناء تشكلها على مركبات فينولية لها دور في تلوين البروتينات.



الشكل ١, ٤ - أ رسم تخطيطي لمقطع في منطقة الإبيكيوتيكل. ب- تفصيل لمنطقة الكيوتيكل السطحي.

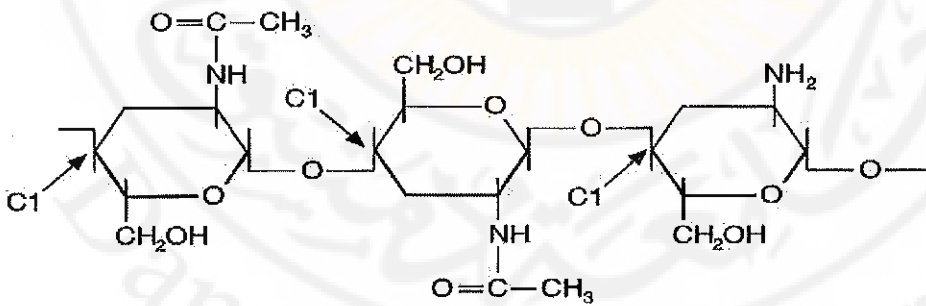


الشكل ٥, ١ تركيب الطبقات الخارجية للكيوتيكل

الكيوتيكلين.	Cu	الشمع والطبقة السمنتية.	Cice
زوائد سطحية من الشمع.	Ect	الشمع على هيئة بلورات سائلة.	Cicl

ب- البروكيوتيكال الداخلية (طبقة الكيوتيكال الأولية) Procuticle:

وهي طبقة سميكة (حتى 200µm) تحتوي هذه الطبقة على الكيتين والبروتين، ويمتاز الكيتين بأنه مادة طرية، مرنة، نفوذة، وغير ملونة، وتشكل ٢٠ - ٥٠٪ من الوزن الجاف للكيوتيكال وهو مادة آزوتية عديدة السكريات، ذات وزن جزيئي مرتفع، حدته الأساسية هي الأسيتيل غلوكوزامين N-Acetyl Glucosamine ترتبط مئات من هذه الوحدات بسلسلة طويلة (الشكل ١,٦). والكيتين جزيء حلقي غير متشعب، وله صفات عدة مشتركة مع السيللوز وتجتمع بعض السلاسل ببعضها الآخر بواسطة جسور متعددة على شكل حرف H. ويمتاز الكيتين بأنه غير قابل للذوبان في الماء والمذيبات العضوية المختلفة أو القواعد أو الأحماض المخففة، لكنه يذوب في الأحماض المعدنية المركزة، فهو يتحلل إلى سكريات وغلوكوزات أمينية وحمض الخل (انظر الجزء العملي). ويرتبط الكيتين بالبروتينات على هيئة معقد غليكوبروتين (Glycoprotein). وتشكل هذه البروتينات ٢٥ - ٣٧ ٪ من الوزن الجاف للكيوتيكال. ومن بين هذه البروتينات، استخرج الأرتروبودين Arthropodine وهو خليط من عدة من أنواع البروتينات، ولكنه الأكثر انتشاراً ويعطي الكيوتيكال البنية الليفية.

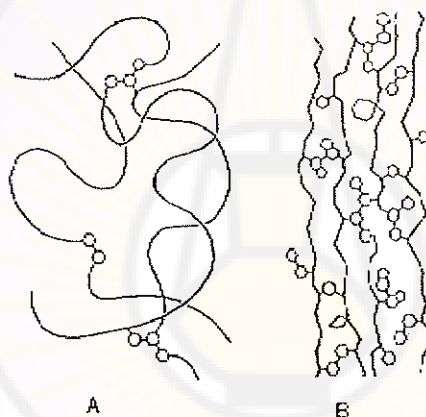


acetylglucosamine acetylglucosamine glucosamine

الشكل ١,٦ التركيب الكيميائي الجزيئي للكيتين

يبدأ الكيوتيكل بالتصلب بعد الانسلاخ مباشرة وذلك نتيجة لتلون البروتين (Tanning) بالكينونات. إذ تتحد جزيئات الكينون مع المجموعات (الأمينية) الحرة للجزيئات البروتينية وتشكل بذلك اتصالات عرضية ما بين السلاسل المختلفة (شكل ١,٧). ويسهم هذا البروتين الملون والذي يدعى السكروتين (Sclerotin) مع نواتج الميلانين في تلوين طبقة الكيوتيكل.

قد يجتمع الكيتين مع بعض البروتينات الخاصة كالريزيلين (Resilin) والذي تشبه خواصه خواص الإيلاستين (Elastin) وتجتمع سلاسل الريزيلين بعضها مع بعضها الآخر بواسطة التريتيروزين Trityrosine والـ Dityrosine وتشكل بذلك شبكة في الاتجاهات كافة.



الشكل ١,٧ تركيب البروتينات الكيتينية

A : الريزيلين B : السكروتين

وهذا الجزيء العملاق غير محدد لا بالشكل ولا بالحجم، ويؤدي خصائص الكاوتشوك الميكانيكية نفسها. إذ إن الريزيلين يمكن أن يشد ويأخذ حالاً طوله الحقيقي عندما يزال عنه التوتر.

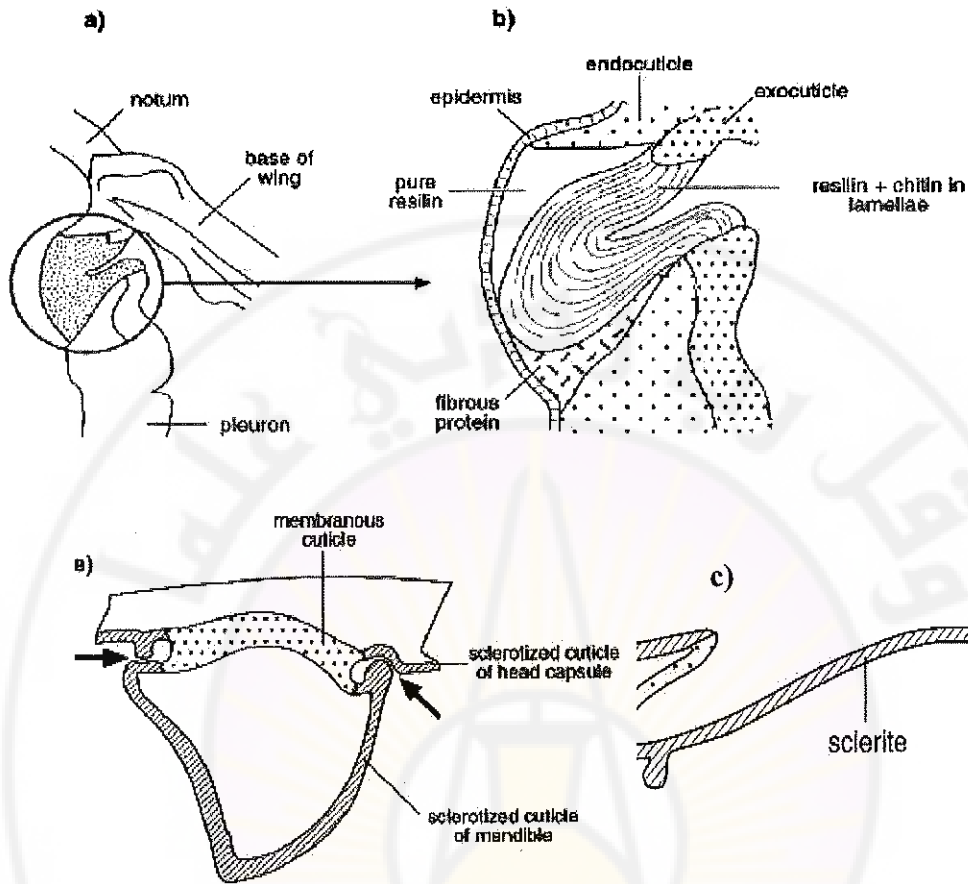
تعتمد صفات طبقة الكيوتيكل على أهمية البروتين الأول أو الثاني من هذه البروتينات وتنقسم الكيوتيكل الأولية إلى طبقتين هما :

طبقة داخلية Endocuticle وطبقة خارجية Exocuticle

- طبقة الكيوتيكل الداخلية Endocuticle :

طبقة غير ملونة مرنة ومطاطية أحياناً وذلك نتيجة لغياب السكليروتين، وتتألف بشكل رئيس من معقد : كيتين-أرثروبودين، أما الريزيلين فيوجد بكميات قليلة بين طبقات الكيتين.

تبدو طبقة الكيوتيكل الداخلية على شكل صفائح متوضعة فوق بعضها بعضاً وقد تكون هذه الصفائح متوازية، أو قد تكون مائلة، وذلك حسب زاوية ثابتة بالنسبة للنوع الواحد (توضع مروحي) ويوضح هذا التفاوت الرسوم التي تظهر على شكل متناظر متداخلة، والتي لوحظت أثناء عمل مقاطع هسيتولوجية مائلة في جدار الجسم ويمكن أن توجد هاتان الوضعيتان بأن واحد كما هو الحال لدى حشرات الجراد حيث توجد دورة لتوضع الكيوتيكل الداخلي : تتميز الصفائح المتشكلة أثناء النهار بأن لها ليفيات ذات اتجاه محدد بينما تمتاز الصفائح التي تتوضع أثناء الليل بأن ليفياتها ذات توضع مروحي. يصبح في المناطق المرنة بروتين الريزيلين من أكثر البروتينات انتشاراً، إذ يشكل طبقات مستقلة ومستمرة تنفصل عن بعضها بعضاً بواسطة صفائح رقيقة من الكيتين. أما بمستوى أغشية التمثفصل (تمفصل الأجنحة) فيتواجد الريزيلين بشكل نقي (الشكل ١،٨)



الشكل ١,٨ أنماط الكيوتيكل المختلفة (Sondgrass, 1935)

a- b تمفصل الجناح الأمامي عند الجراد الذي يوضح وجود الريزيلين النقي.

c- الغشاء ما بين الحلقي لدى حشرة Tenebrio

e- تمفصل الفك العلوي مع الرأس يبين السكليروتين بالمنطقة المخططة.

- الكيوتيكل الخارجي Exocuticle:

تمتاز هذه الطبقة بوجود السكليروتين وهذا ما يسبب قساوتها وتبلغ سماكته

القصوى بمستوى الصفائح، والسكليروتين هو المسؤول عن قساوة الفكين العلويين ولا

يوجد بمستوى أغشية التمثيل، فهو إما أن يكون غائباً أو مجزئاً كما هو الحال عند حشرة (Tenebrio) إذ يوجد على شكل قطع متفرقة ليسمح بمرونة كبيرة (الشكل ١,٨).

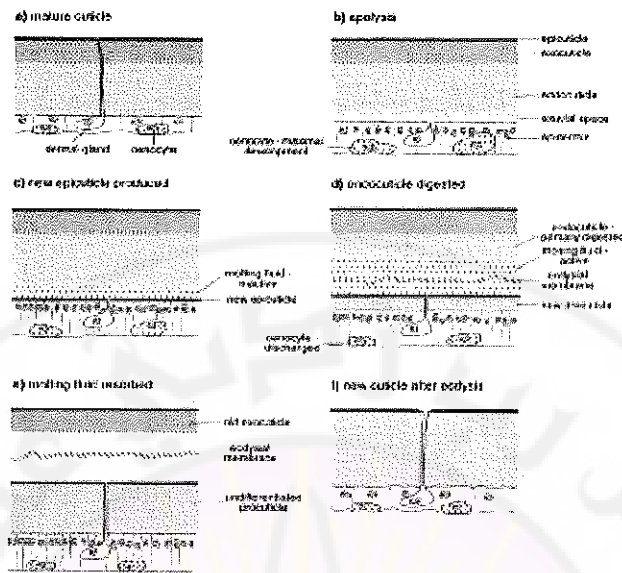
تخترق الكيوتيل الأولية (البروكيوتيل) وعلى امتداد سماكتها قنوات ناعمة من الغدد الأدمية إضافة إلى قنوات ثقبية (pore canals) عمودية على جدار الجسم (الشكل ١,٤) ويكون عدد هذه القنوات الثقبية كبيراً جداً، إذ قد يصل عددها لدى جدار جسم يرقات ذبابة الـ Sarcophaga إلى ١٥,٠٠٠ قناة في المليمتر المربع الواحد، أما عند الصرصار فقد يصل عددها إلى ١,٢٠٠,٠٠٠ على الأقل في البداية على زوائد سيتوبلاسمية لخلايا البشرة، ويجتاز هذه القنوات الكيوتيكل بين الليفيات الكيتينية ويكون جزؤها السفلي مستقيماً، أما الجزء الأوسط فيكون حلزونياً.

يحصل جدار الجسم على صلابته عند الحشرات المائية نتيجة لترسب كربونات الكالسيوم إذ يحل ترسب كربونات الكالسيوم محل تكوين السكروتين. وقد تترسب هذه المادة على السطح الخارجي لجدار الجسم كالشعيرات الخارجية كما هو الحال بالنسبة ليرقات فصيلة Psychodidae، وذلك أثناء تواجدها في مياه غنية بأملاح الكالسيوم. وقد تندمج كربونات الكالسيوم بالمادة العضوية لجدار الجسم وتكون نسبة كبيرة من وزنه تصل إلى نحو ٧٥ ٪. ولوحظ لدى عذارى بعض الحشرات المائية أنه توجد طبقة من كربونات الكالسيوم تغلف محفظة العذراء من الداخل تغليفاً كاملاً، وهو ما يعطي اللون الأبيض الصلب إلى هذه العذارى. وقد لوحظ بأنه في أكثر الحالات تسهم أنابيب مالبكي بشكل أساسي بترسيب كربونات الكالسيوم في الكيوتيكل.

ثالثاً - الانسلاخ Molting:

إن نمو الحشرة محدد بطبقة الكيوتيكل، ولكن هذه الطبقة غير قابلة للتمدد مع نمو الجسم، ومن ثَمَّ فإن ذلك يفرض استبدال هذه الطبقة مع نمو الجسم بعملية تسمى الانسلاخ. وتقوم الغدد الصم بمراقبة بدء الانسلاخ والنمو وكذلك تشكل الأعضاء. وتفرز هذه الغدد هرمونين هما: هرمون الانسلاخ الإيكديزون (Ecdysone) (تفرزه غدد الصدر الأول) وهرمون الشباب JH (تفرزه غدد C.A). ويحدد التوازن الهرموني نوعية الانسلاخ وكذلك إظهار صفات اليرقة أو الحشرة الكاملة. وتقوم الخلايا العصبية المفترزة للمخ الأول بمراقبة إنتاج هرمون الانسلاخ، معتمدة على التحريضات الخارجية أو الداخلية، كما أنها تعمل على ضمان التوافق ما بين التطور والظروف الخارجية المحيطة بالحشرة.

وتقوم طبقة البشرة بتجديد الكيوتيكل، وتمتاز خلايا هذه البشرة بنشاطها الكبير لتشكيل الكيوتيكل الجديد والذي يبدأ قبل طرح الكيوتيكل القديم أي قبل الانسلاخ، ويستمر في المرحلة التي تلي الانسلاخ (الشكل ١,٩). ويمر الانسلاخ بمراحل متعددة موضحة أدناه:



الشكل ١,٩ الاختلافات التي تطرأ على جدار الجسم أثناء الانسلاخ

١-تغيرات البشرة *Changes in the epidermis*

ويرتبط نمو الحشرة عادةً بالانسلاخ، فعند الحشرات ناقصة التطور وبعض الحشرات كاملة التطور، يكون النمو بازدياد عدد الخلايا، ولذلك فإن بداية الانسلاخ تمتاز بنشاط كبير للانقسام الخيطي Mitosis لخلايا البشرة، إضافة لذلك تمتلك هذه الخلايا بعض الصفات البنيوية التي تتلاءم والنشاطات المختلفة أثناء مرحلة إفراز الكيوتيكل، مثل زيادة كثافة هذه الخلايا أو تغيير في شكلها، وترتبط هذه الخلايا بروابط خلوية متصالبة ومتشعبة. تحتوي هذه الخلايا أيضاً على عدد كبير من الجسيمات الكوندرية وبعض الجسيمات الحالة الأولية (Lysosomes) كما يكون جهاز كولجي متطوراً جداً. وتقوم الخلايا بتخزين بعض المواد الاحتياطية مثل الغليكوجين. ويشير وجود الزغيبات الطرفية في هذه الخلايا إضافة لحويصلات الابتلاع (Pinocytose) ووجود فراغات بين خلوية منتفخة إلى تبادل كبير ما بين خلايا البشرة والدم (الشكل ١,٩b).

٢- فصل الكيوتيكل عن البشرة *Apolysis*

تتفصل طبقة البشرة عن الكيوتيكل بفعل بعض الظواهر الميكانيكية الناتجة عن تغير أشكال خلاياها، إذ إن اتصالها بالكيوتيكل ينقطع بمستوى قنوات الثقوب وقنوات غدد البشرة وكذلك بمستوى الكيوتيكل وخلال البشرة وهذه الأخيرة هي التي تفرز سائلاً على شكل هلام، ومن الصعب تحديد الدور الذي تقوم به غدد الانسلاخ لإفراز هذا السائل الذي يحتوي على أنزيمات مختلفة مثل كيتيناز Chitinase وكيوتوبياز Chitobiase وبروتياز Protease، ولا تكون هذه الأنزيمات نشطة في هذه المرحلة molting fluid inactive. ويسمى الفراغ المتشكل ما بين خلايا البشرة والكيوتيكل المفصول Exuvial space (الشكل ١,٩b)

٣- إفراز الطبقات الكيتينية قبل الانسلاخ *New epicuticle production*:

لاتغطي خلايا البشرة بأي طبقة وذلك خلال فترة قصيرة لأن الكيوتيكل السطحي Epicuticle سرعان ما تتكون على النحو التالي: تمتلئ الزغبيات القمية بمواد محببة، تتفصل هذه الكتل وتتوضع على شكل صفائح متبادلة غامقة وأخرى فاتحة، ومن ثم تلتقي فيما بعد لتشكل صفيحة واحدة مستمرة، بعد ذلك تتوضع طبقة البروكيوتيكل الجديدة والتي تتألف بشكل رئيس من الكيوتيكل والكيتين والبروتينات. أما ترتيب الليفات الميكرونية (Microfibrils) على شكل صفائح فيتم تبعاً لدورة إفرازية يومية. وتغمر المنطقة الكيتينية والتي ستكون ملونة فيما بعد بأنزيم ديفينول أوكسيدياز Diphenoloxydase والذي تصنعه خلايا البشرة وجهاز كولجي بالذات (الشكل ١,٩c,d).

٤- امتصاص (هضم) الكيوتيكل القديمة *Endocuticle digested*:

تترافق هذه المرحلة مع تنشيط سائل الانسلاخ (molting fluid active) وتشكيل طبقة البروكيوتيكل الجديدة، ويقوم هذا السائل بتحطيم الكيوتيكل الداخلية القديمة endocuticle باستثناء الطبقة الداخلية منها التي تتغير وتبقى كغشاء انسلاخي Ecdysial membrane. أما طبقة الكيوتيكل الخارجية القديمة Exocuticle فلا تتأثر أبداً، وتستفيد الحشرة ثانية من المواد التي تم هضمها من قبل سائل الانسلاخ. وتسمى المرحلة التي تفصل ما بين نهاية امتصاص الكيوتيكل القديم وفصله عن الكيوتيكل الجديد غير المتمايز ب Ecdysis (الشكل 1.9e).

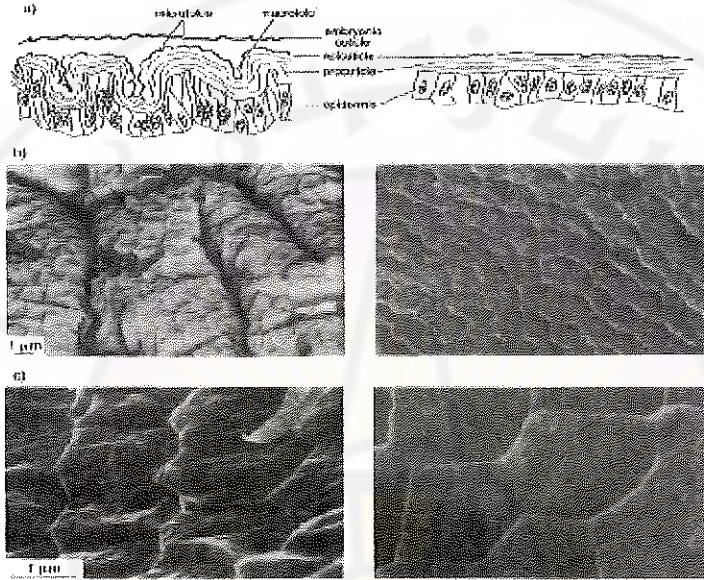
٥- التخلص من الكيوتيكل القديم :

لا يبقى سائل الانسلاخ من الكيوتيكل القديم إلا الإبيكيوتيكل والكيوتيكل الخارجية Exocuticle. وبما أن خطوط الانسلاخ الموجودة على رأس اليرقات وصدرها لا تحتوي على الكيوتيكل الخارجية فإنها تبدو كخيوط ضعيفة القوة بعد هضم الكيوتيكل القديمة، ويمكن أن تنفصل طبقة الكيوتيكل بسهولة على امتداد هذه الخطوط وذلك تحت تأثير ضغط بسيط. ولكي تتخلص الحشرة من الكيوتيكل القديم تقوم بابتلاع الهواء أو الماء إذا كانت الحشرة مائية وذلك لملء أنبوبها الهضمي الذي يشكل ضغطاً إضافية لضغط الدم الذي يزداد أيضاً. ويزداد الضغط بمستوى الرأس والصدر، وذلك بفضل تقلص عضلات خاصة مما يؤدي إلى حدوث شق تخرج منه الحشرة بالتدريج، الرأس والصدر أولاً ثم البطن وزوائده، ويسمى الكيوتيكل المنسلخ ب: Exuviae.

٦- التطور بعد التخلص من الكيوتيكل (بعد الانسلاخ) :

بعد الانسلاخ مباشرة تكون طبقة الكيوتيكل الجديدة طرية، ومرنة، وغير متميزة، حيث تتمايز طبقة الإبيكيوتيكل الخارجي أولاً يليها الإبيكيوتيكل الداخلي ومن ثم طبقة الكيوتيكل الأولي. وتحافظ على حالتها هذه لفترة قصيرة، بعد ذلك تقوم الحشرة

بابتلاع الهواء ويزيد ذلك من ضغط الدم الذي يؤدي إلى بسط جدار الجسم وتمدده (الشكل ١,١٠)، ومن ثم يبدأ تصلب الكيوتيكل وتلونه الذي يؤدي إلى قساوة جدار الجسم ومن ثم عدم تمدده، ويبدأ تلون جدار الجسم ابتداء من الطبقات الخارجية للكيوتيكل، ويمتد بالتدرج نحو الداخل.

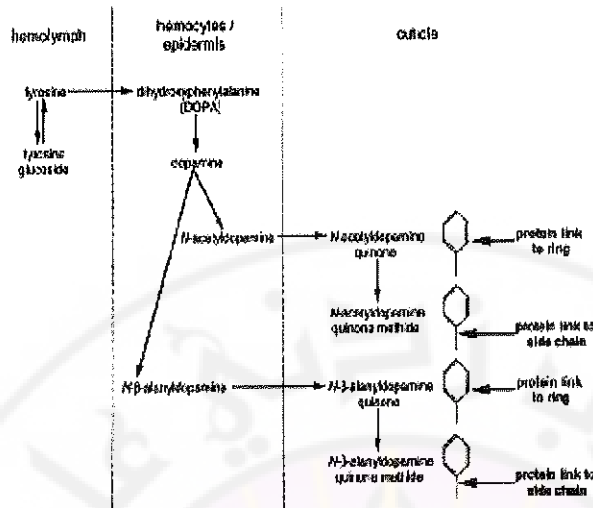


الشكل ١,١٠ تمدد الكيوتيكل الجديد عند حشرة الجراد بعد الانسلاخ (Bernays, 1972)

a: مقطع عرضي في جدار الجسم، b, c: مقطع بالمجهر الإلكتروني الماسح لجدار الجسم.

(الصور إلى اليسار: الكيوتيكل قبل التمدد وإلى اليمين: بعد التمدد)

بيّنت الدراسات البيوكيميائية أن التصلب والتلون يتطلبان تفاعلاً بين البروتينات الموجودة في طبقة الكيوتيكل والكينونات (O-Quinone) الناتجة عن تحول التيروسين (Tyrosine) (الشكل ١,١١).



الشكل ١,١١ استقلاب التيروسين وعلاقته بتصلب جدار الجسم (Hopkins & Kramer, 1992)

وتتم عملية التصلب في جدار الجسم على النحو التالي :

يؤثر أنزيم التيروسيناز Tyrosinase في التيروسين Tyrosine ويعطي ديهيدروكسيفينيل الأئين Dihydroxyphenylalanine (DOPA)، ويزال المركب الأخير الكربوكسيل وذلك بتحول الـ DOPA إلى دوبامين Dopamine الذي يتفكك إلى N-Acetyldopamine، وتحت تأثير أنزيم O-Diphenoloxydase والموجود في طبقات الكيوتيكل يعطي المركب الأخير مادة N-Acetyldopamine Quinones وهي المادة المسؤولة عن تلون جدار الجسم وقساوته. ويكون تشكل مركب N-Acetyldopamine خاضعاً لمراقبة هرمون الانسلاخ الإيكديزون، أما تلون جدار الجسم فالمسؤول عنه هو وسيط التلون (Borsicon) والذي تفرزه الخلايا العصبية المفرزة للمخ الأول والعقد العصبية الصدرية.

تستمر عملية إفراز الكيوتيكل لفترة قصيرة بعد الانسلاخ حيث تتمايز طبقة الإبيكيوتيكل الخارجي أولاً يليها الإبيكيوتيكل الداخلي، ثم يتم صنع الشمع في طبقة خلايا البشرة وينتقل عبر قنوات الثقوب عند الحشرات التي تحتوي على قنوات وأخيراً تفرز

الطبقات السمنية والتي تشكل الغطاء الخارجي الأخير من قبل غدد البشرة. ومن ثم تتشكل طبقة الكيوتيكل الأولي *procuticle* وقد يستمر تشكيل هذه الأخيرة لفترة طويلة كما هو الحال عند الجراد الذي يستمر خلال عدة أسابيع بعد الانسلاخ.

رابعاً - نفوذية الكيوتيكل *Perm eability*:

تعد نفوذية الكيوتيكل للماء والمواد المختلفة الأخرى من الأمور المهمة جداً نظراً لصغر حجم الحشرة. وتكون كثامة (عدم نفوذية) الكيوتيكل كبيرة عند الحشرات إذ تقوم بتقليل خسارة الماء بالتبخر عند الحشرات الأرضية أو طرح الماء في الوسط المائي. ولمكافحة الحشرات الضارة يجب معرفة إلى أي حد يلعب الكيوتيكل دور الحماية الرئيس ضد المبيدات.

١ - نفوذية الماء:

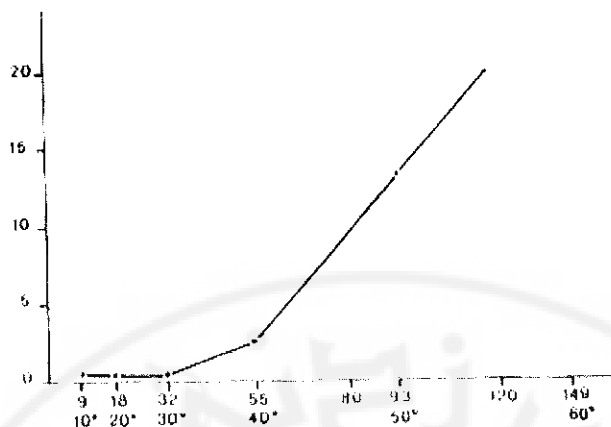
تتكون طبقة الكيوتيكل بشكل رئيس من معقد (كيتين - بروتين) محب للماء، ويحتوي على كمية كبيرة من الماء. يؤدي تصلب السكليروتين المصطب بفقد الماء إلى خفض نفوذية الكيوتيكل. لذلك تبقى النفوذية مرتفعة بمستوى أغشية التمثيل والأعضاء الحسية والاستطالات السيتوبلاسمية التي تخترق الكيوتيكل وتعد القنوات المختلفة ممرات لنقل الماء. تعد طبقة الإيبيكيوتيكل والطبقة الشمعية الحاجز الرئيس الذي يمنع مرور الماء إلى الداخل أو إلى الخارج. ويفسر هذا قدرة الحشرات ذات جدار الجسم الطري مثل يرقات (*Tineola*) على المعيشة في الأوساط الجافة أما عند إزالة الطبقة الشمعية فإن معدل التبخر يزداد بشكل ملحوظ.

لقد أوضحت دراسة معدل التبخر عند الحشرات الحية أو الميتة مقارنة بدرجة الحرارة أن هناك درجة حرارة خاصة بكل نوع. ففي حال تجاوز درجة الحرارة هذه يرتفع معدل التبخر وبسرعة (الشكل ١,١٢). تبلغ درجة الحرارة الحرجة ٣٠° عند

الصرصار وهي أقل بقليل من نقطة انصهار الشمع. وقد تبين أن الطبقة الشمعية هي العامل المحدد الرئيس لتقليل فقدان الماء إضافة لذلك فإن توضع جزيئات الشمع المستقرة على طبقة الكيوتيكلين له دور رئيس، فقد تصبح السلاسل الطويلة مائلة قليلاً ونهايتها الكحولية متجهة للخارج، ويؤمن هذا الميول التماس الواسع ما بين السلاسل المتجاورة ومن ثم يؤدي إلى عدم نفوذية أكثر.

أما سبب الارتفاع المفاجئ لنفوذية جدار الجسم عندما تتجاوز درجة الحرارة الحرجة فمرده إلى توضع جزيئات الشمع، إذ تصبح عمودية على السطح وتبتعد السلاسل عن بعضها بمسافات كبيرة وهذا يسمح بمرور الماء أو قد يتم تغير في توضع الجزيئات بمستوى ليبفات الشمع التي تمثل ممرات لعبور الماء.

تستطيع بعض الحشرات امتصاص الماء بشكل فعال عبر جدار الجسم، والمثال على ذلك النمل الأبيض (Rhinotermitidae) فعندما تفقد هذه الحشرات جزءاً من الماء عند مهاجمتها للخشب الجاف فيتوجب عليها النزول إلى الأنفاق تحت الأرض التي تكون رطبة من أجل امتصاص الماء. وهناك بعض الحشرات التي يزداد وزنها في الأوساط المشبعة ببخار الماء على الرغم من كونها جائعة ففي هذه الحالات يكون هناك تبادل مستمر ما بين الرطوبة الجوية والماء الداخلي أي هناك تعويض كامل للماء الذي استخدم داخل جسم الحشرة وذلك عن طريق جزيئات الماء الموجودة في الهواء الجوي. وبعض الحشرات قادرة على امتصاص الماء من جو ذي رطوبة نسبية منخفضة مثل حشرات *Liposcelis - Thermobia* ، وفي هذه الحال يترتب على خلايا البشرة عمل إضافي فقد تكون هذه الخلايا قادرة على التحكم بكمية ماء الكيوتيكلين إذ يكفي خفض هذه الكمية بنسبة ١ ٪ حتى يبدأ امتصاص الماء من الجو ذي الرطوبة النسبية المرتفعة.



درجة الحرارة (م°) ونقص الإشباع المرافق (مم زئبقاً)

كمية التبخر مغ / سم ٢ / سا

الشكل ١,١٢ منحني بياني يبين فقد الماء تبعاً لدرجة الحرارة عند صرصار

وضع خلال ساعة في جو جاف (عن Edney)

٢ - نفوذية المبيدات الحشرية :

تقلل طبقة الكيوتيكل من سرعة عمل المبيدات الحشرية التي تؤثر عن طريق الملامسة. ويعتمد عدم النفاذية بالنسبة للحشرة الواحدة على سماكة طبقة الكيوتيكل ودرجة صلابتها. وتصبح طبقة الكيوتيكل أكثر سماكة عندما تنتقل اليرقة من طور لأخر، ولذلك تكون اليرقات المعمرة أكثر مقاومة للمبيدات الحشرية. وبالإضافة إلى سماكة الكيوتيكل فهناك بعض العوامل التي تزيد من مقاومة الحشرة للمبيدات فهناك بعض التغيرات الكيميائية كنقص نسبة الدهون وجفاف طبقة الكيوتيكل. أما عندما تنتقل من نوع من الحشرات إلى آخر فعندها لا توجد علاقة ما بين سماكة طبقة الكيوتيكل ونفوذيتها للمبيدات الحشرية.

تعد الطبقة الدهنية للإبيكيوتيكال عند غالبية الحشرات المانع الرئيس لدخول المحاليل المائية وبعض المواد المحبة للدهون. وتسمح طبقة البروكيوتيكال بعبور المواد الدهنية والمواد السائلة أيضاً وتعتمد أهمية هذه الطبقة على خصائصها البنيوية (سماكتها، تصلب السكليروتين، وجود القنوات والثقوب وكذلك قنوات غدد البشرة). إضافة لذلك تخضع النفوذية العامة للكبيوتيكال بالنسبة لمادة ما لعدة عوامل فيزيائية وكيميائية من بينها درجة انحلالها.

إن غالبية المبيدات الحشرية التي تؤثر بالملامسة هي مواد تتحلل في الدهون. وهذا ما يفسر قدرة بعض المبيدات على اختراق طبقة الكيوتيكال عندما تلامسها وهي على هيئة بلورات، لأنها تستطيع أن تتبع المعابر الدهنية، وذلك بعملية انحلال بسيطة. وتبدو المرحلة الأولى لدخول مبيد ما وكأنها انحلال لهذا المبيد في الشمع الموجود داخل طبقة الإبيكيوتيكال، وعادةً يكون الانحلال أكثر في الشمع الطري منه في الشمع القاسي. ومع أنه من الضروري لعبور سائل ما أن يتمتع ببعض القدرة على الانحلال في الدهون فإن قدرته هذه يجب ألا تكون مرتفعة وذلك تحاشياً لتجمع كبير لهذه المادة في دهون طبقة الكيوتيكال. إن مبيد الـ DDT والمواد القريبة منه كيميائياً تتحلل بسرعة في الدهون، وتتراكم في طبقة الكيوتيكال لحشرة Phormia ولا تستطيع هذه المواد الانتشار في الدم في حال دخولها بسرعة إلى طبقة الكيوتيكال العائدة للصرصار وتراكمها بكمية كبيرة. وقد تم كشف الظاهرة نفسها بالنسبة لمبيد الديازينون فهناك إذاً درجة انحلال صغرى في الدهون.

قد يكون حجز المبيد في بعض الحالات ناتجاً عن امتصاصه من قبل الأجزاء البروتينية للكبيوتيكال ومثال ذلك (المالاثيون) الذي يخزن جزئياً في كيوتيكال الصرصار الأمريكي ويمكن استخلاصه بوساطة الماء الساخن وليس بوساطة مذيبات الشمع.

أخيراً يجب ألا تعد طبقة الكيوتيكل وكأنها حاجز بسيط لمنع عبور المواد لأنه قد يتم فيها تحليل المواد التي تجتازها، وهذا الاستقلاب قد يضعف سمية المبيد أو على العكس قد يزيده وذلك حسب الحالة. فمثلاً مبيد الـ DDT الذي وضع على كيوتيكل الجراد قد تحلل إلى مادة ثانوية هي DDE وهذه الأخيرة غير سامة تحمل فيما بعد إلى المناطق المجاورة، أما عند الجراد الصحراوي فيتحول المالاثيون الذي يجتاز الكيوتيكل إلى مالاكسون (Malaxon) وهذا الأخير مثبط قوي لأنزيم Cholinesterase. وبذلك تبدي الحشرة ظواهر السمية للمواد الفوسفورية العضوية بدرجة أكبر من الرش الخارجي مما لو حقنت الحشرة بالمالاثيون.

الفصل الثاني

التغذية والهضم Feeding and Digestion

يختلف النظام الغذائي كثيراً عند الحشرات وتستطيع هذه الأخيرة أن تتغذى على سائر المواد العضوية تقريباً الجافة منها: كالحبوب أو السائلة مثل الدم وعصارة النبات أو رحيق الأزهار، كما تتغذى على الكيراتين وشمع العسل. ويوجد بين الحشرات الكثير من الأنواع الضارة التي تهاجم المحاصيل الزراعية والأشجار المثمرة والحراجية وحتى المواد المخزونة. كما تقوم بعض الحشرات بنقل الأمراض وبخاصة تلك التي تتغذى على الدم Hematophages إذ إن الكثير منها يتطفل على الإنسان والحيوانات الأليفة، وبعضها الآخر يهاجم الحشرات الأخرى، ويدعى في هذه الحال بـ Entomophages وتتدخل هذه الحشرات المفيدة بالمحافظة على التوازن البيئي. وقد تستخدم في بعض الحالات في مجال مكافحة الحيوية ضد الحشرات الضارة. تتأقلم أجزاء الفم عند مختلف الحشرات مع طبيعة المواد الغذائية (راجع مورفولوجيا الحشرات وتصنيفها). كما أن الجهاز الهضمي يظهر الكثير من الاختلافات المورفولوجية والهيستولوجية والوظيفية وذلك تبعاً لنظام الحشرة الغذائي.

أولاً- النظم الغذائية :

١ - آكلات النبات *Phytophages*:

يعد هذا النظام الغذائي الأكثر انتشاراً بالنسبة للغالبية العظمى من الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة، متشابهة الأجنحة وكذلك حرشية الأجنحة. وغالباً ما

نجده لدى رتب غشائية الأجنحة وبخاصة Symphyta، وهديبية الأجنحة، ومتساوية الأجنحة وبعض من ذوات الجناحين، وعائلات : Cerambycidae, Curculionidae Chrysomelidae, من غمدية الأجنحة.

وتتغذى غالبية الحشرات أنفة الذكر على النباتات الخضراء الراقية. ومن الحشرات التي تتغذى على الطحالب نذكر الأطوار الفتية لحشرات الرتب التالية : Ephemeroptera Trichoptera Plecoptera, وهناك من الحشرات ما يتغذى على الفطريات وبخاصة الأنواع التابعة لعائلة Mycetophilidae وهي من ذات الجناحين إضافة إلى بعض أنواع غمدية الأجنحة. وما تجدر الإشارة إليه هو أن الكثير من الحشرات الأخرى تشكل الفطريات على الأقل جزءاً من غذائها.

تختلف الحشرات آكلات النباتات الخضراء باختيارها للعائل النباتي إذ يمكن أن نميز الحالات التالية :

حشرات وحيدة العائل Monophagous :

تفضل هذه الحشرات نوعاً معيناً من النباتات مثال ذلك حشرة Coccus fagi التي تتغذى على شجرة الزان الحراجية فقط، أما يرقات الذباب المنشاري فإنها تتغذى على شجرة الصنوبر Pinus cylivstris وما تجدر الإشارة إليه هو أن بعض الأنواع وحيدة العائل قد تتغذى على أنواع نباتية أخرى عند غياب العائل الرئيسي ولكن بعضها يموت حتماً في حال غيابه.

حشرات محدودة العائل Oligophagous :

وهي الحشرات التي تتغذى على عدد قليل من الأنواع النباتية، وغالباً ما تكون هذه النباتات قريبة من بعضها بعضاً تصنيفياً، وتحتوي على مواد كيميائية حيوية متشابهة ومن الحشرات التي تتبع هذه المجموعة نذكر: أبو دقيق الكرنب Pieris rapae الذي يتغذى على نباتات العائلة الصليبية، وكذلك النباتات التي تحتوي على زيت الخردل.

حشرات متعددة العوائل *Polyphagous* :

تستطيع هذه الحشرات أن تتغذى على تشكيلة واسعة جداً من النباتات مثال ذلك الجراد الصحراوي، ولكن حتى هذه الحشرات تبدي تفضيلاً لأنواع معينة من النباتات. وتؤدي عوامل عدة إلى هذا التخصص العائلي، وبخاصة علاقات الترابط التطوري بين النباتات والحشرات (إذ يوجد تناظر ما بين تطور النباتات وتطور الحشرات)، وقد تمت دراسات كثيرة لتحديد هذه العوامل فبعضها يؤيد فكرة أن اختيار العائل (الغذاء) تتحكم به عوامل غذائية متوافرة في النبات العائل فقد لاحظ الباحث Thorsteinon عام ١٩٦٠ أن السكريات والأحماض الأمينية الموجودة في النبات العائل لحشرة Cammula تنبئ الحشرة على تناول الطعام. أما النظرية الأخرى فمفادها أن اختيار الطعام تحكمه عوامل غير غذائية، وغالباً ما يعتمد الاختبار بشكل أساسي على العوامل الفيزيولوجية وعلى المواد الكيميائية كعوامل ثانوية : كالجليكوسيدات، وأشباه القلويدات، والزيوت النباتية الضرورية. وقد تمت التجارب على حشرة Plutella إذ لوحظ أن يرقات هذه الفراشة تبدأ في التغذية على نباتات غير مفضلة لها في الأحوال الطبيعية، وذلك عندما يتم تغليفها بزيت الخردل، وهذا الأخير يعد من المكونات الأساسية لعائلها النباتي الطبيعي.

وما تجدر الإشارة إليه هو عدم وجود مشكلة في إيجاد الطعام لدى بعض الحشرات لأنها تكون محاطة بالطعام الوفير منذ فقس البيوض. وينتج هذا عادة من اختيار الأنثى للمكان المناسب لوضع البيض إذ تضع الأنثى بيوضها على النبات الذي سوف تتغذى عليه اليرقات.

٢ - الحشرات الرمية *Saprophagous* :

تتغذى هذه الحشرات على المواد الحيوانية والنباتية التي تكون في طور التحلل، وتلعب هذه الحشرات دوراً مهماً، لأنها تسهل تحلل المواد العضوية وتحولها إلى مواد تغني التربة ويمتصها النبات. كما تتغذى بعض هذه الحشرات على المواد الحية أو المتحللة، ولذلك يصعب تحديد فواصل الرمية في كثير من الأحيان. تتبع الحشرات الرمية والتي تتغذى على المواد النباتية لغمدية الأجنحة (اليرقات) وكذلك يرقات ذات الجناحين. أما الحشرات الكاملة لفصيلة Scarabaidae ويرقاتها فإنها تعيش ضمن المخلفات الحيوانية للحيوانات التي تتغذى على النباتات وتتغذى على البقايا النباتية بينما تهاجم حشرات Necrophores الجثث وتعد يرقة Sarcophaga، Lucilia، Calliphora من الرميات المهمة، لأنها تتغذى على اللحم دون تدخل الأحياء الدقيقة، ولكن يصعب في بعض الحالات معرفة دور البكتيريا والخمائر الموجودة في المواد المتفسخة.

٣ - المفترسات *Predators* :

وهي الحشرات التي تستهلك أكثر من فريسة قبل أن تكمل دورة حياتها، وغالباً ما تكون الفريسة حشرة أخرى رمية أو آكلة نبات، ونادراً ما تكون تابعة لمجموعة أخرى من اللافقاريات. توجد الحشرات المفترسة في معظم الرتب الحشرية، فالرعاشات وفرس البني Mantidae من المفترسات متعددة العوائل وغالباً ما تختار الفريسة تبعاً لحجمها. وهناك بعض المفترسات التابعة لرتب متخصصة تهاجم نوعاً واحداً مميزاً. ويبدو أن ظاهرة الافتراس ظهرت في بداية تاريخ تطور حشرات غمدية الأجنحة إذ نلاحظ أن الحشرات التابعة للـ Adephages (وهي حشرات أولية ضمن هذه الرتبة) تعد من المفترسات. كما يميز الافتراس أيضاً يرقات حشرات Lampyridae والتي تتغذى على الحلزونات (القواقع) وليرقات الحشرات التابعة لفصيلة Coccinellidae

وحشرات الكاملة دور مهم جداً، لأنها من المفترسات المفيدة جداً فهي تهاجم حشرات المن Aphidoidea والحشرات القشرية Coccoidea، وظهرت أهميتها الفعلية عندما تم إدخال حشرة Rodolia cardinalis إلى الولايات المتحدة الأمريكية للحد من انتشار البق الدقيقي الأسترالي، وإنفاذ زراعة الحمضيات. ونذكر من المفترسات يرقات بعض غشائية الأجنحة التي تتغذى على الفرائس التي تصطادها لها أهميتها. وكذلك بعض الحشرات التابعة لرتبة ذات الجناحين (Empididae عائلة) التي تهاجم الكثير من الحشرات الصغيرة. وتمتاز حشرات Asilidae وبخاصة الحشرة الكاملة بقدرتها على اصطياد حشرات أكبر منها حجماً.

إن الاحتياجات الغذائية للمفترسات كبيرة جداً، لذلك نلاحظ أن المفترسات بكلا جنسيتها يجب عليها أن تبحث عن فريستها دون توقف وتتغلب عليها. لذلك تبقى هذه الحشرات نشطة ليلاً نهاراً وتضع إنائها البيوض بالقرب من الفرائس المفضلة أو في المكان الذي توجد فيه الفرائس ليتسنى للأطوار الفتية فيما بعد أن تتغذى عليها، وعندما يصبح الافتراس متخصصاً جداً فإن ذلك يقودنا إلى ما نطلق عليه اسم "التطفل".

٤- المتطفلات الطفيلية Parasites :

لا تمثل هذه الحشرات الطفيلية مجموعة طبيعية، كما أن ظاهرة التطفل ظهرت بالتأكيد أثناء تطور هذه الحشرات، وغالباً لدى الحشرات ذات الأصل المفترس، ونذكر من هذه الحشرات تلك التابعة لرتبة نصفية الأجنحة (Redoubiidae عائلة) والتي تعد مثال التحول من حشرات مفترسة إلى حشرات خارجية التطفل.

تتعرض معظم الفقاريات الأرضية وبخاصة الطيور والثدييات لهجوم الحشرات، وقد نشأت المتطفلات تدريجياً من أسلاف مختلفة أثناء الالتحام الطويل بين الحشرات والفقاريات الأرضية.

ونقسم الطفيليات إلى ما يلي :

آ - الطفيليات الخارجية Ecotparasites :

تعيش هذه الحشرات على السطح الخارجي للعائل وتنتمي الحشرات خارجية التطفل إلى الرتب التالية : القمل الماص - القمل القارض - البراغيث والكثير من الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة (عائلات : Simuliidae , Caratopogonidae , Tabanidae) وكذلك البعوض وبعض الحشرات التابعة لنصفية الأجنحة (بق الفراش Cimexlecturalis)، وتمثل هذه المجموعة غالبية الحشرات الطفيلية، وغالباً ما تكون من آكلات الدم Hematophagous كما يمكنها أن تنقل الكثير من مسببات المرضية الطفيلية للإنسان (مثل البالوديسيم - تريبانوزوما). وكذلك للحيوانات الأليفة وقد يمتص كلا الجنسين الذكر والأنثى دم الفقاريات، كما هو الحال بالنسبة للبراغيث، ذبابة تسي - تسي ، أو أن الإناث فقط هي التي تقوم بامتصاص الدم كما في الحشرات التابعة لـ Brachycera, Nematocera. وقد يوجد تخصص لبعض هذه الحشرات على عوائلها كما هو الحال بالنسبة للبراغيث والقمل الماص والقمل القارض، وبشكل عام فإن تطور هذه الطفيليات قد واكب تطور العائل. ويوجد بعض الحشرات الطفيلية الأخرى والتي نهجم عدداً كبيراً من العوائل مثل حشرة *Anopheles maculipennis*

ب - الطفيليات الداخلية Endoparasites:

إن عدد الحشرات داخلية التطفل على الفقاريات قليل نسبياً وغالباً ما تكون بالطور اليرقي، وتشمل بعض الحشرات التابعة لذات الجناحين والمتخصصة جداً (عائلات Gasterophilidae, Oestridae) تمتاز الحشرات الكاملة لهاتين العائلتين بأنها لا تتغذى إطلاقاً نظراً لضمور أجزاء الفم، أما اليرقات فإنها تتطور داخل الأنبوب الهضمي، أو تحت جلد العائل. إضافة لهذه الحشرات نذكر أيضاً الحشرات التابعة للـ Sarcophagidae - Bombyliidae - Cyrtidae - Tachinidae.

أما الحشرات التي تتطفل على اللافقاريات باستثناء الحشرات فهي قليلة جداً نذكر منها حشرة Pollenia Rudis التي تتطفل على ديدان الأرض. بينما الحشرات التي تتطفل على الحشرات والتي تدعى Entomophages فهي كثيرة جداً، ولا يتم التطفل إلا في طور اليرقة والتي توجد إما على الحشرة أو بداخلها وتكون الحشرة الكاملة للطفيل حرة. تبدأ يرقة الطفيل بالتغذي على دم العائل ومن ثم تهاجم الأعضاء الداخلية غير الحيوية، وفي آخر المطاف تهاجم الجهاز العصبي ويؤدي ذلك إلى موت الحشرة العائل. وقد تسمى بعض آكلات الحشرات باسم الحشرات شبه المتطفلة Parasitoides ويكون لهذه الحشرات صفات مشتركة مع الطفيليات الحقيقية والمفترسات إلا أنها تختلف عن الطفيليات بكونها تحتاج إلى عائل واحد فقط يكون أكبر منها حجماً، وعادة تكون متخصصة بالنسبة للعوائل. ومن الحشرات التي تهاجم الحشرات نذكر فصائل غشائية الأجنحة التالية :

Chalcidoidea – Ichneumonoidea – Strepsiptera – Proctotruoidea

وقد تهاجم بعض حشرات Chalcidiens وبخاصة الـ Trichogramma بيوض بعض أنواع الحشرات ويوجد تخصص كبير في هذا المجال. وتلعب المتطفلات دوراً مهماً في الطبيعة من أجل التوازن البيئي.

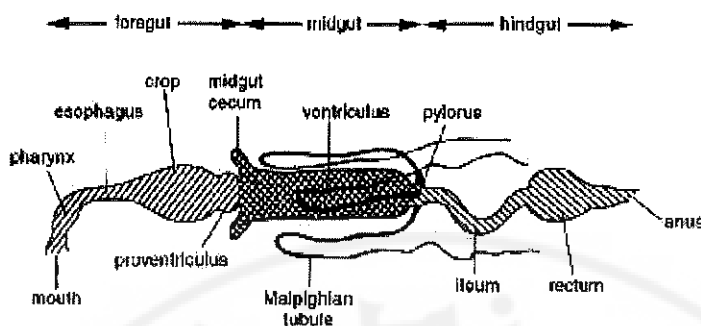
ثانياً – تركيب الأنبوب الهضمي الوظيفي Alimentary Canal:

يتألف الأنبوب الهضمي والذي يسبق بفتحة الفم من ثلاثة أجزاء ذات أصل جنيني مختلف، الأمعاء الأمامية (Foregut)، الوسطى (Midgut) والخلفية (Hindgut) (الشكل ٢،١). إن أصل الأمعاء الأمامية والخلفية هو الوريقة الخارجية (Ectodermal) وتحتوي على غطاء كيتيني داخلي يتم تجديده بعد كل انسلاخ، أما

الأمعاء الوسطى فيمكن عدّها على الأقل في بعض الحالات بأنها ذات منشأ داخلي من الوريقة الداخلية (Endodermal) وتغلف عند بعض الحشرات بغشاء داخلي رقيق يدعى الغشاء البيريتروفي (Peritrophic Membrane) ويحمي الأمعاء الوسطى من الكتل الغذائية. يحاط الأنبوب الهضمي بطبقة من العضلات الطولية وأخرى دائرية يختلف توزيعها حسب أجزاء الأمعاء، كما تربطه بجدار الجسم عضلات هيكلية تتمركز في الجزء الأمامي للأمعاء الأمامية وبالقرب من الشرج. يغذي الجهاز العصبي المعوي الأمعاء الأمامية بالأعصاب الضرورية، وقد يزود الأمعاء الوسطى في بعض الأحيان بشبكة من الأعصاب. أما الأمعاء الخلفية فتزودها العقدة العصبية البطنية الخلفية بالأعصاب اللازمة.

ونجد هذا التنظيم البسيط للأنبوب الهضمي عند الحشرات البدائية أو عند بعض اليرقات. وقد تقسم الأمعاء الأمامية عند بعض الحشرات إلى عدة مناطق متخصصة أو قد نجد تحورات مهمة مثل غرفة الترشيح كما هو حال حشرات Homoptera وترتبط هذه الاختلافات عادة بطبيعة الغذاء.

يحاط تجويف الفم عند الحشرات القارضة بالشفة العليا والفكين العلويين والفكين السفليين والشفة السفلى ويوجد اللسان الذي يقسم تجويف الفم إلى حجرتين : سيباريوم Cibarium، ساليفاريوم Salivarium. ويتم ترطيب المواد الغذائية باللعاب داخل تجويف الفم، ومن ثم يدفع إلى الخلف (الفم) بمساعدة أجزاء الفم وذلك بفضل توافق عمل عضلات الشفة العليا وعضلات السيباريوم واللسان.



الشكل ٢,١ رسم تخطيطي يبين المناطق الرئيسة للأنبوب الهضمي لدى الحشرات

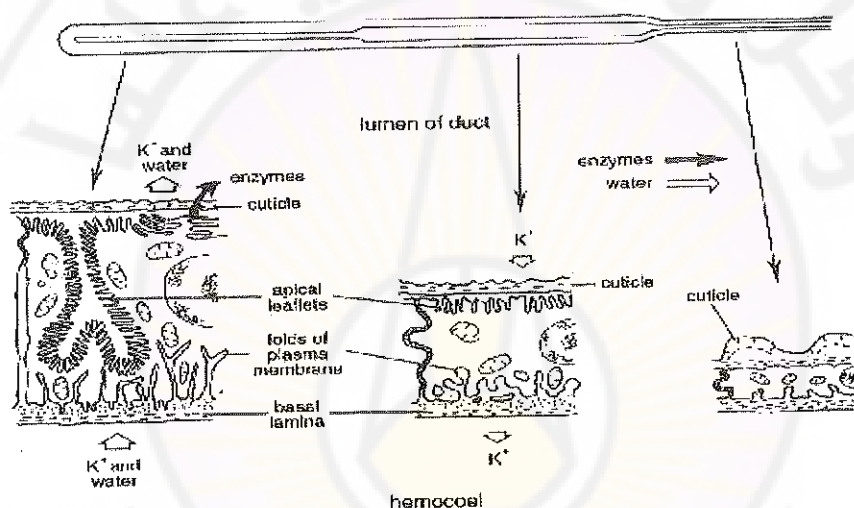
تصب الغدد اللعابية داخل تجويف الفم في منطقة السالفاريوم، ويختلف الأصل الجنيني لهذه الغدد، فعند غالبية الحشرات يكون أصلها الشفة السفلى، أما عند يرقات حشرات الأجنحة فإن أصلها هو الفك العلوي.

وتتألف الغدد اللعابية من نوع واحد من الخلايا أو من نوعين وذلك تبعاً لنوع الحشرة، كما أن شكل هذه الغدد مختلف أيضاً، فمثلاً عند حشرة الذباب *Calliphora* تكون الغدد اللعابية على هيئة أنبوبين طويلين يمتدان داخل التجويف العام للحشرة، ويتألفان من نوع واحد من الخلايا المفردة (الشكل ٢,٢). وتبين الدراسات التركيبية لهذا النوع من الخلايا أنها تتألف من: غشاء سيتوبلازمي قاعدي، ينغمد داخل الخلية ويشكل عدة طيات تحتوي على عدد كبير من الجسيمات الكوندرية ويشير وجود هذه الأخيرة إلى النقل الفعال. أما من الناحية القمية فيشكل الغشاء السيتوبلازمي عدداً كبيراً من الزغيبات *Microvilli* كما ينغمد هذا الغشاء على هيئة قنوات طويلة وضيقة. تقوم هذه الخلايا بإفراز سائل ذي ضغط أسموزي مساوٍ للضغط الأسموزي للدم وهو غني بالبوتاسيوم K^+ كما يحتوي على أنزيم الإيميلاز *Amylase*، ويتغير التركيب الأيوني لهذا السائل أثناء سريانه داخل لمعة القناة اللعابية (lumen of duct) إذ يحصل امتصاص لأيونات البوتاسيوم في

الجزء القريب من هذه القناة، وهذا ما يعيد تركيز اللعاب خفيف الضغط الأسموزي مقارنة بالدم.

أما النوع الآخر من الغدد اللعابية فنجدّه عند حشرات مستقيمات الأجنحة وهي من النوع الكاسي (Acinous) وتتألف من نوعين من الخلايا (الشكل ٢,٣) :

- خلايا Peripheral Cell تشبه تلك الموجودة عند حشرة Calliphora وهي مسؤولة عن حركة الماء إلى لمعة القناة اللعابية.

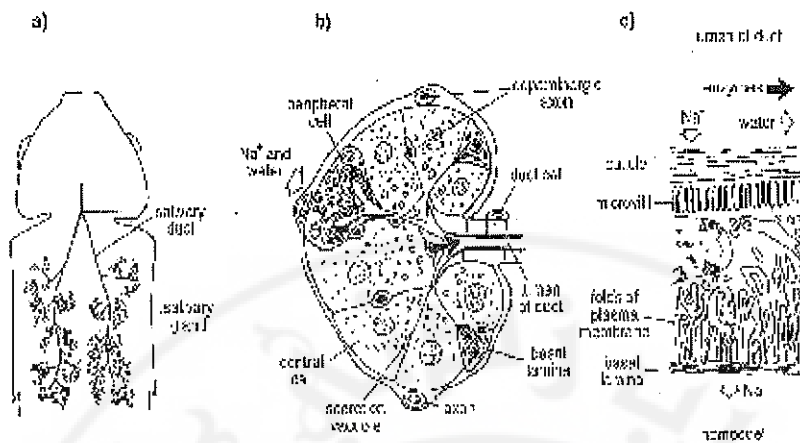


الشكل ٢,٢ الغدد اللعابية الأنبوبية عند حشرة Calliphora

إلى اليسار: خلية مفرزة. إلى اليمين خلية القناة اللعابية. (السهم المظلل يشير إلى حركة

الأنزيمات، السهم المفرغ يشير إلى حركة الماء وشوارد البوتاسيوم) (Oschman &

(Berridge, 1970)



الشكل ٢,٣ الغدة اللعابية الكأسية عند الجراد. a: التوزيع العام للغدة اللعابية في الجسم. b: مقطع طولي في الغدة اللعابية. c: مقطع طولي في خلية القناة اللعابية (Maxwell, 1978)

– خلايا Central Cell or Zymogen تحتوي على شبكة سيتوبلاسمية داخلية متطورة جداً وجهاز غولجي والتي قد تنتج الأنزيمات، وتقوم خلايا القناة اللعابية بامتصاص بعض عناصر السائل الأولي وتغير بذلك تركيز السائل. يتألف اللعاب من سائل رائق ذي درجة حموضة pH معتدلة ويحتوي على Mucopolysaccharide الذي يربط الغذاء وأجزاء الفم أيضاً كما يحتوي اللعاب على بعض الأنزيمات مثل الاميلاز، الانفرتاز.

كما يقوم اللعاب ببعض الأعمال الخاصة أثناء تناول الغذاء، إذ يسهل اللعاب دخول أجزاء الفم في الأنسجة النباتية كما هو الحال عند المن، إذ أن أنزيم البكتيناستيراز Pectinesterase الموجود في اللعاب يحلل البكتينات التي تشكل الطبقة السمنتية بين جدار الخلايا النباتية. أما عند الحشرات التي تهاجم الحيوانات فنجد أن لعابها يحتوي على أنزيم خاص هو هيلورونيداز Hyaluronidase كما هو الحال عند حشرة Platymiris التي تقوم بحقن اللعاب داخل الفريسة. ويحطم أنزيم الهيلورونيداز

السكريات المعقدة للأنسجة الضامة. كما تقوم بعض الحشرات بإفراز لعابها الذي يحتوي على مادة مضادة للتخثر (Anticoagulant) ويمنع بذلك تخثر الدم الذي تأخذه الحشرة سواء داخل الخرطوم أم في الحوصلة.

١ - الأمعاء الأمامية *Stomodeum*:

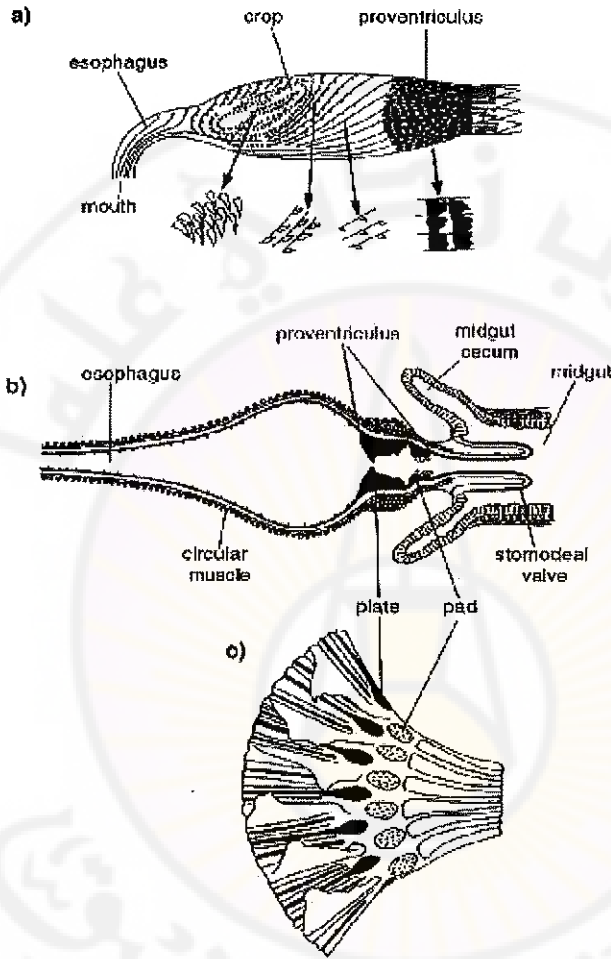
تتألف الأمعاء الأمامية عند الحشرات الأولية وبعض اليرقات من أنبوب بسيط يمتد من الفم إلى الأمعاء الوسطى. ويتألف من طبقة من الخلايا الطلائية المسطحة والتي تغطي بطبقة كيتينية من الناحية الداخلية , أما من الناحية الخارجية فتحاط هذه الأمعاء بطبقة من الألياف العضلية الطولية الداخلية تليها طبقة من الألياف العضلية الدائرية الخارجية (circular muscles) وتسهم هذه العضلات بالحركة الدودية للأمعاء الأمامية التي تؤدي إلى حركة الغذاء وإضافة لذلك توجد عضلات موسعة خارجية. تتميز الأمعاء الأمامية عند غالبية الحشرات إلى عدة من أجزاء متخصصة وظيفياً (الشكل ٢,٤).

- البلعوم *Pharynx* :

هو الجزء الصغير من القناة الأمامية الذي يلي فراغ الفم مباشرة. ويحتوي البلعوم على سلسلة من العضلات الموسعة التي تغمد فيه وتخرج من الناحية البطنية من فوق خيمة المخ، أما من الناحية الظهرية فتخرج من الجبهة. وتكون هذه العضلات متطورة جداً لدى بعض الحشرات : الناقبة الماصة للسوائل , ولدى حشرات حشرية الأجنحة وغشائية الأجنحة وذلك نظراً لوجود مضخة البلعوم التي تقوم بامتصاص السائل وسحبه إلى داخل الأنبوب الهضمي، كما نجد هذه العضلات لدى الحشرات القارضة.

- المري *Esophagus* :

هو أنبوب ضيق يقوم بنقل المواد الغذائية ويختلف طوله تبعاً لنوع الحشرات.



الشكل ٢,٤ الأمعاء الأمامية

أ - مقطع طولي في الأمعاء الأمامية للجراد يبين التراكيب الكيتينية المختلفة لها.

ب- مقطع طولي في الأمعاء الأمامية للصرصور تظهر تطور القنصة

ج- تكبير لمنطقة الأسنان في القنصة لدى الصرصور (Miller & Fisk, 1971)

- الحوصلة Crop :

وقد تكون انتفاخاً بسيطاً للأمعاء الأمامية أو قد تكون في بعض الحالات زائدة للأمعاء الأمامية وتفصل عنها كما هو الحال عند يرقات الذباب Calliphora. وتقوم الحوصلة بدورين رئيسيين الأول هو تخزين المواد الغذائية، أما الدور الثاني فهو الهضم.

أثبتت الدراسات الكثيرة بأنه يتم داخل الحوصلة الكثير من ظواهر الهضم دون أن تقوم الحوصلة بإفراز أي أنزيم، أما مصدر هذه الأنزيمات فهو مختلف: المصدر الأول هو اللعاب : ونجد هذه الحالة عند نحل العسل إذ إن الرحيق يكون ممزوجاً بأنزيمات اللعاب ويتحول إلى عسل داخل الحوصلة.

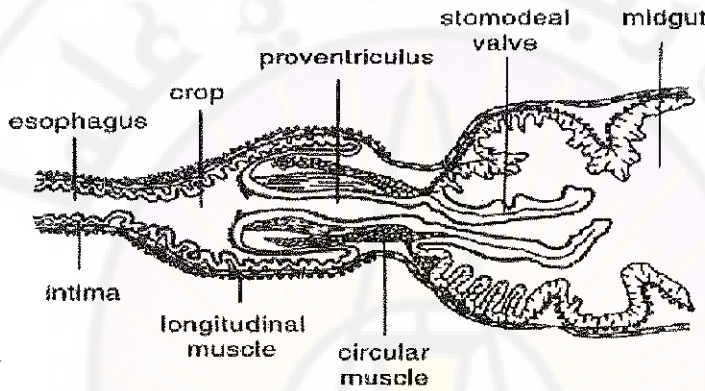
أما المصدر الثاني للأنزيمات فهو الأمعاء الوسطى والتي يمكنها أن تصعد إلى الحوصلة عبر الصمام الفؤادي (Stomodaeal valve) ونجد هذه الحالة عند رتبة مستقيميات الأجنحة وتكون بذلك الحوصلة المكان الرئيس للهضم. وإذا كان جزء كبير من عمليات الهضم يتم داخل الحوصلة ولو جزئياً فإن عمليات الامتصاص لا تتم داخل هذا الجزء.

- القونصة Proventriculus :

وهي الجزء الخلفي للأمعاء الأمامية، تحتوي على عضلات متطورة جداً كما أن الطبقة الكيتينية الداخلية ثخينة ومتصلبة ومزودة بعدد من الأسنان القوي (Plates) (الشكل ٢،٤) ويتم طحن المواد الغذائية القاسية في هذا الجزء.

تتابع المواد الغذائية التي تم هضمها جزئياً أو تلك التي لم تهضم إلى الأمعاء الوسطى وقد وجد عند بعض الحشرات أن تفريغ الحوصلة يقع تحت مراقبة الجهاز العصبي

الحشوي (مثال ذلك حشرة Leucophaea) كما أن القونصة تسهم أيضاً بتنظيم مرور المواد الغذائية إلى الأمعاء الوسطى فعند الحشرات القارضة التي تتميز بوجود قونصة متطورة، توجد لديها شعيرات كثيفة تشكل منخلاً لمنع دخول الأجزاء الكبيرة ولا تسمح إلا بعبور الأجزاء الصغيرة. وكذلك عند النحل فإن القونصة تطورت لاستخلاص غبار الطلع في الرحيق من الحوصلة وتمريره إلى الأمعاء الوسطى (الشكل ٢,٥)

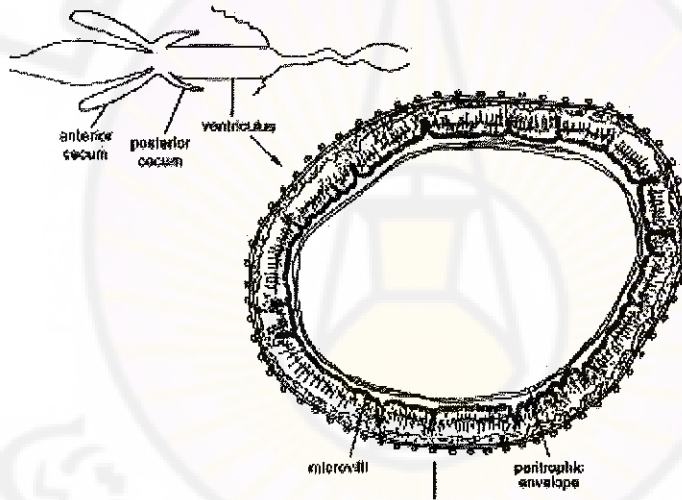


الشكل ٢,٥ مقطع في الأمعاء الأمامية للنحل تظهر تطور القونصة ووجود الأشعار في مقدمتها (Snodgrass, 1956)

٢ - الأمعاء الوسطى Mesenteron :

تكون الأمعاء الوسطى الجزء الحقيقي للهضم من الأنبوب الهضمي، وهي أنبوب متجانس أو قد يبدي بعض الاختلافات المورفولوجية والوظيفية عند بعض الحشرات. تنتج وتفرز الأمعاء الوسطى الأنزيمات الضرورية لعملية الهضم كما أنها تتدخل في ظواهر الامتصاص المختلفة، كما أن وجود الزوائد الأعمورية Cecum يزيد من سطح الامتصاص، وتفتح هذه الزوائد بالقرب من الصمام الفؤادي Stomodaeal valve .

وتتألف الأمعاء الوسطى من طبقة من الخلايا الطلائية المتطورة تتركز على الصفيحة القاعدية والتي تحيط بها طبقة من العضلات الدائرية الداخلية وأخرى من العضلات الطولية الخارجية ويحيط بها غشاء قاعدي (Basal lamina) يفصل الأمعاء عن الدم. أما من الناحية الداخلية فتغلف الخلايا الطلائية بغشاء بيروتروفي (Peritrophic envelope) يفصلها عن الغذاء (الشكل ٢,٦). وقد تتألف الخلايا الطلائية من نوع أو أكثر من الخلايا موزعة بشكل منتظم على امتداد الأمعاء ويختلف ذلك بحسب نوع الحشرات.



الشكل ٢,٦ مقطع عرضي في الأمعاء الوسطى يبين طبقاته كافة وسطوح الامتصاص المختلفة.

أ- الخلايا الرئيسية Principal cell:

توجد هذه الخلايا دائماً عند الحشرات كافة، وهي خلايا كبيرة الحجم يحتوي سطحها القمي على زغيبات (Microvilli) مغطاة بطبقة مخاطية Glycocalyx ولا تحتوي بداخلها على جسيمات كوندرية وهذه الأخيرة نجدها مرتبطة بالغشاء الخلوي ومن

مواصفاتها فوق البنيوية أيضاً احتواؤها على الشبكة السيتوبلاسمية المحببة Endoplasmic reticulum والمتطورة جداً وكذلك جهاز غولجي Golgi body كما يوجد الكثير من الفجوات (الكتل) الدهنية ولهذه الخلايا القدرة على إنتاج وإفراز الأنزيمات الهاضمة وعلى الامتصاص أيضاً (الشكل ٢,٧).

إن تحرير الأنزيمات التي تصنعها الخلية يتم بعدة طرائق :

- Secretion Eccrine : يتم تحرير الأنزيمات عن طريقة ظاهرة التحوصل الخارجي (الإيكزوسيتوز Exocytosis)

- وقد وجد بعض التمزقات الخلوية (في قمة الخلية) فقد يكون الإفراز من نوع Apocrine مع طرح جزء من سيتوبلاسم الخلية.

- أو قد يكون إفراز Holocrine وفي هذه الحال يكون الطرح لكامل الخلية المفردة

ب - الخلايا المولدة القاعدية (Regenerative cell):

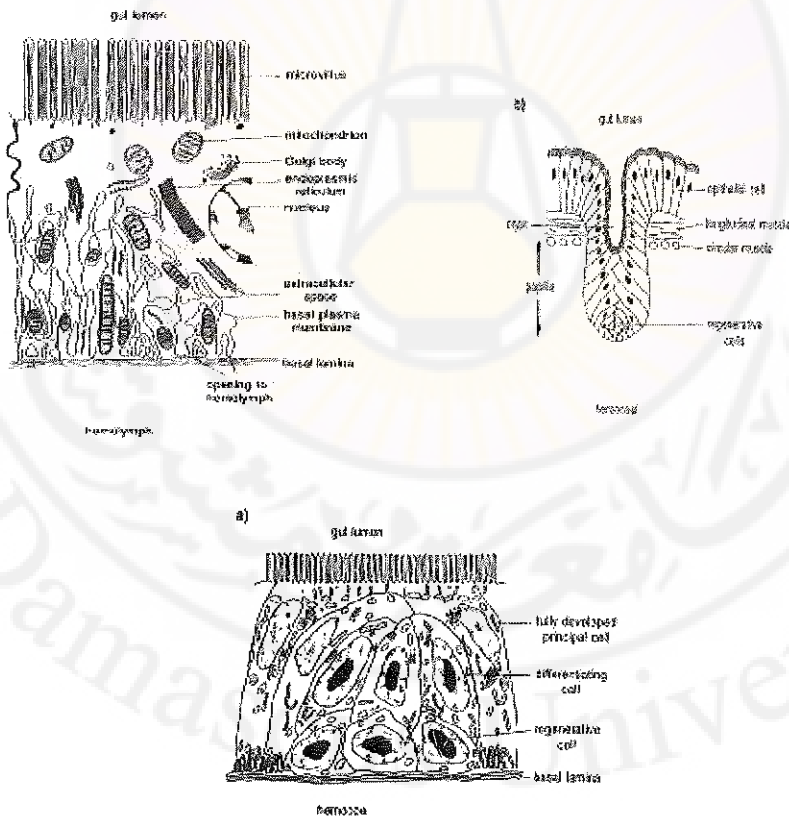
يطلق عليها أيضاً اسم الخلايا المعوضة غير المتميزة لأنها تقوم بتعويض الخلايا الرئيسية التالفة القصيرة العمر، وعادة ما تكون هذه الخلايا مجتمعة على امتداد قاعدة الأمعاء الوسطى، إما على شكل عش Nidus أو بشكل انخماصات مخفية (Crypt) تظهر بشكل حليمات (papilla) من الناحية الخارجية (الشكل ٢,٧).

ويبرز نشاط هذه الخلايا عند غالبية الحشرات أثناء فترة الانسلاخ إذ إنها تقوم بتجديد الخلايا الطلائية كافة أما عند الحشرات ذات التطور الكامل فتستبدل الخلايا الطلائية اليرقية أثناء فترة التحول بخلايا طلائية جديدة للحشرة الكاملة.

ج- الخلايا الكأسية (Goblet cell):

نجد هذا النوع من الخلايا في الأمعاء الوسطى ليرقات حرشفيات الأجنحة وعند Paleoptera والـ Ephemeroptera وتكون هذه الخلايا متوضعة بجوار الخلايا الرئيسية، تمتاز هذه الخلايا بأنها تحتوي على تجاويف (cavity) عميقة مشكلة ما يشبه الكأس، وهذه التجاويف تحتوي على زغيبات طويلة تحتوي كل منها على ميتوكوندري واحدة. تتدخل هذه الخلايا بالتنظيم الأيوني للحشرات إذ تقوم بطرح أيونات البوتاسيوم K^+ من الدم وباتجاه الأنبوب الهضمي، ولذلك نجد هذه الخلايا لدى يرقات حرشفيات الأجنحة التي تتغذى على نباتات غنية بالبوتاسيوم (الشكل ٢,٨).

يمتاز الغشاء البيروتروفي الذي يغلف الخلايا الطلانية من الداخل بأنه رقيق وشفاف، يختلف منشأ هذا الغلاف حسب نوع الحشرات، ويمتاز هذا الغشاء بأنه نفوذ للأنزيمات المختلفة والمواد المهضومة (الشكل ٢,٦).



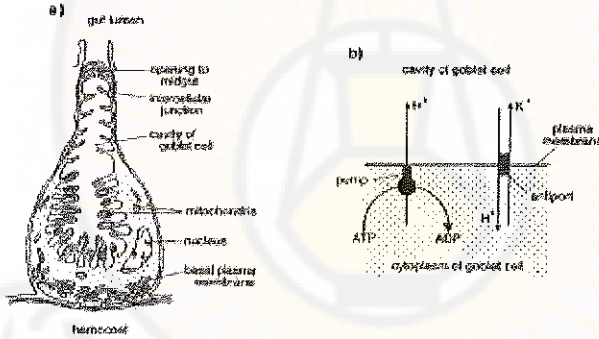
الشكل ٢,٧ الخلية الرئيسية في الأمعاء الوسطى (في الأعلى) (Del Bene, Dallai & Marchini, 1991)

a. : الخلايا المولدة بشكل عش في قاعدة الخلايا الرئيسية.

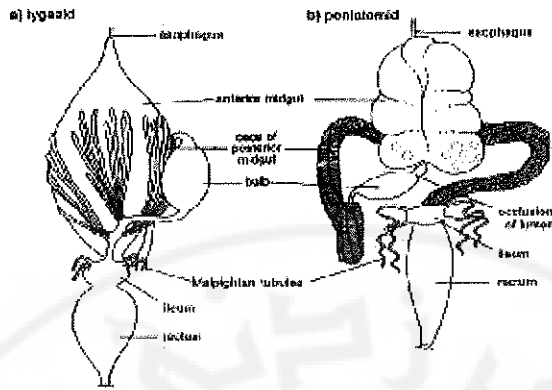
b: الخلايا المولدة بشكل حليمات عند الخنافس (Snodgrass, 1935)

٣ - الأمعاء الخلفية *Proctodeum*:

يوجد الصمام البوابي Pylorus valve في نقطة اتصال الأمعاء الخلفية بالأمعاء الوسطى كما تصب أنابيب مالبيكي (Malpighian tubules) عند هذا المستوى. وتنقسم الأمعاء الخلفية مورفولوجياً إلى جزئين: أمامي أنبوبي الشكل وضيق Ileum، وخلفي كبير وواسع وهو المستقيم Rectum (الشكل ٢,٩).



الشكل ٢,٨ رسم تخطيطي لخلية كاسية في الأمعاء الوسطى تبين حركة شوارد البوتاسيوم (Lepier et al , 1994)

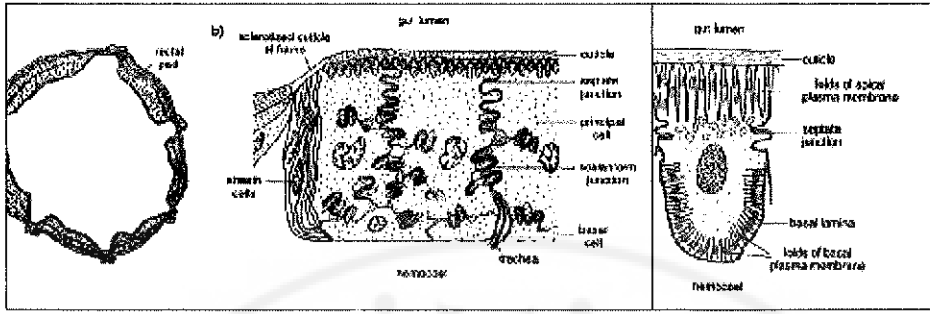


الشكل ٢,٩ الأمعاء الخلفية عند بعض الحشرات وارتباطها بالمعدة الوسطى

(Goodchild, 1963)

تتدخل الأمعاء الخلفية بامتصاص الأحماض الأمينية والأحماض الدهنية ولكن الامتصاص يكون قليلاً جداً. كما تعيش بعض الأحياء الدقيقة في الأمعاء الخلفية لبعض الحشرات مثل: النمل الأبيض، حيث تقوم هذه الكائنات بهضم السيللوز، وتقوم الأمعاء الخلفية بامتصاص نواتج الاستقلاب. ولكن الدور الرئيس للأمعاء الخلفية هو طرد الفضلات ونواتج الإطراح القادمة من أنابيب مالبيكي. كما تلعب الأمعاء الخلفية دوراً مهماً في التبادل الأسموزي وتجتمع الخلايا المسؤولة عن عملية الامتصاص هذه على شكل حلقات تدعى حلقات المستقيم Papilles أو غدد المستقيم.

وتتميز هذه الخلايا بأنها كبيرة الحجم، وهي من النوع القادر على الامتصاص إذ تحتوي على زغيبات يتضمن كل منها ميتوكوندرياً. إضافة إلى أن الغشاء السيتوبلازمي يكون عدداً من الانغمادات (الشكل ٢,١٠). تحتوي الأمعاء الخلفية على عضلات متطورة جداً، ويكون لها الترتيب نفسه لعضلات الأمعاء الأمامية، أما من الناحية الداخلية فتحاط الخلايا الطلائية بطبقة كيتينية يكون فيها الإبيكيوتيك رقيقاً ونفوذاً أيضاً.



الشكل ٢،١٠ تركيب حلمات المستقيم (Irvine, 1988)

آ- مقطع في منطقة المستقيم. ب تركيب الخلية الطلائية لإحدى حلمات المستقيم

ج تركيب الخلية الطلائية لجدار منطقة Ileum في الأمعاء الخلفية.

ثالثاً- فيزيولوجيا الهضم والامتصاص :

قد تبدأ عملية الهضم عند بعض الحشرات خارج جسم الحشرة (Extra-intestinal digestion) كما هو الحال عند بق النبات والتي يحتوي لعابها على بعض الأنزيمات مثل البروتياز Protease والأميلاز Amylase، أما المفترسات فإنها تقوم بعمليات الهضم خارج الأمعاء ومن ثم تقوم بامتصاص السائل الغذائي الناتج عن عمليات الهضم هذه، ونجد مثل هذه الحالة عند حشرات Carabidae ويرقات Cicidellidae. ولكن يبقى الهضم الداخلي هو الحالة الأكثر انتشاراً عند الحشرات إذ إن عمليات الهضم تتم بشكل رئيس داخل الأمعاء الوسطى، ويختلف الوقت الذي يستغرقه مرور الغذاء عبر الأنبوب الهضمي بكامله حسب نوع الحشرة. وهناك عوامل عدة تؤثر في سير عمليات الهضم عند الحشرات مثل درجة الحموضة، وآلية المحلول المنظم، وجهد الأكسدة والإرجاع للوسط المعوي.

١ - هضم المواد الغذائية وامتصاصها:

يتوافق المخزون الأنزيمي للحشرات غالباً وطبيعة المواد الغذائية المتوفرة لها، فعند الحشرات القارضة (Omnivore) كالصرصار نجد مجموعة من الأنزيمات التي تستطيع هضم المواد الغذائية كافة أما بالنسبة للحشرات التي تتغذى على الدم Hematophage فلا تحتوي إلا على الأنزيمات التي تحلل البروتينات. أما الحشرات التي تتغذى على رحيق الأزهار فلا تحتوي إلا على أنزيم الإنفرتاز (Invertase). وتبدو عملية التأقلم ما بين الأنزيمات والغذاء واضحة المعالم عند الحشرات كاملة التطور والتي تغير نظامها الغذائي بعد فترة التحول فمثلاً يرقات حرشفيات الأجنحة تتغذى على النبات وهي تحتوي على مجموعة واسعة من الأنزيمات، بينما لا تحتوي الحشرة الكاملة إلا على أنزيم الإنفرتاز وفي بعض الأحيان لا تحتوي الحشرة على أي أنزيم عندما لا تتغذى. وفي بعض الحالات يمكن للأحياء الدقيقة المتعايشة أن تنتج بعض الأنزيمات المستخدمة من قبل الحشرة بطريقة مباشرة أو غير مباشرة.

آ - هضم المواد السكرية وامتصاصها :

- هضم المواد السكرية :

يتوجب على الحشرة تحليل السكريات الثنائية والسكريات المعقدة إلى سكريات أحادية، لأن الأخيرة هي الصورة الوحيدة للسكريات القابلة للامتصاص من قبل الحشرة. ويحدث هذا التفاعل المعقد ولو جزئياً في جدار الأمعاء وذلك بفعل الأنزيمات المختلفة. وهذه الأنزيمات ضرورية لتحلل سلاسل السكريات المختلفة. تتحلل السكريات كالمالتوز والسكرورز والتريهالوز بواسطة أنزيم انفرتاز (ألفا - غلوكوسيداز) الذي يهاجم الرابطة ألفا التي تربط جزيء الغلوكوز. أما عند الحشرات التي تتغذى على نباتات غضة وتحتوي على بيتا - غلوكوسيدات (مثل السيلوبيوز - أربوتين - ساليسين) فإنها تحتوي على أنزيم بيتا - غلوكوسيداز الذي يحلل الغلوكوسيدات.

بعد الماء المستقبل المثالي لجزيئات السكر وذلك أثناء تحلل الكربوهيدرات.

سكروز + ماء ← غلوكوز + فركتوز

يتم تحلل السكريات المعقدة المخزونة عند النبات (النشا) إلى مالتوز بينما يتحلل الغليكوجين (النشاء الحيواني) إلى غلوكوز ويتم هذا التحلل بفعل أنزيم الأميلاز الذي يحفز حلمأة الروابط الغلوكوسيدية ألفا - ١ - ٤ في السكريات المعقدة، ويوجد نوعان من الأميلاز يعملان بطرائق مختلفة:

الأميلاز الخارجي :

يقوم بنزع جزيئات سكر المالتوز من نهايات جزيء النشا، مؤدياً إلى تزايد سريع في تركيز المالتوز.

الأميلاز الداخلي :

يهاجم هذا الأنزيم الروابط داخل جزيء النشا النباتي، مما يؤدي إلى زيادة بطيئة في تركيز المالتوز. ويتم فيما بعد هضم النواتج بالطريقة العادية بوساطة أنزيمات ألفا - غلوكوسيداز.

وهناك بعض الأنزيمات قليلة الانتشار مثل أنزيم السيلولاز Cellulose وقد تم تحديد هذا الأنزيم عند الحشرات التي تتغذى على السيلولوز، ولكن عدداً قليلاً من الحشرات تستطيع إنتاج هذا الأنزيم بنفسها، مثل يرقات Cerambycidae, anobiidae، أما الأنواع الأخرى فإنها تحصل على هذا الأنزيم من الكائنات الدقيقة الموجودة في أمعائها، مثال ذلك يرقات شغالات النمل الأبيض وجنودها، آكلة الخشب، حيث توجد الكائنات الدقيقة بأعداد كبيرة جداً في تجويف الأمعاء الخلفية، حيث تهاجم هذه الكائنات أجزاء الخشب الصغيرة وتبتلعها وتتحلل بداخلها إلى غلوكوز، ولوحظ لدى حشرة Cryptocercus بأن الغلوكوز يخرج من هذه الكائنات الدقيقة إلى تجويف القناة

الهضمية الخلفية وبمساعدة تقلصات الأمعاء الخلفية يدفع الغلوكوز إلى الأمعاء الوسطى حيث يتم هناك امتصاصه .

أما الأنزيم الآخر قليل الانتشار فهو أنزيم الكيتيناز Chitenase وقد تم تحديده عند الحشرات آكلات الحشرات كما هو الحال عند بعض الرعاشات.

- امتصاص المواد السكرية :

لا يوجد عند الحشرات نقل فعال للسكريات الأحادية عبر جدار الأمعاء، لكن هذه السكريات تمتص عن طريق ظاهرة الحلول (الانتشار الخامل)، وإن التحول السريع للغلوكوز إلى سكريات ثنائية تريهالوز يحافظ على درجة تركيز ملائمة. ويتم تحول السكريات إلى تريهالوز بشكل رئيس داخل الجسم الدهني الذي يحيط بالأنبوب الهضمي ومن ثم لا يرتفع تركيز الغلوكوز في الدم إطلاقاً. وإذا كان تركيز الغلوكوز غالباً في الأمعاء فعندئذ يتم الانتشار بشكل أسرع في البداية حيث لا تستطيع آلية تحويله إلى تريهالوز مواكبة سرعة الانتشار عبر جدار الأمعاء، وبذلك يتراكم الغلوكوز في الدم، وبالنتيجة ينخفض معدل الامتصاص. ولكن لا نلاحظ عملياً وجود تركيز عال جداً من السكر في الأمعاء الوسطى للصرصار الأمريكي، وذلك بسبب تنظيم معدل تفريغ الحوصلة وتسرب المواد السكرية إلى الأمعاء الوسطى، بحيث يكون معدل التفريغ منخفضاً عندما يكون تركيز السكر مرتفعاً. إن تحويل الغلوكوز إلى سكر التريهالوز الثنائي يزيد من الوزن الجزيئي ومن ثم يقل إمكان الانتشار العكسي للسكر أي من الدم إلى لمعة الأمعاء الوسطى. وهناك عامل آخر يساعد على ذلك ألا وهو امتصاص الماء الذي يؤدي إلى زيادة تركيز السكر في لمعة الأنبوب. وتتم عملية امتصاص سكري المانوز والفركتوز بطريقة امتصاص الغلوكوز نفسها ولكن بدرجة أقل نظراً لأن تحويل هذين السكرين إلى تريهالوز يكون بطيئاً، ومن ثم فإن تركيزهما عبر جدار الأمعاء الوسطى يكون أقل أهمية.

أما عند بعض الحشرات الأخرى فيتم تحول السكريات إلى غليكوجين كما هو الحال عند البعوض المصري. وقد أثبتت التجارب أن الجزء الأعظمي من السكريات الأحادية يتم امتصاصه داخل الزوائد الأوروية والجزء الأمامي للأمعاء الوسطى.

ب - هضم المواد الدهنية وامتصاصها :

- الهضم :

تنتج الكثير من الحشرات أنزيم الليباز الذي يحلل المواد الدهنية إلى أحماض دهنية وجليسول ولا توجد أية مادة مصبنة تؤدي إلى تحلل جزئي للدهون. ويعد هضم شمع العسل من قبل يرقات Galleria من الحالات الخاصة جداً نظراً لأن الشمع الذي تتناوله اليرقات يتصبن بسرعة من قبل مادة غير معروفة بعد ثم يتحلل بعدها مباشرة ويتأكسد الجزء الأعظمي من المواد غير القابلة للتصبن (مثل الكحول والهيدروكربون) إلى أحماض دهنية. كما لا يعرف الدور الذي تسهم فيه الكائنات الدقيقة لمساعدة الحشرة على الاستفادة من الشمع. ففي إحدى التجارب تم تعقيم اليرقات من البكتيريا ووجد أن هذه اليرقات يمكنها هضم بعض المركبات الدهنية مثل حمض الستياريك Stearic وكحول هيكساديسل Hexadecyle وكذلك Octadecyl Stearte ولكنها لا تستطيع هضم إسترات كحول الميريسيل (Myrecyl) التي تشكل الجزء الأعظمي من الشمع. وتنتج هذه الحشرة أنزيم الليباز والليسيثيناز - وكولين إستيراز ومع ذلك فإن بعض الآراء لا تزال تدعم نظرية إتمام معظم عمليات هضم الإسترات والأحماض الدهنية نتيجة لنشاط الكائنات الدقيقة.

- الامتصاص :

تمتص المواد الدهنية بمستوى الزوائد الأوروية داخل الجزء الأمامي للأمعاء الوسطى. وتعد الخلايا التي تجمع المواد الدهنية مراكز رئيسة لامتصاص المواد الدهنية

وبذلك يكون امتصاص الدهون عند البعوض Aeds بمستوى الجزء الأمامي للأمعاء الوسطى أما عند Culex فيكون داخل المنطقة الوسطى. وقد تصل المواد الدهنية المتصبنة إلى الدم عبر الفراغات الخلوية. ومن الممكن أن تمتص الدهون أحياناً دون حدوث أي تغير فيها. أما نواتج الشمع المهضوم فتمتص على صورة مفسفرة ومن ثم تتم عملية إزالة الفسفرة ضمن الخلايا الطلائية.

ب- هضم المواد البروتينية وامتصاصها :

- الهضم :

تنشط معظم الأنزيمات التي تحلل البروتينات والتي نجدها داخل الأنبوب الهضمي للحشرات على درجة حموضة معتدلة أو قلوية. ولقد وجد عند الحشرات *Musca domestica* , *Calliphora vomitoria* نوعان من الأنزيمات المحللة للبروتين:

النوع الأول : Protenase ينشط في وسط قلوي درجة حموضته الدنيا $PH = 8$ وهو من نوع التربيسين (Trypsine)

النوع الثاني : Protenase يبدأ نشاطه في وسط حامضي على درجة حموضة مرتفعة $PH = 2.8-3$ وهو من نوع البيبسين Pepsine تنشط أنزيمات البروتيناز وبخاصة داخل الأمعاء، وقد تمتص الببتيدات بشكل عام من قبل الخلايا الطلائية المعوية ويمكن للحلمأة (Hydrolyse) النهائية للبروتينات أن تتم أو تستكمل داخل الخلية المعوية وذلك بفضل أنزيم الببتيداز Peptidase الموجود داخل الخلية نفسها. ويوجد عدة من أنواع أنزيمات الببتيداز :

- أنزيم كربوكسيوليببتيداز : الذي يهاجم السلسلة الببتيدية من نهاية مجموعة الكربوكسيل

(COOH) شريطة وجود أنزيم التربيسين أو الأحماض الأمينية الخاصة الأخرى في السلسلة.

- أنزيم امينوبوليبيتيدياز : الذي يهاجم السلسلة من نهاية مجموعة الامين ($-NH_2$)

- أنزيم ثنائي الببتيدياز : الذي يحلل الببتيديات الثنائية كافة.

تحتوي بعض الحشرات على بعض الأنزيمات الخاصة مثل الكولاجيناز Collagenase والذي يهضم بروتين الكولاجين ونجده عند يرقات Hypoderma التي تتغذى على الجلود أو المنتجات الجلدية.

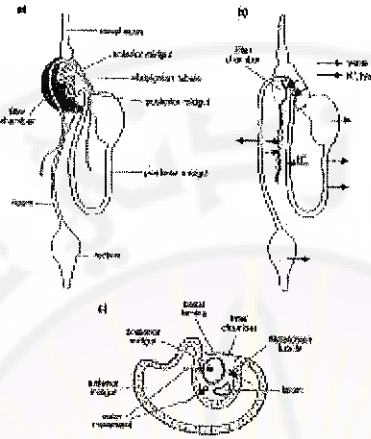
وهناك بعض الحشرات التي تتغذى على مواد تحتوي على الكيراتين (مثل العثة) فإنها تنتج أنزيم الكيراتيناز داخل الأمعاء الوسطى وتمتاز الأمعاء الوسطى عند هذه الحشرات بأن جهد الإرجاع لديها يكون سلبياً، وهذا ضروري لعمل أنزيم الكيراتيناز.

الامتصاص :

إن امتصاص الأحماض الأمينية يكون سريعاً جداً بمستوى الزوائد الأوروية والأمعاء الوسطى وذلك عند الصرصار الأمريكي والجراد الصحراوي. ويقترن عبور الأحماض الأمينية عبر الخلايا الطلائية للأمعاء بحركة الماء باتجاه الدم إذ إن هذه الحركة تخلق اختلافاً في درجة التركيز، وهذا ما يؤدي لنقل نواتج الاستقلاب باتجاه الدم، أما الآلية التي تتم بواسطتها امتصاص الجزيئات الكبيرة فهي غير معروفة تماماً عند الحشرات.

٢- دور الأنبوب الهضمي في التنظيم الأسموزي: تتخلص الحشرات التي تتناول كمية كبيرة من الغذاء السائل من الماء الزائد عن طريق غرفة الترشيح (Filter chamber) كما هو الحال عند حشرات Homoptera (الشكل ٢،١١) ويساعد ذلك على تفادي

التمدد الشديد لدم هذه الحشرات ويسهل عمليات الهضم. وتلتصق بمستوى غرفة الترشيح الأمعاء الأمامية والخلفية ويكون الجدار الخلوي في نقطة تماسها رقيقاً جداً، وبذلك يمكن للمحتوى الغذائي أن يتبع إحدى طريقتين :



الشكل ٢،١١ تخطيطي للأنبوب الهضمي لدى حشرات Cercopidae (Cheung & Marshall, 1973)

أ- الترتيب العام للأنبوب الهضمي يبين غرفة الترشيح.

ب- حركة الأملاح والماء عبر جدار الأمعاء.

ج- مقطع عرضي في غرفة الترشيح.

الطرق الطبيعية : وتتبعه الأحماض الأمينية والبروتينات.

الجزء الأكبر من الماء والسكر يمر عبر غرفة الترشيح متجنباً بذلك الجزء

الأكبر من الأمعاء الوسطى ويصل إلى الأمعاء الخلفية ويتم طرحه على شكل ندوة عسلية.

أما الحشرات الأرضية تقاوم وباستمرار، للحد من فقد الماء والمحافظة على الماء الموجود في الغذاء، ولذلك يتم امتصاص الماء والمواد المنحلة داخل الأمعاء الوسطى والزوائد الأوروية وكذلك داخل الأمعاء الخلفية.

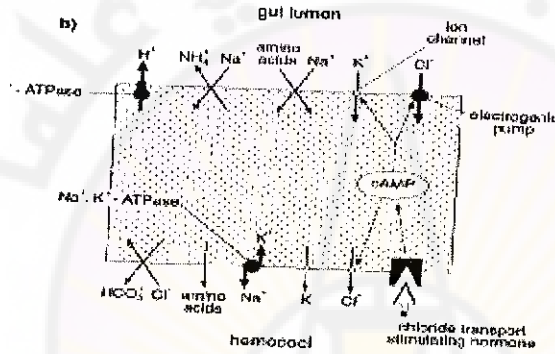
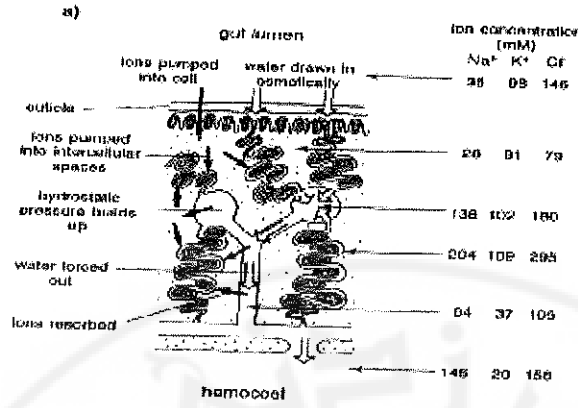
أما عند الصرصار الأمريكي فيرتبط عبور الماء داخل الخلايا الطلائية المعوية بالنقل الفعال لأيونات الصوديوم Na^+ . فتشكل انغمادات الغشاء السيتوبلازمي القاعدي عدداً من قنوات تتصل بالدم، وترتبط هذه القنوات بعدد كبير من الجسيمات الكوندريية. يضخ الصوديوم من الخلية، ويتركز داخل هذه القنوات ومن ثم يصب في الدم. وتستعاض عن شوارد الصوديوم بالتدريج بشوارد مصدرها تجويف الأنبوب الهضمي. إن طرح شوارد الصوديوم يخلق اختلافاً بالتركيز داخل القنوات الخلوية الداخلية، وبما أن الشوارد تكون مرتفعة التركيز في عمق الطبقة السيتوبلازمية فهذا يشكل حركة الماء باتجاه الدم.

إن وجود مضخة البوتاسيوم K^+ داخل الأمعاء الوسطى ليرقات Hyolophora يمكن أن يرتبط بالتركيب الأيوني لغذاء الحشرات التي تتغذى على النبات (الشكل ١٢، ٢). تحتوي الأمعاء الوسطى عند غالبية الحشرات على تركيب موحد تقريباً دون وجود مناطق وظيفية محددة. ومع ذلك فقد وجدت بعض الاختلافات الهيستولوجية التي قد تمثل تقسيمات وظيفية داخل الأمعاء الوسطى. فقد وجدت عند حشرة Glossina ثلاث مناطق متميزة في الأمعاء الوسطى :

المنطقة الأولى : لامتصاص الماء الموجود بالدم الذي تأخذه الحشرة.

المنطقة الثانية : متخصصة بطواهر الهضم المختلفة.

المنطقة الثالثة : لامتصاص.



الشكل ١٢، ٢- امتصاص الماء من المستقيم عند الصرصور (Phillips & Audsley, 1995)
 ب- القنوات والمسارات المختلفة التي تسلكها الشوارد من لمعة المستقيم باتجاه الدم.

٣ - مراقبة نشاطات الهضم :

يرتبط النشاط الأنزيمي على الأقل عند بعض الحشرات بتناول الطعام وبنوعية المواد الغذائية. فقد وجد عند البعوض المصري *Aedes* أن نشاط أنزيم البروتيناز داخل الأمعاء الوسطى أكبر بست وعشرين مرة بعد تناول الطعام، ولكنه يتضاعف فقط عند تغذية الحشرة على السكر. كما أن الإفرازات الأنزيمية تكون خاضعة لمراقبة هرمونية، فعند حشرة *Tenebrio* لم يلاحظ أي نشاط لأنزيم البروتيناز في الأمعاء الوسطى لدى

الأفراد المعزولة قبل يوم واحد من ظهور الحشرة الكاملة، ولكن نشاط أنزيم Protenase يبدو واضحاً في حال عزل الأفراد بعد ظهور الحشرة الكاملة، لأن هذا الهرمون يفرز من الخلايا العصبية المفردة للمخ عند الحشرة الكاملة. وفي حال غياب الهرمونات العصبية عند حشرات Calliphoridae فإن الخلايا المعوية لا تفرز إلا كمية قليلة من البروتيناز Protenase ولذلك فإن استئصال الخلايا العصبية المفردة في المخ يحرض على حجز البروتينات داخل الأنبوب الهضمي .

رابعاً - الاحتياجات الغذائية :

تعد معرفة الاحتياجات الغذائية للحشرات على درجة كبيرة من الأهمية العملية، وبخاصة عندما يراد تربية هذه الحشرات مخبرياً، أو إنتاج أعداد كبيرة منها، أو ما يدعى بالإنتاج الكثيف بقصد إرساء استراتيجيات متطورة لمكافحة الحشرات، لذلك يجب أن يحقق الطعام الذي تتناوله الحشرة وتضمه الاحتياجات الغذائية اللازمة لنموها وتطورها وتكاثرها بشكل طبيعي وهذه الاحتياجات معقدة، ومع أن معظم المواد الغذائية موجودة في الطعام الذي تتناوله الحشرة إلا أن بعض هذه المواد يمكن أن تحصل عليها الحشرة من مصادر أخرى، قد تتراكم بعض هذه المركبات داخل الجسم في المراحل الأولى لتطور الحشرة ليصار إلى استعمالها فيما بعد، وبعضها الآخر يتم صنعه وتكوينه من قبل الكائنات الحية الدقيقة الموجودة داخل أمعاء الحشرة وتعد بعض المواد وبخاصة الأحماض الأمينية ضرورية جداً لنمو الحشرة وتطورها وبعضها الآخر غير ضروري ولكنها لازمة لحدوث نمو وتطور أمثل للحشرة. ومن المتوقع أن تتساوى الاحتياجات الغذائية الرئيسة لجميع الحشرات لأن عمليات الاستقلاب الأساسية فيها تكون متشابهة، ومع ذلك فهناك اختلافات في هذه الاحتياجات لأنواع الحشرات المختلفة، وقد تزداد هذه الاختلافات نتيجة الاختلافات الحقيقية في الاستقلاب فيما بينها أو نتيجة لتراكم مخزون

غذائي داخل جسم الحشرة في الأطوار الأولى، أو نتيجة لقدرة الحشرة على صنع بعض المركبات الغذائية وتركيبها بنفسها، أو بمساعدة الكائنات الحية الدقيقة.

- البروتينات :

تحتاج الحشرة للبروتينات، وبالتحديد الأحماض الأمينية لبناء الأنسجة المختلفة وإنتاج الأنزيمات، وتعتمد القيمة الغذائية لبروتين ما على تركيبه الكمي والنوعي من الأحماض الأمينية، ومن بين الواحد والعشرين حمضاً أمينياً الموجودة في النباتات والحيوانات توجد عشرة أحماض أمينية ضرورية للفقاريات والكثير من الحشرات هي : الأرجنين Arginine - الهيستيدين Histidine - ليوسين Leucine - التربتوفان Tryptophane - ايزوليوسين Isolucine - فينيل انين Phenylalanine - ميثونين Methionine - فالين Valine - ليزين Lysine - التريونين Thereonine .

هذا وقد لوحظ وجود نمو أفضل للحشرات عندما أضيف إلى غذائها واحد أو أكثر من بعض المركبات مثل الأتالين الذي يعد ضرورياً للصرصار الألماني، والجليسين الضروري لبعض أنواع الذباب.

يلاحظ أثناء تكون البيوض عند إناث الحشرات، وجود حاجة ملحة لبعض البروتينات الخاصة عند الأنثى، فعند الكثير من إناث الذباب يتوجب على الأنثى تناول البروتينات حتى تستطيع وضع البيض، بينما يستطيع الذكر التخلي عن البروتينات لإنتاج الحيوانات المنوية.

السكريات (الكربوهيدرات):

تعد السكريات من المكونات الغذائية الأساسية لغالبية الحشرات باستثناء حشرات رتبة ثنائية الأجنحة حيث أن يرقاتها تحتاج إلى قليل من السكريات أثناء نموها،

وبشكل عام لا تبدي الحشرات تفضيلاً معيناً لسكر معين، وتعتمد الاستفادة من المواد السكرية على قدرة الحشرات على تحليل السكريات المعقدة وسرعة امتصاص نواتج التحليل المختلفة، إضافة لوجود الأنظمة الأنزيمية القادرة على إدخال هذه النواتج في عمليات الاستقلاب، ولذلك نجد أن بعض الحشرات لها القدرة على استعمال مدى أوسع من السكريات، كما هو الحال لدى خنفساء الدقيق *Tenebrio* التي تستعمل النشاء النباتي وسكر الراقينوز، والسكريات الثنائية كالسكروز والمالتوز، إضافة إلى السكريات الأحادية كالغلوكوز والمانوز وكذلك الجراد وبعض الحشرات الأخرى تستطيع الاستفادة من عدد كبير من السكريات، إلا أنه يوجد بعض الحشرات التي تستعمل عدداً محدوداً من السكريات.

المواد الدهنية:

تستخدم الحشرات المواد الدهنية، لأن هذه الأخيرة تمثل الشكل الرئيس بتخزين الطاقة داخل جسم الحشرة. ومعظم الحشرات لها القدرة على تصنيع (تخليق) الدهون من المواد البروتينية والغلوسيدات. باستثناء بعض الحالات القليلة، حيث لا تعد المواد الدهنية ضرورية لها. ومع ذلك فيوجد الكثير من الحشرات التي لا تستطيع صنع الكثير من الأحماض الدهنية مثل حمض اللينولينيك *Linolenique* وحمض اللينولييك *Linoleique* كما هو الحال عند الجراد ولدى حشرة *Ephèstia*. ولذلك يجب أن يحتوي غذاء هذه الحشرات على هذه المواد، وقد يؤدي غياب واحد أو أكثر من الأحماض الدهنية إلى حدوث اضطرابات أثناء فترة النمو ما بعد الجنيني، وبخاصة في مرحلة الانسلاخ بالنسبة للجراد، والتحول لبعض الفراشات وكذلك تشكل الأجنحة. كما أن توفر بعض الأحماض الدهنية الخاصة يؤمن خصوبة أفضل.

تحتاج الحشرات إلى مصدر غذائي للاسترولات *Sterols* من أجل الحصول على نمو وتكاثر طبيعيين، وذلك لعدم قدرة هذه الحشرات على صنع نواة الستييرول.

وتلعب الستيروولات دوراً بنائياً هاماً إضافة لذلك فهي مهمة من أجل تخليق الإيكديزون، وبشكل عام يجب أن تكون الستيروولات المستخدمة من قبل الحشرات قريبة في تركيبها إلى الكوليسترول ذي مجموعة الهيدروكسيل في الوضع (١) (3).

تستطيع الحشرات آكلات النبات استعمال الاستروولات الموجودة في النبات وتحولها إلى كوليسترول أو إلى Dihydrocholesterol - 7. أما الحشرات التي تتغذى على الأغذية الحيوانية فإنها تجد ما تحتاجه من الكوليسترول وكذلك Dihydrocholesterol - 7 في طعامها، مثال ذلك حشرات Dermestidae

الفيتامينات:

تعد الفيتامينات من المواد الضرورية للعمليات الحيوية ولكنها لا تستخدم في إنتاج الطاقة أو بناء التركيبات الأساسية، وتحتاج لها الحشرة بكميات قليلة في الطعام، حيث لا يمكنها صنعها داخل الجسم. والفيتامينات التي تحتاجها الحشرة غالباً هي مجموعة فيتامينات B القابلة للذوبان في الماء. ونذكر من الفيتامينات المهمة للحشرات : ريبوفلافين (B2) Riboflavin - ثيامين Thiamine (B1) Acide Pantothenique - حمض النيكوتينيك Nicotinic Acide فوسفات البيريدوكسال Phosphate Pyripoxal (B6) وقد يحتاج الكثير من الحشرات على اللبيوتين - حمض الفوليك - والكولين. ومن الفيتامينات التي تذوب في الدهون، والتي تحتاجها بعض الحشرات نذكر فيتامين (E) الضروري لتكاثر حشرة Cryptolaemus Montrouzier أما فيتامين (A) فقد اتضحت أهميته عند الحشرات، لأنه يدخل في تكوين الصيغة البصرية الكاروتينية.

لا يعد فيتامين (C) ضرورياً في طعام الحشرات إلا أنه يوجد في غالبية أنسجة الحشرة وهذا يدل على قدرة الحشرة على صنعها داخل جسمها. ومع ذلك فإن غياب فيتامين (C) يؤدي إلى انسلاخ غير طبيعي لدى بعض الحشرات، وقد تخفق الجرادة في الانسلاخ مما

يؤدي إلى موتها. يشجع وجود الأحماض النووية (RNA) في طعام بعض الحشرات على نموها وتطورها بشكل جيد، على الرغم من أنه لا تعرف حشرة لها احتياجات مطلقة من الأحماض النووية التي يتم صنعها بصورة عادية داخل جسم أي حشرة.

الأملاح المعدنية :

تعد الأملاح المعدنية ضرورية للكثير من الحشرات لأنها تساهم في المحافظة على التوازن الأيوني داخل جسم الحشرة. ليلائم نشاط الخلايا الحية، إضافة إلى أنها تعمل كعوامل مساعدة لبعض الأنظمة الأنزيمية، ومع ذلك فإن المعطيات حول أهمية الأملاح المعدنية لا تزال متواضعة، وقد بينت إحدى التجارب أن الجراد ينمو على طعام يحتوي على : الصوديوم - الكالسيوم - بوتاسيوم - مغنسيوم - كلور - فوسفور إضافة لبعض العناصر الأخرى. ومن العناصر الصغرى التي تحتاجها الحشرة بكميات قليلة نذكر : الحديد - النحاس - اليود - الزنك - المنغنيز - النيكل.

الماء :

تحصل الحشرة على الماء اللازم لها إما بالشرب مباشرة، أو من الرطوبة الموجودة في الطعام الذي تتناوله. وقد ينتج الماء أثناء عمليات الأكسدة والاستقلاب والتخزين، إذ وجد أن جسم حشرات الحبوب الجافة المخزنة، تحتوي على نسبة من الماء أعلى من تلك الموجودة في الغذاء. وتستطيع بعض الحشرات أن تمتص الماء من الرطوبة الجوية.

خامساً - نقص الغذاء :

إن نقص المواد الغذائية في طعام الحشرات، قد يضعف النمو والانسلاخ وقد يؤثر في شكل الجسم، وأحياناً يكون له تأثيرات سلبية وغير مرغوب فيها في تناسل الحشرات. تعد بعض المواد الغذائية ضرورية للنمو، فالاسترويدات مثلاً ضرورية للحشرات كافة، وهي تحتاجها في طعامها حتى يتسنى لها النمو الجيد وفي حال غياب

الاسترول المناسب لحشرة ما فإنها تموت، وكذلك الحال بالنسبة للأحماض الأمينية والفيتامينات، أما غياب المواد الغذائية الأخرى فإنه يقود إلى ضعف النمو فيرقات الدروسوفيلا يمكن أن تعيش دون حمض الريبونوكليك في طعامها إلا أن نموها يصبح أسرع في حال وجوده .

وقد تتغير الاحتياجات الغذائية من طور لآخر حيث يحتاج الجراد الصحراوي إلى مواد نشوية بكميات أقل في الأعمار المبكرة من طور الحورية، عنه في الأعمار المتقدمة. أما الصرصار الألماني فيمكنه النمو حتى طور الحورية الثالث دون الأنبيوسيتول، في يرقات دودة الذرة الأوروبية تستطيع اليرقة النمو إلى الطور اليرقي الثالث دون مواد نشوية. نلاحظ مما سبق أن المواد الغذائية التي تكفي الأطوار الأولى للحشرة تكون مخزنة في البيضة، وعند فقدان (أو نفاذ) هذا المخزون، يتوجب وجود هذه المواد في الطعام وهذا ما يظهر عادة في الأعمار التالية.

كما يؤثر نقص التغذية في انسلاخ الحشرة، فوجد عند الجراد الصحراوي أنه في حال غياب حمض اللينوليك، أو حمض الإسكوريك، فلا تستطيع الحشرة الانسلاخ في الوقت المناسب، أما حشرة *Ephestia* فقد لوحظ أن حمض اللينوليك يجب أن يتوفر بكمية كافية في الطعام حتى يتم الانسلاخ النهائي بشكل طبيعي، أما في حالة وجود كمية قليلة من هذا الحمض فتخرج الحشرة الكاملة ولكن أجنحتها تكون خالية من الحراشف، لأن هذه الأخيرة طبقة ملتصقة بجدار العذراء. أما في حال خلو الطعام من هذا الحمض فإن الحشرة الكاملة لا تخرج، أي لا يحدث الانسلاخ الأخير.

كما تؤثر التغذية في لون جسم الحشرة، فعند غياب بيتا - كاروتين من غذاء الجراد فإن الجراد لا تتلون باللون الأصفر المميز لجسمها، إضافة لذلك تنخفض عملية تكوين الميلانين المسؤول عن تشكل الصبغة السوداء. وتؤثر كمية الغذاء في حجم الحشرة الكاملة. فلدى فراشة الطحين *Ephestia* تحتاج الحشرة إلى نحو ٠,١٣ غراماً

من الدقيق الكامل (غير المنخول) حتى تنمو بشكل طبيعي ولكن عندما تقدم إلى هذه الحشرة كميات أقل من الدقيق حتى وإن وصلت إلى ٠,٠٤ غراماً فقط فإن الحشرة الكاملة تخرج من طور العذراء، ولكن أصغر حجماً من الحالة الطبيعية.

تتضمن الاختلافات الغذائية وجود ظاهرة تعدد الأشكال في الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائيات الأجنحة : فتقوم شغالات نحل العسل بإطعام بعض اليرقات على طعام ذي نوعية وكمية معينين، ينتج عن هذه اليرقات الملكات.

وأخيراً تلعب التغذية دوراً مهماً في عملية التكاثر وإنتاج البيض وتختلف الحاجة إلى البروتين لإنتاج البيض باختلاف جنس الحشرة ومن ثم باختلاف السلوك الغذائي ما بين الذكر والأنثى : فعند البعوض، وذباب التابانيا تكون الإناث ثاقبة ماصة للدم، بينما تتغذى الذكور على رحيق الأزهار، وبعض أنواع البعوض لا تضع بيوضاً إلا إذا تناولت وجبة من الدم، بينما بعض الإناث الأخرى يمكنها وضع الدفعة الأولى من البيض دون تناول وجبة الدم، وفي هذه الحالة يأتي البروتين اللازم لتكوين المح من الجسم الدهني (عند *Culex*) أو من تحلل عضلات الطيران (كما في بعوضة *Aedes*).

وقد يؤثر نقص التغذية في عدد البيوض، فحشرة *Leptinotarsa* التي تتغذى على نباتات البطاطا الفتية (الصغيرة) والتي تحتوي على كمية كبيرة من اللبنيثين، تضع الانثى ٣٠ - ٥٠ بيضة في اللطعة، وقد يؤدي نقص التغذية إلى حدوث اضطرابات في عملية تشكل المح، فلا يتشكل المح عند إناث *Rhodnius* إذا لم تتناول الحشرة وجبة دم، وذلك لعدم وجود البروتين اللازم عند الحشرة لتكوين هذا المح. وفي حال إنتاج البيض فقد لوحظ أن حيوية البيوض تعتمد جزئياً على طعام الحشرة الأمفبيوض حشرة *Anthonomus* تفشل في الفقس إذا كان الكوليسترول غائباً في طعام الحشرة الكاملة. وقد وجد عند حشرة *Musca* أن نسبة فقس البيوض تتناسب وكمية الكوليسترول الموجودة في الطعام.

سادساً - التعايش Symbiosis:

تعيش الحشرات التي لها نظام غذائي خاص جداً والتي يكون عندها نقص في بعض المواد الغذائية، مجتمعة وباستمرار مع الكائنات الدقيقة، وهذه حالة الحشرات التي تمتص نسغ النبات الغني بالغلوسيدات، ولكنه فقير بالبروتينات، ومثال ذلك الحشرات التابعة لفصائل:

Aleurodinae, Cicada, Psyllidae أما حشرات Pentatomidae وبخاصة الأنواع آكلات النبات فإنها تمتلك دائماً كائنات دقيقة متعايشة معها، بينما لا تحتوي الأنواع المفترسة على هذه الكائنات الدقيقة، وكذلك الحشرات التي تتغذى على الدم طوال فترة حياتها فإنها تحتوي على كائنات دقيقة متعايشة، بينما البراغيث والبعوض والتي يكون لأطوارها الفنية نظام غذائي مختلف فلا تحتوي على مثل هذه الكائنات الدقيقة. أما القمل القارض والـ Anoplora والتي لها نظام غذائي متخصص جداً (وجوب الغذاء على الكيراتين) فإنها تعيش مجتمعة مع هذه الكائنات الدقيقة. وتظهر العلاقة التعايشية المتطورة جداً عند الحشرات آكلات السيللوز وآكلات الحبوب.

١ - الكائنات الحية الدقيقة، توزعها وارتباطها :

تعد البكتيريا من أكثر الكائنات الحية الدقيقة انتشاراً عند الحشرات حيث نجدها لدى حشرة Rhodnius - الصراصير المنزلية، ولدى الحشرات التابعة لرتبة متجانسة الأجنحة، والقمل الماص والقارض، ومتساوية الأجنحة، وذات الجناحين، وتوجد الفطريات والخمائر لدى الحشرات التابعة لرتبة : متجانسة الأجنحة، غمدية الأجنحة، أما عند الحشرات آكلات الخشب والنمل الأبيض فتوجد الأوليات والسوطيات.

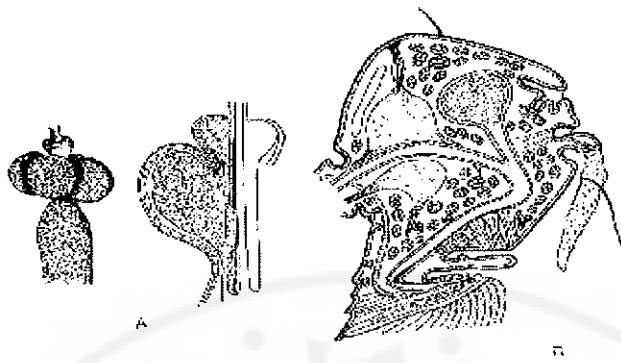
وقد توجد استقلالية تشريحية ما بين المتعايشين وبخاصة التعايش الخارجي Ectosymbiosis. فبعض أنواع النمل الأبيض والنمل العادي تحفظ في

أعشاشها على طبقة من الفطريات، وبعض الحشرات آكلة الخشب تنشر ضمن أنفاقها التي تحفرها في الخشب أبواغ بعض الفطريات التي تحملها معها. أما بالنسبة للتعايش الداخلي Endosymbiosis فنجد عند بعض الحشرات، الكائنات الحية الدقيقة بحالة حرة، داخل الأمعاء، مثل السوطيات التي تعيش داخل الأمعاء الخلفية للنمل الأبيض وبعض الحشرات آكلة الخشب.

وقد توجد الكائنات الدقيقة ضمن الزوائد الأوربية للأمعاء الوسطى، مثال ذلك البكتريا الموجودة لدى الحشرات الماصة للعصاره النباتية والتابعة لرتبة مختلفة الأجنحة، أما عند حشرة Rhodnius فتعيش البكتريا ضمن تجاويف خاصة بين خلايا الجزء الأمامي للأمعاء الوسطى.

وتوجد معظم الكائنات الحية الدقيقة في خلايا الأجزاء المختلفة من جسم الحشرة وتعرف هذه الكائنات باسم الخلايا الفطرية Mycetocyte. وقد تتجمع هذه الخلايا الفطرية مع بعضها بعضاً لتشكل أعضاء تدعى الأجسام الفطرية (Mycetomes). وتنتشر الخلايا الفطرية عند الصرصار المنزلي، داخل الجسم الدهني، أما لدى حشرة Haematopinus فتكون على هيئة خلايا منتشرة في الطبقة الطلائية للأمعاء الوسطى، وقد تكون حرة ضمن الدم لدى بعض الأنواع الحشرية، أو قد تكون داخل الأنابيب المبيضية.

وقد وجدت الأجسام الفطرية داخل أنابيب مالبيكي (بعض غمديات الأجنحة) أما عند القمل الماص وذبابة نسي نسي، فتتأثر الأجسام الفطرية في جدار الأنبوب الهضمي أثناء فترة التحول، ويمكن للكائنات الحية الدقيقة أن تهجر، حيث نلاحظ أنها تغادر الجيوب الموجودة داخل الأمعاء الوسطى لتستقر في أحد الأعضاء الفموية (الشكل ٢،١٣)



الشكل ١٣، ٢ رسم توضيحي يبين توضع الأحياء الدقيقة في الأنبوب الهضمي

A - توضع الأحياء الدقيقة في الأمعاء الوسطى ليرقة ذبابة الزيتون *Dacus Oleas*

B - توضع الأجسام الفطرية *Mycetocyte* بين خلايا الأمعاء الوسطى لدى عذراء فصيلة

Curculionidae.

٢ - دور الكائنات الحية الدقيقة :

تمت عدة تجارب لتقدير الدور الذي تقوم به الكائنات الحية الدقيقة في فيزيولوجيا العائل، أولى هذه التجارب عزل الأحياء الدقيقة وتربيتها، ومن ثم تحليل أهميتها الفيزيولوجيا، والطريقة الثانية هي الحصول على حشرة خالية من هذه الكائنات بهدف معرفة إلى أي حد تعد هذه الكائنات مهمة. إن فقدان هذه الكائنات الدقيقة غالباً ما يؤخر النمو، فيرقات حشرة *Stegobium Pinacea* التي استخلصت الكائنات الدقيقة منها، يمكنها أن تعيش عشرة أسابيع ولكن نموها يكون بطيئاً جداً ومن ثم تموت، بينما اليرقات الطبيعية تقترب من مرحلة التعذر، ولوحظ أن هذه الكائنات الدقيقة تزود الحشرة بفيتامينات B، والاسטרولات وتفرزها ضمن الأنبوب الهضمي، وقد تكون هذه المركبات نواتج عمليات الهضم التي تقوم بها هذه الكائنات الدقيقة. إن استعمال العناصر الموشومة أثبت أن الكائنات الدقيقة الموجودة عند الصراصير، تلعب دوراً مهماً في تصنيع الأحماض الأمينية، وقد ثبت أن هذه الكائنات تزود الصرصور الألماني ببعض

الأحماض الأمينية، والبيبتيدات الغلانية وفيتامينات B. ويختلف تأثير فقد الكائنات الدقيقة باختلاف الحشرات ويعتمد أيضاً على الغذاء المتوافر للحشرة، ففي حال غياب هذه الكائنات تصبح حشرة Calandra أصغر حجماً وأقل وزناً ونادراً ما تصل حشرة Rhodnius إلى طور الحشرة الكاملة في حال حرمانها من الكائنات الدقيقة الموجودة في أمعائها. وأثبتت التجارب أن الكائنات الدقيقة الموجودة لدى الحشرات متشابهة الأجنحة، ومختلفة الأجنحة، تختص بالاستقلاب الأزوتي. وقد يتيح ذلك من تثبيت النتروجين الحر، أو تحليل مخلفات نواتج الاستقلاب في الحشرة مثل اليوريا، وحمض البولة إلى مواد آزوتية يمكن الاستفادة منها.

الفصل الثالث

جهاز الإطراح Excretory System

تعمل أجهزة الإطراح على ثبات الوسط الداخلي بشكل مستمر بحيث يسمح هذا الوسط بالنشاطات الخلوية المختلفة. إذ يعمل على ديمومة التركيب الأيوني للدم، إضافة لطرحها للمواد الآزوتية السامة والتي تنتج عن تحلل المواد البروتينية. تقوم أنابيب مالبيكي عند غالبية الحشرات بالإطراح وتنظيم الماء والأملاح. إذ تدخل الأملاح والماء ونواتج الإطراح إلى أنابيب مالبيكي من الدم ويتم في المستقيم إعادة الامتصاص، ويختلف تناول الماء والأملاح والبروتينات حسب نوع الحشرة وحسب طورها أيضاً. فالحشرات التي تعيش تحت ظروف جافة يتوجب عليها الحفاظ على الماء، ولذلك فإن فقد الماء يكون قليلاً جداً، أما الحشرات التي تعيش في المياه العذبة فيتوجب عليها طرح الماء باستمرار لتحافظ على التركيب الأسموزي الأدنى داخل الدم والنسج الأخرى.

أولاً - أعضاء الإطراح:

تعد أنابيب مالبيكي من أعضاء الإطراح الرئيسة عند الحشرات، وفي حال غياب أنابيب مالبيكي تقوم أعضاء أخرى بمهمة الإطراح مثل غدد الرأس عند حشرات عديمة الأجنحة، أو الأنبوب الهضمي مثل المن، كما أن الغدد الإضافية لجهاز التكاثر عند ذكر الصرصار تقوم بطرح اليورات. ويتراكم الكثير من المواد مثل اليورات - المعادن والصبغات داخل الجسم الدهني أو الخلايا الجار قلبية وخلايا البشرة وكذلك داخل الأنبوب الهضمي. إن وجود مثل هذه المواد يمكن أن نعهده كدلائل للإطراح.

١ - أنابيب مالبيكي *Malpighian tubules*:

أشير إلى وجود أنابيب مالبيكي لأول مرة في عام ١٦٦٩ من قبل العالم مالبيكي وذلك أثناء دراسته التشريحية لدودة الحرير، وقد أعطاها اسم (Vasa

Varricosa) إلا أن العالم ميكل Meckel أعطاهما الاسم الحالي وذلك في عام ١٨٢٦. وقد أثبت عديد من العلماء دور أنابيب مالبيكي في الإطراح منذ فترة طويلة. وقد قارنها العالم رينجير Renger عام ١٨١٧ بالكليتين عند الفقاريات.

بينت الدراسات التشريحية الكثيرة وجود أنابيب مالبيكي عند الغالبية العظمى من الحشرات، باستثناء الحشرات غير المجنحة مثل: الكولومبولا Callebola و Diplura من جنس Japyx، ومن بين الحشرات المجنحة التي لا تحتوي على أنابيب مالبيكي حشرات المن Aphidae، وكذلك طور الحشرة الكاملة لرتبة Strepsiptera. ويختلف عدد أنابيب مالبيكي كثيراً وذلك حسب الأنواع، إذ يتراوح العدد من اثنين إلى ٢٥٠ عند الجراد الصحراوي، ونستنتج من ذلك أن طول أنابيب مالبيكي يقصر كلما زاد عدد الأنابيب، ويكون بالنتيجة سطح الترشيح بالميلغرام الواحد للحشرة ثابتاً إذ يبلغ ٤١٢ مم^٢ / مغ عند الصرصار الذي يحتوي على ٦٠ أنبوباً ويصل إلى ٥٠٠ مم^٢ / مغ عند يرقات Castrophaga والتي تحتوي على ٦ أنابيب.

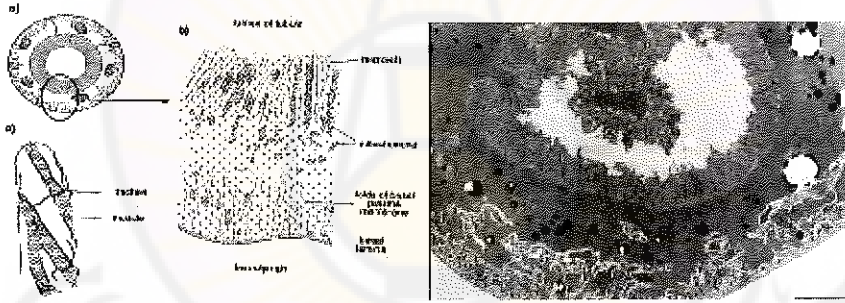
ترتبط أنابيب مالبيكي بالقناة الهضمية بواسطة قناة صغيرة أو حالب Ureter يصب عادة في المنطقة الفاصلة ما بين الأمعاء الوسطى والخلفية، وأنابيب مالبيكي هي أنابيب عمياء دقيقة تعوم داخل الدم. وتكون النهاية الطرفية لهذه الأنابيب عادة حرة ومع ذلك عند بعض الحشرات التابعة لرتبة Homoptera وعند الكثير من الحشرات كاملة التطور، ترتبط النهاية الطرفية أو تلتصق بجدار المستقيم ويطلق على هذه الحالة اسم (Cryptonephridial arrangement).

تظهر أنابيب مالبيكي عند بعض الحشرات اختلافات مورفولوجية سواءً بالطول وبالشكل وحتى باللون. وحتى ضمن الأنبوب الواحد غالباً ما نجد تمايزاً إلى عدة أجزاء ونجد على الأقل منطقتين متميزتين : الجزء الطرفي البعيد Distal والجزء القريب Proximal ويظهر هذا التمايز تخصصاً وظيفياً (الشكل ٣، ١).



شكل ٣,١ صورة مأخوذة بمساعدة المجهر العادي للزوج الأيسر لأنابيب مالبيكي
لدى يرقات الذباب *Calliphora* (عن قسيس)

لقد أسهمت الدراسات التشريحية وفوق التركيبية في معرفة صفات الخلايا التي
تشكل أنابيب مالبيكي. فتحتوي الخلية المالبيكية على مواصفات فوق تركيبية والتي
ترتبط عادة بنقل الماء والمواد الذائبة وتتألف الخلية النموذجية من المناطق التالية
(الشكل ٣,٢) :



الشكل ٣,٢ أنابيب مالبيكي. أ- مقطع عرضي في الأنبوب. ب- الخلية الرئيسية المالبيكية. ج-
نهاية أنبوب مالبيكي عند حشرة النحل تبين ارتباطه بالعضلات والقصبات
الهوائية (Wigglesworth, 1965)

صورة مأخوذة بمساعدة المجهر الإلكتروني، تبين التركيب فوق البنوي للخلية الرئيسية
المالبيكية: (عن قسيس)

آ- المنطقة القاعدية : تحيط الصفيحة القاعدية Basal lamina بالخلية من الناحية الخارجية وتكون عادة رقيقة (١٣٠ نانو متر) ويرتبط بها خلايا القصبات الهوائية Trachea من ناحية الدم .

ينغمد الغشاء السيتوبلازمي القاعدي انغمادات طويلة مشكلاً طيات عدة مختلفة العمق، أو ما يدعى بالحجيرات السيتوبلازمية القاعدية والتي تحتوي على جسيمات كوندرية.

ب- المنطقة الوسطى وتحتوي على النواة وعلى الشبكة السيتوبلازمية الداخلية المحيطة R.E.G وتحتوي على الكثير من الفجوات مختلفة الحجم والشكل والمحتوى.

ج- المنطقة القمية: وتحتوي على الزغيبات القمية Microvilli التي تحتوي بين طياتها الجسيمات الكوندرية.

تقوم أنابيب مالبيكي بعملية الإطراح بشكل أساسي، ولكنها تقوم عند بعض الحشرات (نصفية الأجنحة، حرشفية الأجنحة) بدور الامتصاص أيضاً. وقد تبدأ عملية الامتصاص هذه في الجزء الطرفي البعيد الذي يحتوي على خلايا مزودة بزغيبات كثيفة، يتضمن بعضها جسماً كوندرياً أو في الجزء القريب، ومن ثم تنتهي عملية الامتصاص في منطقة المستقيم. وهناك بعض الحالات التي لا يتم الامتصاص فيها إلا في خلايا المستقيم.

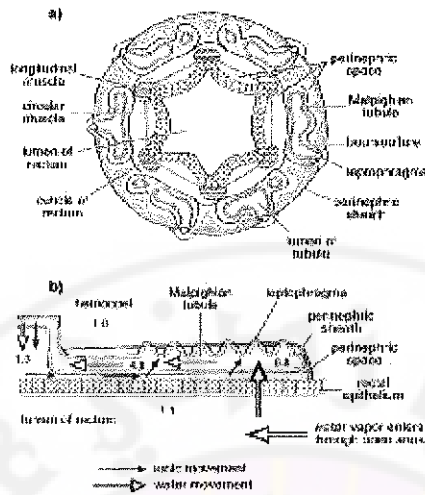
وتتميز خلايا حلمات المستقيم والخلايا المجاورة والتي تقوم بالامتصاص بأنها مغطاة بطبقة كيوتيل رقيقة، ولها أغشية جانبية تشكل طيات عدة متراسة، وتحتوي هذه الأخيرة على جسيمات كوندرية ولها نشاط أنزيمي كبير، وبخاصة أنزيم الـ (ATP ase). لا تسمح الروابط الخلوية والتي هي من نوع (septate desmosome) باتصال الفراغات ما بين الخلايا بالدم إلا في بعض النقاط القليلة، نظراً لأن هذه الروابط موجودة بالقرب من السطح العلوي والقاعدي لهذه الخلايا. وقد يستكمل تركيب حلمات

المستقيم بنسيج خاص يتكون من الأنسجة الضامة والقصبات الهوائية والمحاور العصبية لبعض المحاور العصبية المفرزة.

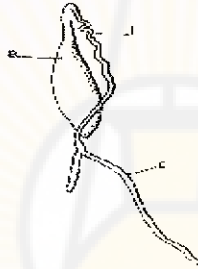
عند وجود اتصال مباشر ما بين أنابيب مالبيكي والمستقيم نلاحظ أن المنطقة البعيدة من أنابيب مالبيكي تنطبق على خلايا المستقيم وتبقى محافظة على هذه الوضعية بفضل وجود غشاء مغلف *perinephric sheath*، ويشكل هذا الغشاء تجويفاً خاصاً يسمى (*Perinephric space*) مليئاً بسائل خاص. وتحافظ خلايا مالبيكي على التركيب نفسه الذي تتميز به خلايا هذا الجزء، إلا أنه توجد بعض الخلايا المتخصصة تدعى (*Leptophragma*) عند حشرات غمديات الأجنحة، توجد هذه الخلايا على سطح التماس مع الدم. وتمتاز هذه الخلايا بأن نواتها موجودة على أحد الجوانب، والجدار الخلوي المجاور للمعة أنابيب مالبيكي يكون رقيقاً جداً ويشكل نوافذ صغيرة (الشكل ٣،٣).

٢ - الغدد الشفوية *Labial glands*:

تقوم هذه الغدد لدى الحشرات التي لا تحتوي على أنابيب مالبيكي، مثل الكولومبا، والـ *Diplura* والـ *Thysanura* بمهمة الإطراح، وتحتوي هذه الغدد على حوصلة نهائية *Saccule* تتكون من طبقة من الخلايا السطحية وتحتوي أيضاً على *Labyrinthe* وعلى أنبوب طويل ملتف، تمتاز خلاياه بأن لها المواصفات نفسها الموجودة عند خلايا أنابيب مالبيكي (الشكل ٣،٤) وتستطيع هذه الغدد امتصاص الملونات من الدم.



الشكل ٣,٣- مقطع عرضي في منطقة ارتباط أنابيب مالبيكي بمنطقة المستقيم عند *Tenebrio*
 ب- حركة الماء والأملاح في هذه المنطقة (O'Donnell & Machin, 1991).



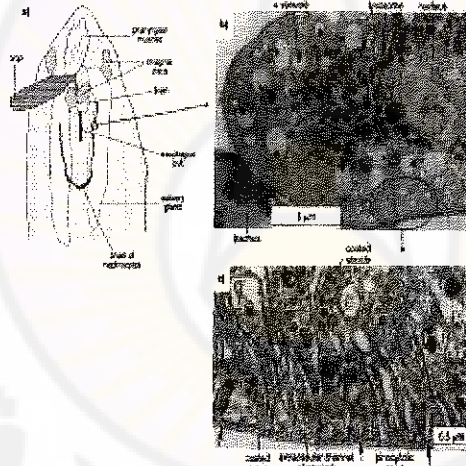
الشكل ٣,٤ رسم توضيحي يبين الغدد الشفوية لدى حشرة الكولومبول.

٣ - النفروسيت *Nephrocytes*:

خلايا تقوم بتخليص الدم من الشوائب الكيميائية ذات الوزن الجزيئي الكبير، والتي لا تستطيع أنابيب مالبيكي طرحها. وتستطيع هذه الخلايا التخلص من الملونات والأجزاء الغروية الأخرى باستثناء البكتيريا. توجد بعض خلايا النفروسيت بالقرب من القلب ولذلك تدعى بالخلايا الجارقلبية *Pericardial cells* وبعضها الآخر يرتبط بالعضلات المروحية. تتبعثر هذه الخلايا عند حوريات الرعاشات بين خلايا الجسم

الدهني وأماكن أخرى. أما عند يرقات الذباب التابعة لمجموعة Cyclorrhapha فتكون على شكل سلسلة متوضعة بين الغدد اللعابية (الشكل ٣,٥).

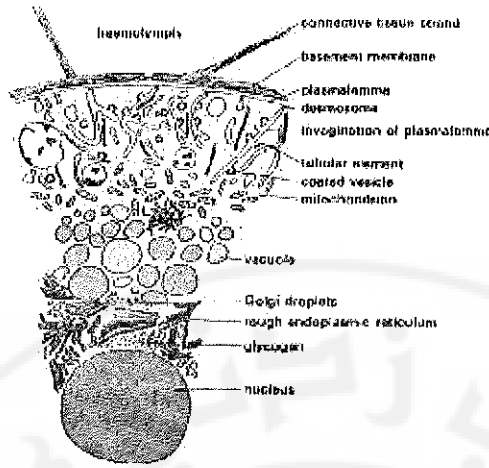
تتميز خلايا النفروسيات عند يرقات كاليفورا بأنها كبيرة الحجم يصل قطرها من ١٤٠ - ٢٠٠ ميكرون، ويمكن تمييز عدة من مناطق داخل الخلية نفسها. ينغمد الغشاء السيتوبلازمي القاعدي ويشكل Labyrinth وقد نلاحظ بعض الأجربة التي تنشأ عن انغمادات الغشاء السيتوبلازمي والتي تدعى (Coated vesicles) بالإضافة إلى وجود الجسيمات الحالة الأولية Lysosomes وبعد المنطقة القاعدية نلاحظ منطقة غنية بالفجوات Vacuoles مختلفة الأنواع ومن ثم تأتي منطقة غنية بالشبكة السيتوبلازمية الداخلية والجليكوجين وأجسام غولجي ومن ثم نلاحظ النواة (الشكل ٣,٥ و ٣,٦).



الشكل ٣,٥ أ- خلايا النفروسيات على شكل سلسلة بين الغدد اللعابية عند يرقات Cyclorrhapha

ب- صورة مجهرية لخلية النفروسيات عند يرقات الكاليفورا

ج- صورة مجهرية لمنطقة Labyrinth في خلية النفروسيات عند يرقات الكاليفورا (Koenig & Ikeda, 1990)



الشكل ٦، ٣ رسم تخطيطي لجزء من خلية النيفروسيت ليرقة كاليفورانيين مناطق الخلية المختلفة.

٢- فيزيولوجيا الإطراح :

تتكسد المنتجات النهائية لمختلف نشاطات الاستقلاب داخل الدم إلا أن تراكمها يكون مؤقتاً، فغاز ثاني أوكسيد الكربون ينتشر عبر طبقة الكيوتيكل أو عبر القصبات الهوائية، أما المواد الأزوتية وغيرها فتطرح عن طريق أنابيب مالبكي. أن الإطراح والتنظيم الأسموزي هما مرحلتان تتضمنان إطراح البولة الأولية عن طريق أنابيب مالبكي ومن ثم إعادة امتصاص الماء والأيونات أو الجزيئات الغروية عن طريق الجزء الطرفي لأنابيب مالبكي أو بوساطة المستقيم.

آ - نواتج الإطراح :

تعد الأمونيا أولى المنتجات النهائية لاستقلاب الآزوت ولكن هذه المادة سامة جداً، إلا في حال وجودها ممددة كثيراً، ولذلك لا يمكن التخلص منها إلا بوساطة البولة الغزيرة والممددة، ولذلك نجد الحشرات المائية وبعض يرقات الذباب هي الوحيدة التي تقوم بطرح الآزوت على هيئة أمونياك. وتشكل الأمونيا نسبة كبيرة من النتروجين الذي يطرحه الصرصار الأمريكي وتخزن هذه المادة على هيئة حمض البولة داخل الجسم

الدهني. إلا أن المصدر الرئيس للأمونيak لم يعرف بالضبط، وهل هو ناتج مباشرة عن تحلل الأحماض الأمينية مباشرة أم أن الأمونيak تنتج عن التحلل الثانوي لبعض منتجات الإطراح؟ وقد وجد عند يرقات الذباب، أن الأمونيak ناتج عن الادينوزين Adenosine وذلك بفضل أنزيم Desminase، وهذا يدعو للافتراض بأن مصدر الامونيak هو التحورات الثانوية للإطراح الأزوتي بدءاً من تحلل الأحماض الأمينية للبورين Purine. ولكن بشكل عام عند غالبية الحشرات يطرح القسم الأكبر من الأزوت على هيئة حمض البولة uric acid الذي ينتج جزء منه عن تحلل الأحماض النووية، ويشكل داخل الجسم بدءاً من مجموعات أمينية ناتجة عن تحلل المواد البروتينية.

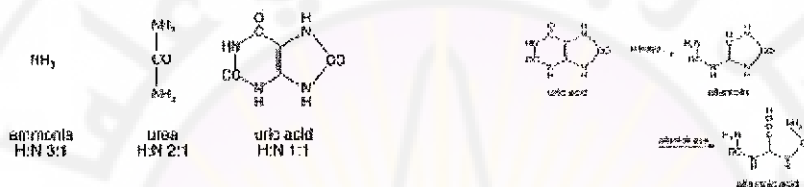
قد تتجمع اليورات وحمض البولة على هيئة حبيبات (Spherules) داخل أنسجة مختلفة، ولكن توجد بشكل رئيس داخل الجسم الدهني. وغالباً ما تكون هذه التجمعات مؤقتة لأن اليورات تنتقل إلى الدم قبل أن تطرح من قبل أنابيب مالبيكي. ولذلك يكون تركيز حمض البولة في الدم مختلفاً جداً.

- (Allantoin, Allantoic acid) وتحتوي أنابيب مالبيكي على الأنزيمات الضرورية لمثل هذا التحلل مثل أنزيمات اليوريكاز Uricase والألنتوثياز Allantoinase، ونذكر من هذه الحشرات الكاليفورا، وصرصار الحقل ذات البقعتين. أما عند الكثير من الحشرات حشفيات الأجنحة فنتم أكسدة حمض البولة في الجسم الدهني.

تستطيع بعض الحشرات الأخرى أن تطرح الأزوت على شكل يوريا urea ولكن هذه الكمية تكون قليلة، أما الأنزيمات اللازمة للحصول على اليوريا فتوجد في دم بعض الحشرات مثل Acheta إذ يحتوي دم هذه الحشرة على أنزيم الأنتوثييكاز Allantoicase الذي يحول حمض الألتوثييك إلى حمض غليوكسيليك Glyoxylique Acide ومن ثم يوريا. ويمكن تلخيص مختلف المراحل للحصول على اليوريا كما في (الشكل ٣،٧):

إلا أنه يوجد مصادر أخرى لليوريا فقد تنتج عن تحلل الأرجينين Arginine أو عن تحلل الفوسفورأجنين Phosphoarginine.

وهناك تراكم لبعض الصبغات التي قد تعد نواتج إخراج وأصبحت، وبصورة ثانوية، لها دلالات بيولوجية مثل مادة البترين Petrines التي تتراكم داخل حراشف أجنحة الفراشات (فصيلة Pieridae) وتتراكم بعض الملونات الأخرى داخل الأنسجة الحسية أو داخل أنابيب مالبيكي مثل الأموكروم Ommochromes والفلافون Flavone .

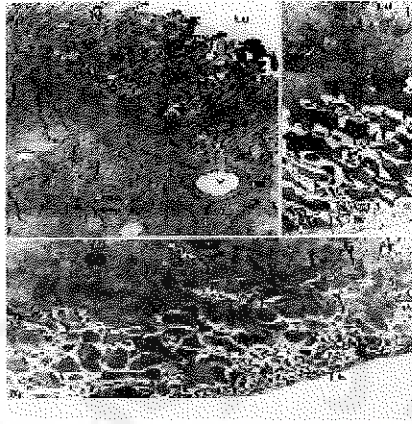


الشكل ٣,٧ استقلاب حمض البولة.

٢- تشكيل البولة :

أ- تشكل البولة الأولية داخل أنابيب مالبيكي :

تطرح نواتج النتروجين عند غالبية الحشرات من الدم عن طريق أنابيب مالبيكي. ويتضمن تشكل البولة الأولية على عدة مراحل نشطة إضافة لأن بعض الجزيئات الصغيرة والسكر واليوريا قد تنتشر بصورة خاملة. ويتطلب النقل الفعال أو النشط الطاقة، والتي يتم الحصول عليها عن طريق تحلل جزيئات الـ ATP، ويوجد أنزيم الـ (ATP ase) في المنطقة القاعدية والعلوية للخلية المالبيكية وذلك عند حشرة Calliphora (قسي ١٩٨٣) (الشكل ٣,٨).



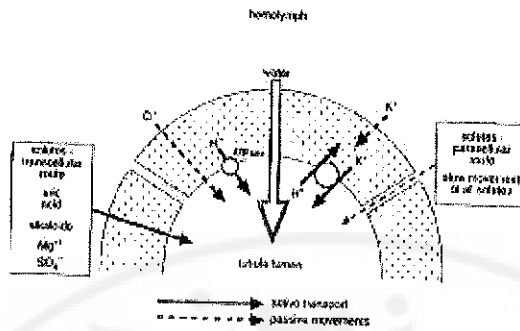
الشكل ٣,٨ صورة مأخوذة بمساعدة المجهر الإلكتروني لإحدى الخلايا الرئيسية

لأنابيب المالبكي تبين تمركز أنزيم الـ ATP ase على الغشاء

السييتوبلازمي القاعدي والقمي (يشير السهم إلى وجود هذا الأنزيم) (عن قسيس)

EX	الفراغات التي تشكلها انغمادات الغش	Mv	الزغيبات القمية
Lb	الصفحة القاعدية	reg	الشبكة السييتوبلازمية القاعدية
LU	لمعة الأنبوب	V	فجوات خلوية

وتستخدم هذه الطاقة لضخ أيونات البوتاسيوم K^+ من الدم وباتجاه الخلايا، وهذه الأخيرة تضخها باتجاه التجويف العام لأنابيب المالبكي، ويحدد هذا النقل الفعال لأيونات K^+ سريان البولة الأولية وتركيز أيونات البوتاسيوم K^+ في دم الحشرات كما هو الحال عند حشرات Calliphora, Carausins, Calpodes. يخلق دخول أيونات البوتاسيوم إلى الخلية المالبكية وخروجها من الخلية فرقاً بالتركيز داخل القنوات المتشكلة عن انغمادات الغشاء السييتوبلازمي القاعدي، وداخل الزغيبات القمية، ونتيجة لهذا الواقع يدخل الماء عبر الغشاء القاعدي عن طريق الترشيح الأسموزي ومن ثم ينتقل إلى خارج الخلية (الشكل ٣,٩)



الشكل ٣,٩ تخطيطي يبين حركة الماء والمواد الذائبة داخل أنبوب مالبيكي:

تدل الأسهم القائمة على النقل الفعال للمواد الذائبة، الأسهم المتقطعة تدل على النقل الخامل للمواد الذائبة أما السهم الفاتح فتدل على النقل الخامل للماء (Maddrell & O'Donnell, 1992) وتستطيع أنابيب مالبيكي ان تطرح حمض البولة على شكل أملاح بوتاسيوم وأملاح صوديوم أكثر ذوباناً في الماء. ويكون الضغط الأسموزي للبولة الأولية مساوياً للضغط الأسموزي للدم ولكن تركيبه الأيوني يكون مختلفاً، إذ إن تركيز شوارد الصوديوم في البولة يكون أكثر بست مرات على الأقل من تركيزها في الدم (الشكل ٣,١٠).

ب - ظواهر الامتصاص وتشكيل البولة الثانوية :

تبدأ ظاهرة الامتصاص عند الكثير من الحشرات Calliphora, Drosophila. Rhodnius, Calpodes في الجزء القريب من أنابيب مالبيكي وتتابع ظاهرة الامتصاص هذه في منطقة المستقيم، أما عند بعض الحشرات الأخرى فيتم الامتصاص داخل حلقات المستقيم. وقد يرتبط امتصاص الماء داخل حلقات المستقيم بالنقل الفعال للأيونات باتجاه الفجوات بين الخلايا وذلك بفضل جهاز الضخ الميتوكوندري. ويؤدي هذا النقل الفعال إلى ارتفاع الضغط الأسموزي داخل الفراغات بين الخلايا مما يؤدي إلى انسياب الماء من تجويف المستقيم. وتستبدل بالأيونات المأخوذة من سيتوبلاسم الخلايا أيونات أخرى مصدرها لمعة الأنبوب أو من الدم وذلك لإعادة استخدامها. كما

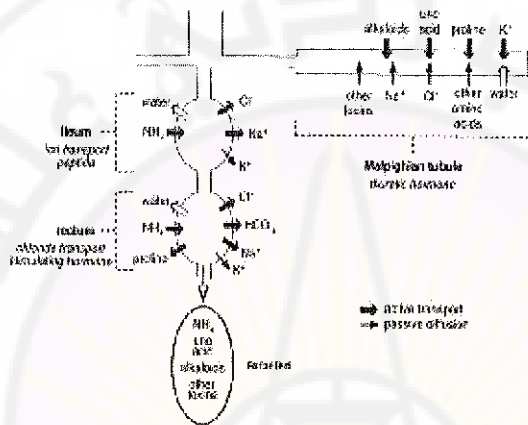
تمتص داخل حلقات المستقيم أيونات مختلفة وبخاصة القلوية منها بالإضافة إلى سائر الأحماض الأمينية تقريباً (الشكل ٣، ١١).

تزداد حموضة السائل الموجودة داخل المستقيم بسبب استخلاص الماء والأيونات القلوية، وهذا يسبب ترسب حمض البولة ولذلك لا نجد بلورات البولة وبيورات حمض الأمونيوم (بيورات البوتاسيوم والصوديوم) في داخل لمعة المستقيم وإنما في أماكن أخرى. فقد توجد على امتداد أنابيب مالبيكي كما هو الحال عند بعض حشرات الذباب أو داخل بعض الأنابيب كما هو الحال عند حشرة *Cryllotalpa*، أو داخل جزء فقط من أنابيب مالبيكي (حشرة *Rhodnius*).

الأيونات	عذراء			
	يرقة الطور الثالث	بعمر يومين	بعمر ٧ أيام	حشرة كاملة
الصوديوم	البولة ٢٨٣٢,٩	١٥١٥,٧	٨٨٨,٩	٤٨٤,٢
	الدم ١١٦,٣	٥٧,٧	٨٧,٦	١٤١,٢
البوتاسيوم	البولة ١٤٢,٧	٤٣٠,٩	٣٣٧,٤	٦٠,٩
	الدم ١١,٣	٢٤,٣	٣٩,٢	٢٢,٦
الكالسيوم	البولة ٢١٠,١	١٤٤٥,٦	٧٢٤,٩	١١٦,٧
	الدم ٦,٢	١,٢	٢,٣	٤,١
المغنزيوم	البولة ٥٥٧,٥	٢٩٣١,٧	٨٢٢,١	١٤٤,٦
	الدم ١٣,٦	٧,١	١٠,٨	٣,٥
الفوسفور	البولة ٣٧٣,٦	٤٣٣٦,٨	١٣٨٧,٤	٢٠٠,٠
	الدم ١٨,٤	٤٧,٨	٣٨,٥	٣١,٩

الشكل ٣، ١٠ مقارنة ما بين التراكيز الأيونية (مليمول ١ - ١٠) للبولة والدم في مختلف أطوار الحشرة (عن قسيس).

وقد لا نجد أي نوع من الفضلات الصلبة عند بعض الحشرات مثل الحشرات التابعة لغشائيات الأجنحة وعند Siphanoptera. وهناك اختلافات كبيرة في الضغط الأسموزي ما بين البولة الأولى والبولة الثانوية، إذ إن الأخيرة تكون أكثر تركيزاً. ويعتمد الاختلاف في التركيب الأيوني وتركيب البولة الثانوية على الوسط الذي تعيش فيه الحشرة وعلى كمية الماء المتوافرة بالغذاء.



الشكل ٣,١١، شكل تخطيطي يمثل حركة الأيونات غير العضوية والجزيئات العضوية داخل وخارج جهاز الإطراح لدى حشرة الجراد (Phillips & Audsley, 1995)

وقد لا نجد أي نوع من الفضلات الصلبة عند بعض الحشرات مثل الحشرات التابعة لغشائيات الأجنحة وعند Siphanoptera. وهناك اختلافات كبيرة في الضغط الأسموزي ما بين البولة الأولى والبولة الثانوية، إذ إن الأخيرة تكون أكثر تركيزاً. ويعتمد الاختلاف في التركيب الأيوني وتركيب البولة الثانوية على الوسط الذي تعيش فيه الحشرة وعلى كمية الماء المتوافرة بالغذاء.

٣ - المراقبة الهرمونية للإطراح :

تنظم الهرمونات العصبية الصمية عملية الإطراح بحيث يتوافق وحاجة الجسم للماء والأملاح. من بين هذه الهرمونات هرمون البولة Diuretic hormone والذي تنتجه مجموعتان من الخلايا العصبية المفرزة والموجودة داخل الجزء الخلفي للعقدة العصبية الصدرية الثانية، والذي تم اكتشافه عند حشرة Rhodnius. ويتحرر هذا الهرمون عند تناولها وجبة من الدم، إذ إن هذا الانتفاخ يحرض مستقبلات الضغط البطنية ومن ثم إفراز الهرمون.

وتوجد هذه الهرمونات عند غالبية الحشرات، إلا أن مركز إنتاجها قد يكون مختلفاً، فعند الصرصار وجد أن العقدة العصبية البطنية الأخيرة تقوم بإفراز هذا الهرمون بينما تتدخل بعض المراكز العصبية الدماغية المفرزة بإنتاجه عند بعض الحشرات الأخرى. كما تم استخلاص هذا الهرمون من الغدد الصم (C.C) عند أنواع مختلفة جراد - ذباب. . وقد وجد عند الجراد أن هرمون البولة هذا يلعب دوراً مهماً مزدوجاً، فهو يزيد من حركة السائل عبر جدار أنابيب مالبكي من جهة، ويثبط ظواهر الامتصاص داخل المستقيم من جهة أخرى، إلا أن استجابة المستقيم تكون أكبر من استجابة أنابيب مالبكي.

تعد أنابيب مالبكي لحشرة كاليفورنيا Carusius حساسة للـ AMP cyclique، إذ إن هذه المادة تنشط هرمون البولة وذلك عند وصول هذه المادة أو تحررها داخل خلايا أنابيب مالبكي.

وهناك بعض المواد المضادة لعمل هرمونات البولة والتي تم اكتشافها في دم الصرصار، وداخل الغدد الصم والأعضاء الحشوية لحشرة الجراد. وقد تقوم هذه الهرمونات بتحريض امتصاص الماء داخل المستقيم.

ثالثاً - التنظيم الأسموزي :

تعتمد الآليات المنظمة للحفاظ على التركيب الأيوني للدم، على مراقبة المحتوى المائي، وبذلك تختلف مشكلات الحشرات في تنظيم الماء والأملاح المعدنية تبعاً للوسط الذي تعيش فيه. فيكون للحشرات الأرضية مشكلات مختلفة عن تلك التي تعيش في المياه العذبة أو المالحة.

١ - الحشرات الأرضية :

تمتاز مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة بخواص مهمة جداً لمقاومة الجفاف، وذلك نظراً لصغر حجمها، وإذا كانت الحشرات تقاوم الجفاف عن طريق تقليل حجم الدم لفترة وجيزة دون أن يزداد ضغطه الأسموزي فإنه لابد من وجود آليات ضرورية للتقليل من فقد الماء أثناء التنفس أو الإطراح. وتعوض كمية الماء التي فقدت إما عن طريق الغذاء أو عن طريق الجسم.

تفقد الحشرات الأرضية الماء عن طريق التبخر عبر سطح جدار الجسم، وعن طريق الفتحات التنفسية، إضافة لطرحه عن طريق البول، ولكي تحافظ على حياتها يتوجب عليها أن تجعل كمية الماء المفقودة أقل ما يمكن، وأن تعوض هذه الكمية المفقودة من مصادر مختلفة. ويتأثر معدل التبخر عبر جدار الجسم بدرجة حرارة ثابتة، بالرطوبة الجوية، وسرعة الرياح، وكما ذكر سابقاً فإن هناك درجة حرارة لكل نوع من الحشرات حيث أن أي ارتفاع فوق درجة الحرارة هذه يؤدي إلى نفوذية الكيوبتكول وبسرعة وذلك نظراً لتغير وضعيات جزيئات الشمع.

ويؤدي التبادل الغازي أيضاً إلى فقد الماء لأن الهواء الموجود ضمن القصبات الهوائية يكون مشبعاً بالماء وتنظيم هذا الفقد يتم عن طريق فتح الثغور التنفسية وإغلاقها فحشرة الجراد مثلاً تفقد نسبياً أقل كمية من الماء بمستوى الثغور التنفسية وذلك عندما

تكون الرطوبة النسبية ضعيفة، إضافة لذلك فإن اختيار البيئة الصغيرة الملائمة وتوفير الرطوبة الملائمة حول الحشرة يقلل من فقد الماء (بالتبخر).

وتوجد آلية أخرى فعالة لمكافحة فقد الماء تتمثل بقدرة المستقيم على الامتصاص الاختياري للماء والمواد المفيدة للحشرة بدءاً من البولة وفضلات الهضم وكذلك طرحه لمخلفات جافة مع حمض البولة الذي يمثل المركب الأزوتي الأساسي. فلدى الحشرات التي تمتلك جهاز إخراج من نوع: Cryptonephridial نلاحظ أن فعالية الإطراح لأنابيب مالبكي تضاف لقدرة الخلايا الطلائية للمستقيم لإنتاج آلية تركيز ذات مردودية عالية (راجع الشكل ٣،٣ و ٣،١١) تحافظ على التوازن الأيوني في حال تعويض الفقد عن طريق الحصول على الماء من الوسط الذي تعيش فيه الحشرة وذلك بفضل آليات التحكم لتجنب حدوث الجفاف السريع.

تمتاز بعض الحشرات بقدرتها الكبيرة على امتصاص الماء عبر جدار الجسم من الهواء الجوي غير المشبع وذلك فوق درجة رطوبة معينة خاصة بكل نوع. فمثلاً حشرة *Xenopsylla* يمكن أن تعوض الماء المفقود عن طريق التبخر بوساطة امتصاصه عبر جدار الجسم عندما تكون الرطوبة النسبية أعلى من ٥٠ ٪. وبما أن الدم يكون في توازن مع الرطوبة النسبية ٩٩ ٪ فإن امتصاص الماء من قبل الحشرة يجب أن يكون نقلاً فعالاً، أما عند حشرة *Lepisme* فإن الأمعاء الخلفية تنتهي بكيس شرجي عادة ملئ بالهواء ويمتاز جدار هذا الكيس بكونه مجعداً وله القدرة على امتصاص بخار الماء. تأخذ غالبية الحشرات حاجتها من الماء إما عن طريق الشرب أو من الماء الموجود في الغذاء، فحشرة *Phormia* تبدأ بالشرب عندما تحرض المستقبلات الكيميائية المختصة والتي تكون موجودة على الرسغ.

وأخيراً فإن بعض الحشرات تحصل على الجزء الأكبر من الماء عن طرق أكسدة الغذاء وتعتمد كمية الماء الناتجة عن الاستقلاب ليس فقط على كمية الغذاء وإنما

على نوعيته. فتحلل وحدة وزن من الدهون يعطي كمية من الماء أكثر من وحدة السكريات ويتدخل ماء الاستقلاب عند حشرات الـ *Tenebrio* وكذلك لدى يرقات *Tineola* التي تتغذى على مواد جافة.

٢- حشرات المياه العذبة :

تكون مشكلات التنظيم الأسموزي التي تعترض الحشرات المائية على عكس المشكلات الموجودة لدى الحشرات الأرضية. يمتاز دم هذه الحشرات بأن تركيزه أعلى من تركيز الوسط الذي تعيش فيه الحشرة لذلك فإن الماء يميل إلى العبور باتجاه داخل جسم الحشرة عبر جدار الجسم فيتوجب على الحشرة في هذه الحال أن تقاوم ضد التميّه وفقد الأملاح.

قدّرت نفاذية جدار الجسم إما بقياس درجة فقد الماء لحشرة وضعت بهواء جاف وإما بقياس درجة انسياب الماء باستخدام D_2O . ومع أن نفاذية جدار الجسم قليلة إلا أنها تختلف من نوع لآخر وتكون دائماً مرتفعة لدى الأطوار الفتية عند الحشرات المائية ولكنها قليلة لدى الحشرات الكاملة التابعة لنصفية الأجنحة. وأقل ما يمكن أن نجدها لدى الحشرات الكاملة التابعة لغمدية الأجنحة.

وعندما تكون النفوذية كبيرة نسبياً فمرد ذلك يعود لغياب طبقة جزيئات الشمع المتجهة على كل الكيونتيكل أو جزء منه، إن كيونتيكل الخياشم التنفسية وبطن الأطوار الفتية لحشرات *Sialis, Ephemera* يكون أكثر نفوذية من كيونتيكل الصدر، أما لدى يرقات البعوض الـ *Aedes* فإن الماء يعبر بسهولة بمستوى الحلمات الشرجية *Anal papillae*. أما الأنواع التي لا يوجد لديها حلمات شرجية فإنها تأخذ الماء عن طريق الانتشار عبر جدار الجسم. وقد أثبتت التجارب أن لدى الحشرات المائية التي لا تحتوي على حلمات مستقيم تحصل على كمية من الماء عن طريق الانتشار عبر جدار الجسم تقدر بـ ١٠ % كحد أعلى من وزن جسمها باليوم وذلك على درجة حرارة ٢٠ م°، أما

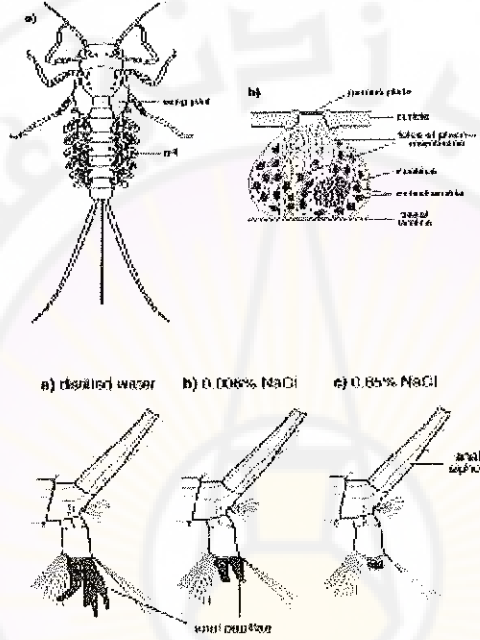
الحشرات التي تحتوي على حلمات مستقيم فإن كمية الماء تصل حتى ٣٠٪ من وزنها باليوم. إضافة إلى ذلك فإن بعض الحشرات كالأطوار الفتية لحشرة Sialis تستطيع ان تبتلع الماء أثناء تناولها الغذاء.

يتطلب دخول الماء بهذه الكميات الكبيرة إلى داخل جسم الحشرة إنتاج بولة غزيرة مرتفعة التركيز مقارنة بالدم، وتكون إعادة امتصاص الماء بمستوى المستقيم قليلة بينما يكون امتصاص الأيونات : أيونات البوتاسيوم والصوديوم والكلور مرتفعاً جداً. ويكون نقل أيونات الكلور والصوديوم نقلاً فعالاً مع تنظيم تركيب الدم. ومع إعادة أخذ هذه الأملاح فإن الضغط الأسموزي للبولة يكون مرتفعاً نظراً لوجود الأمونيак أو كربونات الامونيوم (انظر الشكل ٣،١٣).

إن فقد الأملاح، على الرغم من إعادة امتصاص جزء منه بمستوى المستقيم، يبقى مهماً لأن البولة الغزيرة تطرح باستمرار من قبل الحشرة. ويمكن أن يعوض هذا الفقد من الأملاح الموجودة في الغذاء بعد امتصاصه في الأمعاء الوسطى أو عن طريق أخذ الأيونات بفضل التراكيب المتخصصة كالحلمات الشرجية Anal papillae، وهي توسعات بجدار الجسم مليئة بالدم وتحيط بالشرج عند يرقات البعوض *Aedes culex* (الشكل ٣،١٢). تغطي الخلايا الطلائية لهذه الحلمات بطبقة من الكيوتيكل الرقيق جداً وتشبه البنية فوق التركيبية لهذه الحلمات خلايا حلمات المستقيم عند حشرة كاليفورا. وأثبتت الأبحاث أن الخلايا الطلائية للحلمات الشرجية تقوم بنقل فعال لأيونات الصوديوم والكلور بحيث يحافظ على التركيز الطبيعي لأيونات الصوديوم في الدم والتي هي ٩٥ - ١٠٠ ميلي مول بينما تركيز الصوديوم في الوسط الخارجي (الماء) فلا يتعدى ٢ ميلي مولاً، ويختلف حجم هذه الحلمات تبعاً لتمدد (تركيز) الوسط فيكون حجمها كبيراً عند اليرقات التي تعيش في ماء ملوحتة قليلة لتسهيل امتصاص الأملاح المختلفة كما يزيد حجم هذه الحلمات الشرجية عند يرقات البعوض التي تعيش في محاليل مخفضة

جداً بحيث يزداد سطح التلامس لهذه الحلمات وتزداد بذلك قدرة الحشرة على أخذ الأملاح.

لا تحتوي بعض الحشرات المائية على حلمات شرجية لكن يتوجب عليها استخلاص الأيونات الضرورية فلذلك نجد بأن الأطوار الفتية لحشرات Dibelula تحصل على أيونات الصوديوم والكلور عن طريق الخياشم (الشكل ١٢، ٣).



الشكل ١٢، ٣- توزيع الخلايا المسؤولة عن امتصاص وطرح الأيونات عند يرقات ذبابة أبار.

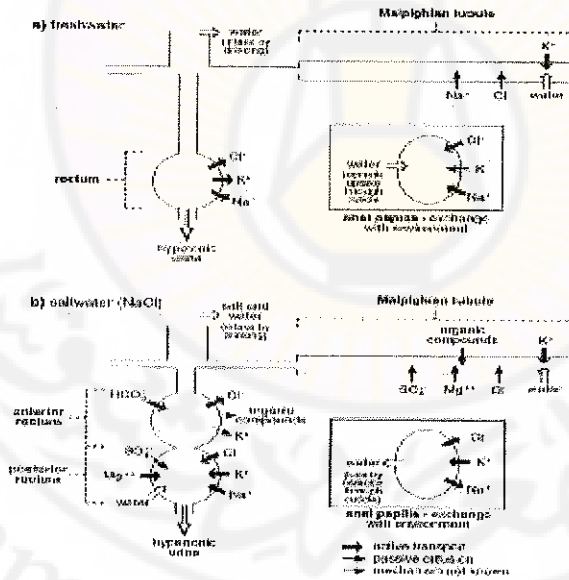
ب- التركيب البنوي للخلية الطلائية الموجودة في الخياشم (Komnick, 1977)

ج- الحلمات الشرجية عند يرقات البعوض (لاحظ اختلاف حجمها في الأوساط المختلفة

التركيز) (Wigglesworth, 1965)

٣ - حشرات المياه المالحة :

تتعرض الحشرات التي تعيش في المياه المالحة لفقدان الماء في الوسط الذي تعيش فيه لأن الضغط الأسموزي للدم أقل من الضغط الأسموزي للوسط الخارجي. ويعوض الماء الذي تتناوله الحشرة بكميات كبيرة الماء الذي تفقده الحشرة عن طريق البولة التي تطرحها باستمرار أو عن طريق الاستخلاص الأسموزي. إن المشكلة التي تفرض نفسها هي عبور الماء الخلايا الطلائية للأمعاء بعكس التدرج الأسموزي لأن المحتوى المعوي يكون مرتفع الضغط الأسموزي مقارنة بالدم عند هذه الحشرات (الشكل ٣،١٣). أن يرقات *Sialis* غير قادرة على امتصاص الماء عند ابتلاعها لمحلول متعادل الضغط الأسموزي من المانيتول ولكنها قادرة على الامتصاص عندما يكون المحلول من كلور الصوديوم. وبذلك فإنه من المحتمل أن يكون عبور الماء لخلايا الأمعاء مقروناً بهذه الأملاح.



الشكل ٣،١٣ تشكيل البولة وتنظيم الضغط الأسموزي عند حشرات المياه العذبة والمالحة
(Bradley & Phillips, 1977)

إن حشرات المياه المالحة والملوثة غالباً ما تغلبت على تغير الملوحة، وتستطيع هذه الحشرات العيش في المياه العذبة ولكنها لا تستطيع العيش في وسط أكثر ملوحة من الوسط الأساسي.

تكون إمكانية التنظيم الأسموزي لأنواع حشرات المياه المالحة أكثر فعالية بالنسبة للضغط الأسموزي لوسط لا يتجاوز ١٪ من كلور الصوديوم، أما بالنسبة لقيمة أعلى فإن التنظيم الأسموزي لا يتم ويرتفع فجأة الضغط الأسموزي الداخلي ولكن يوجد هناك حدود تسامح لتراكيز الدم والتي قد تصل إلى ٣٠٠ ٪ من القيمة الطبيعية والتي تسمح لبعض الأنواع بالعيش مثل : *Chironomus apralinus*، *Limephilus affinus* وقد تستطيع بعض الأنواع أن تتحمل تغيرات من الملوحة الزائدة في الوسط الخاص بها إذا فهي تمتاز بقدرتها على الخيار في التنظيم الأسموزي المتطور جداً.

الفصل الرابع

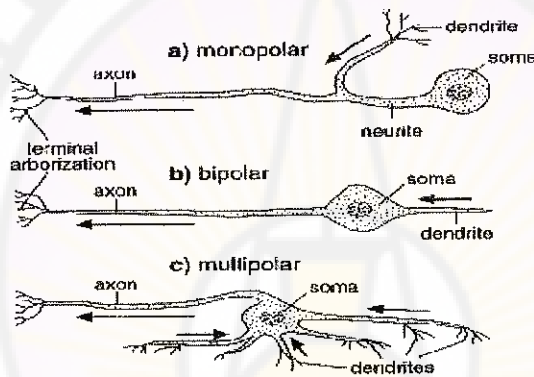
الجهاز العصبي Nervous System

يضمن الجهاز العصبي العمل السليم والموافقة ما بين الأعضاء الحسية وذلك اعتماداً على المعلومات التي تم الحصول عليها من المستقبلات المختلفة. ويتكون الجهاز العصبي من عدد كبير من الخلايا العصبية (nerve cell) والتي تسمى أيضاً العصبون (Neuron) والتي تحتوي على زوائد سيتوبلاسمية طويلة تدعى بالمحاور العصبية (Axon) وتضمن هذه الأخيرة تزايد التحريض العصبي. ويتكون الجهاز العصبي المركزي من المخ، وهو موجود في الرأس من الجهة العلوية، ومن سلسلة من العقد العصبية البطنية، حيث تتوزع فيها الأعصاب التي تمتد الأعضاء الحسية السطحية واللوامس كما يرتبط الجهاز العصبي المركزي بالجهاز العصبي السمبثاوي .

أولاً - التركيب العام للجهاز العصبي :

إن الوحدة البنائية الوظيفية في الجهاز العصبي هي الخلية العصبية والتي تتألف من جسم الخلية (Soma أو Perikaryon) ويقتصر توزيع جسم الخلية العصبية الحسية على المنطقة الخارجية لجسم الحشرة، وتتجمع أجسام الخلايا العصبية الأخرى لتشكل عقداً عصبية تتوزع على حلقات الجسم، أما الجزء الآخر والذي تتألف منه الخلية العصبية فهو الاستطالات السيتوبلاسمية والتي تقسم إلى نوعين: الأولى وهي المحاور العصبية (Axon)، والثانية وهي التفرعات العصبية الجانبية (dendrite) أو النهائية والتي تسمى التغطينات الشجرية (Terminal arborization) تكون غالبية الخلايا العصبية وحيدة القطب monopolar أي يكون لها استطالة سيتوبلاسمية وحيدة تدعى (Neurite) يتفرع منها محوران : المحور الأول وينتهي بالتشعبات العصبية، أما

المحور الثاني فينتهي بتغصنات شجرية (الشكل ٤,١) وتكون الخلايا العصبية الحسية السطحية ثنائية القطب (Bipolar) حيث تكون منطقة التفرعات العصبية قصيرة، وتستقبل التحريضات العصبية الخارجية، أما المحور الآخر فإنه يتصل بمركز العقدة العصبية. وهناك بعض الحالات التي تكون فيها الخلايا العصبية متعددة الأقطاب (Multipolar)، ونجد هذه الخلايا في العقدة العصبية تحت الدماغية والعقدة العصبية الجبهية. لا توجد الخلايا العصبية منفردة، ولكنها تجتمع لتشكيل الجهاز العصبي والذي يتضمن الجهاز العصبي المركزي وأعصابه المحيطية أو السطحية، وكذلك الجهاز العصبي المعوي



الشكل ٤,١ شكل تخطيطي يبين الأنواع المختلفة للخلايا العصبية في الجهاز العصبي لدى الحشرات. تشير الأسهم إلى اتجاه النقل (التوصيل).

١ - الجهاز العصبي المركزي Central nervous system

آ - أجزاء الجهاز العصبي المركزي :

يتألف الجهاز العصبي المركزي من المخ الذي يستقبل النبضات المحرصة من الأعصاب الحسية الرأسية وكذلك من الخلايا العصبية الواسلة للسلسلة العصبية البطنية،

ويكون بذلك المركز الرئيس للارتباطات، وإضافة للمخ توجد السلسلة العصبية البطنية وعقدة تحت المري.

١ - المخ *Brain*: يتكون المخ من ثلاثة أجزاء هي (شكل ٤,٢) :

المخ الأول: *Protocerebrum*

وهو أكبر الأجزاء وأكثرها تعقيداً، ويستقبل المخ الأول أعصاب أعضاء الرؤية (الأعين البسيطة والمركبة). ويمكن تمييز كتل عصبية شعرية متعددة والتي تمثل مراكز ارتباطات مهمة (شكل ٤,٣)

نذكر منها :

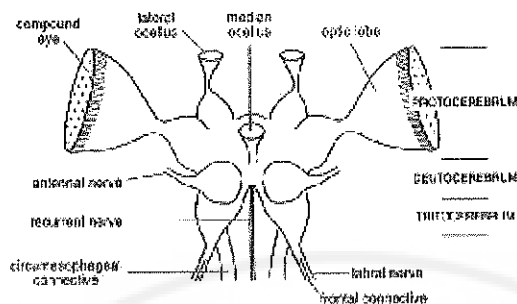
- الفصين البصريين *Optic lobes*: يعدان من أكثر أجزاء المخ تعقيداً، ويتألف كل فص بصري من ثلاث مناطق تشابكية هي من الخارج وإلى الداخل :

- الصفيحة العقدية *Lamina ganglionaris*

- النسيج المخي الخارجي *Medula*

- النسيج المخي الداخلي *Lobula*

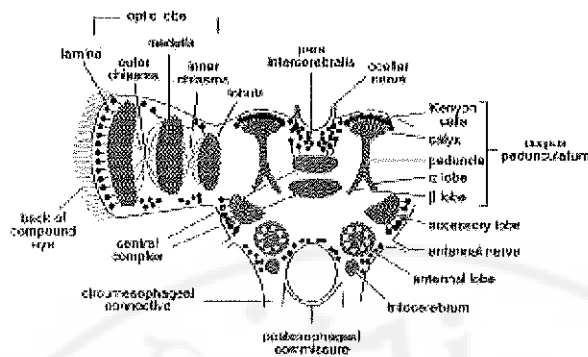
تنتهي الألياف القصيرة للخلايا الشبكية داخل الصفيحة العقدية حيث تكون هناك تشابكات عصبية مع الخلايا العصبية الواصلة. أما الألياف العصبية الطويلة لخلايا الشبكية فإنها تخترق الصفيحة العقدية لتصل إلى النسيج المخي، حيث تتشابك الألياف العصبية ما بين الصفيحة العقدية والنسيج المخي الخارجي من جهة وبين النسيج المخي الخارجي والداخلي من جهة أخرى، وتشكل بذلك نوعاً من التصلب أو ما يدعى الـ (*Chiasm Inner and outer*) الخارجية والداخلية. تربط شبكة من الألياف العصبية الفصين البصريين كما تربط بالوقت نفسه بقية أجزاء الجهاز العصبي المركزي.



الشكل ٤,٢ منظر أمامي لمخ حشرة الجراد (Albecht, 1953).

– الأجسام ذات الساق المعلقة Corpus pedunculatum

يعد هذا الجزء من أكثر الأجزاء الدماغية التي تمت دراسته وتحليله وبخاصة عند الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائيات الأجنحة لأن هذه الأجسام تبلغ أقصى مراحل تطورها عند هذه الحشرات، وتوجد هذه الأجسام في المنطقة الظهرية الخلفية للمخ الأول، وتبدو على شكل ساق مجزأة إلى فصين (α , β) تعلوها كأس (Calyx) أو عدة كؤوس لها شكل الهلال. وتكون الخلايا العصبية المتصلة بهذا الكأس صغيرة الحجم، ولذلك يطلق عليها اسم الخلايا العصبية الواصلة الصغيرة، ويتمركز محورها العصبي فقط داخل الجسم ذي الساق المعلقة والفصين. تدخل هذه الخلايا العصبية الواصلة داخل الكأس والفص a وتشكل تشابكاً عصبياً مع الألياف العصبية القادمة من المراكز الحسية للمخ (المراكز البصرية، ومراكز قرون الاستشعار). كما تشكل داخل الفص B تشابكاً عصبياً مع الألياف العصبية الواردة إلى المراكز المحركة. وبذلك يعد الجسم ذا الساق المعلقة كمستقبل للمعلومات الحسية الأكثر تعقيداً ومركز لترجمتها.



الشكل ٣، ٤ رسم تخطيطي للمخ يبين بعض المناطق الدماغية المهمة.

- الجسم المركزي Central complex:

يعد الجسم المركزي أحد المراكز الواسلة المهمة، وله عدة اتصالات مع المراكز المختلفة، مثل: الفصين البصريين، مركز قرون الاستشعار، الأجسام ذات الساق المعلاقية والـ Parsintercerebralis. وتنشأ عن الجسم المركزي ألياف عصبية باتجاه السلسلة العصبية البطنية.

إضافة لهذه المراكز توجد في المخ الأول أيضاً مراكز العيون البسيطة والجسر الرابط في مقدمة المخ. ويلعب الجزء الأمامي الأوسط للمخ الأول والذي يسمى Parsintercerebralis دوراً مهماً في فيزيولوجيا الحشرات لاحتوائه على الخلايا العصبية المفرزة.

- المخ الثاني Deutocerebrum

يحتوي المخ الثاني على مركزي قرون الاستشعار Antennal lobe، تنفرع من كل منهما الأعصاب المختلفة التي تغذي قرني الاستشعار، ويربط هذين المركزين جسر رابط (Commissure).

وهو أصغر الأجزاء، ويتألف من قسمين : أيمن وأيسر يتصلان ببعضهما بواسطة رابط تحت مريئي Postesophageal commissure، أو رابط المخ الثالث. تنشأ عن هذا المخ أعصاب أمامية تغذي الشفة العليا واتصالات جبهية إلى العقدة الجبهية والتي تعود إلى الجهاز المعوي، كما يتصل المخ بالسلسلة العصبية البطنية برابطين عصبين.

٢ - العقدة العصبية تحت المري (Subesophageal ganglion) (الشكل ٤، ٤)

تتحد الأزواج الثلاثة للعقد العصبية التابعة لحلقات الرأس الثلاث (حلقة الفكين العلويين والسفليين وحلقة الشفة السفلى) في كتلة واحدة يطلق عليها اسم الكتلة العصبية تحت المري (Subesophageal Ganglion) وتوجد هذه العقدة داخل الرأس من الجهة البطنية، وتتفرع عنها جملة أعصاب تغذي أعصاب الحس، وعضلات أجزاء الفم والغدد اللعابية وكذلك مستقبلات الرقبة وعضلاتها.

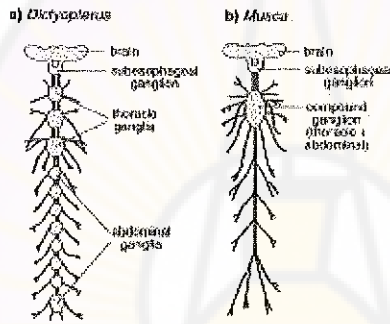
٣ - السلسلة العصبية البطنية = الحبل العصبي البطني Ventral nerve cord

تتألف السلسلة العصبية البطنية من عدد من العقد العصبية المزدوجة تتوزع على النحو التالي :

يوجد بشكل عام زوج من العقد العصبية في كل حلقة من الحلقات الصدرية الثلاث، وكذلك في كل حلقة من الحلقات البطنية الثماني الأول. ولكن غالباً أثناء مراحل تطور الحشرة، تصبح العقدتان العصبيتان التابعتان للزوج نفسه مرتبطتين ببعضهما ببعض حيث تبدوان وكأنهما عقدة واحدة. وتتصل العقد العصبية الواحدة بالأخرى بواسطة حبل عصبي مزدوج (الشكل ٤، ٤). وتمثل كل عقدة مركزاً حسيّاً ومحركاً بأن واحد للحلقة التابعة لها، وقد تمتد تشعبات العقدة العصبية الواحدة لتصل إلى عضلات الحلقة المجاورة كما هو الحال عند حشرات حرشفيات الأجنحة ومستقيمات الأجنحة.

تكون العقد العصبية البطنية أصغر من العقد الصدرية، إلا أن العقدة العصبية البطنية الأخيرة تكون مركبة وكبيرة الحجم نسبياً نظراً لالتحام الحلقات البطنية الأخيرة. ونجد العدد الأعظمي للعقد العصبية البطنية عند حشرات Thysanura وبعض الحشرات المجنحة الأولية وكذلك عند الكثير من اليرقات.

إلا أن بعض الحشرات تميل إلى تكثيف الجهاز العصبي وإقلال عدد العقد العصبية البطنية، وذلك بدمج عقدتين عصبيتين أو أكثر مع العقدة العصبية البطنية الأخيرة أو مع العقدة الصدرية الثالثة. ونجد الجهاز العصبي الأكثر تكثيفاً عند يرقات الذباب، حيث نجد أن العقد العصبية كافة قد اتحدت مع بعضها وشكلت كتلة عصبية واحدة (الشكل ٤،٤).



الشكل ٤،٤ الجهاز العصبي المركزي واختلافات تركيبه لدى الحشرات

أ عند يرقات الذباب. ب عند الخنافس

(Horridge, 1965)

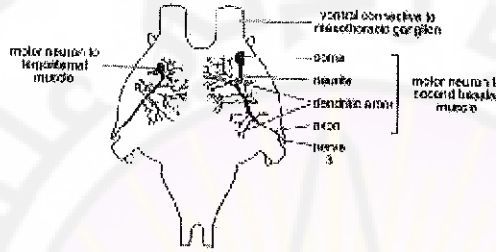
ب - أنواع الخلايا العصبية :

يمكن تقسيم الخلايا العصبية عند الحشرات إلى أربعة أنواع:

١ - الخلايا العصبية المحركة Motoneurons

يقع جسم هذه الخلايا تحت طبقة الخلايا المغلفة مشكلاً الطبقة القشرية للعقدة العصبية (الشكل ٤،٥). ويكون هذا النوع من الخلايا وحيد القطب ويتحكم بعمل

العضلات، إذ تخرج من جسم الخلية العصبية المحركة ساق مشتركة يتفرع منها المحور العصبي والفرع الجانبي. يتجه المحور العصبي إلى الجهاز العصبي المركزي، أما الجزء الجانبي dendrites فيتجه إلى العقدة العصبية أو إلى الكومة العصبية Neuropile. تقسم الخلية العصبية المحركة - حسب طريقة تأثيرها في العضلات - إلى خلايا عصبية سريعة أو بطيئة أو مثبطة. ويمكن لبعض المحاور العصبية أن تنقسم عدداً من الألياف العضلية.



الشكل ٤,٥ الخلايا العصبية المحركة في العقدة العصبية الصدرية عند الجراد (Burrows, 1977)

٢ - الخلايا العصبية الواصلة Inter neurons:

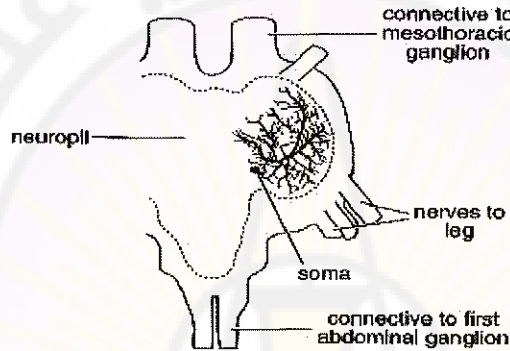
يوجد جسم هذه الخلايا بشكل عام داخل الطبقة القشرية للعقدة العصبية (الشكل ٤,٦) مشكلاً كريات (Globuli) المعروفة بغنى نواتها بالكروماتين، وتوجد هذه الخلايا بكاملها داخل الجهاز العصبي وهي تصل ما بين الخلايا العصبية المحركة والحسية، توجد بعض هذه الخلايا داخل الحلقة وتشكل عدة تشابكات داخل العقدة العصبية الواحدة وبعضها الآخر قد يوجد داخل أكثر من حلقة مع وجود تشعبات عدة داخل عدة عقد عصبية.

وتوجد بعض الألياف العصبية العملاقة التي يصل قطرها إلى ٦٠ ميكرونًا، وتنتج هذه الألياف عن التحام عدة محاور عصبية تابعة لخلايا عصبية مختلفة. وقد تغطي هذه الألياف السلسلة العصبية البطنية بكاملها ويكون لها التركيب والتنظيم نفسه

داخل كل عقدة عصبية، وتوفر هذه الألياف العصبية العملاقة التدفق السريع للسيالة العصبية. ونجد مثل هذه الألياف عند الصرصار، والكثير من مستقيمات الأجنحة، وذباب الخل. ..

٣ - الخلايا العصبية المفرزة Neurosecretory cells:

إن الدور الرئيس لهذه الخلايا كما يدل عليه اسمها هو الإفراز، ويتم ذلك داخل جسم الخلية العصبية حيث يتم نضجها هناك، بعد ذلك تسير هذه الإفرازات ضمن المحور العصبي إلى أن تصل إلى العضو المستجيب.



الشكل ٤,٦: الخلايا العصبية الواسلة في العقدة العصبية الصدرية عند الجراد (Siegler & Burrows, 1979)

٤ - الخلايا العصبية الحسية Sensory cells:

تتميز هذه الخلايا بأن جسمها موجود على سطح جسم الحشرة، وهي خلية ثنائية القطب، وترتبط زوائدها البعيدة بالتركيب الحسي (راجع الشكل ١,١ في جدار الجسم)، حيث يتم هناك نسخ المعلومات، أما محورها العصبي فإنه يدخل إلى العقدة العصبية حيث ينتهي هناك بعدة تشعبات. كما توجد خلايا عصبية حسية أخرى متعددة الأقطاب ينتشر جسمها على السطح الداخلي لجدار جسم الحشرة وكذلك على سطح الأمعاء ويتبعه المحور العصبي لهذه الخلايا إلى الجهاز العصبي المركزي.

٢ - الجهاز العصبي السمبثاوي :

يتألف الجهاز العصبي السمبثاوي من جزأين منفصلين هما :

أ - الجهاز العصبي المعوي StomodealNervous System

يبدو الجهاز العصبي المعوي عند الجنين كأنغمادات للقسم العلوي للأمعاء الأمامية، وتأخذ هذه الانغمادات فيما بعد اتصالات مع المخ. هذا الجهاز كثير التعقيد ويمد الجهاز الهضمي بالأعصاب، ويحتوي على عقدة عصبية جبهية (Frontal ganglion) فردية ووسطى، وتتصل بالمخ الثالث من كل جهة بواسطة رابط جبهي (Frontal connective)، يتفرع من العقدة العصبية الجبهية عصب يتبع الخط الوسطي الظهري للمري، ويصل إلى العقدة العصبية تحت الدماغية (Hypocerebral ganglion) والموجودة خلف المخ (الشكل ٤,٧) وينشأ عن العقدة العصبية الجبهية عدد كبير من الأعصاب (أعصاب مختلطة، أعصاب حسية وأعصاب محركة) التي تغذي الجهاز الهضمي. يتفرع من العقدة العصبية تحت الدماغية واحد أو اثنان من أعصاب القونصة والتي تتصل بعقد القونصة الموجودة عادة بمستوى القونصة. كما يوجد تشعبات عصبية تربط هذه العقدة العصبية بالغدد الصم (C.C) الموجودة بقربها.

تشبه هذه العقد العصبية في تركيبها، تلك التابعة للجهاز العصبي المركزي. تغلف هذه العقدة العصبية، بصفحة عصبية غير خلوية، ويوجد جسم الخلايا العصبية المحركة، تحت طبقة الخلايا الجانبية المغلفة Perineurium كما نجد أيضاً الخلايا العصبية الواسلة. وبما أن هذه العقد العصبية مغلفة بطبقة من الخلايا الغروية فإن التشابكات العصبية تقتصر على منطقة الكومة العصبية Neuropile المركزة والمكونة من المحاور العصبية، ومن تشعبات الخلايا العصبية المحركة، الحسية والواسلة، وتوجد خلايا عصبية مفرزة داخل العقد العصبية الجبهية. ولقد أثبتت المعطيات

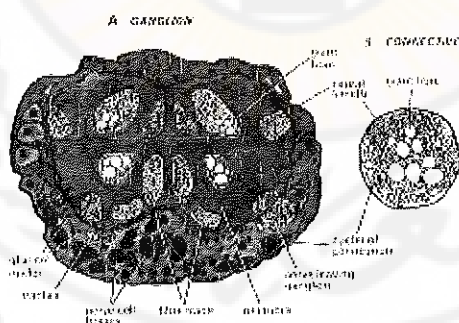
١ - غمد العصب Nerve sheath:

يحاط الجهاز العصبي المركزي بغلاف خارجي يدعى الصفيحة العصبية Neural lamella وهذه الصفيحة عديمة الشكل وتتكون من البروتينات المتعددة Mucoprotein وكذلك من (Mucopolysaccharide) الحيادي. وتحتوي هذه الصفيحة على بعض الليفات التي تحتوي بدورها على الكولاجين -fibrilsCollagen- .Like

تقوم الصفیحة العصبیة بدور میکانیکی أساسي ألا وهو الحفاظ على ارتباط الجهاز العصبي المركزي وشكله. وتفرز هذه الصفیحة ولو جزئياً من قبل طبقة الخلايا المغلفة Perineurium إلا أن بعض الخلايا الأخرى قد تسهم بتكوينها.

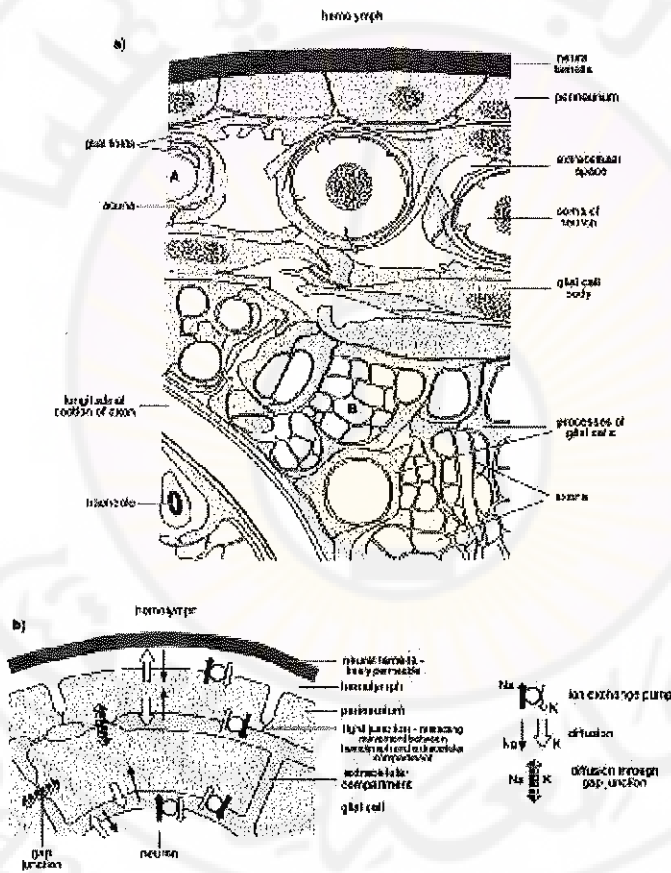
٢ - طبقة الخلايا المغلفة *Perineurium* (الشكل ٩، ٤):

تتوضع طبقة الخلايا المغلفة، تحت الصفيحة العصبية مباشرة، وتشكل الحافة الداخلية لهذه الخلايا انغمادات بين خلايا غليال (Glial) وقد يصل عمق هذه الانغمادات نحو ١٠ ميكروناً، وقد يحتوي انغمادات بعض الخلايا على كل من الغليكوجين وعلى جسيمات دهنية كربونية .



الشكل ٤,٨: مقطع عرضي (A) في العقدة العصبية البطينية (B) في منطقة ارتباط العقد العصبية البطينية لدى الصرصار الأمريكي

تقوم الخلايا المغلفة بدور مغذٍ إذ تسمح بمرور الغذاء من الدم وإلى الأنسجة العصبية. وقد أثبتت الدراسات بأن الصفيحة العصبية تسمح للجزيئات بالعبور من خلالها حتى الجزيئات الكبيرة. فقد تبين أن هناك تبادلاً للأيونات والجزيئات الصغيرة ما بين الدم والجهاز العصبي، ومن المعروف أن دم الحشرات فقير بأيونات الصوديوم Na^+ ولكنه غني بأيونات البوتاسيوم K^+ إذا لا يوجد توافق والسلوك الكهربائية الطبيعية للخلايا العصبية وتقوم الخلايا المغلفة وخلايا غليال بممارسة تنظيم فعال.



الشكل ٩، ٤ رسم تخطيطي لجزء من العقدة العصبية البطينية

A - يبين ترتيب الأنسجة المختلفة

B - انتقال الجزيئات المختلفة عبر الخلايا المغلفة وخلايا Glial (Treherne & Schofield, 1981)

ولا يمكن الاستغناء عن عملية التنظيم هذه حتى يسمح الوسط الذي تقوم فيه الخلايا العصبية والمختلف عن الدم بنقل طبيعي على امتداد المحور العصبي. إلى جانب هذا التنظيم الفعال، تقوم طبقة الخلايا المغلفة بمنع مرور بعض الجزيئات وتعمل كسد في طريق الدم، وباستخدام الجزيئات العاكسة للإلكترونات، والتي تستخدم لتتبع مسير هذه الجزيئات أثناء الدراسة بمساعدة المجهر الإلكتروني، تبين أن المواد التي تجتاز بسهولة الصفيحة العصبية تتوقف بمستوى الخلايا المغلفة، وذلك بسبب وجود الرباط الخلوي من نوع (Tight Junction) والذي يخلق النهايات الداخلية للفراغات بين الخلايا.

٣ - الخلايا الغروية Glial Cells:

تحاط كل خلية عصبية بخلية أو أكثر من الخلايا الغروية، ويوجد أنواع من خلايا غليال، وبعض هذه الأنواع كبير، ويتصل بجسم الخلية العصبية وتدخل ضمنه مشكلة انغمادات عدة أو حجيرات تكون غنية بالجسيمات الكوندرية والشبكة السيتوبلاسمية الداخلية المحببة (R.E.G.) وتغلف الخلايا الغروية الأفرع الجانبية للمحاور العصبية العائدة للخلايا العصبية المحركة، وفي حال وجود المحاور العصبية الصغيرة، فإنه يكفي لتغليفها إحدى ثنيات خلايا غليال، وعند وجود أكثر من خلية حول المحور العصبي فإنها ترتبط بوساطة رابط من نوع (Tight junction). ويوجد نوع من خلايا غليال بمحاذاة الطبقة القشرية والكومة العصبية Neuropile.

وحسب الحالات يمكن أن يكون المحور العصبي مغلفاً بغطاء وحيد، أو قد تتجمع عدة محاور عصبية صغيرة ويكون لها غطاء واحد، وهناك حالات نادرة، إذ تحاط المحاور العصبية بطبقة من مادة دهنية فوسفورية متصلبة Myelénée وهذه الحالة شوهدت عند الذبابة المنزلية.

و قد توجد فراغات ما بين خلايا غليال في المنطقة المحيطة من العقدة العصبية (Extracellular space) و تصبح هذه الفراغات أضيق في منطقة الكومة العصبية (Lacuna)، وتمتلئ هذه الفراغات بسائل له دور كبير في تحديد الخواص الكهربائية للخلايا العصبية. تقوم خلايا غليال بعزل المحاور العصبية بعضها عن بعض، ولم تشاهد التشابكات العصبية إلا في الأماكن التي لا تحتوي على الخلايا الغروية (عدم وجود خلايا غليال ليعني بالضرورة وجود تشابك عصبي). إضافة لذلك تقوم خلايا غليال بدور غذائي، فتوصل المواد الغذائية من الخلايا المغلفة وإلى الخلية العصبية.

٤ - الخلايا العصبية Neuron

يتوضع جسم الخلايا العصبية المحركة والخلايا العصبية الواصلة بالقرب من محيط العقدة العصبية وتحت طبقة الخلايا المغلفة، وتشكل بتوضعها هذا سطحاً يطلق عليه اسم السطح القشري

٥ - الكومة العصبية Neuropile (الشكل ٤, ٩) :

كما نلاحظ وجود منطقة أخرى واضحة المعالم هي السطح المركزي أو الكومة العصبية Neuropile ويتألف هذا الأخير من كتلة من المحاور العصبية المختلفة وكذلك التشعبات العصبية إضافة للخلايا الغروية التي تغلفها والأفرع الرفيعة للقصبات الهوائية. وقد تنشأ المحاور العصبية من جسم الخلية العصبية الموجودة داخل العقدة العصبية نفسها. أو من عقدة عصبية أخرى قريبة أو بعيدة، أو داخلية إلى الجهاز العصبي المركزي عن طريق عصب جانبي.

٦ - التشابكات العصبية Synapses

يقتصر وجود التشابكات العصبية عند الحشرات فقط داخل الكومة العصبية Neuropile في الجهاز العصبي المركزي، وفي مناطق اتصال الأعصاب مع العضلات، حيث لا تفصل خلايا غليال (الخلايا الغروية) سائر المحاور العصبية بعضها عن بعض في هذه المنطقة، ولذلك فإن هذه المنطقة أساسية للدمج العصبي، وإن وجد هذا النوع من التشابكات بمستوى المحاور العصبية فقط، فإنه غير موجود بمستوى أجسام الخلايا العصبية نظراً لأن خلايا غليال تفصل الخلايا العصبية بعضها عن بعض، والحالة الوحيدة لمثل هذا النوع من التشابكات وصفت عند حشرة *Formica bugubris* بين العقدة العصبية الصدرية الأمامية والأجسام ذات الساق المعلاقية، وقد يكون هذا الاتصال اتصالاً كهربائياً فقط.

أما في منطقة الكومة العصبية، وعلى الرغم من أن المحاور العصبية تحاط بتشعبات من الخلايا الغروية (اللاصقة) فإنه يوجد في هذه المنطقة اتصال مباشر ما بين المحاور العصبية، وهذا ما يسمح بوجود التشابك العصبي (Synapses) وكما هو الحال عند الفقاريات نجد عند الحشرات، إن نهاية المحور العصبي ما قبل التشابكي، يحتوي على أجربة (حويصلات) يتراوح قطرها ما بين ٢٥٠ - ٤٥٠ إنغستروماً، تطرح هذه الحويصلات من الحيز التشابكي، وذلك عند وصول جهد العمل.

ثالثاً - فيزيولوجيا الجهاز العصبي :

١ - استقبال المحرضات وتحولها :

يمكن للمنبهات أن تدرك بطرائق عدة وتتوقف على طبيعة المنبه وعلى خصائص الأعضاء الحسية.

أ- تتحول الإشارة المستقبلية والتي قد تكون بصرية أو ميكانيكية أو كيميائية نتيجة التنبيه إلى طاقة كهربائية (سوف يتم استعراض هذه المرحلة بالتفصيل في فصل الأعضاء الحسية). ويؤثر المنبه في نفوذية الغشاء السيتوبلازمي لتشعبات الخلية العصبية

(Dendrite) بطرائق غير معروفة تماماً ويصبح بذلك غير مستقطب، ويدعى الجهد الناتج في منطقة التفرعات العصبية والناتج عن اللاقطية بالجهد المستقبل Receptor potential وتختلف قيمته، وقد يكون متدرجاً، وذلك تبعاً لقوة المحرض (المنبه)، فالمحرض الضعيف يعطي جهداً مستقبلاً ضعيفاً.

ب- ويؤدي الجهد المستقبل إلى نشوء الجهد المولد Generator potential. ويعتقد أن الجهد المولد ينشأ في منطقة جسم الخلية العصبية، ويكون هذا الجهد متدرجاً فإذا تجاوزت قيمته عتبة معينة فإنه يؤدي لإنتاج جهد العمل Action potential مولد النبضات العصبية Nerve impulses من نوع كل أو لا شيء على امتداد المحور العصبي.

ج- تتحول هذه الطاقة الكهربائية إلى طاقة كيميائية ليتم نقلها عبر منطقة التشابكات العصبية Synapses حيث تجتاز النبضات العصبية (السيالة العصبية) هذه المنطقة إما مباشرة وإما بوساطة الخلايا العصبية الواسلة، وتستمر عبر المحور العصبي العائد للخلايا العصبية المحركة إلى أن تصل إلى العضو أو الأعضاء المستجيبة والتي تكون عادة العضلات.

٢ - النبضات العصبية (السيالة العصبية) :

لقد تمت دراسة ظهور السيالة العصبية ومسيرها وتحولها داخل الجهاز العصبي المركزي للحشرات وذلك بمساعدة الأجهزة الحديثة المتطورة، وقد وجد أن إنتاج هذه النبضات يشبه مثيلاتها عند الفقاريات واللافقاريات الأخرى حيث يمر بمراحل عدة تتوافق والتغيرات الكهربائية والكيميائية التي تحدثها على طوال المحور العصبي (الشكل ١٠، ٤).

أ - جهد الراحة Resting potential:

يختلف تركيز الشوارد داخل المحور العصبي عن تلك الموجودة على سطحه الخارجي على الرغم من أن الغشاء الخلوي يتمتع بالنفوذية الحرة. وتكون شوارد الصوديوم Na^+ خارج الخلية العصبية أكثر تركيزاً من داخلها، وذلك لأن الصوديوم يضح وبنشاط من داخل الخلية إلى خارجها. ويرتبط هذا التحرك بحركة شوارد البوتاسيوم إلى الداخل والتي يكون تركيزها أعلى داخل الخلية من خارجها. وتتأثر الحركة الشاردية بواسطة شوارد عضوية كبيرة سالبة غير قابلة للانتشار داخل المحور العصبي ويتحقق توازن دونان Donnan عبر الغشاء البلاسمي بالتركيز العالي لشوارد البوتاسيوم داخل المحور العصبي وبالتركيز العالي لشوارد الكلور والصوديوم على سطحه الخارجي. وبنتيجة هذا التوازن يصبح السطح الداخلي للمحور العصبي مشحوناً بالشحنة السالبة والسطح الخارجي بالشحنة الموجبة، والجهد الناتج بهذه الطريقة يدعى بجهد الراحة أو جهد الغشاء. وأثناء قياس هذا الجهد وجد أن قيمته تبلغ نحو $(-70$ ميلي فولطاً)، ووضعت إشارة سالبة قبل الرقم للدلالة على أن سطح الخلية الداخلي سالب بالنسبة لخارجها.

ب - جهد العمل Action Potential:

بخلاف الجهد المولد الذي قد تختلف سعته، فإن جهد العمل، أو جهد القمة (الجهد الشوكي) Spike Potential يكون ذا سعة ثابتة. ينتج جهد العمل عن لاقطبية غشاء المحور العصبي والذي يرافقه تغير في نفوذية الغشاء العصبي. ويحدث التغير في النفوذية عند بدء النبضة العصبية بواسطة الجهد المولد، ولكن عندما تمر النبضة العصبية على امتداد المحور العصبي فإن التغير يكون ذاتي التوليد.

يحدث التغير الأول رغم كونه بسيطاً ولكنه ملاحظ، زيادة في نفوذية الغشاء لشوارد الصوديوم Na^+ ، وتتدفق بالنتيجة شوارد الصوديوم عبر غشاء المحور العصبي وفقاً لمنحى التركيز نحو الأقل، وهذا ما يسبب تموجاً إيجابياً سريعاً في الشحنة على السطح

الداخلي للمحور العصبي، تمثل الطور الصاعد (Rising phase) من جهد العمل (الشكل ٤,١٠). إن المناطق القريبة من المحور العصبي تكون مشحونة بالشحنة السالبة وبذلك يسري التيار في دارة موضعية بعيداً عن نقطة اللاقطبية داخل المحور العصبي وباتجاه هذه النقطة من الخارج عندما يسري هذا التيار، فعند وصوله إلى أي منطقة من الغشاء الساكن فإنه يؤدي لإزالة الاستقطاب بمقدار قليل ٢٠ ميلي فولطاً، وبذلك تزداد نفوذية شوارد الصوديوم Na^+ وتميل شحنة السطح الداخلي للمحور العصبي نحو الموجب.

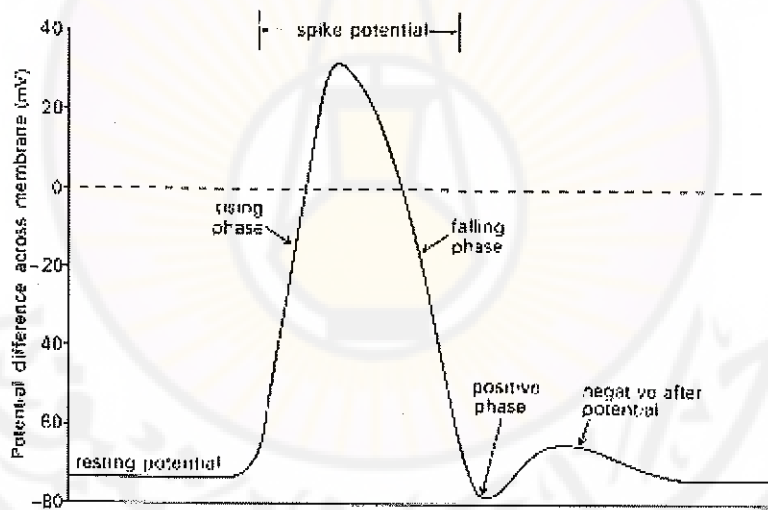
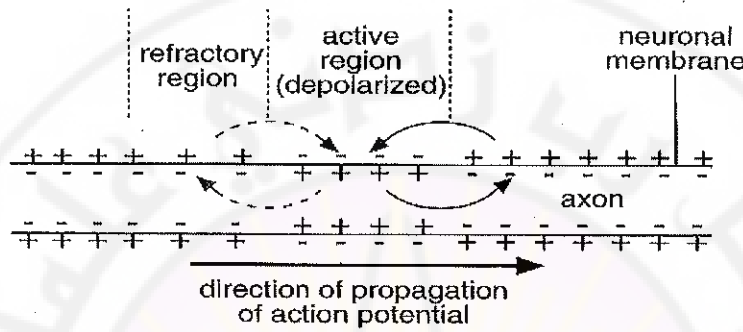
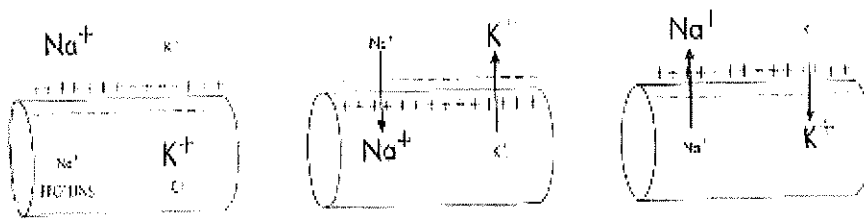
وبهذه الطريقة فإن موجة زيادة النفوذية ومنه النبضة العصبية تنتشر (تنتقل) على امتداد المحور العصبي دون تناقص. تكون فترة النفوذية لشوارد الصوديوم Na^+ قصيرة جداً، تليها فترة تزايد النفوذية لشوارد البوتاسيوم K^+ وبذلك فإن شوارد البوتاسيوم تتدفق إلى خارج المحور العصبي والذي يصبح سطحه الداخلي مشحوناً بالشحنة السالبة مرة أخرى. ويمثل هذا الطور النازل (الهابط) (Falling phase) من جهد العمل، وبذلك فإن المدة الكلية لجهد العمل أو الجهد الشوكي تكون قصيرة جداً لا تتجاوز (١ - ٢ بالألف من الثانية). بعد عودة الجهد إلى مستوى جهد الراحة، يتجاوز هذا الحد قليلاً وذلك بسبب النفوذية المرتفعة للبوتاسيوم، وتعرف هذه المرحلة بالطور الموجب (Positive phase)، وبعدها يميل الجهد للعودة كما كان عليه وإلى مستوى أعلى بقليل من المستوى العادي، والذي يعرف (Negative after potential) (الجهد السالب الملتوي). وسبب هذا الطور هو تراكم أيونات البوتاسيوم خارج غشاء المحور العصبي أثناء الطور النازل بحيث أن ميل البوتاسيوم للتحرك إلى الخارج يبقى منخفضاً. ومدة هذا الطور قصيرة جداً عدة أجزاء بالألف من الثانية، يعود بعدها الغشاء إلى حالته الطبيعية. يتعدل التركيب الشاردي بعد جهد العمل داخل المحور العصبي، إذ تقوم

مضخة الصوديوم بإخراج كل ما دخل إلى الخلية من شوارد Na^+ وإدخال ما خرج من بوتاسيوم K^+ .

لا يؤدي تنبيه العصب عادة لإنتاج نبضة عصبية واحدة ولكن لإنتاج عدة نبضات. وحيث إن هذه النبضات يكون لها السعة نفسها، فإن المعلومات المتعلقة بالمحرض يمكن أن تنتقل فقط بعدد النبضات العصبية وبمعدلها، وتكون الأخيرة متناسبة وحجم الجهد المولد.

٣- النقل في منطقة التشابكات العصبية :

قد يكون النقل عند منطقة التشابكات العصبية إما كهربائياً أو كيميائياً، يمكن في حالة النقل الكهربائي لجهد العمل والذي يزداد داخل الحيز ما قبل التشابك Presynaptic terminal أن يعبر دون تأخير، مغيراً مباشرة قطبية الخلايا العصبية لمنطقة ما بعد التشابك Postsynaptic ويحرضها أيضاً. هذا النوع من التشابك لم يذكر إلا ما ندر عند الحشرات، فقد وجد من أجل روابط معدية داخل الجسم ذي الساق المعلاقية، وداخل العقدة العصبية الصدرية الأمامية لحشرة (Formica Bugubris)، ويكون، وبشكل استثنائي، الغلاف الذي تشكله الخلايا الغروية، غير مستمر (مقطعاً) بحيث يشكل فتحات تدعى بالنوافذ الغروية، وهي التي تسمح بهذا النوع من الرباط. كما يوجد هذا النوع من التشابك الكهربائي عند الألياف (المحذر) الدقيقة جداً للخلايا العصبية الواصلة داخل الجسم ذي الساق المعلاقية، وبذلك يمكن أن تؤمن توافقاً ما بين نشاط الألياف المجاورة.



الشكل ١٠، ٤

آ- رسم تخطيطي يبين تغيرات الشوارد داخل المحور العصبي وخارجه أثناء تشكيل السيالة العصبية.

ب- مخطط بياني يبين تغيرات الجهد عبر الغشاء البلاسمي للمحور العصبي خلال عبور السيالة العصبية.

أما النقل الكيميائي (الشكل ١١، ٤)، والذي يبدو عاماً عند غالبية التشابكات العصبية المركزية والسطحية لدى الحشرات، فلا يحرض تدفق الأيونات ما قبل التشابكية أي جواب ذي أهمية في منطقة ما بعد التشابك. فهناك وسيط كيميائي Transmitter يصنع ويخزن ضمن أجربة خاصة Synaptic vesicle موجودة في منطقة ما قبل التشابك، ويتم تحريره في منطقة الحيز المشبكي Synaptic cleft وذلك عند وصول النبضات العصبية (السيالة)، ويثبت على مستقبلات أو مآخذ الغشاء بعد التشابكي مؤدياً إلى حدوث تغير في النفاذية الأيونية، ويتم بذلك تغير بيوكهربائي أو الجهد بعد التشابكي Postsynaptic Potential وحسب الحالات قد يؤدي إلى تغير في القطبية المحلية لفترة طويلة أو قصيرة يطلق عليها اسم الجهد المحرض بعد التشابكي، وإما أن يؤدي إلى تغير تام للقطبية ويدعى في هذه الحال، الجهد بعد التشابكي المثبط Inhibitory postsynaptic potential

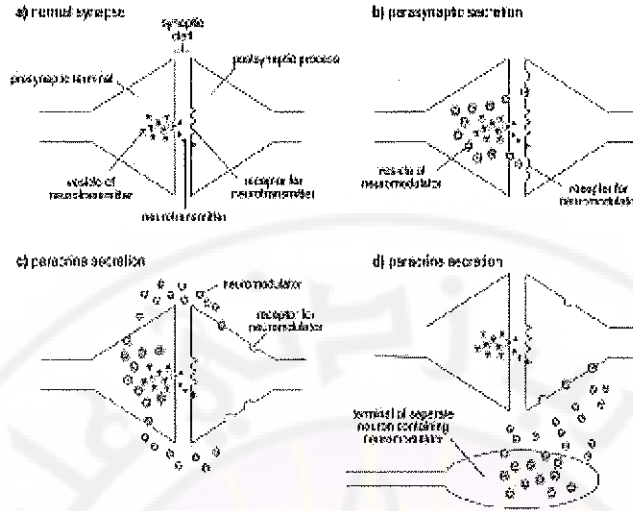
إن الوسيط الكيميائي في منطقة التشابكات العصبية المحرصة هو الأسيتيل كولين Acetylcholine، ولكن عند الاتصال العضلي - العصبي يكون L. Glutamat، يتحطم الأسيتيل كولين في منطقة ما بعد التشابك بواسطة أنزيم أسيتيل كولين إستيراز Acetylcholine esterase، الذي يصنع في المحور العصبي في منطقة ما قبل التشابك، ويتم ذلك على مرحلتين، تتضمن الثانية حادثة (Acetylation) للكولين من (Acetyl coenzyme A) بوجود أنزيم كولين أسيتلاز (Choline acetylase) أما الوسيط الذي يكون موجوداً في منطقة التشابكات العصبية المثبطة فمن المحتمل أن يكون حمض γ . aminobutyric acid (GABA) والذي يؤدي إلى فرط القطبية في منطقة ما بعد التشابك.

ويوجد مواد أخرى لها تأثير في الجهاز العصبي عند الحشرات مثل أدريالين والنورادرينالين Noradrenaline وكذلك Dopamine والـ Serotonine.

يُدرج الجهد بعد التشابكي وذلك بالاعتماد على كثافة المحرضات إذ ينتج التحريض العصبي عندما يصل مجموع الجهد المحرض إلى حد ما، أي عندما يصل انعدام القطبية مرحلة كافية، وتتكون النبضات العصبية وتزداد على امتداد المحور العصبي بعد منطقة التشابك. يمكن لظواهر الإنذار أن تكون ذات طبيعة مؤقتة ناتجة عن وصول دفعة من النبضات إلى منطقة التشابك، فمثلاً نبضة واحدة لا يمكن أن تحرض إلا جهداً ضعيفاً بعد منطقة التشابك، أما تابع النبضات فإنه يخلق جهداً بعد التشابكي ذا قيمة كبيرة كافية لتشكيل السيالة العصبية. ولكن بإمكان ظواهر الإنذار أن تكون ذات طبيعة حيزية نتيجة للتوجه بنقطة واحدة لعدة تشابكات عصبية ما بين الأعصاب الواردة ومحاور الخلايا العصبية الواصلة، والمثال على ذلك تشابك الألياف العصبية العملاقة عند الصرصار مع أعصاب القرون الشرجية.

ترتكز الأهمية الرئيسة لخواص الاندماج التشابكي على الاحتمالات الكبرى لتنظيم النقل التشابكي، وذلك حسب المعطيات الحديثة، لعناصر ما قبل التشابك وما بعده. لا تعد التشابكات العصبية كمحطات عبور فقط، ولكنها تستطيع أن تنتج رسائلها الخاصة، فمثلاً عند الصرصار : يتم النقل التشابكي ما بين محاور الخلايا العصبية الحسية للقرون الشرجية، والمحاور العصبية العملاقة، ويتم ذلك عن طريق عدة ظواهر: التسهيل، التوتر (الضغط)، العادة (التعود).

تتم ظاهرة التسهيل التشابكية، عندما يكون معدل التحريض الناتج عن المستقبلات الميكانيكية للقرون الشرجية طورياً أو قرارياً، وأن يكون معدله على الأقل ١٠٠ - ٢٠٠ / ثانية ويتطلب هذا زيادة في كمية الوسيط المفرز في الحيز التشابكي.



الشكل ١١، رسم تخطيطي يبين الأشكال المختلفة للنقل المشبكي الكيميائي عند الحشرات.

وعلى عكس ظاهرة التسهيل فإن ظاهرة التوتر تقلل الفعالية التشابكية، وتعتمد غالباً على آليات ما قبل تشابكية، والتي تؤدي إلى انخفاض كمية الوسيط الكيميائي المحرر، إضافة إلى ذلك يمكن أن يتدخل عامل آخر، هو ضعف حساسية المستقبلات ما بعد التشابكية. ويمكن أن نلاحظ ظاهرة التوتر لدى الصرصار : وذلك أثناء التحريض المتكرر لأحد المستقبلات الميكانيكية الطورية للقرون الشرجية.

أما في حالة التعود، فإن المحرض يصبح أقل فاعلية عندما يتكرر عدة مرات إضافة إلى أن الجواب السلوكي يضعف بالتدرج، ولا تختص ظاهرة التعود بالجهاز العصبي المركزي، ولكن يمكن أن توجد بمستوى المستقبل، وكذلك بمستوى الارتباطات العصبية العضلية.

ولقد تم تحليل هذه الظاهرة عند الصرصار، بمساعدة التقانات السلوكية والتسجيل، ابتداء من الألياف العصبية للقرون الشرجية والارتباطات أيضاً، إن ظواهر التعود الملاحظة في ردود فعل الهروب عند الصرصار لا ينتج عن موافقة حسية، لكن

هذه الظواهر تتمركز في العقدة العصبية البطنية الأخيرة، وقد توافقت ظاهرة تعود تشابكي مع انخفاض في تحرير الوسيط الكيميائي.

٤ - الاندماج الوظيفي ما بين الخلايا العصبية :

يتدخل الارتباط المباشر ما بين الخلايا العصبية الحسية والمحركة في عمل فعل الأرجل، وقد تمت دراسة هذه الارتباطات بمستوى العقدة العصبية البطنية الأخيرة ليرقة *Anaxa imperator* والتي تتبع رتبة *Anisoptera*، وأجريت هذه الدراسة عن طريق التسجيل الكهربائي للألياف والأعصاب التي تعود للـ *Paraproctes* ويوجد لدى الكثير من الحشرات الأخرى كثير من الارتباطات العصبية الأكثر تعقيداً، وذلك بسبب تدخل الكثير من الخلايا العصبية الواسلة، مما يؤدي إلى إمكانات ارتباط أقوى. ولقد تمت دراسة هذه الارتباطات العصبية وتحليلها في السلسلة العصبية البطنية للصرصار، وذلك لأنها تحتوي على أعصاب عملاقة ولقد درست عند هذه الحشرة ظاهرة الهروب، أو حركات الهرب الناتجة عن التحريض الميكانيكي للقرون الشرجية، فقد لوحظ أن حركة قرون الاستشعار تسبق الحركة المفاجئية للأرجل الخلفية والسبب في ذلك أن تحريض القرون الشرجية ينتقل إلى الألياف العصبية العملاقة، وإلى عدة محاور عصبية صغيرة، وهذه الأخيرة هي المسؤولة الوحيدة عن نقل هذه المعلومات إلى الخلايا العصبية المحركة للأرجل، أما المحاور العصبية العملاقة فإنها تنقل المعلومات إلى الخلايا العصبية المحركة في المخ وكذلك إلى عضلات قرون الاستشعار يمكن لجواب الهروب أن يلغى بواسطة تنبيه المخ، ويتضمن ذلك نوعاً من الأمر النازل والذي يمكن بموجبه أن تتدخل ولو جزئياً الألياف العصبية العملاقة.

لقد تمت دراسات عدة على الخلايا العصبية الواسلة، والمتصلة بمستقبلات الرؤية أو الشم، ووجد بأنه يمكن للتفاعلات ما بين الخلايا العصبية الحسية والواسلة، أن تكون محرضة، أو بالعكس مثبطة. ف لدى الحشرات التابعة لعائلة *Tettigenidae*

وجد أن النبضات العصبية الواردة والناجمة عن الأعضاء السمعية، تتحول إلى الخلايا العصبية الواصلة بشكل حرف T داخل العقدة العصبية الصدرية. تتكون هذه الشبكة، بحيث إن كل نبضة قادمة من كل عضو سمعي، تتبه الخلايا العصبية الواصلة والموجودة جانباً ولكنها تثبط وبقوة الخلايا العصبية الموجودة فوق الجانبية. ويزداد ذلك الاختلاف ما بين جانبي الجسم، والذي يسمح للحشرة بأن تحدد مركز الصوت.

٥ - المراكز المولدة ومراقبة نشاطها :

تكون كل حلقة من حلقات الجسم مستقلة استقلالاً تاماً نتيجة لوجود العقدة العصبية التي تزودها بالأعصاب الضرورية. فمثلاً تحتوي العقدة العصبية الصدرية على أقواس الانعكاسات الضرورية للحركة، ويتم التحكم بحركة الأرجل عن طريق المعلومات المزودة من قبل المستقبلات الميكانيكية كالشعيرات الحسية والأعضاء المستقبلية للاهتزازات الصوتية. وقد أظهرت رجل الصرصار المفصولة مع عقدتها العصبية ردود فعل للمشي وذلك عندما تم تحريض الرسغ بوساطة السحب، أما عند النحلة فيوجد مركز انعكاس إدخال إبرة اللسع وسحبها في العقدة العصبية البطنية الأخيرة. ولكن غالباً لا تعمل المعلومات الحسية إلا على تعديل النشاط لأحد المراكز المولدة.

يكون للمراكز المولدة الموجودة في المخ وداخل السلسلة العصبية البطنية نشاطات غريزية، قد تحتوي بعض الخلايا العصبية على مناطق غشائية متخصصة والتي تقوم بإرسال النبضات بشكل منتظم، وهكذا في حال غياب المعلومات الحسية فإن الجهاز العصبي يمكن أن يرسل نفحات (Bouffé) متقطعة، فعند الصرصار الأمريكي وخلال الحركات المنتظمة للرجل فإن المحاور العصبية المحركة للعضلات الرافعة للفقذ تبدي نفحات للنشاط تتناوب مع تلك الناتجة عن المحاور العصبية التي تغذي

العضلات الخافضة. يستمر هذا النشاط بالرغم من إلغاء المعلومات الحسية القادمة من الأرجل حتى بعد قطع الرأس، وينحكم هذا النشاط الداخلي للجهاز العصبي المركزي بتقلص العضلات، ولقد تمت معرفة مركز مولد واحد لنشاطات عدة مختلفة كالمشي والتهوية والتزاوج والصرير.

والنشاط الداخلي للجهاز العصبي هو نفسه مراقب، وذلك لتحاشي النشاط السلوكي المستمر، وليسير عدة نشاطات مختلفة بأن واحد. وقد تتم المراقبة والسيطرة من قبل المعلومات الحسية، فمثلاً عند الجراد لا يستطيع المركز المولد للطيران أن يعطي الذبذبات الكافية والتي تسمح للحشرة بالطيران إلا في حال استقباله النبضات من مستقبلات التوتر للجناح.

يوجد مراكز علوية في الجهاز العصبي المركزي والتي تراقب المراكز المولدة، وتؤدي بذلك إمكانات التنسيق والتوافق ما بين هذه المراكز. كما يوجد داخل كل عقدة عصبية مركز مولد يتحكم بالتهوية وفتح الثغور التنفسية للحلقة الموافقة. ولكن معدل التهوية يتم التحكم به عن طريق مركز علوي، فازدياد سرعة حركات التهوية بوجود مصدر من ثاني أوكسيد الكربون يعتمد على العقدة العصبية الصدرية .

يلعب المخ دوراً مهماً في سلوكية الحشرة المعقدة، حيث يتم هناك تجمع المعلومات الحسية، وبذلك فهو يلعب الدور المهم في المراقبة والتنسيق. يمكن للحشرات التي تحتوي على مخ أن يكون لها بعض السلوكيات البسيطة والطبيعية نوعاً ما، ولكن غالباً ما يكون التوافق فيها معدوماً. فمثلاً عند حشرة (Gomphocrippus rufus) التابعة لرتبة مستقيمات الأجنحة، يلعب الجسم ذو الساق المعلاقي عندها دوراً مثبطاً على المراكز المولدة الصدرية، فعند وصل هذه الأجسام بعضها ببعض فإن ذلك يؤدي إلى ظهور نشاطات مركبة قوية ومنزائدة إذ تقفز هذه الحشرة دون توقف ساعات عدة، كما أن أي تحريض كهربائي للجسم ذي الساق المعلاقية يعطي نتائج مغايرة تماماً.

وقد يمارس المخ عملاً مثبطاً، فعند حشرات Gryllidae يكون دور الكتلة العصبية تحت المريئية قليل الأهمية، فعند هذه الحشرات يؤثر الجسم المركزي في الكتلة العصبية تحت المريئية ويحرض بذلك المراكز العصبية الصدرية التي بدورها تراقب السير. أما الجسم ذو الساق المعلاقية فإنه يقوم بعمل مثبط إذ يقوم بتنقية المعلومات المتوافرة لديه ويدخل على المراكز المحركة للمشى.

أما عند فرس النبي فيخضع نشاط السير للمراقبات المضادة للمخ والكتلة العصبية تحت المريئية، إذ ترسل الكتلة العصبية تحت المريئية نبضات والتي تحرض بدورها المراكز الصدرية وتحت الحشرة على المشى.

رابعاً - تأثير المبيدات في الجهاز العصبي :

يمكن أن توصف طريقة عمل المبيد من وجهة نظر تشريحية، فبيولوجية أو بيوكيميائية. إن تحديد مكان عمل المبيد في نسج الحشرة، والمواد الناتجة على عمله هذه تعد معرفتها من الأمور المهمة جداً. وسنخصص اصطلاح آلية العمل على التفاعلات البيوكيميائية المرتبطة بفعل المبيد، ومن الأمور الحساسة والصعبة تحديد رد الفعل الأول والاضطرابات الفيزيولوجية وموقع العمل الأولي لأنها ليست بالضرورة هي المسبب لموت الحشرة. ويمكن أن نميز الحالات التالية :

مبيدات تؤثر في الجهاز العصبي.

مبيدات تؤثر في التركيب البيولوجي للكيتين، ونضم لهذه المبيدات هرمون الحداثة (JH) وهرمون الانسلاخ (الإيكديزون) هذه الهرمونات التي تراقب عملية الانسلاخ. الوسائط الكيميائية، جزيئات الاتصال ما بين الحشرات أو ما بين الحشرات والنبات. مبيدات تؤثر في تحليل الغليكوز أو في السلسلة الناقلة للإلكترونات المعقّمة. وسنحاول دراسة الحالة الأولى، تأثير المبيدات في الجهاز العصبي.

رأينا سابقاً، أن الخلايا العصبية تكون الوحدات الأساسية للجهاز العصبي عند الحشرات. وتشكل أجسام الخلايا العقد العصبية، أما محاورها فتشكل الأعصاب، وقد أطلقنا اسم التشابك العصبي، على مكان ارتباط المحور العصبي لخلية عصبية مع نظيره من خلية عصبية أخرى. كما رأينا أن نقل النبضة العصبية على امتداد المحور العصبي يكون كهربائياً، بينما يصبح النقل كيميائياً بمستوى التشابكات العصبية. إن تحريض القطبية التي تشكل النبضة (السيالة) العصبية يحرض تحرير وسيط كيميائي في الحيز التشابكي، الذي يرتبط مع مستقبل في الغشاء ما بعد التشابكي. وبهذه الطريقة ينشأ نقل السيالة العصبية في الخلية العصبية التالية. وهناك بعض الأنزيمات التي يكون لها القدرة على تحطيم هذا الوسيط الناقل بحيث توقف تحريض المستقبل، وهذا ما يفسح المجال لنقل آخر فيما بعد. كما أن الارتباطات العصبية العضلية مزودة هي أيضاً بتشابكات. لدى بعض التشابكات العصبية يكون الوسيط الكيميائي هو الأسيتيل كولين. بينما عند بعض التشابكات الأخرى فقد يكون نورأدرينالين (Noradrenaline)، كما وجد عند الحشرات وسيط كيميائي آخر هو الأوكتوبامين (Octopamine) في الجهاز العصبي المركزي، أما في التشابكات العصبية العضلية فالوسيط هو حمض الغلوتاميك.

إن أنزيمالأسيتيل كولين إستيراز يؤدي إلى تحلل الأسيتيل كولين، أما أنزيم المونو أمين

أوكسيداز Monoamine Oxydase فيحطم النورأدرينالين Noradrenaline

من بين المبيدات التي تؤثر في الجهاز العصبي نذكر :

- بعض المبيدات تؤدي إلى حدوث اضطرابات في نقل السيالة العصبية، على امتداد

المحور العصبي : مثل المبيدات الكلورية العضوية، والبيرثروينيدات.

- مبيدات تثبيط مونوأمين أوكسيداز : مبيدات فورماميدين، والكلور ديميفورم

(Chlopiheforme)

- مبيدات تؤثر في أماكن النقل العصبي، في المستقبل ما بعد التشابكي، مثل النيكوتين الذي يحل محل الأسيتيل كولين .

- مبيدات تثبيط أنزيم الأسيتيل كولين أستيراز : مثل الكاربامات والمبيدات الفوسفورية العضوية

من المعروف أن المركبات الفوسفورية العضوية والكاربامات مميتة لأنها تثبط أنزيم الأسيتيل كولين أستيراز. فيؤدي إلى تجمع الأسيتيل كولين الذي تحرر في الحيز الشبكي، مما يسبب في البدء إثارة مستمرة للخلية العصبية المجاورة (ما بعد التشابك). ولكن هذه الآلية سرعان ما تنتهي نتيجة الزيادة المتواصلة، وهذا ما يؤدي إلى عدم فعالية التشابك بشكل كامل، إذ يؤدي تراكم الأسيتيل كولين إلى حدوث خلل وظيفي في منطقة التشابكات العصبية، مما يؤدي إلى زيادة التثبيط، نتيجة تخريب مناطق التشابكات العصبية ليؤدي ذلك إلى الشلل فالموت.

إن حلماء الأسيتيل كولين تتم بسرعة كبيرة إلا أن ارتباط المركبات الفوسفورية بأنزيم الأسيتيل كولين إستيراز ومن ثمة فإن تثبيطه يستمر أيام عديدة إلى أن تتم حلماء مجموعة الفوسفور، وكذلك تدوم ساعات عدة، عند تثبيط الأنزيم مع مركبات الكاربامات. ولقد تم عزل الأسيتيل كولين أستيراز المثبط لدى الحشرات المسممة : وقد أثبت الباحث Obrien هذه النتائج عندما عامل الذباب بأربعة مبيدات عضوية فوسفورية تجارية، وأشار إلى أن الأسيتيل كولين أستيراز كان مثبطاً لدى الحشرات الميته بنسبة ٧٤ - ٩٩ % وذلك بعد تطبيق LD50 بـ ٣٢٠ دقيقة.

وأشارت دراسات أخرى إلى أن معدل الأسيتيل كولين يمكن أن يرتفع إلى ٢٦٠ % على المستوى العادي عندما تعامل الحشرات بالمبيدات الفوسفورية العضوية.

كما درس تأثير تراكم الأستيل كولين في النقل العصبي بواسطة التجارب الفيزيائية الكهربائية، فوجد أن تطبيق المركبات الفوسفورية العضوية، والكاربامات على الحبل العصبي للصرصار يحد فترة الجهد ما بعد التشبكي المحرض.



الفصل الخامس

الجهاز الصمي (الغدد الصم) Endocrine System

تنتج الغدد الصم الهرمونات التي تسير عادة في الدم لتصل إلى أعضاء الجسم المختلفة وتنسق نشاط الأعضاء على المدى الطويل سواء الفيزيولوجية والسلوكية والتطور، ويكمل الجهاز الصمي بذلك الجهاز العصبي.

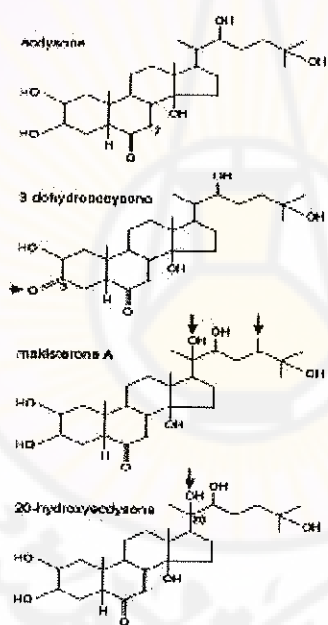
يوجد نوعان من الأعضاء الصمية: الخلايا العصبية المفرزة Neurosecretory cells، والغدد الصم المتخصصة Endocrine glands، وكلاهما ينتج الهرمونات التي تتحرر وتصل إلى الدم مباشرة أو بطريقة غير مباشرة، عبر أعضاء التخزين، ولكن في بعض الحالات قد تصل الهرمونات التي تنتجها الخلايا العصبية المفرزة إلى العضو المقصود عن طريق محاور الخلايا العصبية. وتؤدي التحريضات العصبية عادة إلى تحرر الهرمونات. وقد وجد أن الهرمونات تؤثر في بعض الحالات في نواة خلايا العضو مباشرة إلا أنه في حالات أخرى قد تؤثر بطريق غير مباشر.

أولاً- التركيب الكيميائي للهرمونات Chemical structure of hormones:

معظم الهرمونات هي ببتيدات Peptides عدا هرمون الانسلاخ Molting hormone وهرمون الحداثة أو الفتوة Juvenile hormone.

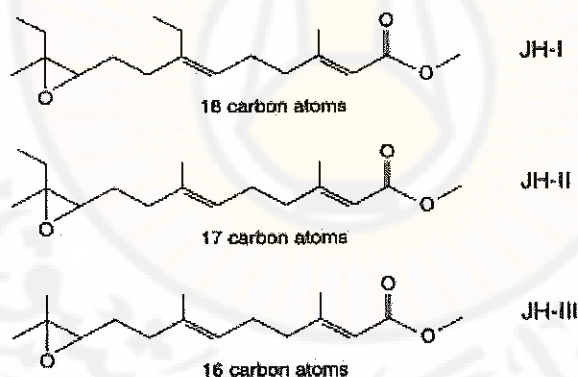
- هرمونات الانسلاخ: وهي عبارة عن إيكديستروئيدات Ecdysteroids (الشكل ٥,١) والتي تنتجها غدد الصدر الأول Prothoracic glands عند الأطوار غير الكاملة للحشرات. وعند معظم الحشرات تفرز هذه الغدد هرمون الإيكديزون Ecdysone، أما

عند بعض يرقات حشرية الأجنحة فإنها تفرز 3-dehydroecdysone الذي يتحول إلى هرمون Ecdysone بواسطة أنزيمات خاصة موجودة في الدم. ويتحول هرمون Ecdysone (طليعة هرمون) في الجسم الدهني أو خلايا البشرة إلى هرمون فعال هو 20-hydroxyecdysone بمساعدة أنزيم Cytochrome P-450. أما عند نحل العسل و Heteroptera فإن الإيكديستروئيد الرئيسي هو Makisterone A. إن التخليق الحيوي (تصنيع) للإيكديستروئيدات عند الحشرات يعتمد على المعدل الذي تأخذه الحشرة من الستيروئيدات في الطعام وذلك لأن الحشرة لا تستطيع تصنيع هذه المواد. ومن المؤكد تماماً الآن أن الحشرات تستطيع تحويل الكوليسترول إلى مركبات الإيكديستروئيدات.



الشكل ٥,١ إيكديستروئيدات. بنية هرمون الإيكديزون والإيكديستروئيدات المرتبطة به والتي تنتجها الحشرات. (تشير الأسهم إلى الاختلافات عن الإيكديزون، والأعداد تشير إلى موقع ذرات الكربون).

- هرمون الحداثة: تنتجه غدد Corpora allata، وتحتوي الحشرات على ثلاثة أشكال من هرمونات الحداثة ذات أعمال فيزيولوجية مختلفة تعرف بأسماء (JHI , JHII , JHIII) وتحتوي على ١٨ - ١٧ - ١٦ ذرة كربون على التوالي (الشكل ٥,٢).
فقد تم عزل الهرمونات JHI و JHII عند حشرة Hyalophora أما الهرمون JH III فقد وجد عند الصرصار والجراد و Manduca. وبشكل عام تم إثبات أن الهرمونات JHII و JHI أثناء طور اليرقة، أما بعد مرحلة التحول فإن الغدد الصم تنتج هرمون JH III والذي يراقب تكون المح عند البيوض. وقد يتحلل هرمون الشباب بسرعة بواسطة الأنزيمات ليتحول إلى مركبات غير نشطة تطرح بعد ذلك. ولكن لا تستطيع الأنزيمات التأثير في الهرمونات فيما لو كانت محاطة بالليبوبروتين . Lipoprotein



الشكل ٥,٢ بنية هرمون الحداثة.

الهرمونات الببتيدية **Peptide hormones**: تحتوي الحشرات على عديد من الهرمونات الببتيدية المختلفة والتي تنتجها خلايا مفردة يوجد معظمها في الجهاز

العصبي المركزي وبطانة الأمعاء الوسطى. وتنقسم هذه الهرمونات إلى مجموعات وظيفية متعددة مابين بعضها في الجدول أدناه:

١ - الببتيدات المسؤولة عن الانسلاخ		
اسم الهرمون	الاسم العلمي	الاختصار العلم
هرمون الصدر الأول	Prothoracicotropic hormone	PTTH
الهرمون المنبه للانسلاخ	Ecdysis triggering hormone	ETH
ببتيد كريستاسين المنشط للقلب	Insect crustacean cardioactive peptide	CCAP
هرمون الانبثاق	Eclosion hormone	EH
٢ - الببتيدات المسؤولة عن تصنيع هرمون الحداثة		
ألاتوتروبين	Allatotropin	—
الاتوستاسين	Allatostatins	---
٣ - الببتيدات المسؤولة عن تنظيم الماء والأملاح		
الهرمونات المدرة للبول	Diuretic hormone	---

وتختلف الهرمونات الببتيدية عن بعضها بعضاً بعدد الأحماض الأمينية التي توجد فيها، فعلى سبيل المثال: يحوي الببتيد العصبي المحرض على تصنيع الهرمون Pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN) على ٣٣ حمضاً أمينياً، بينما يحوي هرمون الانبثاق EH على ٦٢ حمضاً أمينياً.

ثانياً - التركيب العام للجهاز الصمي:

يتألف الجهاز الصمي من الخلايا العصبية المفرزة المتمركزة بشكل أساسي في الجهاز العصبي المركزي من غدد صم متخصصة مثل Corpora Cardiaca (C.C)

وCorpora Allata(C.A)وغدد الصدر الأول Prothoracic glands (الشكل ٥,٣)
وغدد بطانة القصبات الهوائية Epitracheal gland، وهناك بعض الأنسجة التي يمكنها
القيام بوظيفة صمية مثل الأنسجة العلوية للخصية عند حشرة Lampyris noctibuca.

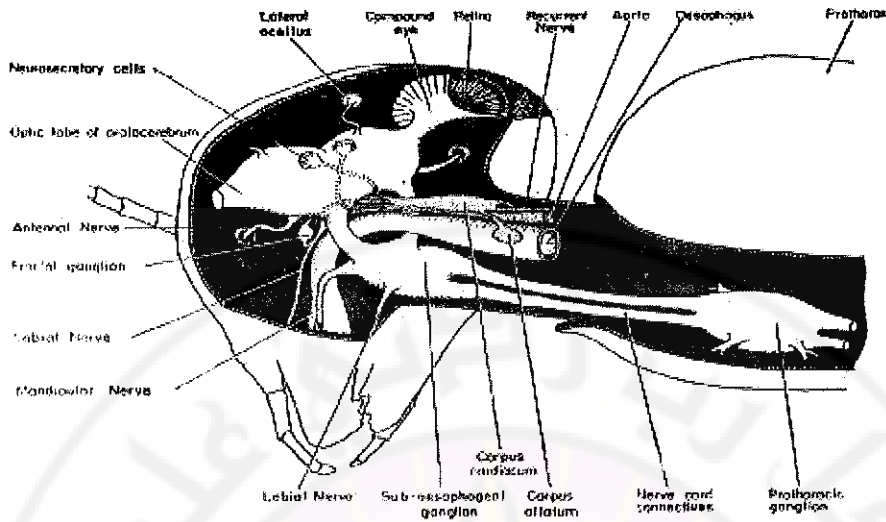
١ - الخلايا العصبية المفرزة *Neurosecretory cells*:

هي خلايا عصبية توجد في العقد العصبية للجهاز العصبي المركزي وتكون
وحيدة القطب ولها مواصفات تشريحية تشبه الخلايا الغدية، ويمكن التعرف على هذه
الخلايا بسهولة باستخدام صبغة كوموري Comori أو صبغة الفوشين بارا
الدهيدFucfsin Paraldahyde()) وتبدو إفرازات هذه الخلايا بالمجهر الإلكتروني على
هيئة حبيبات (حويصلات) بقطر ١٠٠٠ - ٣٠٠٠ انغستروم، ذات محتوى عاكس
للإلكترونات وتحاط بغشاء. ويمكن تمييز ثلاثة أنواع من الخلايا وذلك استناداً إلى
التجانسات اللونية لهذه الحبيبات :

خلايا من نوع A : إيجابية لصبغة كوموري Comori

خلايا من نوع B : إيجابية لصبغة فلوكسينوفيل Phloxinophile

خلايا من نوع C : تلون بوساطة صبغة الأزان Azan



الشكل ٣، ٥: رسم توضيحي يبين توزيع الغدد الصم

يتم صنع المفرزات العصبية ونضجها داخل جسم الخلية العصبية (Perikaryon) وبالتحديد داخل الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية (R.E.G) وتتكثف إلى حبيبات (Vesicles) عن طريق جهاز غولجي. تنقل هذه الحبيبات على امتداد المحور العصبي وتتراكم في نهايته المتشعبة والمنقطة. ويرتبط تحرر هذه المفرزات بالنشاط الكهربائي للخلية العصبية. وتستقبل هذه الخلايا العصبية المعلومات الواردة المحرصة أو المثبطة، وتستطيع أن تنقل السيالة العصبية على امتداد محورها العصبي ومع ذلك فإن مدة جهد العمل عند هذه الخلايا يكون أطول مما هو عليه عند الخلايا العصبية العادية. ويحرض دخول أيونات الكالسيوم Ca^{++} واللاقطبية في نهاية المحور العصبي لهذه الخلايا والذي سببه جهد العمل، ويؤدي إلى اتحاد حبيبات الخلايا العصبية المفرزة مع الغشاء البلاسمي، ومن ثم تحرر هذه الحبيبات بواسطة ظاهرة الاقتطاع (Exocytose) (الشكل ٤، ٥)

آ - الخلايا العصبية المفرزة في المخ (المخية) :

توجد مجموعتان من الخلايا العصبية المفرزة على كل جانب من جانبي المخ :

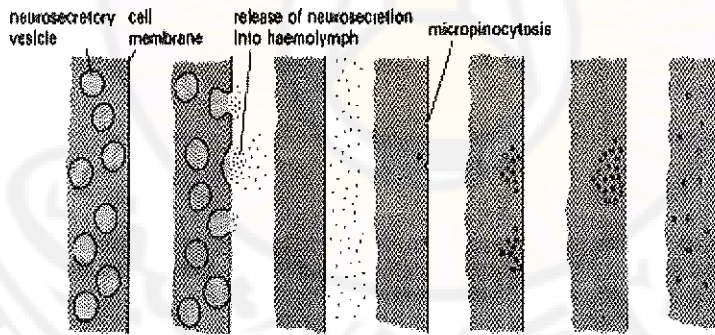
المجموعة الأولى : توجد هذه الخلايا في مقدمة المخ في منطقة Parsintercerebralis

وتعد أولى الخلايا العصبية المفرزة التي تم اكتشافها، تجتاز محاورها العصبية المخ، ويتشابك قسم من هذه المحاور داخل المخ، ويصل بعض من هذه المحاور أو كلها إلى

الغدد الصم (C.C) والقليل من هذه الأخيرة يصل إلى الغدد الصم (C.A)

المجموعة الثانية : ويختلف موقع هذه الخلايا، وفي بعض الحالات تكون بالقرب من الجسم ذي الساق المعلاقية، أو تكون موجودة بين هذا الأخير والفص البصري: وقد تتجمع أعصاب هذه الخلايا مع أعصاب خلايا المجموعة الأولى. تجتاز المحاور العصبية لهذه الخلايا الدماغ وتصل إلى الغدد الصم C.C وقد تصل إلى C.A كما هو الحال عند الجراد.

تعتبر منتجات الخلايا العصبية المفرزة المحور العصبي إلى أن تصل إلى الـ C.A أو C.C، وهناك إما أن تخزن أو تحرر.

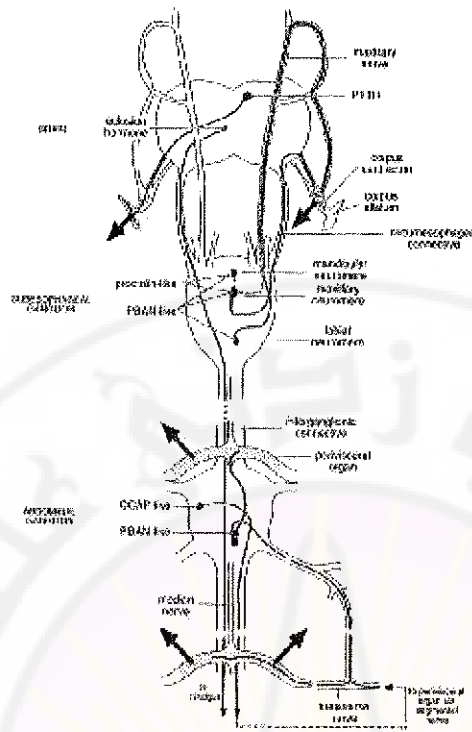


الشكل ٥,٤ رسم تخطيطي يوضح آلية تحرير الهرمونات من نهاية المحور العصبي إلى الدم.

ب - الخلايا العصبية في العقد العصبية الأخرى (الشكل ٥,٥) :

تتوزع خلايا عصبية مفرزة كثيرة داخل العقد العصبية البطنية، عند يرقات حشرة *Manduca* يكون عدد الخلايا العصبية المفرزة داخل العقد العصبية البطنية أكثر مما هو موجود داخل المخ. كما أن العقدة العصبية تحت المريئة تحتوي على خلايا عصبية مفرزة وبخاصة النوع A والتي تجتاز محاورها العصبية الدماغ لتصل إلى (C.C).

تضم العقد العصبية البطنية خلايا عصبية مفرزة خاصة بها ويمكن لمحاور بعض هذه الخلايا أن تجتاز الأعصاب الواصلة ما بين العقد العصبية Interganglionic connective وتشكل عضو منتفخ يسمى (Perivisceral organ)، أو قد تصل إلى السطح عن طريق الأعصاب المحيطية Peripheral nerves. وتحرر هذه الخلايا مفرزاتها داخل الدم عبر الأعضاء التي تدعى Neurohemalorgans في الأعصاب المحيطية، ولكن يمكن لهذه المفرزات أن تنتقل مباشرة إلى الأعضاء المستجيبة (Effector organs).



الشكل ٥، رسم تخطيطي يبين الخلايا العصبية المفرزة المختلفة عند يرقات *Manduca*.

(Truman & Copenhaver, 1989)

ج - الخلايا العصبية المفرزة المحيطية :

يوجد لدى بعض الحشرات بعض الخلايا العصبية المفرزة خارج الجهاز العصبي المركزي، والتي تكون أجسامها على بعض الأعصاب المحيطية. فعند حشرة *Carausius* وجد ٢٢ خلية عصبية مفرزة محيطية داخل كل حلقة بطنية، وهذه الخلايا تختلف عن الخلايا العصبية المفرزة المخية، وهي متعددة الأقطاب.

٢ - الغدد الصم *C. Corpora Cardiac* :

تتألف الغدد الصم من كتلتين صغيرتين لونهما أبيض تمتدان ظهرياً - بطنياً على السطح الخلفي للمخ، ولهما علاقة وثيقة بالجزء الأمامي لجدار الأورطة (*Aorta*).

تتوضع العقدة العصبية تحت الدماغية (Hypocerebral ganglion) تحت هاتين الغدتين وفوق السطح العلوي للمري، وتلتصق الغدة تحت الدماغية بالغدتين السابقتين بوساطة أنسجة دهنية كما هو الحال عند الجراد.

تتصل الغدد الصم بالمخ بوساطة ثلاثة أزواج عصبية كما أنها تقوم بتخزين الهرمونات القادمة من الخلايا العصبية المفرزة الدماغية وطرحها. إضافة إلى ذلك فإن خلايا الغدد الصم C.C المفرزة الحقيقية، تقوم بإفراز الهرمونات المسؤولة عن تنظيم ضربات القلب، إضافة لبعض التأثيرات الفيزيولوجية المختلفة. قد تكون الخلايا المفرزة والخلايا المسؤولة عن التخزين والموجودة داخل الغدة، متداخلة مع بعضها بعضاً، إلا أنه وجد عند بعض الحشرات (الجراد) أن جزءاً من الغدة يكون مسؤولاً عن الإفراز والجزء الآخر تكون مهمته التخزين.

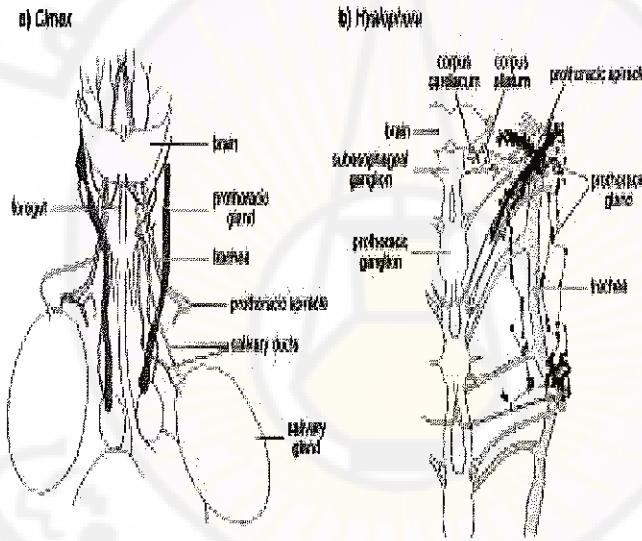
٣ - الغدد الصم $C.A = Corpora Allata$:

تتألف الغدد الصم من غدتين، تتوضع كل منهما على جانب من جانبي المري (الشكل ٥,٣)، أو قد نجدتهما خلف الغدد الصم C.C مباشرة. تتصل هذه الغدد C.C مع C.A بوساطة عصب يدعى Nerf allto-Cardiaque من جهة وبالمخ الثالث والعقدة العصبية تحت مريئية بوساطة تفرعات عصبية ثانوية من جهة ثانية. ويتصل بهذه الغدد تفرعات القصبات الهوائية. ومن الملاحظ أن للغدد الصم C.A دورات إفرازية، ويرتبط حجم الغدد بهذه الدورات فيزداد حجمها أثناء مرحلة النشاط، ويزداد الانقسام النووي مع ملاحظة تناقص النسبة ما بين حجم النوى إلى حجم السيتوبلازم، أما عندما يقل حجم الغدد (مرحلة عدم النشاط) فتزداد النسبة بين الحجم النووي إلى الحجم السيتوبلازمي. والهرمون الذي تفرزه الغدد الصم C.A هو هرمون (الحداثة) الطفولة JH الذي ينظم التشكل في الحشرات وتكوين مح البيض، إضافة للكثير من الوظائف الأخرى.

٤ - غدد الصدر الأول $Prothoracic glands$:

وتدعى أيضاً بالغدد الصدرية أو (غدد الانسلاخ) وتتكون هذه الغدد من كتل خلوية غير منتظمة الشكل، ونجد هذه الغدد عند الأطوار الفتية وطوال حياة الحشرات عديمة الأجنحة، ولكنها تختفي عند طور الحشرة الكاملة بالنسبة للحشرات المجنحة وتتوضع هذه الغدد في مؤخرة الرأس الحشرات الأولية، أو قد نجدها داخل الصدر كما هو الحال عند حشرات حرشفيات الأجنحة ونصفيات الأجنحة (الشكل ٥،٦).

و تنزود هذه الغدد بالقصبات الهوائية و ببعض الأعصاب وتكون هذه الأعصاب قادمة من العقدة العصبية تحت المري أو العقدة العصبية في الصدر الأول. لكن عند الكثير من الحشرات الأخرى هذه الغدد لا تحتوي على أعصاب.



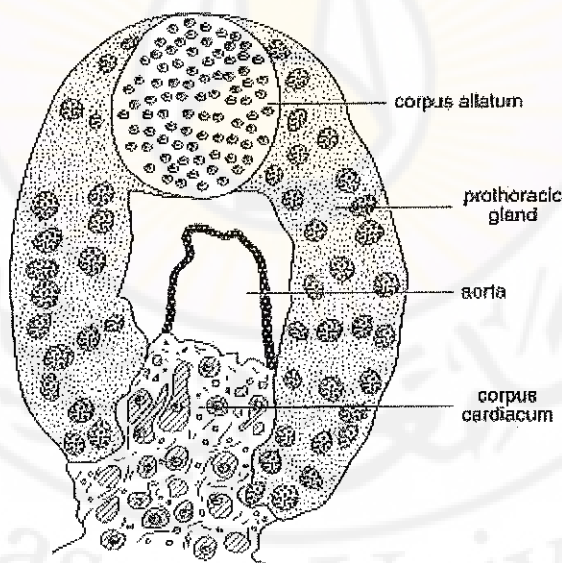
الشكل ٥،٦ أ- الغدد الصدرية في الرأس عند يرقات Cimex (Wells, 1954) ب- الغدد الصدرية في الصدر عند عذراء Hyalophora (الغدد الصدرية تظهر مظلة) (Herman & Gilbert, 1966).

وقد تشكل الغدد الصم بمختلف أنواعها عند بعض الحشرات حلقة كاملة حول الأورطة، والمثال على ذلك حلقة وايزمان Weismann عند يرقات الذباب

Cyclorrhaphous، إذ تتألف هذه الحلقة من الغدد الصم C.C و C.A و غدد الصدر الأول (الشكل ٥,٧). أما عند يرقات الذباب التابعة لمجموعة Nematocera فإن الغدد الصم تبقى منفصلة، ويكون التحامها غير تام عند مجموعة Cyclorrhaphan حيث تكون غدة C.A منفصلة عن بقية الغدد.

٥- الغدد المبطنة للقصبات الهوائية *Epitracheal glands*:

تكثر هذه الغدد عند الحشرات حرشفية الأجنحة مع أنها يمكن أن تلاحظ عند الحشرات الأخرى. عند حشرة Manduca تلاحظ هذه الغدد على شكل مجموعات مكونة من ثلاث أو أربع خلايا مفرزة ملتصقة بالقصبية الهوائية بقرب الثغور التنفسية، إحدى هذه الخلايا يتزايد حجمها قبل الانسلاخ (يصل قطرها حتى ٢٥٠ ميكرونًا)، ولكنها تعود للانكماش مرة أخرى بعد الانسلاخ. هذه الغدد مسؤولة عن إفراز الهرمون المنبه للانسلاخ (ETH) Ecdysis triggering hormone.



الشكل ٥,٧ الغدد الصم على شكل حلقة عند بعض يرقات الذباب (Cazal, 1948)

ثالثاً - أنواع الهرمونات العصبية :

الهرمونات العصبية بروتينات صغيرة أو ببتيدات، ولقد ساعدت الدراسات الهيستوكيميائية واستعمال الأحماض الأمينية الموشومة على التعرف على أهم صفات الهرمونات العصبية المنتجة من قبل الخلايا العصبية المفرزة المختلفة. تتميز غالبية الهرمونات العصبية بتأثيرها في النفاذية الغشائية، كما تستطيع أن تؤثر أيضاً في المكونات الوراثية إذ تقوم بتشجيع تشكل RNA، وتتدخل الهرمونات العصبية إداً بتنشيط الأنزيمات التي تحرض بدورها النشاطات الاستقلابية.

ونقسم الهرمونات إلى الأنواع التالية:

١ - هرمون المخ $BH = Barin\ hormone$:

وتفرزه الخلايا العصبية المفرزة للمخ الأول ويتم تخزين هذا الهرمون داخل الغدد الصم C.C وتم عزله من مخ عذراء دودة الحرير (*Bombyx mori*). ويتكون هذا الهرمون من مزيج لعدة بوليبيبتيدات Polypeptides نشطة، ويتراوح الوزن الجزيئي لها من ٩٠٠٠ - ٣١,٠٠٠ .

٢ - هرمون السكون $Diapause\ hormone$:

يحررض هذا الهرمون عند حشرة (*Bombyx mori*) السكون الجيني وهو موجود في العقدة العصبية تحت المري، وهو ذو طبيعة بروتينية أو قد تكون بروتينية دهنية Lipoprotein أما وزنه الجزيئي فيتراوح من ٢٠٠٠ - ٤٠,٠٠٠

٣ - هرمون البورسيكون $Bursicon\ hormone$

يقوم هذا الهرمون بمراقبة قساوة محفظة العذراء وتلونها عند حشرات الذباب فصيلة Muscidae ويوجد أيضاً عند الصرصار وبعض الحشرات الأخرى. وتفرزه

الخلايا العصبية المفترزة للمخ وأيضاً العقدة العصبية الصدرية. وهو بروتين ذو وزن جزيئي مرتفع ٣٨٠٠٠ .

٤ - هرمون الهيبرغليسيميك *Hyperglycemic hormone*

يوجد عند الصرصار والجراد وهو ذو طبيعة تبتيدية، وقد تم اكتشاف وسيطين عند الجراد، الأول هو أقل نشاطاً، يصنع داخل الخلايا العصبية المفترزة للمخ ويخزن داخل الغدد الصم C.C أما الوسيط الآخر فقد تم استخلاصه من الغدد الصم C.C. يحرض الوسيط تريهالوز زيادة تركيز التريهالوز في الدم وذلك بانشطار الغليكوجين .

٥ - الهرمونات المدرة للبول *Diuretic hormone*

توجد الهرمونات المدرة للبول أيضاً والمثبطة لإدرار البول Antidiuretic Hormone عند الحشرات وتؤثر هذه الهرمونات في خلايا أنابيب مالبيكي وفي المستقيم وحلماته تفرز هذه الهرمونات عند الجراد من قبل الخلايا العصبية المخية وتخزن داخل C.C

تعرض بعض المبيدات الحشرية إفراز بعض الهرمونات داخل الدم مثل الهرمونات المدرة للبول عند حشرة Rhodnius وهرمون هيبرغليسيميك عند الجراد الصحراوي، وهذا يؤدي إلى حدوث اضطرابات فيزيولوجية مميتة.

رابعاً - هرمونات الغدد الصم : أنواعها ووظائفها:

١ - هرمون الانسلاخ *Ecdysone*:

تقوم غدد الانسلاخ (غدد الصدر الأول) بإفراز هذا الهرمون. وتمتاز خلايا هذه الغدد أن ارتباطها مع بعضها ضعيف، وشكل نواتها غير منتظم، كما أن السيتوبلازم قاعدية اللون Basiphile. وتتم نشاطاتها الإفرازية حسب دورة متوافقة ودورة الانسلاخ. وتكون نوى هذه الغدد أثناء فترة الراحة صغيرة الحجم، ببيضاوية الشكل، أما أثناء فترة النشاط فتصبح النوى كبيرة الحجم ومفصصة، والسيتوبلازم

الخلوي قابلاً للصبغ بكثافة، كما يزداد عدد الجسيمات الكوندرية حول النواة، ويزداد قطر قنوات الشبكة السيتوبلاسمية. يتم تصنيع الحمض النووي RNA داخل النواة، في بداية نشاط هذه الخلايا، وينتقل هذا الحمض إلى داخل الشبكة السيتوبلاسمية، ليتم هناك تصنيع البروتينات، الضرورية لصنع الأنزيمات المسؤولة عن تصنيع هرمون الانسلاخ. وفي نهاية دورة نشاطها فإن حجم النوى يعود إلى ما كان عليه سابقاً.

وتتلاشى عادة، غدد الصدر الأول بعد الانسلاخ الأخير للحشرة، وخروج الحشرة الكاملة، باستثناء بعض الحشرات التي تتابع الانسلاخ في طور الحشرة الكاملة مثل حشرة Thysanura وكذلك الجراد الانفرادي.

أما هرمون الانسلاخ فهو ستيروئيدات Steroides خاصة تحافظ على الهيكل الكربوني الكامل للكولستيرول. ويوجد الإيكديزون على شكلين هما :

إيكديزون Ecdysone و 20-Hydroxyecdysone وقد يوجد مركب ثالث هو 26-hydroxyecdysone تم اكتشافه عند حشرة Manduca (الشكل ٨، ٥).

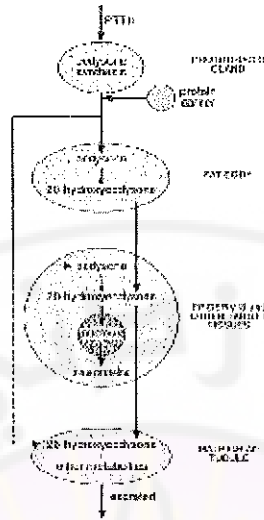
يصنع هذا الهرمون (إيكديزون) داخل غدد الانسلاخ ومن ثم يسير في الدم وذلك بعد صنعه مباشرة مرتبطاً بأحد البروتينات (Protein carrier) ويتحول إلى 20-Hydroxyecdysone أكثر نشاطاً داخل الجسم الدهني ومن ثم ينتقل إلى الأنسجة الأخرى حيث يؤدي إلى المساهمة في تصنيع بروتينات جديدة في الخلية الهدف. ثم يتحول هذا الهرمون النشط بعد الانتهاء من وظيفته إلى 26-hydroxyecdysone ويطرح عن طريق أنابيب مالبكي خارج الجسم.

إن الاكتشاف الأصلي للإيكديزونات النباتية أدى للتعرف على أكثر من ٤٠ مركباً نباتياً مشهوراً للأيكديزون. ويوجد الإيكديزون و ٢٠ هيدروكسي إيكديزون في أكثر من ٨٠ زمرة نباتية يتركز ويصل إلى ١ ٪ من الوزن الجاف للنبات وبالمقابل فإن الوزن الجاف من الحشرات يحوي ١٠-٥ ٪ إكديستروئيدات.

إن غدد الصدر الأول هي موقع تصنيع هرمون الانسلاخ كما ذكرنا سابقاً، والذي يفرز في الدم وتحوله النسيج الأخرى (الجسم الدهني، البشرة، والأمعاء الوسطى) إلى (-20 Hydroxyecdysone) الأكثر فعالية. وبالنسبة للحشرات التي تتغذى على النباتات فإن الخطوة الأولى هي تحويل الستيرويدات النباتية إلى كربون ٢٩، وسترويلات كربون ٢٧، وهي المواد الأساسية (الأم) لهرمون الانسلاخ.

إن الآلية البدائية المسؤولة عن زيادة تركيز الإيكيدوستيروئيدات قبل الانسلاخ، يمكن أن تزيد من تركيب الهرمون، ولكن من المحتمل نظرياً وجود معدل ثابت للتخليق الحيوي والإفراز، وتنظيم معايير الإيكيدوستيروئيدات وذلك بالتحكم بإيقاف النشاط.

وفي جميع الأحوال، فإنه لا بد أن يكون للحشرة آلية للتخلص من الإيكيدوستيروئيدات بعد إتمام عمل الهرمون. ولقد وجد عند بعض الحشرات أن نصف عمر الإيكيدوستيروئيدات التي تم حقنها في جسم الحشرة، هو ثلاث ساعات كحد أدنى. ويبدو الآن جلياً أن الإيكيديزون، و 20-Hydroxyecdysone، لا تفرز بشكل نقي، ولكنها ترتبط في البداية مع الجلوكوز أو مع حمض الغليسريك أو السلفات (الكبريتات). كما يمكن إيقاف نشاط الإيكيدوستيروئيدات بأكسدها إلى مواد استقلابية مختلفة.



الشكل ٥,٨ رسم تخطيطي يوضح تصنيع ونشاط وتفكيك هرمون الانسلاخ الإيكديزون

٢ - هرمونات الفتوة (الحدأةة) Juvenile hormones:

تقوم الغدد الصم C.A بإنتاج هرمون الحدأةة JH أو نيوتنين Neotene وذلك خلال طور اليرقة، وهذا يؤدي للمحافظة على الصفات اليرقية، ويكون الإنتاج الهرموني دورياً ويبلغ قمة النشاط في بداية كل طور يرقي، وينخفض بعد ذلك دون أن ينعدم باستثناء طور الحورية الأخير بالنسبة للحشرات مختلفة الطور، ونهاية الطور اليرقي الأخير وحياة العذراء بالنسبة للحشرات الكاملة التطور. وبعد هذه الفترة غير النشطة والتي تسمح بتشكيل الصفات البالغة، تتدخل الغدد الصم C.A من جديد خلال فترة طور الحشرات الكاملة لأن الهرمون الذي تنتجه سيكون له دور مهم لمراقبة التكاثر عند غالبية الحشرات. وهذا ما يدعو للتساؤل عما إذا كانت الغدد الصم C.A تنتج خلال حياة الحشرة هرموناً واحداً أو مادتين مختلفتين الأولى هرمون الفتوة والثانية هرمون التكاثر. إن زرع C.A لطور اليرقة في أنثى بالغة استؤصلت منها سابقاً الغدد

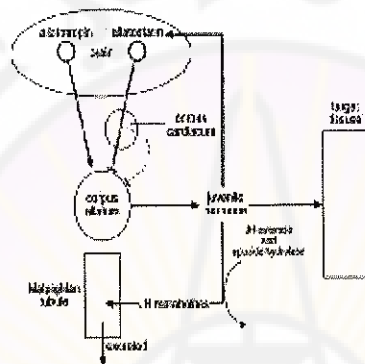
الصم C.A قد أدى إلى تكون البيوض وتشكلها. وقد بينت الدراسات الحديثة أن منتجات الغدد الصم C.A تكون مختلفة قليلاً ما بين طور اليرقة وطور الحشرة الكاملة. إن عملية تصنيع هذا الهرمون وتفكيكه تنظمها مجموعة من الببتيدات التي تنتجها الخلايا المفرزة في المخ وهذه الببتيدات هي: allatotropin والذي يحرض على تصنيع هرمون الحداثة في غدد C. A و allatostatin الذي يحرض على تفكيكه وطرحه عبر أنابيب مالبيكي (الشكل ٥,٩).

خامساً- استخدام هرمونات الحداثة JH الصناعية كمبيدات حشرية :

يوجد الكثير من المركبات الطبيعية المشابهة لهرمون الحداثة JH والتي لها تأثير الهرمون نفسه الذي تفرزه الحشرة. إن مادة Juvabion والتي هي أستر الميثيلي لحمض تودوماتويك Todomatuique والذي ينتجه نوع الصنوبريات Abies Balsamea، وهذه المادة لها تأثير كبير في حشرة Pyrrhocoris: وتوجد هذه المادة بكميات كبيرة في عجينة الورق الأمريكي، وتسمح هذه المادة بتماس بسيط لجسم اليرقة، بالحصول على أطوار يرقية طويلة، ويبدو أن تأثير هذه المادة متخصص جداً. وقد فكر بشيء جدي باستخدام (JH) لمكافحة الحشرات الضارة عوضاً عن المبيدات الحشرية التي تقضي على الحشرات الضارة والنافعة بأن واحد. إضافة لآثارها الجانبية الكثيرة وسميتها المرتفعة على الحيوانات المختلفة، وآثارها الضارة في البيئة بشكل عام.

وقد أثبتت التجارب، أن استخدام بعض الهرمونات الشبيهة بـ (JH) قد أعطت نتائج ممتازة للحد من انتشار حشرات المخازن، *Tribolium castaneum*، وذلك بعد معالجة البذور بهذا الهرمون، لكن ثبات هرمون الحداثة وغالبية الهرمونات المشابهة ضعفت جداً، وبخاصة عند استخدامها في الهواء الطلق. كما أجريت أبحاث عدة لاستخدام هذه المشابهات ضد الحشرات التي تهاجم النباتات المزروعة، وذلك بقصد إنتاج ذكور عقيمة، فقد وجد أن مركب (DMF) (Dihydrochlorure de Methyl)

(Farnesone) يؤثر تأثيراً كبيراً في بيوض الحشرات، فقد أدى استخدامه إلى اضطراب النمو الجنيني لحشرة *Pyrrhocoris* وذلك عندما رشت بيوض هذه الحشرة بمادة (DMF)، كما أن استخدامه بتركيز أقل من واحد ميكروغرام على إناث هذه الحشرة أدى إلى الحصول على بيوض ضعيفة. أما الذكور التي تحتوي على جرعة كبيرة من (DMF)، فيمكن أن تنقلها إلى الأنثى أثناء فترة التزاوج، وهذا يكفي لأن تصبح الأنثى عقيمة.



الشكل ٥,٩ رسم تخطيطي يوضح التوازن ما بين تصنيع وطرح هرمون الحداثة LH والعوامل المساهمة في هذا التوازن.

الفصل السادس

أعضاء الحس Sensory organs

تمتلك الحشرات تراكيب حسية أو مستقبلات Receptors خاصة تستجيب للتغيرات المختلفة، والمعلومات المستقبلية تترجم من قبل الجهاز العصبي وتخلق عندئذ السيالات العصبية المحركة التي تدعو الحشرة للاستجابة بطرائق محددة. تحتوي الأعضاء الحسية على خلية أو عدة خلايا حسية تتضمن غالباً إلى تركيب متخصص لاستقبال المحرضات (Stimuli). ومنشأ هذه الخلايا الحسية خلايا البشرة المتحورة والتي تعد كخلايا حسية أولية، ويتوضع جسم الخلايا بالقرب من سطح الجسم أو على الجدار الداخلي للعضو الحسي. وقد تكون هذه الخلايا العصبية الحسية، ثنائية القطب أو متعددة الأقطاب.

وتقسم الأعضاء الحسية إلى أنواع عدة منها :

أولاً - الأعضاء الحسية الميكانيكية Mechanoreceptor:

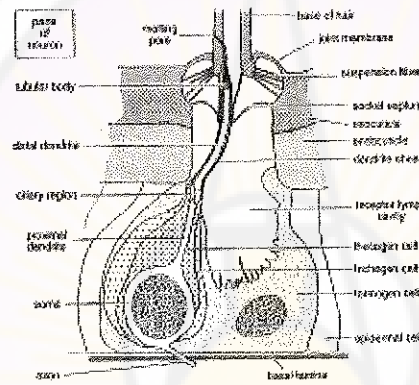
وهي تراكيب حساسة للتغيرات الميكانيكية التي تعترض جسم الحشرة. وقد تكون هذه الأعضاء تراكيب كيميائية بسيطة مثل الشعيرات أو القباب المنعزلة أو المتجمعة، أو قد تكون مستقبلات داخلية ولكنها ترتبط بالكيوتيكول وتشكل بذلك عضواً حسياً معقداً كما هو الحال بالنسبة لعضو جونستون Johnstone. وتقسم الأعضاء الحسية الميكانيكية إلى ثلاثة أقسام مختلفة:

أعضاء حسية ميكانيكية من ضمن طبقة الكيوتيكول Cuticular structures: تحتوي خلايا حسية ثنائية القطب وتراكيب كيميائية ناشئة من طبقة الكيوتيكول وتشمل: الشعيرات الحسية Trichoid sensilla والأعضاء الحسية الجرسية. Campaniform sensilla أعضاء حسية ميكانيكية تحت طبقة الكيوتيكول Subcuticular structures: تحتوي خلايا حسية ثنائية القطب أيضاً وتشمل الأعضاء الحسية الوترية Chordotonal organs or Scolopophorous.

أعضاء حسية داخلية: وتحتوي خلايا حسية متعددة الأقطاب وتتوضع داخلياً بعيداً عن سطح الجسم وتشمل مستقبلات التوتر Strand or stretch organs.

١ - التركيب العام للعضو الحسي *Sensilla* Structure of the:

يتألف العضو الحسي الميكانيكي بشكل عام من الشعيرة الحسية إضافة إلى ثلاثة أنواع من الخلايا: خلية التريكوجين (Trichogen) و خلية التورموجين (Tormogen) وأخيراً الخلية العصبية الحسية (Neuron) (الشكل ٦,١). تقسم منطقة التشعبات العصبية (Dendrite) عند الخلية العصبية ثنائية القطب إلى ثلاث مناطق متميزة.



الشكل ٦,١ رسم توضيحي يبين التفصيل القاعدي لأحد المستقبلات الميكانيكية وتوزع الخلايا المرتبطة.

- المنطقة القريبة (Proximal dendrite) وهي التي تلي جسم الخلية العصبية (Soma Perikaryon) مباشرة ويكون قطر هذه المنطقة بحدود ١ - ٢ ميكرون، وتحتوي على أجسام كوندرية.

- المنطقة الهدبية (Ciliary region): وتكون بالقرب من الكيوتاكل، وهي منطقة ضيقة

- المنطقة الطرفية (Distal dendrite) : تبدأ التشعبات بعد المنطقة الهدبية، وتزداد أعداد هذه التشعبات العصبية في الجزء العلوي من المنطقة الطرفية، وتبدو في النهاية القمية لهذه التشعبات كتل من الأنابيب الميكرونية (حوالي ١٠٠٠ أنبوب)، والتي نجدها عند الأعضاء الحسية من تريكوئيد Trichoide والكامبانيفورم Campaniform وتدعى بالجسم الأنبوبي (Tubular body).

يرتبط الجزء القمي للتشعبات العصبية بسطح الكيوتيكال، ويحاط بغلاف (يتألف من مواد شبيهة بالكيوتيكال) يدعى (Dendrite sheath) ويخترق هذا الأخير التجويف الحسي (Receptor cavity) الذي تحدده الترموجين والتي تحتوي على زغيبات قمية Microvilli من الناحية الداخلية، بينما يرتبط الهامش الخارجي لهذه الخلية مع تجويف الشعيرة الحسية. وترتبط خلية الترموجين بالخلايا المجاورة بواسطة روابط خلوية (desmosomes) وبذلك تفصل الدم عن السائل الحسي (lymph) (Receptor cavity) الموجود داخل هذا التجويف. وتفرز خلية الترموجين هذا السائل ويمتص البوتاسيوم بنشاط ليزود هذا السائل بحاجته من الشوارد.

٢ - أنواع الأعضاء الحسية الميكانيكية :

١ - أعضاء التريكوئيد (الشعيرات الحسية المتحركة) *Trichoid Sensilla*:

تتصل الشعيرة الحسية بجدار الجسم بواسطة غشاء تمفصل (Joint membrane) والذي يؤمن حرية حركة هذه الشعيرة، وتحت هذا الغشاء المرن توجد ثلاثة ألياف تعليق من كل جهة (fibers) (Suspension) ويكون لها اتصال مع الجزء الخارجي من التجويف الحسي ومنطقة التشعبات العصبية. يستقبل هذا الجزء المرن التنبهات المختلفة وينقلها إلى منطقة التشعبات العصبية حيث تتحول من طاقة ميكانيكية إلى طاقة كهربائية.

تفرز الشعيرة الحسية من قبل خلية التريكوجين (Trichogen) أما غشاء التمثصل فتفرزه خلية التورموجين (Tormogen)، إضافة إلى الخليتين السابقتين يوجد الخلية الحسية والتي ترسل من الناحية القمية التشعبات العصبية التي تخترق الغشاء القاعدي للبشرة وتتصل بالألياف العصبية (الشكل ٦،١). أما من الجهة القاعدية فترسل المحور العصبي الذي يوصلها بالجهاز العصبي المركزي. تحدث حركة الشعيرة الحسية تنبيهاً في نهاية المحور العصبي مما يؤدي إلى مستقبل فعال. وقد ينتج التوتر عند انحناء الشعيرة في أي اتجاه كما هو حال في بعض الشعيرات الحسية الموجودة على حافة الصدر الأول للجراد، ولكن بعض الشعيرات الأخرى لا تستجيب إلا عند تحريكها في اتجاه معين.

تعمل المستقبلات الميكانيكية بطرائق مختلفة، لكن غالباً ما يكون الجواب (متدرجاً) طورياً (Phasic) وفي هذه الحالة لا يتطور جهد العمل إلا عند انحناء الشعرة وخلال وقت قصير بعد تحريكها ولكن الاستجابة تنتهي عند هذه المرحلة. وهذه الشعيرات التي لها القدرة على نقل التنبيه باللامسة تدعى أيضاً أعضاء حس لمسية (Tactile hair)، وتوجد بخاصة على قرون الاستشعار أو الرسغ أو في أي مكان تلامس فيه الحشرة الوسط المحيط بها. كما يمكنها أن تحس بالذبذبات في الوسط الخارجي وقد تحس بالأصوات إذا كانت ذات شدة معينة (Air movement receivers). وقد لوحظت هذه الظاهرة لدى بعض البيرقات، حيث أن شعيرات بعض البيرقات تستجيب للأصوات التي تحدث حولها ويؤدي ذلك إلى انقباض العضلات الطولية لهذه البيرقات ومن ثم تقوم البيرقة بحركة دودية برأسها. ويوجد هذا النوع نفسه من الشعيرات على السطح السفلي للبطن وعلى القرون الشرجية للنطاطات. وينتقل جزء من الصوت عندما تبلغ سرعة الهواء ٤٠ مم / ثانية، وهذا يكون كافياً لتنبيه شعيرات القرون الشرجية للجراد.

يكون لبعض الشعيرات جواب قرارى (توتري) Tonic (الشكل ٦,٢) إذ إن جهد العمل يستمر طوال فترة التحريض، وتوجد مثل هذه الشعيرات على الصدر الأول، وآلة وضع البيض وأماكن متعددة من جسم الحشرة، وبخاصة المرتبطة بأماكن التمثيل، وقد توجد مثل هذه الشعيرات على هيئة مجموعات موجودة على رأس الجراد ويتم تنبيه هذه الشعيرات بتيار هوائى سرعته ٢ م / ثا أو أكثر. كما أنها تتعلق باتجاه المنبه، وهذا ما يساعد الحشرة على توجيه نفسها، وتستجيب للهواء الذي يمر على طول محور جسمها، وبذلك تتوجه الحشرة مع الريح أثناء وجودها على الأرض كما تساعد على التحكم بعدم انحرافها أثناء الطيران.

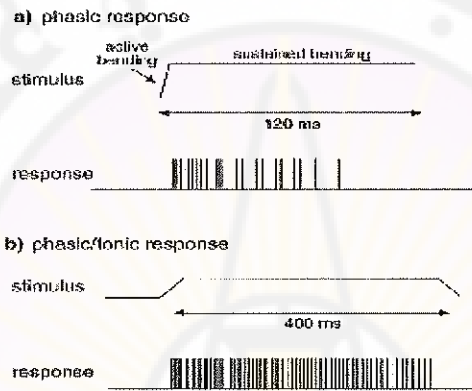
وقد تقوم كل مجموعة من الشعيرات بأداء وظائف أخرى مختلفة وذلك حسب موقعها (منطقة اتصال الملابس الشفوية، منطقة اتصال الحرقفة بالصدر .)

٢ - الأعضاء الحسية الجرسية *Campaniform Sensilla*:

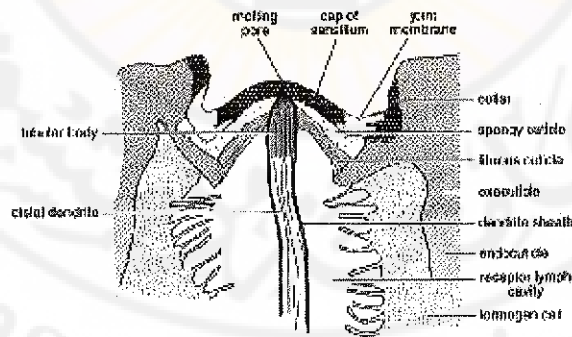
تشبه هذه الأعضاء في تركيبها أعضاء الحس تريكوئيد، إذ تتضمن الخلية الحسية إلى ثلاث خلايا إضافية تشكل تجويفاً، وتحاط التشعبات العصبية بغلاف يدعى Dendrite sheath أما نقطة الخلاف المهمة فهي أن الشعيرة الحسية الخارجية تستبدل بطبقة كيتينية على شكل قبة (Dome)، ويكون شكل هذه القبة دائرياً أو بيضوياً، ويتألف من طبقة كيتينية داخلية سميكة (Fibrous cuticle) وطبقة كيتينية خارجية رقيقة جداً (Cap of sensillum) وقد تفصل بينهما طبقة كيوتيكال أسفنجية مرنة (Spongy cuticle) (الشكل ٦,٣).

يتوضع العضو الحسى الجرسى داخل جدار الجسم على العكس من الشعيرات الحسية، ويستجيب إلى الضغوط (أو القوى) كافة التي تمارس على طبقة الكيوتيكال. توجد هذه الأعضاء غالباً على هيئة مجموعات ويكون لها الاتجاه نفسه ولذلك فهي تعمل كوحدة متكاملة، وتنتشر في جميع أجزاء جسم الحشرة المعرضة للضغط، وتتواجد بالقرب من

أماكن التمثيل كقاعدة الأجنحة، كما توجد أيضاً على الأجنحة الأمامية للجراد بمستوى العرق تحت الضلعي، وعلى قاعدة دبوسي التوازن عند الذباب، وتساعد هذه الأعضاء على ضبط توازن الحشرة أثناء الطيران. وتوجد ٤ مجموعات من هذه الأعضاء على مدور رجل الصرصار، يحتوي كل منها على ١٥ - ٢٠ شعيرة حسية، كما توجد مجموعة عند قاعدة الفخذ، وأخرى عند قاعدة الساق وكذلك على حلقات الرسغ. ومن ثم فإن عمل هذه الأعضاء كوحدة متكاملة يؤدي إلى تعديلات حركة الأرجل أثناء المشي.



الشكل ٦,٢ رسم تخطيطي يبين الاستجابة الطورية والقرارية بعد تحريض مستقبل ميكانيكي.



الشكل ٦,٣ رسم تخطيطي للعناصر الكيتينية وارتباط التشعبات العصبية لدى الأعضاء الحسية من نوع Campaniform

وتكون آلية عمل هذه الأعضاء الحسية مشابهة لعمل الشعيرات الحسية ولكن الاستجابة مع ارتفاع في ذبذبة التفريغ العصبي في Phasic/tonic تكون بجواب طوري - توتري بداية التحريض، ويتبع ذلك تفريغ مستمر ولكن بذبذبة أقل إذا كان التحريض ثابتاً (راجع الشكل ٦,٣).

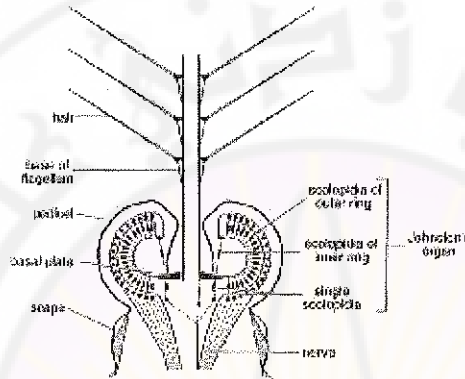
٣ - أعضاء الحس ذات القضبان الحساسة (*Scolopophorous*) أو أعضاء الحس الوترية (*chordotonal organs*)

تدل الدراسات فوق البنيوية على أن هذه الأعضاء شعيرات حسية متحورة على الرغم من عدم وجود أي تركيب كينييني خاص من الناحية الخارجية. يحتوي العضو الحسي (*Scolopidum*) على ثلاث خلايا وهي الخلية الحسية (*Neuron*) ويحاط جسم هذه الخلية ومحورها العصبي بخلايا غروية (*Glial cell*)، وتلي هذه الخلايا مجموعة من الخلايا المغلفة (*Scolopale cell*) ثم تليها خلايا اتصال مع جدار الجسم (*Attachment cell*) والتي تغلف المنطقة القمية من التشعبات العصبية (الشكل ٦,٤) وتتوضع كافة هذه الخلايا على شكل خط ما بين نقطتين من جدار الجسم (من هنا أتيت تسميتها بالقضبان الوترية). نجد هذا النوع من الأعضاء الحسية على جميع أجزاء جسم الحشرة (الأرجل - قرون الاستشعار - الملامس - قاعدة الأجنحة). فعند يرقة ذباب الخل يوجد ٩٠ عضواً يحتوي كل منها على ١ - ٥ قضبان حسية مرتبة ترتيباً حلقياً، ومعلقة ما بين نقاط على جدار الجسم، وتعمل هذه الأعضاء كأعضاء حسية باللامسة (الشكل ٦,٤).

ويوجد العضو الأكثر تطوراً عند رتبة Diptera، حيث تتحول قاعدة الشمروخ عند البعوض إلى صفيحة تمتد فيها الزوائد التي تحتضن بداخلها القضبان الحسية، التي تتوضع في حلقتين حول محور قرن الاستشعار، إضافة لذلك توجد ثلاثة قضبان مفردة تمتد من الأصل إلى الشمروخ (الشكل ٦,٥)

The diagram illustrates the internal anatomy of a Hydra, a simple aquatic organism. The main vertical structure shows the following parts from top to bottom: the oral groove (containing tentacles and a gastrovascular cavity), the body wall (consisting of an outer epidermis and an inner gastrovascular cavity), and the anal pore (leading to the anal cavity). The body wall is composed of two layers: the outer epidermis and the inner gastrovascular cavity. The epidermis is made of epithelial cells, and the gastrovascular cavity is lined by gastrovascular cells. The body wall is also composed of muscle cells and nerve cells. The diagram also shows the internal structure of the tentacles, which are composed of epithelial cells and contain a gastrovascular cavity. The anal pore is located at the bottom of the body and leads to the anal cavity. The diagram is labeled with various parts: oral groove, tentacles, gastrovascular cavity, epidermis, muscle cells, nerve cells, anal pore, anal cavity, and body wall.

الشكل ٦,٤- رسم تخطيطي لمقطع طولي في عضو حسي من نوع Scolopidium لدى حشرة Locusta، إضافة إلى مقاطع عرضية في المستويات المختلفة المشار إليها (Gray, 1960)
ب- الأعضاء الحسية الوترية على أحد جانبي جسم يرقة ذبابة الخل (Horridge, 1965)

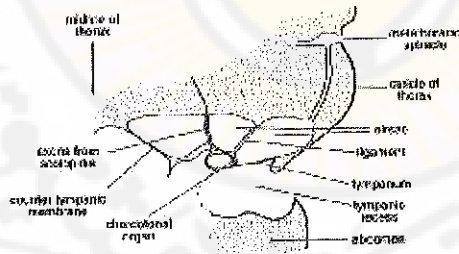
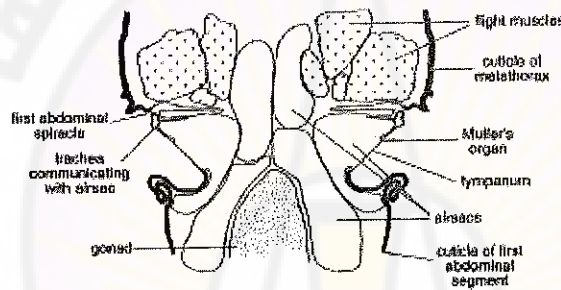


الشكل ٦,٥ رسم تخطيطي لقرن الاستشعار لدى ذكر البعوض يبين عضو جونستون (Autrum, 1963)

ومن الأعضاء الحسية الوترية نذكر أيضاً، الأعضاء الطبليّة السمعية Tympanal organs (عند الجراد والفراشات وصرصور الحقل) وهي أعضاء حس وترية متخصصة والتي تقوم باستقبال نبضات الضغط التي تأتي من مصدر الصوت، أو قد تستقبل التغيرات في الهواء نتيجة للذبذبات، وتتألف هذه الأعضاء من منطقة رقيقة من الكيوتيكل وهو ما يطلق عليه اسم الغشاء الطبلي or tympanum Tympanic membrane، ويوجد خلفه كيس هوائي (Airsac)، وهذا ما يسمح بحرية ذبذبة غشاء الطبل، وقد يتصل بالسطح الداخلي للغشاء عضو حسي باللامسة أو قد يكون مجاور له، ويتألف هذا العضو من قضيب حسي واحد أو أكثر. يوجد العضو الطبلي في أماكن مختلفة من جسم الحشرة، وذلك حسب نوع الحشرة فيوجد على الصدر الثالث لفراشات Noctuidae أو على البطن بالنسبة

للحشرات التابعة لفصائل: Geometroidea، Acrididae (الشكل ٦,٦) أو على الأرجل الأمامية لفصيلة صراصير الحقل (الشكل ٦,٧).

تلعب الأعضاء الطبلية دوراً مهماً في سلوك التزاوج لدى الحشرات، وبخاصة تلك التي يكون فيها التنبيه بالاحتكاك أو سمعياً، حيث يساعد ذلك على تحديد اتجاه الجنس الآخر، كما أنها مهمة في تجميع حشرات Cicadidae. أما عند حشرات حرشفية الأجنحة، فيقوم العضو الطبلي في تميز الأصوات التي تنتج عن الخفافيش وبذلك تتجنبها، ويمكنها التعرف على أصوات الخفافيش من مسافة تصل إلى ٣٠ متراً.

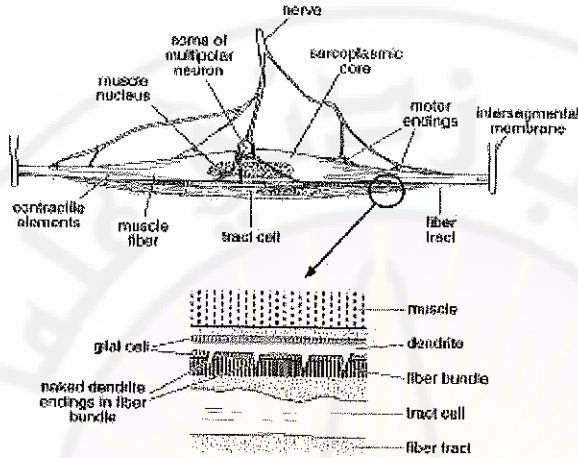


الشكل ٦,٦ رسم تخطيطي لغشاء الطبل وملحقاته

آ - على البطن عند الجراد (Schwabe, 1906) ب- على الصدر الثالث عند الفراشات
الليلية (Roeder & Treat, 1957)



تختلف هذه المستقبلات عن غيرها من الخلايا الحسية، بكونها خلية عصبية متعددة المحاور، وذات نهايات عصبية حرة، بينما تحتوي الخلايا الحسية الأخرى على خلايا عصبية ثنائية القطب وترتبط بالكويكتل.



الشكل ٦,٨ رسم تخطيطي لأحد مستقبلات التوتر، على الحلقة البطنية الخامسة لعذراء *Antheraea* Perny (Osborne, 1970)

توجد مستقبلات التوتر في وضعيات طولية أو ظهرية لدى الحشرات، وتوجد بشكل زوجي على الحلقات البطنية، كما لوحظت أيضاً على صدر بعض البزقات، ولدى حشرة *Carausius* وعادةً ما تكون هذه المستقبلات معلقة ما بين طيتين بين حلقتين متتاليتين، أو بين طية حلقية والمنطقة الترجية لحلقة ما. كما توجد مستقبلات عمودية، تتألف فقط من نسيج ضام وخلية عصبية، ولكن تميل غالبيتها لأن تختفي عندما يكون للمستقبلات الطولية الظهرية تركيب عضلي.

يوجد لدى يرقات فراشة *Antheraea* زوج من مستقبلات التوتر فوق العضلات الظهرية الطولية في الحلقات البطنية التسع الأولى، تظهر مستقبلات التوتر

جواباً توترياً tonic يظهر من خلال تمدد العضلة المستقبلية، ويمكن أن نميز ثلاثة مكونات في جوابها: جواب في حالة التمدد، وآخر في السرعة، وأخيراً في التسارع.

لا تنتج مستقبلات يرقات Antheraea أي تفريغ، وذلك عند الغياب الكامل للتوتر، ولكن تحت ظروف التوتر العادي تحافظ على معدل ٥ - ١٠ نبضة / ثانية لمدة ساعات وللحصول على سرعة ثابتة للتمدد، فإن معدل التفريغ يكون متناسباً وطول المستقبل، وبزيادة السرعة أثناء الشد، يمكن أن تنتج زيادة بمعدل النبضات العصبية. وما تجدر الإشارة إليه بهذا الصدد هو أن العضلة المستقبلية لدى حشرافية الأجنحة، تختلف عن عضلات الفقاريات، حيث لا يوجد عند الأخيرة أي أثر للتسارع. وعند انتهاء التمدد فإن معدل (تردد) النبضات ينخفض إلى مستوى جديد.

ثانياً - المستقبلات الكيميائية Chem oreceptor:

يمكن أن تلاحظ أثر التحريضات الكيميائية عند الحشرات بطرائق متعددة مختلفة :

- يكون المحرض الكيميائي على هيئة غاز : عندما يزداد تركيز بعض المواد كالامونياك أو الكلور في الوسط الذي تعيش فيه الحشرة فإن ذلك يحث الحشرة على الهرب.

- الحالة الثانية عندما تكون المحرضات الكيميائية على هيئة محلول: تؤثر هذه المستقبلات الكيميائية بالتماس (الذوق).

- وأخيراً، قد تنتشر هذه المحرضات في الهواء وبتركيز خفيفة وتؤثر في سلوكية الحشرة، لذلك يجب أن تكون المستقبلات حساسة جداً ويطلق عليها اسم المستقبلات عن بعد (الشم).

١ - تركيب المستقبلات الكيميائية :

تعد قرون الاستشعار من الأجزاء الغنية بالمستقبلات الكيميائية، وكذلك أجزاء الفم، وتوجد أيضاً على الأرجل وعلى آلة وضع البيض. وتكون الأجزاء الكيتينية للمستقبلات الكيميائية ذات أشكال مختلفة، ويمكننا أن نميز ما يلي:

١ - شعيرات التريكويد *Trichoid Sensilla*:

شعيرات شمعية طويلة قد يصل طولها إلى ٣٠٠ ميكرون عند حشرات Saturnidae متطورة جداً عند الفراشات الليلية والغجرية، وهي متخصصة غالباً لاستقبال الفرمونات الجنسية التي تفرزها الأنثى. وترتبط بهذه الشعيرات ٢ - ٥ خلايا حسية شمعية، ولا تختلف هذه الشعيرات عن شعيرات التريكويد (المستقبلات الميكانيكية) في تركيبها العام ولكنها تختلف عنها بأن كيوتيكل الشعيرة الحسية الشمعية يحتوي على قنوات تقبية Pore tubule تسمح بعبور المواد الكيميائية وتكون على تماس مع النهايات العصبية (الشكل ٦,٩).

٢ - الشعيرات الحسية القصيرة *Basiconic pegs*:

وهي شعيرات شمعية قصيرة على شكل مخروط، وتحتوي على ثقب علوي لاستقبال المحرضات الكيميائية على هيئة محلول ومن ثم تعد من المستقبلات الذوقية وتتركز في أجزاء الفم (الشكل ٦,٩).

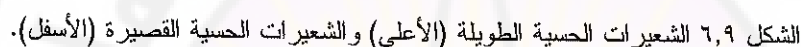
٣ - الصفائح الحسية المثقبة *sensilla:Placoid*:

يكون التركيب الكيتيني على هيئة صفيحة مثقبة وتوجد تحتها الخلايا العصبية الحسية والخلايا المساعدة، توجد هذه التراكيب وبخاصة عند غشائيات الأجنحة الاجتماعية (النحل - الدبابير..).

٤ - الأعضاء الحسية الغائرة *Coeloconic sensilla*:

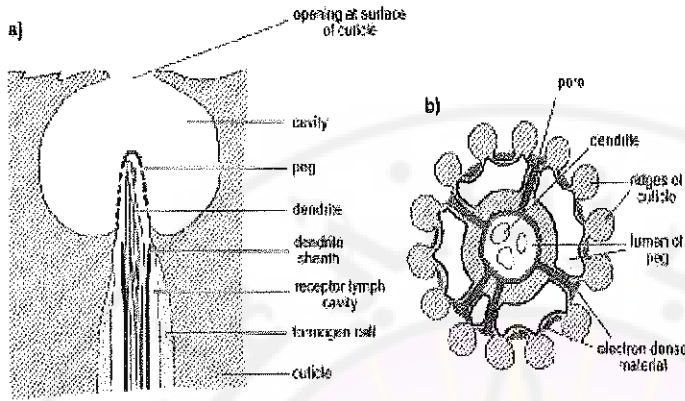
يختبئ التركيب الكيتيني داخل تجويف مختلف العمق في جدار الجسم، ويوجد عند عدد كبير من الحشرات وهذه الأعضاء الشمية تكون عادة من المستقبلات العامة. يكون جدار الشعيرات أو المخاريط الكيتينية سميكاً للمستقبلات الكيميائية بالتماس والتي تكون حساسة للروائح القوية، وتحتوي في نهايتها على فتحة Pore، ويمتد عادة الغمد الكيتيني الداخلي على امتداد الشعيرة أو المخروط وقد يلتصق في بعض الحالات على أحد الجانبين وعلى الجدار الكيتيني للعضو الحسي، وبذلك نجد أن تجويف هذا العضو الحسي مقسم إلى حجرتين تحتوي إحداهما على تشعبات الخلية الحسية (الشكل ٦,١٠). أما الجدار الكيتيني للمستقبلات عن بعد (المستقبلات الشمية) فيكون رقيقاً ومتقبأً إلى عدد من الثقوب يبلغ قطرها نحو ١٠٠ أنغستروم، وقد نجد غمداً كيتينياً واحداً أو أكثر داخل العضو الحسي (الشكل ٦,١٠).

تفرز التراكيب الكيتينية الخارجية وكذلك الغمد الداخلي للأعضاء الحسية من قبل خلية التريكوجين Trichogen، وتتجدد هذه التراكيب بعد كل انسلاخ. وعندما ينتهي هذا التجديد تنقلص خلية التريكوجين وكذلك خلية أو خلايا التورموجين مخلفة تجويفاً مليئاً بسائل أفرزته هي نفسها، يتصل هذا التجويف بالغمد الكيتيني وأيضاً بتجويف الشعيرة الحسية. وتحتوي هذه الخلايا من الناحية القمية على زغيبات تزيد من سطح التبادل بينها وبين التجويف.



تكون الخلايا الحسية ثنائية القطب، ويبلغ قطر محورها العصبي أقل من ٠,١ ميكروناً حيث تنتهي هذه المحاور في مركزي قرون الاستشعار Antennal lobe في المخ الثاني، أما منطقة التشعبات العصبية (Dendrites) وخاصةً المنطقة القريبة من التشعب العصبي والمنطقة الهدبية فتكون مشابهة في تركيبها للمستقبلات الميكانيكية. ولكن الاختلاف بينهما يكون في منطقة البعيدة للتشعبات العصبية (Distal dendrites) فعندما يكون المستقبل الكيميائي ذا جدار سميك فإن التشعبات العصبية تخترق الغمد الكيتيني Dendrite sheath دون تشعبات وتنتهي بالفتحة القمية. أما عندما يكون المستقبل الكيميائي ذا جدار رقيق وله غمد أو عدة أغلفة كيتينية فإن التشعبات العصبية تحتاز هذا الغمد وتخترق تجويف الشعيرة الحسية أو المخروط، ومن ثم تنفرع إلى عدة

تشعبات رقيقة تخرج منها لبيفات تنتهي بثقوب صغيرة تعود للشعيرة الحسية. أما في حال غياب الغمد الكيتيني فتخترق التشعبات العصبية تجويف الشعيرة مباشرة أو



المخروط (الشكل ٦,٩).

الشكل ٦,١٠ أ- رسم تخطيطي للأعضاء الحسية الغائرة ذات الجدار رقيق.

ب- مقطع عرضي لعضو حسي غائر ذو جدار سميك.

٢ - الظواهر الفيزيولوجية :

آ - مستقبلات الملامسة (أعضاء الذوق) Contact chemoreceptors:

توجد هذه المستقبلات وبخاصة على أجزاء فم الحشرة واللسان، وسقف الحلق، ولكنها توجد أيضاً على قرون الاستشعار والرسغ. وتبدي هذه المستقبلات الكيميائية عتبات حساسية مختلفة بالنسبة لمادة ما وذلك حسب موقعها. فعند الذباب مثلاً تكون المستقبلات الشفوية أكثر حساسية من مستقبلات الرسغ وتستجيب لمحاليل ذات تركيزات خفيفة.

لقد درست المستقبلات الكيميائية، والشعيرات الشفوية، لحشرة فورميا Phormia وتم تحليلها بشكل كاف، وهي تتألف من خلية مستقبلية ميكانيكية، ترتبط تشعباتها العصبية بالقرب من قاعدة الشعيرة الحسية، إضافة لذلك يوجد أربع خلايا مستقبلية كيميائية : الخلية الأولى حساسة للكاثيونات الأحادية.

الخلية الثانية حساسة بشكل رئيس للأيونات.

الخلية الثالثة حساسة للسكريات ذات الأشكال الخاصة مثل البنتوز Pentose - هكسوز

Hexose - بالاشتراك مع D. Glucopyranosib

الخلية الرابعة حساسة للماء.

إن آلية عمل هذه الأعضاء الحسية تتم على النحو التالي : تجتاز الجزيئات الكيميائية الثقوب الموجودة على العضو الحسي لتصل إلى التشعبات العصبية، ولا يعرف بالضبط الدور الذي يقوم به السائل الحسي. والتفسير المقبول لطريقة تأثير الجزيئات عديمة الشحنة الكهربائية كالغلوكوز هو الآتي :

بعد الشكل الجزيئي لسكر ما هو الصفة الأكثر أهمية لقدرته على التحريض، ولذلك يفترض أن هذا السكر يتحد وبشكل قابل للعكس مع أحد سوائل أو أحد مواقع المستقبل، وبشكل بذلك مركباً يفقد الغشاء الخلوي قطبيته، ويخلق أيضاً جهداً استقلابياً بطيئاً ومدرجاً في مواقع المستقبل، والذي بدوره ينتج جهداً مولداً بطيئاً ومدرجاً وذلك بمستوى التشعبات العصبية.

يتناسب عدد السائلات العصبية الناتجة وتركيز المواد المحرصة، أما عندما يكون التحريض مستمراً فإن النشاط المورد (المتجه نحو المركز) يصبح أكبر خلال الثواني الأولى للتحريض، وذلك نتيجة لتأقلم مستقبلات الكاتيونات والسكريات، ولذلك تزود المعلومات خلال هذه الفترة القصيرة.

ينتفخ الخرطوم عند الذباب وأثناء تناولها الغذاء نتيجة لتحريض الخلايا المستقبلية للسکر، بإحدى المواد السكرية ونلاحظ التأثير نفسه أثناء تحريض مستقبلات الماء، ويسمح نشاط مستقبلات الماء عند الذباب بتمييز الماء عن المستقبلات الأخرى كالسكر. وفي حال تحريض الخلايا الحساسة للأيونات بواسطة تركيز مرتفع من كلور الصوديوم فإن ذلك يؤدي إلى سلوكية الرفض عند الحشرة.

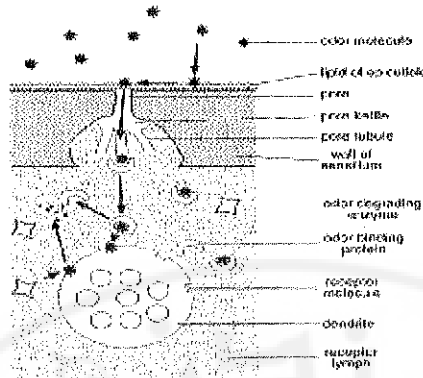
لا تكون استجابة الحشرة لمادة ما ثابتة، ولكنها تعتمد على الحالة الفيزيولوجية وبخاصة الحالة الغذائية لأن عتبات التحريض تكون أقل بعد فترة الانقطاع عن الطعام.

ب - المستقبلات عن بعد (حواس الشم) Olfactory receptors:

توجه قوة الشم عند الكثير من الحشرات سلوكية هذه الأخيرة كالبحث عن الغذاء أو عن مكان لوضع البيض. . وتلعب الفرمونات دوراً رئيساً في هذا المجال، وتفرز الفرمونات بكمية ضئيلة جداً وهذا يتطلب من الحشرة المستقبل أن تحتوي على أجهزة استقبال خاصة جداً لاستقبال الجزيئات المحمولة بالهواء وترجمة المعلومات الكيميائية المستقبلية.

تتوضع أعضاء الشم عند غالبية الحشرات على قرون الاستشعار ولذلك تعد قرون الاستشعار مصفاة للروائح نظراً لاحتوائها على المستقبلات الشمية، ولا تستجيب الحشرة لأي تحريض شمي عند قطع قرون الاستشعار بحيث تكون معرضةً بأكبر قدر ممكن للتيارات الهوائية.

لقد بينت التسجيلات المختلفة لنشاط الخلايا الحسية المعزولة بمستوى أعضاء الشم، أن المعلومات المنقولة إلى الجهاز العصبي المركزي عن طريق هذه المستقبلات يمكن أن تُبرمج كنبضات (كسيالات) للتثبيط أو بالعكس للتحريض، وساعدت معرفة التركيب الكيميائي لبعض الفرمونات على تحليل أفضل لعمل الأعضاء الشمية والتي يمكن إيجازها على الشكل التالي (الشكل ٦,١١).



الشكل ٦,١١ رسم توضيحي لانتقاط جزيء إحدى الروائح واستقباله من قبل أحد المستقبلات

الشمية (Vogt, 1995)

تصل جزيئات الرائحة Odor molecules (الفرمون) وتمتص على سطح الشعيرة الحسية ومن ثم تنتشر باتجاه الأنابيب النقبية للشعيرة وتعبّر من خلالها إلى داخل العضو الحسي. ترتبط جزيئات الرائحة ببروتينات حاملة Odor binding protein، والتي تحملها عبر السائل الحسي Receptor lymph إلى غشاء التشعبات العصبية، وتُعرف هذه الجزيئات بواسطة مواقع استقبال نوعية Receptor molecule ذات طبيعة بروتينية وموجودة على غشاء التشعبات العصبية وتشكل بذلك رابطة قابلة للانعكاس ما بين جزيئات الرائحة والموقع المستقبل، وذلك عندما يعرف تركيب الرائحة من قبل البروتين المستقبل. يتشكل بعد ذلك معقد من الرائحة والبروتين المستقبل ويكون نشيطاً أيضاً ويؤدي إلى تغيير في نفاذية الغشاء للأيونات وذلك بتأثيره في القنوات الأيونية، ومن ثم إلغاء قطبية الغشاء أي يتشكل الجهد المستقبل، وعندما يصل هذا الأخير إلى سعة العتبة فإنه يولد جهد العمل وذلك بمستوى المستقبل المولد الموجود على قاعدة التشعبات العصبية. أخيراً تصبح هذه المعقدات المتشكلة غير فعالة وذلك بفضل تفكيكها بأنزيمات خاصة Odor degrading enzymes وبذلك تستعيد الخلية العصبية قطبيتها إلى أن تصل إلى جهد الراحة.

قسمت المستقبلات الشمية حسب طبيعة عملها إلى :

- أعضاء شمية متخصصة : لا تستجيب خلاياها إلا إلى مادة معينة. فهي مستقبلات متخصصة والمثال على ذلك مستقبلات الفرمونات الشمية عند الفراشات الليلية.

- الأعضاء الشمية غير المتخصصة : والتي يمكنها أن تحدد عدداً من المواد حتى خليط معقد من المواد. وتكون مستقبلات لرائحة الطعام الموجودة على قرون استشعار الكثير من الحشرات ذات النظام الغذائي المختلف (مثل الصرصار).

يؤثر التنبيه بالروائح في تحريض الحشرة، فبعض المواد تجذب الحشرات وبعضها الآخر يطردها، وقد يكون التأثير المنشط للرائحة الجاذبة أو الطاردة متوقفاً مع الحالة الجنسية التي تكون فيها الحشرة، فمثلاً تتجذب إناث الذباب الأزرق إلى اللحم، لوضع بيوضها عليه أكثر من الذكر، كما أن الحشرات الرمية تتفاعل بشكل إيجابي مع الأمونيا التي ترتبط برائحة اللحم الفاسد علماً بأن رائحة الأمونيا بتركيزها المختلفة تعد طاردة للكثير من الحشرات. كما أن هناك بعض التأثيرات الذاتية التي تجعل الحشرات تستجيب لحالتها الفيزيولوجية، فبرقات الذباب الأزرق، تتجذب لرائحة الأمونيا أثناء فترة التغذية، ولكن عندما تنهي البرقة تطورها في طور الثالث وتتوقف عن التغذية، فتصبح الاستجابة للأمونيا عكسية.

تختلف الاستجابة حسب تركيز رائحة المنبه، وبشكل عام تزيد قوة الاستجابة، سواءً بالطرد أو الانجذاب مع تركيز الرائحة، إلا أنه وفي بعض الحالات قد تكون المواد جاذبة، إذا كان تركيزها قليلاً، وتتوقف الاستجابة عندما يكون التركيز عالياً.

كما ترتبط حساسية الحشرات للروائح، بصفات الرائحة الطبيعية ومن ثم بتركيبها الكيميائي، إن الزيادة في طول الجانب الحمضي للجزيء مثل الأستر، يكون أكثر فعالية من الزيادة في الجانب الكحولي، كما يرتبط طول السلسلة بنقطة الغليان والذوبان في الماء.

ويمكن للحشرات أن تفرق بين الروائح، حيث أنها تكون متخصصة بالنسبة للفرمونات، وتتجذب عادة إناث الحشرات إلى مكان وضع البيض المناسب بالرائحة، فالإناث الملقحة لذبابة *Lucilia Seriata* تتجذب لرائحة الصوف، لأنها تضع بيوضها على صوف الأغنام الحية.

ثالثاً- الهرمونات والإفرازات الدفاعية Pheromones:

تشبه الهرمونات الهرمونات من حيث أنها تنتج من قبل غدد متخصصة وتؤثر بكميات ضئيلة جداً وتؤدي إلى رد فعل متخصص عند المستقبل. ولكنها تختلف عن الهرمونات بأنها تفرز خارج جسم الحشرة وتتدخل فقط بنقل المعلومات ما بين أفراد النوع الواحد.

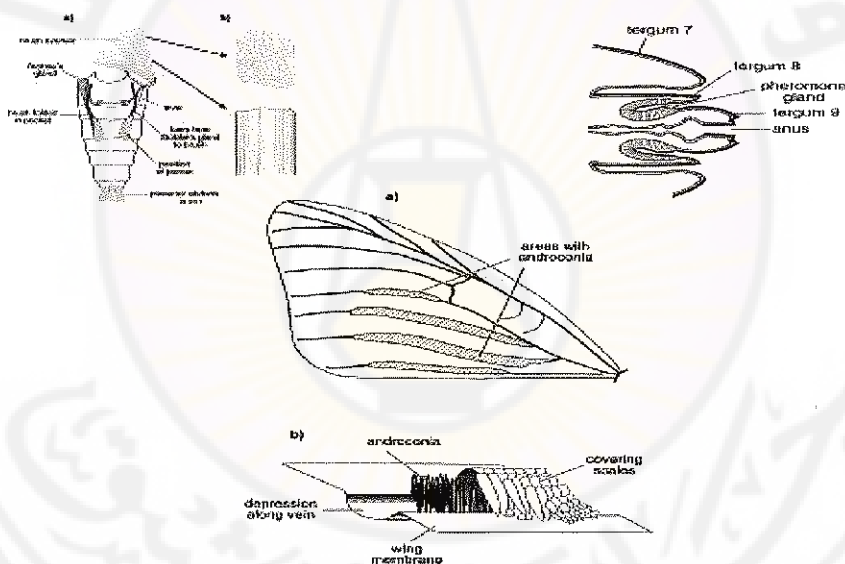
تستقبل غالبية الهرمونات عن طريق الشم إلا أنه يوجد بعض الهرمونات التي تؤثر عن طريق الفم. تفرز الهرمونات بكميات ضئيلة جداً عند الحشرات بحدود ميكروغرام أو نانو غرام.

تنتج غالبية الهرمونات من قبل غدد متخصصة، تأخذ وضعيات مختلفة على جسم الحشرة، إلا أن هناك بعض الحالات الخاصة لإنتاج الهرمونات، مثال ذلك الهرمونات الحاثية على النضج لدى الجراد الصحراوي، وينتج هذا الهرمون من خلايا البشرة، وتوضع غدد الهرمونات لدى حرشفية الأجنحة، إما على الناحية البطنية أو الظهرية، أو بشكل حلقي حول بطن الحشرة، وتتألف الغدد المفرزة للهرمون من طبقة من الخلايا المفرزة، ولا تحتوي على مخزن لتخزين المنتجات، فينتشر الهرمون على سطح جدار الجسم أثناء فترة الدعوة (الشكل ٦،١٢)

إن إفراز الهرمونات لا يقتصر على الإناث فحسب، فعند الفراشات الليلية نجد أن الذكور تطلق الهرمونات المهيبة Aphrodisiac pheromone من غدد خاصة تسمى Stobbe's glands تتوضع على الحلقة البطنية الثانية. وتبدي هذه الأعضاء

اختلافات مورفولوجية كبيرة. ولكن بشكل عام تتألف هذه الأعضاء من تركيب مضاعف : منطقة غدية التي تفرز الفرمون، وعضو الإرسال (brush) الذي يشبه الفرشاة ويقوم بنشر الفرمون في الوسط المحيط (الشكل ٦,١٢).

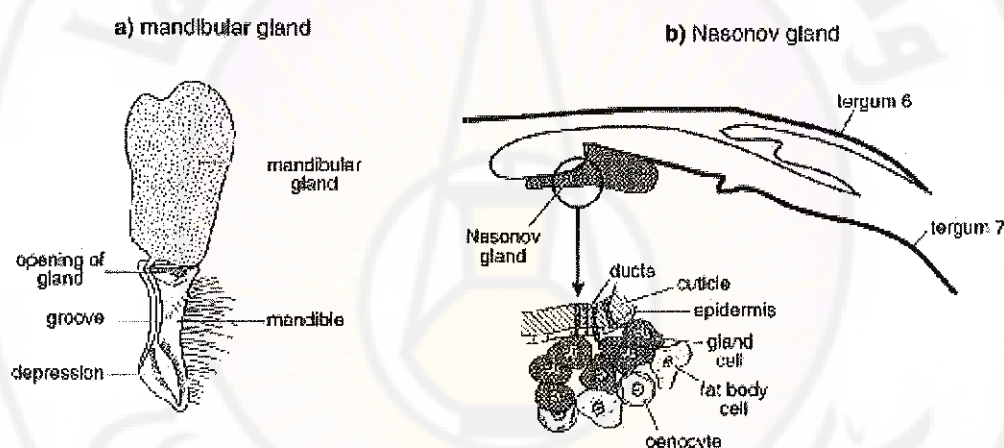
تفرز ذكور بعض الحشرات حرشفية الأجنحة، روائح عطرية، جاذبة وحائثة على التزاوج، وتقوم بإفراز هذه المواد غدد مرتبطة بالحراشف وتدعى هذه التراكيب المعقدة بالمشبقات (Androconia) وتكون هذه الحراشف مبعثرة على أجنحة الفراشات التابعة لفصيلة Pieridae، أو قد تكون مجتمعة، وتأخذ شكلاً ممتداً طويلاً وتنتهي بزوائد ليفية. ومن المؤكد أن الحافة الهدبية للحرشفة تزيد من المساحة المعرضة للوسط الخارجي وتزيد من حدوث الانتشار (أو التبخير) وذلك عند تحريك الأجنحة (الشكل ٦,١٢).



الشكل ٦,١٢ مقطع طولي في مؤخرة بطن فراشة ليلية يبين توزيع الغدد المفرزة للفرمونات الجنسية (أعلى) (Birch, 1970).

توضع غدد الفرمونات المهيجة والفرشاة المساهمة في نشر الفرمونات (الوسط).
توضع المشبقات على حراشف أجنحة بعض حرشفيات الأجنحة (الأسفل)

قد تأخذ الغدد المفرزة للفرمونات وضعياً أكثر تحديداً، كما هو الحال لدى بعض حشرات غشائية الأجنحة، فلدى حشرات نحل العسل، توجد غدتان لإنتاج الفرمونات، الغدة الفكّية وهي موجودة في الرأس وتتألف من طبقة من الخلايا المفرزة تحاط بطبقة رقيقة من الكيوتيكول، وهي تشبه الكيس في شكلها العام، وتصب قناتها في قاعدة الفك ضمن مجرى يصب في تجويف ينفث على السطح الداخلي للفك، ونجد هذه الغدة لدى الملكة والشغالات. أما الغدة الثانية : فهي غدة ناسانوف Nasonov وتوجد في الغشاء بين الحلقي لترجة الحلقات البطنية السادسة والسابعة ونجد هذه الغدد لدى شغالات نحل العسل (الشكل ٦،١٣).



الشكل ٦،١٣ غدد الفرمونات عند شغالة النحل آ- الغدة الفكّية ب- غدة ناسانوف مع تكبير لهذه الغدة (Snodgrass, 1956)

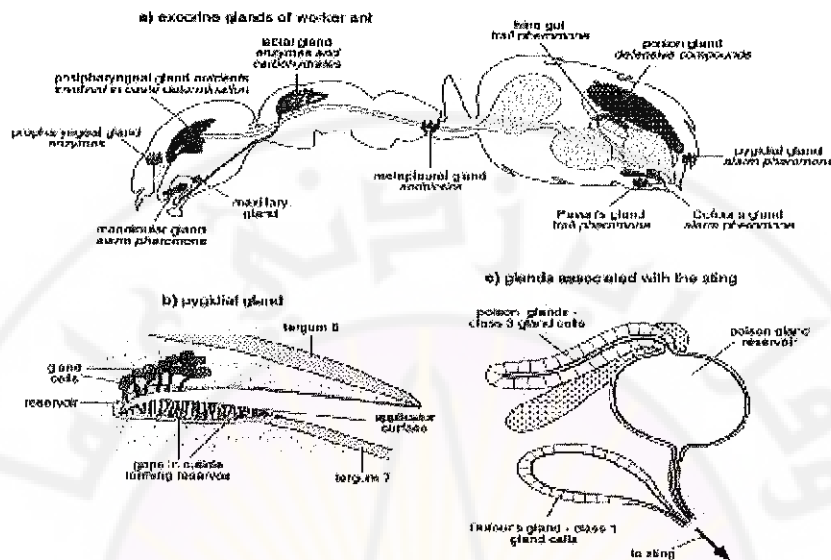
ويوجد لدى النمل، غدة فكّية، إضافة للغدة السامة وغدة دوفور Duffour وتتحدد هاتان الغدتان بإبرة اللسع وكذلك غدد أخرى في منطقة نهاية البطن وهي غدد Pavan, Pygidial (الشكل ٦،١٤).

وهناك طرائق عدة لدراسة تأثير الفرمونات (وبخاصة الجنسية منها) في الذكور، نذكر منها طريقة الكترولانتينوغرام Electroantennographam : تتلخص طريقة عمل هذه الطريقة على النحو التالي :

يوضع على قمة قرن الاستشعار المعزول مسرى تسجيل كهربائي، ومسرى آخر على القاعدة. ويربط هذان المسريان بمضخم أولي ومن ثم على مضخم ومن ثم على جهاز تسجيل. ويمكننا مشاهدة استجابة قرن الاستشعار على شاشة هذا الجهاز وذلك بعد كل تحريض شمي (فرمون جنسي) يقاس هذا الجواب بالميلي فولت ويتألف من طورين : ON وذلك في لحظة إطلاق الفرمون، والطور الثاني هو Inter ويكون خلال فترة التحريض، أما الطور الأخير فهو off مع العودة إلى جهد الراحة وذلك عند توقف المحرض، وتكون فترة التحريض ثانية واحدة، وفي حال استخدام محرضات ذات تراكيز متساوية يكون المحرض ذو التركيب الكيميائي المشابه للفرمون الجنسي للنوع المدروس هو الأكثر تأثيراً ويعطي أفضل جواب (الشكل ٦،١٥).

ذكرنا سابقاً أن الفرمونات تختلف اختلافاً كبيراً في الوظيفة، والمعروف منها جيداً، هو الفرمونات الجنسية Sex pheromones التي تجذب الجنسين، وغالباً الأنثى هي التي تطلق الفرمونات في وقت محدد من النهار أو الليل، كإشارات بعيدة المدى للإعلان عن استعدادها للتزاوج، ويحمل الهواء هذه الفرمونات بعيداً عنها، ويصبح تركيزها أقل بزيادة المسافة إلا أنه يصبح أكثر اتساعاً. يستقبل الذكر هذا الفرمون عن طريق المستقبلات الكيميائية الموجودة على قرون الاستشعار، فينشط ويطيير بعكس اتجاه الريح قاصداً الأنثى، ويكون طيرانه متعرجاً إذ إنه يدور إلى الخلف وإلى الامام حتى يبقى دائماً ضمن نطاق أثر الفرمون، ويوقف الذكر تقدمه عندما يصل بالقرب من الأنثى لأن تركيز الفرمون يكون عالياً، وفي هذه الأثناء يبحث عن الأنثى مستخدماً حواسه الأخرى كالرؤية مثلاً، وتتأثر مراحل الغزل والتزاوج بوسائل المخاطبة عن

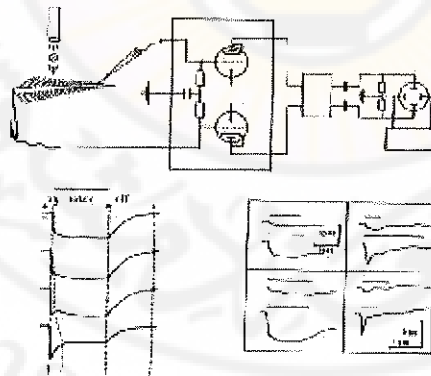
قرب حيث تشمل الإشارات البصرية (الغمز) أو اللمسية أو الحسية، وحدها أو مع
الفرمونات، وقد يبقى الفرمون الجنسي بعيد المدى والذي أطلقته الأنثى أكثر استجابة.



الشكل ٦,١٤ عدد الفرمونات عند شغالة النمل

آ- مقطع طولي في الجسم يبين الغدد الرئيسية مظلمة باللون الأسود (Holldobler & Wilson, 1990)

ب- ج مقاطع طولية في غدد دوفور وغدد Pygidial (Billen, 1986)



الشكل ٦,١٥ شكل تخطيطي لجهاز دراسة تأثير الفرمونات في قرون الاستشعار.

أما عند حشرات قلف الصنوبريات، فإن هذه الحشرات تقوم بإفراز فرمونات التجميع Aggregation pheromones الخاصة بالنوع، أو خليط من الفرمونات الخاصة بالنوع، من الأمعاء الخلفية ويخرج مع البراز، والمعروف أن أشجار الصنوبر تقاوم هجوم حشرات القلف بطرد الحشرات الثاقبة أو إغراقها بعصارتها الكثيفة، ولكي تتغلب حشرات القلف على هذه الظاهرة فإنها تهاجم الأشجار بأعداد كبيرة بأن واحد، وتدخل فطراً يؤدي إلى حدوث خلل في الجهاز الوعائي للشجرة المصابة. ولكي تجمع الأفراد بشكل جماعي (بأعداد كبيرة) يغادر أحد الجنسين العائل القديم، ويطيّر لفترة من الزمن قبل أن يهاجم العائل الجديد وتستدل الحشرة على الأشجار إما بالرؤية أو بالرائحة، والحشرة التي تصل إلى العائل الجديد، تتغذى على قلف العائل أو اللحاء وتحفر فيه أثقاباً، كنتيجة مباشرة لمؤثرات كيميائية في الغذاء، وتفرز الحشرة أثناء الثقب، كما ذكرنا سابقاً مع البراز الفرمونات. كما تساعد بعض المركبات الطيارة من النبات العائل نفسه على جذب هذه الحشرات مثل الميرسين الذي يجذب حشرات Brevicomis Dentreotonus. أما العوامل التي تتدخل لإنهاء الإصابة الجماعية، فهي غير معروفة تماماً، إلا أنه من المحتمل أن يقل إنتاج فرمون التجميع، أو أن يزداد تركيز أحد المركبات أو أكثر، من أحد الجنسين فيؤدي إلى إعاقة الاستقبال الكيميائي للفرمونات.

وهناك فرمونات الإنذار Alarm pheromones والتي تستخدمها الحشرات لوسيلة دفاعية لإبعاد بقية أفراد المستعمرة عن الخطر ونجدها عند الكثير من الحشرات مثل: المن والنحل والنمل.

وتستخدم الطفيليات الداخلية على المن التابعة لرتبة غشائية الأجنحة فرمونات التعليم Marking pheromones حيث تقوم الدبابير المتطفلة بإطلاق هذه الفرمونات أثناء التطفل ومن ثم تتجنب المتطفلات الأخرى التابعة للنوع نفسه التطفل على أفراد

المن المعلمة، ومن ثم تحفظ على نسلها أيضاً. وقد وجد حديثاً أن هذه المتطفلات تتجنب وضع البيض في الأماكن التي تستشعر فيها وجود فرمونات التعليم الخاصة بحشرات أبو العيد وذلك كآلية للحفاظ على نسلها الذي يمكن أن يتطور داخل حشرات المن ولكن يتم التهامة من قبل المفترسات.

رابعاً - العيون والرؤية :

تدرك الحشرات الضوء بوساطة عدد من الأعضاء الحسية المختلفة، من أهمها العيون المركبة والعيون البسيطة بنوعيهما الظهيرية والجانبية، وتتألف العيون المركبة من مجموعة من الوحدات التي يتكون كل منها من جهاز عدسي وعدد قليل من الخلايا الحسية. يقوم هذا الجهاز العدسي بتركيز الضوء إلى عناصر حساسة للضوء ويمر الناتج من الخلايا الحسية إلى الفص البصري في المخ الأول، حيث يحدث في هذه المنطقة اتصالات وارتباطات معقدة مع خلايا عصبية أخرى، لها صفات مختلفة جداً، وبعد ذلك تنتقل الإشارات المشتركة إلى المخ والحبل العصبي البطني.

تمتاز عين الحشرة بقدرتها على تمييز الحركة، وكذلك احتمال تمييزها الشكل العام، ولا تستجيب العين لسائر الموجات مختلفة الطول بالدرجة نفسها، كما تختلف حساسية العين تحت الظروف المختلفة، فبعض الأنواع تستطيع التمييز بين الألوان المختلفة.

أما العيون البسيطة الظهيرية Ocelli فنجدتها إلى جانب العيون المركبة لدى الحشرات الكاملة وحوريات الحشرات ذات التطور الناقص ويكون عددها ثلاث عيون بسيطة أما يرقات الحشرات ذات التطور الكامل والتي لا تحتوي على عيون مركبة فإن لديها العيون البسيطة الجانبية Stemmata على جانبي الرأس.

لا تزال وظيفة العيون البسيطة الظهرية Ocelli غير واضحة تماماً ولكن من المحتمل أن يكون لها تأثير منبه في الجهاز العصبي أما العيون البسيطة الجانبية فتسمح بإدراك حسي محدود.

١ - العيون المركبة *Compound eyes*:

توجد العيون المركبة عند غالبية الحشرات الكاملة وكذلك عند الأطوار الفتية للحشرات ناقصة التطور وتشغل حجماً مختلفاً على جانبي الرأس وتضمن بذلك حقلاً واسعاً للرؤية وفي جميع الاتجاهات. تمتد العيون المركبة عند بعض الحشرات من الناحية الظهرية وتتلامس على طول الخط الوسطي مثل رتبة *Syrphidae* وتدعى في هذه الحالة باسم الرؤية الشاملة *Holoptic*.

قد تكون العيون المركبة مختزلة عند بعض الحشرات أو غير موجودة عند الحشرات المتطفلة كما هو الحال عند *Siphonaptera*. ولا تملك حشرات البروتورا والديبلورا *Diplura* عيوناً مركبة.

وتتألف العيون المركبة من عدد كبير نسبياً من الوحدات البصرية *Ommatidia* ويرتبط هذا العدد بطريقة حياة الحشرة، فمثلاً يكون عددها واحداً عند شغالة النمل *Ponera punctatissima* بينما يصل هذا العدد إلى عشرة آلاف وحدة لدى عيون الرعاشات.

لدى الحشرات ذات الوحدات البصرية قليلة العدد، تكون الأسطح الخارجية للوحدة البصرية منفصلة عن بعضها بعضاً بمساحات ضيقة من الكيوتيكل وغالباً ما تكون مستديرة الشكل أما لدى الحشرات ذات العيون كثيرة الوحدات البصرية فيكون السطح الخارجي لهذه الوحدات متلاصقاً وتأخذ شكلاً سداسياً (الشكل ٦،١٦).

أ - تركيب الوحدة البصرية *Ommatidia*:

تتألف الوحدة البصرية بشكل رئيسي من جزأين أساسيين هما الجزء الضوئي العدسي (يجمع الأشعة الضوئية) وجزء حسي يتلقى الأشعة الضوئية ويحولها إلى طاقة كهربائية. ويمكننا أن نميز الأجزاء التالية عند كل وحدة بصرية وعلى التوالي (الشكل ٦،١٦):

– القرنية (العدسة الخارجية) lens:Corneal

وهي سطح شفاف متحور من الكيوتيكال وتشكل عدسة محدبة الطرفين ناتجة عن تتالي طبقات موازية للسطح ومعامل الانكسار عندها يكون مختلفاً. تتجدد القرنية بعد كل انسلاخ وتفرز من قبل خليتين من خلايا البشرة مولدتين للقرنية Corneagen cells ومن ثم تترجع هاتان الخليتان إلى جانبي القرنية لتشكلا خلايا تحتوي ملونات عند غالبية الحشرات ولذلك تدعيان بالخلايا المحببة الأولية Primary pigment cell. تتوضع تحت القرنية أربع خلايا تدعى خلايا سيمبر (Semper) وتكون هذه الخلايا عند الوحدات البصرية عديمة المخروط (Acones) شفافة ومتحورة قليلاً ولا يوجد السائل البلوري، بينما تشكل هذه الخلايا عند معظم الحشرات عدسة أخرى تسمى المخروط البلوري Crystalline cone. أما عند الوحدات البصرية حقيقية المخروط (Eucone) فتحتوي هذه الخلايا على سائل شفاف.

– الخلايا الشبكية Retinal cells:

تحتوي الوحدة البصرية عادة على ثماني خلايا شبكية، وقد يختلف هذا العدد في بعض الأحيان. وتشكل هذه الخلايا شبكة أسطوانية تتداخل بين قاعدة المخروط البلوري والغشاء القاعدي Basal lamina وترسل كل خلية شبكية محوراً Rhabdomere (وحدة المحور البصري) يخترق هذا الغشاء ويتصل بالفص البصري. وتشكل محاور الخلايا الشبكية والتابعة للوحدة البصرية نفسها المحور البصري Rhabdom.

- الخلايا الملونة Pigment cell:

تحاط الوحدات البصرية بخلايا محملة بالملونات والتي قد تفصل الوحدات البصرية عن بعضها بعضاً. ويوجد نوعان من الخلايا الملونة: الخلايا الملونة الأولية Primary pigment cell وعددها اثنتان تمتدان من القرنية وحتى قمة الخلايا الشبكية، والنوع الآخر هو الخلايا الملونة الثانوية Secondary pigment cell والتي يكون عددها مختلفاً (من 12-18 حسب نوع الحشرة) وتحيط هذه الخلايا بالشبكية.

تجتاز القصبات الهوائية عند غالبية الحشرات الغشاء المتقب وتنتشعب داخل الشبكية لتضمن وصول الأكسجين لها.

- الارتباطات العصبية :

إن المحاور العصبية للخلايا الشبكية تجتاز الغشاء المتقب وتصل إلى الفص البصري ويوجد عند كل وحدة بصرية بعض الخلايا التي يصل محورها العصبي إلى داخل الصفيحة العقدية، تتشابك هذه المحاور العصبية القصيرة مع محاور الخلايا العصبية الواسلة وحيدة القطب. أما الخلايا الشبكية الأخرى فلها محاور عصبية طويلة تصل إلى النسيج المخي الخارجي Medulla (انظر الجهاز العصبي).

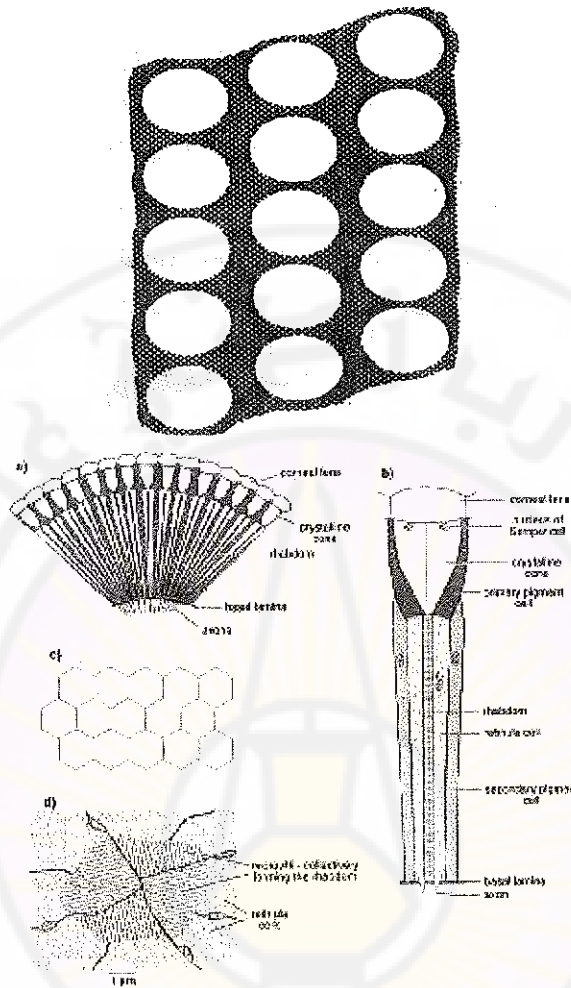
ب - تحورات الوحدات البصرية :

تكون العناصر الأساسية للعيون المركبة موجودة لدى عيون كل الحشرات إلا أن الدراسات الدقيقة بينت وجود اختلافات كبيرة بين الأنواع وبخاصة درجة تكيف الحشرة للضوء أو الظلمة.

يختلف شكل العدسات القرنية ما بين محدبة - مقعرة إلى محدبة الوجهين، ولدى بعض حشرات غمدية الأجنحة ونصفية الأجنحة وثنائية الأجنحة لا تشكل خلايا سيمبر المخروط البلوري المعروف، ولكنها تصبح شفافة ولا تحوي سائلاً شفافاً. ويطلق

على هذه الوحدات البصرية اسم : وحدات بصرية عديمة المخروط Acone وهي نوع بدائي نجده لدى الكثير من حشرات عديمة الأجنحة. أو تشكل خلايا سمير مخروط بلوري يحوي سائل شفاف وتسمى بهذه الحالة وحدات مخروطية حقيقية المخروط Eucone (الشكل ١٧، ٦).





الشكل ٦,١٦ العين المركبة عند الحشرات ذات الرؤية النهارية (Goldsmith, 1962)

أ- مقطع في عين مركبة يبين امتداد المحور البصري حتى المخروط البلوري.

ب- تركيب الوحدة البصرية.

ج- سطح الرؤية لجزء من العين المركبة لدى المن.

د- مقطع عرضي عبر المحور البصري.

هـ- سطح الرؤية لجزء من العين المركبة لدى حشرات Syrphidae

وقد تتكون العدسات عند بعض الخنافس من امتداد داخلي للقرنية وليس من خلايا بين القرنية وخلايا Crystalline tract سيمبر. وتشكل هذه الخلايا مسطحاً عاكساً (الشكل Exococone الشبكية وهذا ما يطلق عليه اسم الوحدات البصرية خارجية المخروط (٦,١٧).

ومن الاختلافات التي يمكن أن نلاحظها في تركيب الوحدات البصرية هو عدد خلايا الشبكية وترتيبها فلدى حشرات Apis يكون عدد هذه الخلايا تسع خلايا، تسع خلايا مزودة بمحاور Rhabdomere أما العاشرة فهي خلية قاعدية قصيرة. وقد توجد خلايا الشبكية على طبقتين كما هو الحال لدى حشرات Lepisma، والكثير من الحشرات الأخرى (الشكل ٦,١٨).

أخيراً فإن المحور البصري يكون مختلفاً أيضاً فقد يكون محور الإبصار قصيراً، ونجد هذه الحالة عند بعض الحشرات التابعة لغمدية الأجنحة والفراشات الليلية، وتفصل المحور البصري عن العدسات منطقة شفافة (clear zone) تمر خلالها زوائد الخلايا الشبكية ويطلق على العيون التي لها هذا التركيب اسم : العيون ذات الرؤية المتطابقة SuperPosition (الشكل ٦,١٧) وقد يكون المحور البصري طويلاً ويمتد من قاعدة العدسة إلى الغشاء القاعدي (انظر الشكل ٦,١٦).

٢ - العيون البسيطة الظهرية Dorsal ocelli :

توجد العيون البسيطة الظهرية والعيون المركبة عند الحشرات الكاملة للرتب الحشرية كافة وحوريات الحشرات ناقصة التطور. وقد لا توجد هذه العيون عند بعض أنواع الحشرات. ويبلغ عدد هذه العيون بشكل عام ثلاث عيون، موزعة على شكل مثلث في رأس الحشرة.

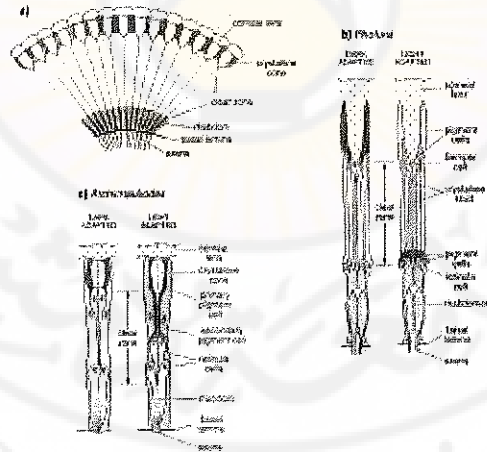
تتألف العين البسيطة من الأجزاء التالية (الشكل ٦,١٩) :

القرنية Corneal lens: تكون طبقة الكيونيكال في هذا الجزء شفافة، ولها شكل العدسة المحدبة Biconvex.

الخلايا المفرزة للقرنية: وتقع تحت القرنية مباشرة، وتكون هذه الخلايا شفافة عند بعض الحشرات وقد تستطيل هذه الخلايا وتتجمع على هيئة جسم بلوري يرتبط فيزيولوجياً بالقرنية.

خلايا الرؤية : وتحتوي على جزء مستقبل مخطط أما المحور البصري Rhabdomere فيشبه نظيره عند العيون المركبة. تنضم هذه الخلايا على هيئة مجموعات لتشكل الشبكية أما وحدات المحاور البصرية فتتجمع وتشكل المحور البصري Rhabdome

الخلايا الملونة (المحببة) Pigment cell: تتوضع عند بعض الحشرات بين خلايا الشبكية وفي بعض الأحيان تحتضن خلايا الرؤية المواد الملونة.

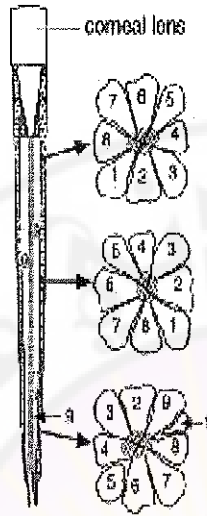
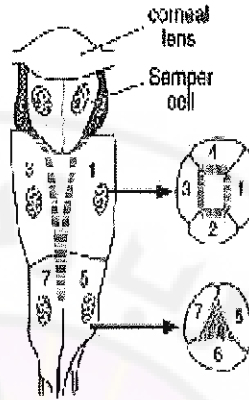


الشكل ٦,١٧ أ- مقطع في عين مركبة عند الحشرات ذات الرؤية الليلية Superposition تبين المنطقة الشفافة ما بين المحور البصري والقرنية (Walcott, 1975)

ب- عين مركبة خارجية المخروط في الضوء والظلمة.

ج- عين مركبة حقيقية المخروط في الضوء والظلمة.



a) *Apis*b) *Lepisma*

الشكل ٦,١٨ وحدات بصرية مختلفة التركيب تبين اختلاف عدد خلايا الشبكية وترتيبها (Langer,

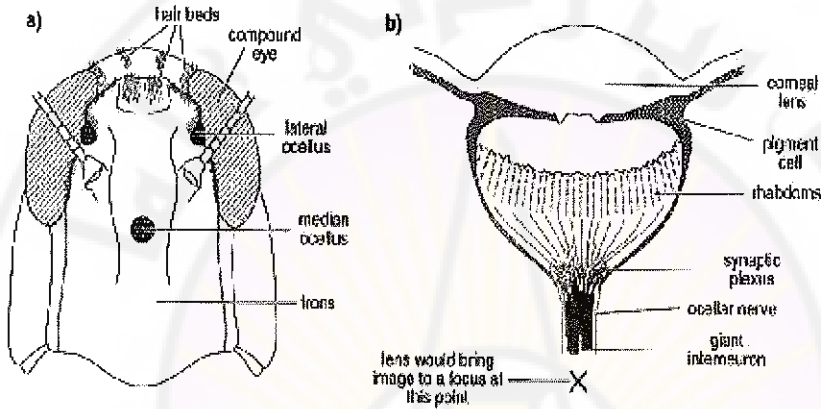
(Hamann & Meinecke, 1979)

تشكل المحاور العصبية لخلايا الرؤية والتي تترك العين البسيطة تشابكات عصبية مع عصب العين البسيطة وذلك بمساعدة الخلايا العصبية الواسلة والتي يكون جسمها متوضعاً في المخ الأول (Parsintercerebralis)

تصنع القرنية صورة ولكنها تتوضع تحت مستوى خلايا الرؤية (الشكل ٦,١٩) (مكان الخيال مشار له بإشارة X) ولذلك فإن العيون البسيطة لا تختص برؤية الأشكال إلا أنها تعطي معلومات حول تغيرات الإنارة وحول الوضوح التام وذلك كما يلي: إن العصب البصري الوارد من العيون البسيطة يولد تفرغاً مستمراً وسببه نشاط يحرض زيادة قصيرة في معدل نبضات عصب العين البسيطة. أما زيادة الإنارة فإن له أثراً معاكسة. إن التجارب على العيون البسيطة أثبتت أن هذه الأخيرة تؤثر في نشاط الجهاز العصبي المركزي: فعندما تعرض العيون البسيطة للإثارة فإن بعض الخلايا العصبية للمخ

والعقد العصبية تحت المري لذبابَة Boettcherisca Peregrina يزداد فيها معدل النبضات الغريزي وأخرى ينخفض.

ولوحظ عند بعض الحشرات التي تركت في الظلام أنه يوجد توليد مستمر للتنبيهات للعصب البصري. وتتفاعل حشرات الدروسوفيليا بسرعة مع التغير في شدة الضوء عندما تكون عيونها البسيطة معرضة للنور.



الشكل ١٩، ٢٦- منظر أمامي لرأس نطاط يبين توضع العيون البسيطة الظهرية عليه

ب- مقطع في العين البسيطة يبين أجزائها المختلفة ومكان تشكل الخيال للجسم المرئي (Wilson, 1978)

٣ - العيون البسيطة الجانبية *Stemmata*:

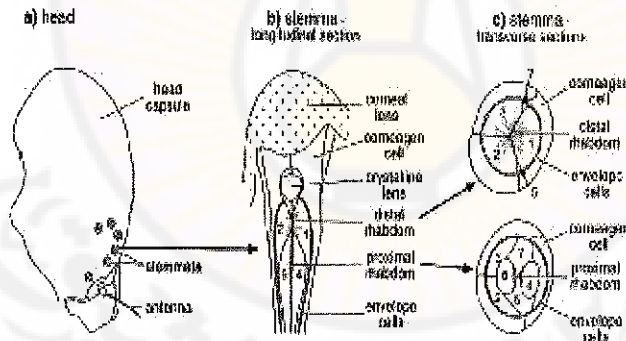
تعد العيون البسيطة الجانبية هي أعضاء الرؤية عند يرقات الحشرات كاملة التطور وتتوضع على جانبي رأس الحشرة ويختلف عددها حسب نوع الحشرات (من ١ - ٧ عيون على كل جانب من الرأس). وترتبط هذه العيون بالفصوص البصرية للمخ الأول كما هو الحال في العيون المركبة.

يختلف تركيب العيون البسيطة الجانبية كثيراً وإذا تشكلت في بعض الاحيان من بضع خلايا الرؤية فإنها تحتوي غالباً على جهاز لانكسار الضوء متطور نسبياً (إما أن

توجد القرنية أو الجسم البلوري) ومثال ذلك العيون البسيطة الجانبية عند حشرات الأجنحة والـ Drichoptera يختلف عدد خلايا الرؤية المحملة بالملونات باختلاف الحشرات وغالباً ما تتوضع هذه الخلايا على هيئة مجموعتين ولهما محور مشترك (الشكل ٦,٢٠).

تتكون العيون البسيطة الجانبية عند يرقة فراشات من ثلاث خلايا تشكل عدسة مثلثية الشكل ومنشأ هذه الخلايا هو البشرة. ويوجد أسفل الكيوتيكال العدسة البلورية التي تتكون من ثلاث خلايا ويتصل بكل جهاز عدسي سبع خلايا حسية ذات صبغات كثيفة: تشكل ثلاث خلايا من الأعلى المحور البصري البعيد Distal Rhabdom وأربع خلايا مركزية تشكل المحور البصري القريب Proximal Rhabdom.

وتحاط الخلايا الحسية بغشاء خلوي رقيق تعلوه طبقة من الخلايا المولدة للقرنية. وتتصل الألياف العصبية (المحاور العصبية) من الخلايا العصبية إلى الفص البصري للمخ الأول.



الشكل ٦,٢٠ أ- توضع العيون البسيطة الجانبية عند يرقات الحشرات ذات التطور الكامل (Ichikawa & Tateda, 1980)

ب- مقطع طولي في العين البسيطة يبين أجزائها المختلفة.

ج- مقطع عرضي يبين ترتيب الخلايا الحسية في العين والمحورين البصريين القريب والبعيد.

لقد أثبتت الدراسات التجريبية والسلوكية للحشرات أن العيون البسيطة الجانبية تسمح برؤية الأشكال مع أنه من المؤكد بأن رؤية هذه الأشكال لا تكون كافية. إن العدسة المحدبة تنتج صورة على المحور البصري وبما أن كل عين بسيطة جانبية لا تحتوي إلا على محور بصري واحد لذلك لا تستطيع أن تدرك كامل الشكل.

ترى اليرقة عدداً من النقاط الضوئية مساوياً عدد العيون البسيطة الجانبية ١٢ بالنسبة ليرقات حرشفية الأجنحة، ٦ من كل جهة من جانبي الرأس. وأثناء هذه المرحلة فإن اليرقة تحرك رأسها وتشكل بذلك صورة مركبة. وإذا قمنا بطلاء العيون البسيطة الجانبية بمادة سوداء باستثناء واحدة فإن اليرقة تميز الضوء ولكن شكل الصورة يكون مضطرباً.

٤ - فيزيولوجيا الرؤية :

آ - تشكل الصورة :

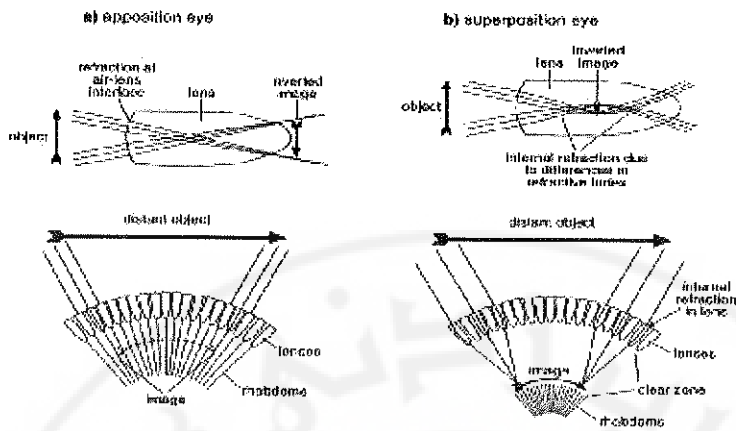
يتم تشكيل الصورة عند الحشرات النهارية والتي لها عيون ذات رؤية منفصلة (Apposition) على النحو التالي (وذلك حسب نظرية الرؤية على شكل موزاييك): تشكل كل وحدة بصرية صورة لجزء محدد من حقل الرؤية ولكل صورة درجة من التركيز تختلف من وحدة بصرية إلى أخرى، ويعتمد ذلك على كمية الضوء المنعكسة من الجسم وتحقق بذلك مجموع الوحدات البصرية للعين المركبة سلسلة من النقاط الضوئية على درجة مختلفة من الكثافة (شكل موزاييك) تحقق مع بعضها صورة الجسم الذي أمامها بشكل واضح.

وتحس كل وحدة بصرية بالضوء القادم من زاوية عريضة وليس من المجال المحدد بزاوية الوحدة البصرية وبذلك تتداخل مجالات الرؤية للوحدات البصرية المتجاورة، أما كمية الضوء التي تنتقل خلال العدسة فإنها تنتقل بقوة كلما زادت زاوية سقوط الضوء.

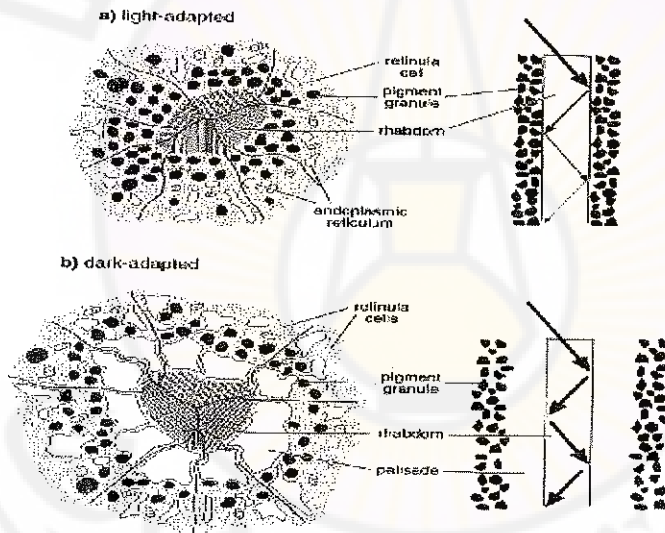
وبما أن الوحدات البصرية منفصل بعضها عن بعضها الآخر بواسطة الخلايا الملونة، فإن محورها البصري لا يستقبل إلا الضوء الوارد من القرنية المطابقة للوحدة البصرية (الشكل ٦,٢١). يتركز الضوء الساقط على القرنية عند النحل داخل المخروط البلوري، وبعد هذا المستوى تتباعد الأشعة الضوئية، وتمتص الأشعة الجانبية من قبل الخلايا الملونة ولا يصل إلى المحور البصري إلا الأشعة المركزية (الشكل ٦,٢٢). وبما أن المحور البصري مغلق فإن وحدات المحور البصري للوحدة البصرية نفسها يكون لها محور مشترك وتعمل كوحدة ضوئية متكاملة (الرؤية المنفصلة).

أما عند الذباب حيث يكون المحور البصري من النوع المفتوح فإن وحدات المحور البصري السبع والعائدة للوحدة البصرية نفسها تحتوي على محاور بصرية مختلفة ويعمل كل محور كدليل ضوئي مميز.

ولكن في تشكيل الصورة عند الحشرات الليلية تتحرك الخلايا الملونة الثانوية، مع هجرة المواد الملونة (الصبغات)، وتهاجر الخلايا نفسها تقريباً من المراكز أو بعيد المسافة منها، (وتتم هذه الحركة استجابة للشدة الضوئية)، أما الخلايا الملونة الأولية فإنها لا تتحرك، وكذلك موادها الملونة لا تهاجر أيضاً (الشكل ٦,٢٢). تتركز الصبغات في الضوء الضعيف، وعند ذلك يمر الضوء بميل خلال العين دون أن يمتص، ويستقبل كل محور بصري نتيجةً لذلك الضوء من عدد من العدسات، وليس من عدسة الوحدة البصرية المطابقة له فقط، وينتج عن ذلك تراكم في تشكيل الخيال للجسم المرئي، ويطلق على هذه الحالة الرؤية المترابكة SuperPosition، وتستخدم الحشرة بهذه الطريقة أكبر كمية من الضوء، لأن جزءاً بسيطاً منه يمتص عن طريق الصبغات، ومن ثم تتأقلم الحشرة مع الرؤية في الضوء الضعيف أو الليل.



الشكل ٦,٢١ تتشكل الصورة في العيون المركبة. a: عيون الرؤية فيها من نوع Apposition (الرؤية النهارية). b : عيون الرؤية فيها من نوع Superposition (الرؤية الليلية).

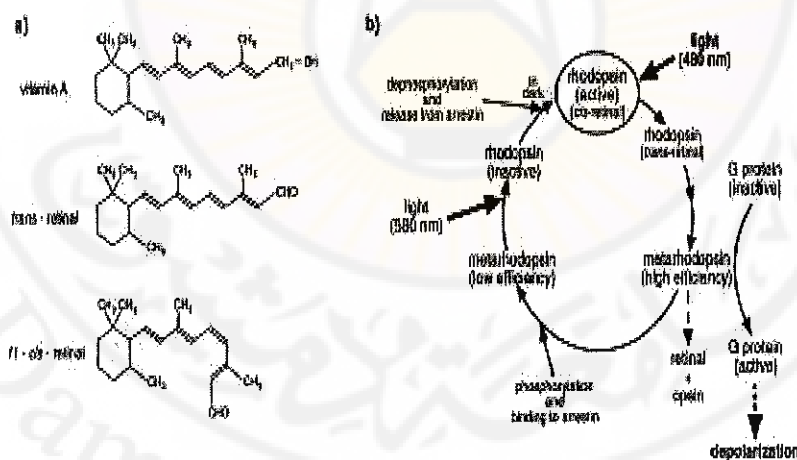


الشكل ٦,٢٢ التأقلم مع تغييرات شدة الضوء وحركة الخلايا الملونة وانعكاسات الضوء الوارد ضمن المحور البصري (Snyder & Horridge, 1972)

ب- استقبال الضوء والنشاط الكهربائي :

يعد المحور البصري هو مستقبل الضوء في أعين الحشرات، وقد يعمل كدليل للموجات الضوئية كما يمتص الجزء الأكبر من الضوء الواصل إليه، ويكون معامل انكسار المحور البصري أكبر من معامل انكسار الخلايا المجاورة، ولذلك فإن الضوء لا ينفذ منه إلا بزاوية قائمة، ويعكس الضوء كلياً على السطح الداخلي، وكما هو الحال بالنسبة لأفراد المملكة الحيوانية كافة، عند الحشرات أيضاً تتدخل الصبغات المستقبلية للضوء، لتحويل الضوء إلى تنبيه عصبي، وهذه الصبغات هي :

الرأوبسين (Rhodopsine) التي تتكون من بروتين (Opsin) والريتينا (C19H17Cho) الناتج عن فيتامين A وينتج الرأوبسين باستمرار، ولكنه يُزال أيضاً باستمرار وذلك بوجود الضوء، أما في الظلام فلا تحدث إزالة للرأوبسين وبذلك يتراكم. إن انطلاق الرتينين مع تغير في ترتيب الجزيئات يؤدي إلى إزالة قطبية المحور العصبي Depolarization مؤدية للتنبيه العصبي (الشكل ٦،٢٣).



الشكل ٦،٢٣- أهم مركبات صبغة الرادوبسين ب- عمل صبغة الرادوبسين في الضوء والظلمة (Kiselev & Subramaniam, 1994)

تملك خلية الرؤية في العين المركبة جهداً كهربائياً يتراوح ما بين : - ٢٥ و - ٧٥ ميلي فولطاً أثناء الراحة، وتدل الإشارة السالبة على أن السطح الداخلي للخلية سالب. ويخفض الضوء الساقط على هذه الخلايا الجهد (كما هو الحال في شغالة نحل العسل) ويلاحظ أن هذا الانخفاض يحدث أثناء فترة الإنارة، وتزداد درجة اللاقطبية مع شدة الضوء.

إذاً فالإجابة على الإنارة تكون إزالة القطبية التي تعكس زيادة في الناقلية الغشائية، وهذا الجهد الضعيف يحافظ عليه طوال فترة التحريض، وهو يمثل الجهد المستقبل، ويزداد بازدياد شدة الإضاءة، وينتقل كهربائياً إلى جسم الخلية، وعلى امتداد المحور العصبي.

أما بمستوى التشابكات العصبية للخلايا الواسلة، وحيدة القطب للصبغة العقدية، فإن الجهد المستقبل يحرض جهداً ما بعد تشابكياً، مفرطاً في القطبية ومدرجاً وينتقل هذا الجهد الأخير دون تزايد على امتداد المحور العصبي للخلايا العصبية الواسلة.

ج- شدة البصر وحساسية العيون المركبة :

إن شدة البصر، هي مقدرة العين على فصل (تمييز) جسمين ملتصقين بعضهما بعضاً.

ولقد بينت التجارب التي أجريت على سلوك الحشرات، أن عيون هذه الحشرات لها القدرة على تمييز جسمين بينهما فاصل قدره درجة واحدة، وإذا كانا أقرب من ذلك لبعضهما فيصعب تمييزهما عن بعضهما. وتدعى أقل درجة للتمييز بين الأجسام (أقل زاوية للرؤية). وتستطيع ذبابة الكاليفوراء، والجراد أن تميز الأجسام بزاوية فصل قدرها ٠,٣ درجة. وتكون شدة البصر أقل جودة في الضوء المنخفض وقد يرجع ذلك لخلايا

الشبكية الموجودة في الوحدات البصرية التي تعمل معاً كوحدة، وبذلك تتحسن الحساسية.

وتعتمد الحساسية على الاتصالات العصبية خلف العيون، وعلى صفات الرؤيا، وكذلك على مدى تكيف العين مع ظروف الضوء السائدة، وحتى تستجيب العين يجب أن تقوم الصبغات البصرية بامتصاص قدر كاف من الضوء، حتى تولد جهداً في المحاور العصبية خلف الخلايا الشبكية. كما تختلف الحساسية باختلاف طول الموجات الضوئية، فغالبية الحشرات تستجيب إلى مدى من الموجات الضوئية يمتد من ٣٠٠ - ٦٥٠ ميلي ميكرون.

د- تكيف العين للضوء والظلمة :

تختلف حساسية العيون المركبة تبعاً لشدة الضوء، فهي تقل بالنسبة للضوء القوي وبالعكس تزداد عندما تكون الحشرة في الظلمة. وتزداد الحساسية عند الانتقال من إضاءة قوية إلى الظلمة الدامسة، إذ تزداد الحساسية بنسبة (٣١٠) لدى العيون Apposition وتزداد بنسبة (٦١٠) لدى العيون Superposition. يكون هذا التكيف سريعاً بالنور، ويحصل نتيجة لمراحل عدة هي :

- التحكم بكمية الضوء التي تصل إلى التراكيب الحساسة للضوء والتي يمكن أن تتم بطرائق عدة نذكر منها ما يحدث لدى العيون ذات الرؤية المتطابقة، إذ تهاجر حبيبات الخلايا الملونة، وتشكل بتوزعها على امتداد الوحدة البصرية شاشة تفصل بين الوحدات وتقل بذلك السيلة الضوئية التي تصل إلى المحور البصري بشكل واضح (راجع الشكل ٦،٢٢).

- يوجد تكيف للخلايا الشبكية نفسها، ويرتبط هذا التكيف بدورة الرودوبسين Rhodopsin (المولونات البروتينية) والتي أصلها فيتامين A، إذ إن الانارة تؤدي إلى

تفكك جزيء الرودوبسين، ويقل بذلك عدد جزيئات الملونات وبالعكس يزداد عدد الجزيئات الصبغية بالظلمة وذلك بتجديدها.

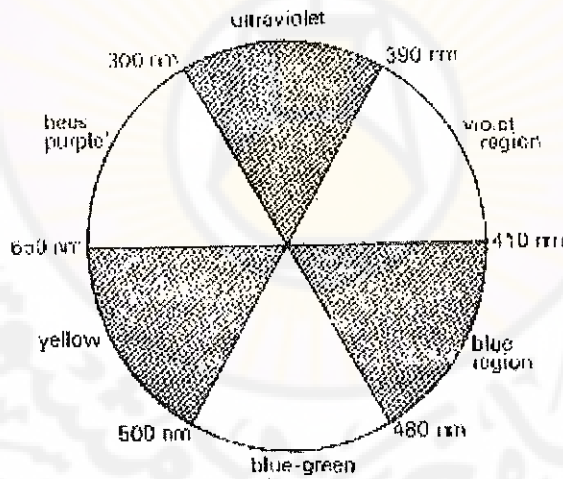
وبما أن حساسية الخلايا المستقبلية للضوء تعتمد على كمية الملونات، فإن هذه الأخيرة تزداد عندما تكون الحشرة في وسط مظلم وتنقص عندما تكون في وسط مضيء.

هـ- رؤية الألوان :

يمتد مجال الرؤية عند الحشرات من الأشعة فوق البنفسجية وإلى الأشعة التي يبلغ طول موجاتها أقل من ٣٠٠ نانو متر. يتطلب رؤية الألوان وجود مستقبلات ضوئية ذات حساسيات طيفية مختلفة، وقد وجد عند الصرصار (والذي يكون عنده المحور البصري مغلقاً) بأنه يوجد نوعان مميزان من المستقبلات: المستقبلات الأولى حساسيتها بحدود الأشعة فوق البنفسجية أي ٣٦٠ نانو متراً، والمستقبلات الأخرى فهي بحدود ٥١٠ نانو متراً أي في اللون الأخضر، أما بالنسبة للنحلة فإنها تستطيع تمييز الألوان : الألوان الأصفر، الأزرق، الأخضر، البنفسجي، فوق البنفسجي، القرمزي، ولا يكون التمييز واضحاً بدرجة جيدة في هذا المجال، ولكنه يكون أفضل في المدى : أزرق، أخضر، بنفسي وقرمزي، ولكنها لا ترى اللون الأحمر (الشكل ٦،٢٤). ولدى بعض الحشرات، مثل ذبابة الكاليفورنيا يوجد بعض الأجزاء من العين، يمكنها تمييز الألوان وهي المنطقة البطنية، أما المنطقة الظهرية فلا يمكنها ذلك. ويستطيع الجهاز العصبي المركزي التمييز ما بين أنواع التنبيه المحيطي الذي يصله من العين، ويفترض هذا النظام أن كل خلية شبكية تعمل بشكل مستقل عن الأخرى. ويعد تمييز الألوان من الأمور المهمة جداً في حياة الحشرات، وبخاصة تلك التي تزور الأزهار، كالنحل أو ذبابة Eristalis وتفضل الحشرات عادةً اللون الأزرق أو الأصفر، أو الأحمر، ومرد ذلك يعود لأن زهرة الخشخاش تعكس كمية كبيرة من الأشعة فوق البنفسجية. ومن

الملاحظ أن هناك توافقاً ما بين ألوان الأزهار وملقحاتها، فغالبية الأزهار في المناطق المعتدلة، والتي تحتاج إلى الحشرات لنقل غبار طلعها تكون ألوانها زرقاء أو صفراء والقليل منها يكون لونه أحمر، بينما في المناطق الاستوائية حيث تكون الطيور هي الملقحات فإن لون الأزهار الشائع يكون الأحمر.

كما يلعب لون النبات العائل دوراً مهماً في تغذية الحشرات، فوجد أن خنفساء الـ *Chrysomela* والكثير من اليرقات الأخرى تتجذب إلى اللون الأخضر، أما أنثى فراشة الملفوف *Pieris* فقد أظهرت في البدء تفضيلاً (من أجل التغذية) للألوان الأزهار الزرقاء والقرمزية والصفراء، ولكن عندما تتضج هذه الإناث جنسياً، فإنها تفضل اللون الأخضر، والأصفر المزرق، ويرجع ذلك لميل هذه الحشرات لوضع البيض على الأوراق في هذه المرحلة، إذاً تختلف استجابة الحشرة للألوان، حسب حالتها الفيزيولوجية .



الشكل ٦،٢٤ دائرة اللون تبين الألوان المميزة من قبل النحل تشكل المساحات المظلمة الألوان (الأساسية).

و- صفات خاصة :

تستطيع الحشرات الفصل ما بين الأجسام، كما ذكرنا سابقاً، إذا كانت درجة الفصل فيها درجة واحدة، ولذلك تكون الأجسام الكبرى مرئية لغالبية الحشرات. وقد لوحظ أن الجراد يتأثر بالأشرطة السوداء، على أرضية بيضاء، فتتجذب الحشرة إلى حافة الأشرطة التي يلتقي فيها الأسود مع الأبيض، كما أنها تفضل الأشرطة الرأسية عن الحواف المستديرة، أو المتموجة، كذلك الأشكال الطويلة عن القصيرة، وقد تكون مثل هذه السلوكية للجراد أثناء بحثه عن الطعام.

إن تأقلم عيون الحشرات على تمييز الحركة أكثر تطوراً، من تمييزها للأشكال فالنحل مثلاً يستجيب للأزهار المتحركة أكثر من الأزهار الثابتة، ويساعد على ذلك وجود الوحدات البصرية، والمحاور البصرية في العيون المركبة، التي تميز التغير في التنبيه الناتج من الحركات البسيطة سواء للعين أو للجسم.

كما تستطيع أغلب الحشرات أن تقدر المسافة وبدقة متناهية، وهذه الخاصية ضرورية جداً بخاصة بالنسبة للحشرات المفترسة وكذلك النطاطات، إضافة لأهميتها لبقية الحشرات الطائرة، لتحاشي أي عائق، وكذلك أثناء الهبوط. وتعتمد قدرة الحشرة على تقدير المسافة على الرؤية المزدوجة للعينين، وكذلك على التنبيه المستمر للوحدات البصرية في العينين.

الفصل السابع

الجهاز العضلي (العضلات) Muscles

تمتاز الحشرات بقدرتها الكبيرة على الانتقال، فهي تتحرك من مكان إلى آخر، وفي جميع الأوساط الطبيعية، بين الصخور والجليد. . فمعظم الحشرات على الأقل في أحد أطوارها، تستطيع الركض، القفز، الطيران أو السباحة، ولكن نادراً ما تسبح في المياه المالحة.

قد تستعين الحشرة بعاداتها الغذائية، وقدرتها على الحفر لكي تتحرك داخل جسم العائل الحيواني أو داخل الأنسجة النباتية، بما فيها الأوراق والأخشاب الجافة أو ضمن الطبقة السطحية للأرض أو داخل التربة. أما الحشرات المائية فبعضها قادر على السباحة وذلك باستخدام الأرجل والأجنحة أو بوساطة قوة دفع الماء الذي تغذفه الحشرة من الفتحة الشرجية، أو باستعمال حركات الجسم، وبعضها الآخر من هذه الحشرات المائية يمشي أو يتزحلق على سطح الماء معتمداً على أرجلها المتحورة لهذا الغرض، أو على بعض المواد الكيميائية التي تسبب تماسك سطح الماء. تعد الحشرات اللاقاريات الوحيدة، إضافة لبعض العناكب التي تستطيع الطيران بنشاط، وتتحكم في اتجاه الطيران ومدته، ولها القدرة على قطع مسافات واضحة.

إن هذه الحركات الفعالة والنشطة تتطلب، ليس فقط جهاز تحريك مناسب دائماً، وإنما أيضاً تخصصات متساوية الأهمية في المظاهر المورفولوجية والفيزيولوجية والكيمياء الحيوية، للتزويد بالأكسجين اللازم، والطاقة الضرورية للحفاظ على الاستقلاب المرتفع للعضلات أثناء عملها (كعضلات الطيران).

لقد أثر وجود الهيكل الخارجي عند مفصليات الأرجل بشكل عام، وعند الحشرات بشكل خاص، في تطور العضلات المسؤولة عن حركة الأجزاء المختلفة،

وعلى عكس الفقاريات التي تكون عضلاتها مؤلفة من نوعين من العضلات : النوع المخطط والنوع الآخر هو عضلات ملساء، نلاحظ أن عضلات الحشرات تكون دائماً من النوع المخطط (Stries). إضافة إلى ذلك فإن الجهاز العضلي عند الحشرات يختلف عن نظيره لدى الفقاريات، وبخاصة علاقة العضلات بهيكل الجسم. توجد عضلات الحشرات دائماً داخل الهيكل، بينما عند الفقاريات تكون خارجية، إضافة إلى أن هيكل أكبر ومناطق ارتباط كافية، كما أن العضلات لا ترتبط بالهيكل بوساطة أنسجة ضامة كما هو الحال عند الفقاريات.

تمتاز فزيولوجيا عضلات الحشرات ببعض الصفات الخاصة بها، نظراً لصغر حجم الحشرة، وبما أن العضلات كثيرة جداً، فإنها لا تستطيع أن تحتوي إلا على عدد محدود من الألياف العضلية في كل منها، وكذلك الجهاز العصبي الذي لا يحتوي إلا على عدد محدود من العصبونات.

أولاً - ترتيب الجهاز العضلي :

تتشعب العضلات عند الحشرات وتنتشر في مناطق الجسم المختلفة بنظام مختلف حسب المجموعات وكما هو الحال عند الفقاريات أو الحيوانات الأخرى فإنه يمكن تصنيف العضلات عند الحشرات حسب توزيعها إلى ما يلي :

١ - العضلات الحشوية *Visceral muscles* :

تغطي هذه العضلات أجزاء الحشرة الداخلية (جهاز الهضم ، القنوات التناسلية). وتشكل هذه العضلات طبقتين منتظمتين من الألياف حول الجهاز الهضمي، وهذه العضلات إما دائرية أو طولية، وفي بعض الأحيان تتشعب الألياف العضلية وتشكل شبكة غير منتظمة مثال ذلك عضلات الحوصلة (Crop) عند يرقات الذباب.

٢ - العضلات الهيكلية *Skeletal muscles*:

تتألف هذه العضلات من ألياف طويلة قابلة للتقلص، وقد تكون موازية لبعضها بعضاً، أو متقابلة في نقطة الارتكاز. وترتبط هذه العضلات من أحد جوانبها بهيكل الجسم والطرف الآخر بمنطقة متحركة وهي كثيرة العدد (أكثر من ٢٠٠٠ عضلة عند يراقات حرشفة الأجنحة) ويختلف ترتيبها من مجموعة إلى أخرى. تتوزع العضلات الهيكلية، وبخاصة في منطقة البطن والحلقات ما قبل التناسلية، إلى ثلاث مجموعات هي :

- العضلات الظهرية Dorsal muscles

- العضلات البطنية Ventral muscles

- العضلات الجانبية Lateral muscles

وتقسم العضلات البطنية والظهرية إلى عضلات طولية (Longitudinal muscles) وعضلات عرضية (Transversal muscles). تمتد العضلات الطولية على طول الحلقة البطنية وترتبط بالطيات بين الحلقية أو ترتبط بمنطقة (Antecosta) لحلقتين بطنيتين متتاليتين وذلك عندما تتصلب طبقة الكيوتيكل.

عندما تتقلص العضلات الطولية الظهرية والبطنية معاً فإن ذلك يؤدي إلى تداخل الحلقات البطنية الواحدة داخل الأخرى، وتعود إلى حالتها الطبيعية بعد ارتخائها. أما عندما تعمل هذه العضلات بشكل منفصل فيؤدي ذلك إلى التواء البطن.

تعد العضلات العرضية وهي عضلات داخلية مقارنة بسابقتها، عضلات الحجابين الحاجزين الظهرية والبطني. أما العضلات الجانبية فهي عضلات ما بين حلقية وترتبط بالترجة والأسترنة. وتعد العضلات الجانبية عضلات ضاغطة فعند تقلصها تقرب الترجة من الأسترنة.

وتوجد العضلات الهيكلية، حسب المخطط العام في الحلقات الصدرية للحشرات المجنحة كافة باستثناء الرعاشات، أما الاختلافات فتتركز على اختفاء بعض العضلات. وتصل درجة التعقيد لترتيب العضلات الصدرية أقصاها في الصدرين الثاني والثالث نتيجة وجود الأرجل والأجنحة (انظر كتاب مورفولوجيا وتصنيف الحشرات).

يوجد لكل زائدة من زوائد الجسم المتحركة عضلات خاصة بها، ويختلف حجم هذه العضلات وتركيبها حسب نوع الزائدة (مقسمة أو غير مقسمة) فتتصل بالفك العلوي عند الحشرات القارضة عضلات قوية وسميكة تملأ أغلب تجويف الفم، ولا توجد عضلات داخل الفك نفسه، بينما توجد عند الزوائد المقسمة عضلات داخل الأجزاء نفسها، كالفكين السفليين مثلاً إضافة للعضلات التي تتصل بقاعدة الفك السفلي والتي منشؤها الهيكل الداخلي للجسم. فتتحرك العضلات القاعدية أجزاء الزائدة بينما تحرك العضلات الأخرى ما تبقى من الزائدة.

ثانياً- تركيب الجهاز العضلي :

تتألف عضلات الحشرات جميعها من ألياف عضلية مخططة، ويمكن مشاهدة تخطيط العضلة بالمجهر العادي أو بمساعدة المجهر الإلكتروني بخاصة عند العضلات الحشوية. تتوضع اللييفات Myofibrils والتي تمثل عنصر النقل الرئيس داخل الليف العضلي بشكل متواز وتتجمع على هيئة شبكة تدعى (Filaments).

١- تركيب الليف العضلي *Muscle Fibre Structure*: (الشكل ٧، ١ و ٧، ٢)

يحتوي الليف العضلي ذو الشكل الأسطواني على عدد من النوى ويحاط بالغشاء العضلي (Sarcolemma) ويتكون هذا الغشاء من الصفيحة القاعدية (أو الغشاء القاعدي) (Basal lamina) والغشاء الساركوبلازمي (Sarcoplasmic membrane) وتحتوي السيتوبلازم العضلية (Sarcoplasm) على المكتثفات الخلوية

المعتادة جهاز غولجي - الشبكة الساركوبلاسمية الداخلية (Sarcoplasmic reticulum) وجسيمات كوندرية، إضافة لاحتوائها على جزيئات الغليكوجين المترصة. يعد وجود الليفات العضلية (= fibrilsMyofibrils) من أهم مميزات الخلية العضلية، وتتوضع الليفات Filaments على هيئة ساركومير Sarcomere والتي توافق حدود الخط (Z) (الشكل ٧،١). وقد تكون هذه الوحدات العضلية (ساركومير) طويلة كما هو الحال عند العضلات الحشوية (٧ - ٨ ميكرونًا) أو قد تكون قصيرة لا يتجاوز طولها ٢ - ٣ ميكرونات عند عضلات الطيران.

تقسم الساركومير إلى عدة من شرائط (Bands) وتتوافق هذه الشرائط المختلفة مع وجود نوعين من الليفات في الليف العضلي (الشكل ٧،٢):

- الليفات الكبيرة (Thick filament): والتي يبلغ قطرها حوالي ١٥٠ أنغستروما، وتتألف من بروتين الميوزين Myosin الذي يمتد عبر كامل الشريط (A) ضمن الساركومير.

- الليفات الدقيقة (Thin filament): يبلغ قطرها عند العضلة في حالة الراحة نحو ٥٠ أنغستروماً، وتتركب من بروتين الأكتين (Actin) الذي ينضم له التروبونين (Troponine , A, B) وكذلك التروبوميوزين (Tropomyosine). نلاحظ ضمن الشريط الغامق (A)، وحيث تغيب لليافات الأكتين، شريط آخر فاتح اللون هو الشريط (H) حيث تمتد لليافات الأكتين من الخط (Z) إلى حافة الشريط (H). ونلاحظ منطقة فاتحة أخرى على حدود الخط Z حيث تغيب لليافات الميوزين تسمى الشريط (I).

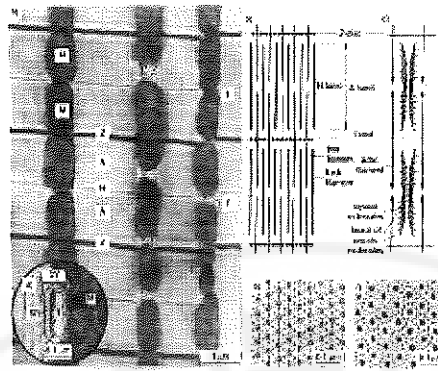
تتضم الليفات الكبيرة والصغيرة إلى بعضها بعضاً بواسطة جسور عرضية بمستوى الشريط (A) ويختلف توزيع هذه الليفات حسب نوع العضلات (عضلات حشوية - عضلات طيران) (الشكل ٧،١). وبشكل عام تتميز العضلات ذات العمل البطيء بأن نسبة الليفات الدقيقة فيها أكبر من الليفات الكبيرة، حيث نلاحظ في العضلات الحشوية

أن ليف الميوزين الواحد يحاط ب ١٢ ليف أكتين، بينما في عضلات الطيران تكون هذه النسبة: ليف ميوزين محاط فقط ب ٦ ليفات من الأكتين، كما توجد علاقة ما بين سرعة التقلص وطول الساركومير.

يمتاز الليف العضلي أيضاً بوجود جهاز الساركومير الأنبوبي (Transverse tubular) أو ما يسمى ب جهاز T (T-system) وهو عبارة عن انغمادات منتظمة للغشاء الساركوبلاسمي داخل الليف العضلي والتي توجد عادة بين الخط (Z) والشريط (H) (الشكل ٧،١) ويسمح هذا الجهاز بنقل التحريض داخلياً بسرعة كبيرة، ويلاحظ ارتباط وثيق ما بين هذا الجهاز والشبكة الساركوبلاسمية الداخلية (الشكل ٧،٢).

تتوزع الجسيمات الكوندرية والتي تسمى ساركوزم Sarcosomes داخل الساركوبلاسم، وقد تكون صغيرة الحجم عند العضلات الحشوية وبعض العضلات بين الحلقية، أما عند عضلات الطيران فتكون كبيرة الحجم كثيرة العدد. فعند حشرة كاليفورا تكون الجسيمات الكوندرية لعضلات الطيران مزودة بخنادق متراصة وفيها ثقب نفاذية مع الفنازع الداخلية، وهذا ما يشجع الحركات الاستقلالية بداخل الجسيمات الكوندرية، وتمثل هذه الجسيمات الكوندرية نحو ٤٠ ٪ من الحجم الكلي للخلية وهي متوضعة بين الليفيات، وذلك حسب علاقة طبغرافية محددة مقارنة بالساركوميرات.

نظراً لأن التقلص العضلي يحتاج إلى طاقة استقلالية، فإن العضلات تزود بالكثير من القصبات الهوائية لإمدادها بالأكسجين اللازم، وتختلف أهمية القصبات الهوائية حسب نوع العضلة، فعند العضلات الهيكلية توجد تشعبات دقيقة للقصبات الهوائية تعبر إلى داخل انغمادات الساركوليم Sarcolemma وتتعمق داخل الخلية العضلية وخاصة في منطقة الجهاز الأنبوبي T-system، ولها علاقة وثيقة بالجسيمات الكوندرية، وتكون هذه الشبكة من القصبات متطورة جداً عند عضلات الطيران. أما عند العضلات الحشوية فتتقاسم القصبية الهوائية مع الأعضاء التي تحيط بها.



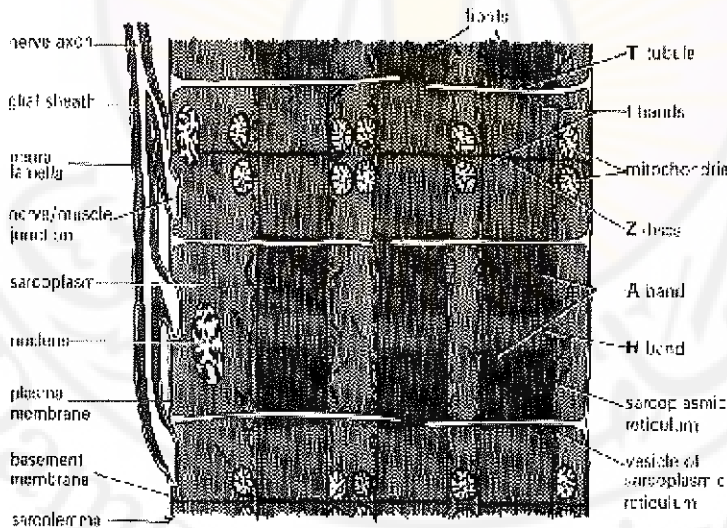
الشكل ٧,١ التركيب العام للليف العضلي

A-صورة بالمجهر الإلكتروني لمقطع طولي في عضلة طيران (جسيمات كوندرية M, جهاز الساركومير الأنوبي T, الشبكة الساركوبلاسمية الداخلية SR) (Smith, 1972)

b,c: الشرائط المختلفة في منطقة الساركومير العضلي.

e: توزع اللييفات العضلية في عضلات الطيران.

f: توزع اللييفات العضلية في العضلات الحشوية.



الشكل ٧,٢ رسم تخطيطي لمنظر جانبي لجزء من الليف العضلي يبين ترتيب مكوناته المختلفة

٢ - أنواع العضلات :

توجد اللييفات متميزة بشكل واضح عند غالبية العضلات الهيكلية، أما عند العضلات الحشوية فلا تكون منعزلة، ويمكن تمييز أنواع متعددة من العضلات، وذلك حسب شكل لييفاتها وتوزعها (الشكل ٧،٣).

آ - العضلات الأنبوبية Tubular muscles :

تمتاز هذه العضلات بأن لأليافها قطراً صغيراً نسبياً، وأثناء إجراء مقطع عرضي في هذه العضلات تبدو الألياف العضلية أنبوبية لأن النوى تتوضع داخل عمود مركزي من السيتوبلاسم، وتتوضع اللييفات على هيئة صفائح حول هذا العمود. ونجد هذه العضلات عند غالبية عضلات جسم الحشرة وعند عضلات الطيران لحشرات (Odonata , Blattodea).

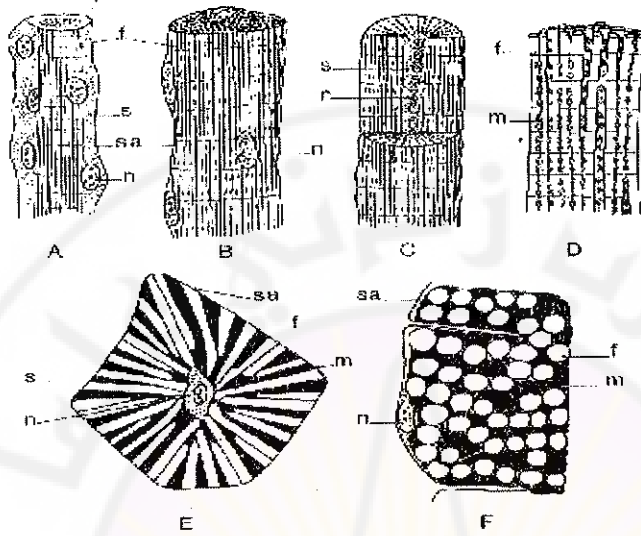
ب- العضلات ذات اللييفات الميكرونية Cbse-packed muscles :

لا تتجاوز قطر اللييفات (Fibrils) عند هذه العضلات الميرون (٠,٥ - ١ ميكرناً)، وتضم هذه اللييفات بقوة بوساطة الشبكة الساركوبلاسمية. وتوجد النوى من الناحية الخارجية (على المحيط) وهي منبسطة الشكل. تشاهد هذه العضلات عند بعض اليرقات وعند الحشرات غير المجنحة وتشكل عضلات الطيران لحشرات مستقيمت الأجنحة وحرشفيات الأجنحة وكذلك Trichoptera.

ج - العضلات الليفية Fibrillar muscles :

يمكن التعرف على هذا النوع من العضلات بسهولة لأن قطر اللييفات (Fibrils) كبير (٢ ميكرناً وما فوق). ولا ترتبط اللييفات ببعضها بقوة، إضافة لذلك فإن الشبكة الساركوبلاسمية قليلة التطور والنوى أصبحت متفرقة بين اللييفات، ونجد

هذه العضلات عند عضلات الطيران غير المباشرة للذباب، وغمديات الأجنحة، وشبكية
المجنحة ونصفية الأجنحة.



الشكل ٧,٣ أنواع الألياف العضلية الهيكلية لدى الحشرات.

عضلات A, B ذات الليفيات الميكرونية, عضلات أنبوبية, D عضلات ليفية

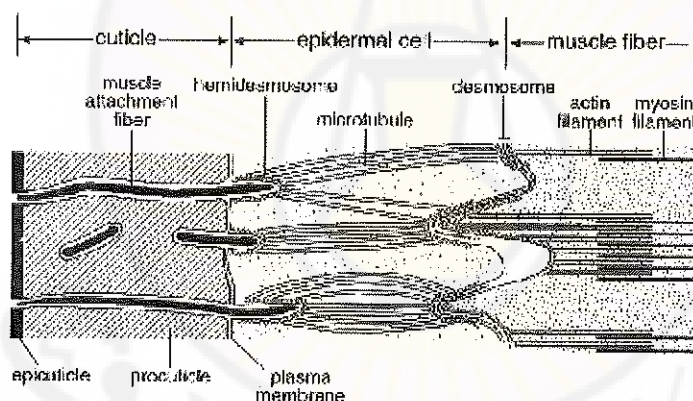
E: مقطع عرضي في عضلة أنبوبية. F: مقطع عرضي في عضلة ليفية.

M: الجسيمات الكوندرية Sa: الغشاء العضلي N: النواة S: السيترولاسما العضلية

٣- ارتباط العضلات وارتكازها *Muscle insertion*

تتكون العضلات من ألياف طويلة قابلة للتقلص، وقد تكون هذه الألياف متوازية أو متقابلة في نقطة الارتكاز (Insertion). وكما هو الحال عند الفقاريات، يكون لكل عضلة طرفان، الأصل وهو الطرف الذي يتصل بالجزء الثابت (عادةً الترجة)، ونقطة الارتكاز وهو الطرف الآخر الذي يتصل بالجزء المتحرك، وغالباً ما تكون نقطة الارتكاز هي الأبوديم (Apodeme) وهو انغماد الكيوتيكل إلى داخل جسم الحشرة (انظر كتاب مورفولوجيا الحشرات).

ترتبط العضلات الهيكلية بجدار الجسم الخارجي أو الداخلي ،وما تجدر الإشارة إليه هو أنه عند نقطة اتصال الليف العضلي بالبشرة تتداخل الأغشية البلاسمية بشكل أصابع وتتماسك بواسطة روابط خلوية من نوع Desmosomes، وضمن خلايا البشرة توجد أنابيب ميكرونية (Microtubules) تصل بين الروابط الخلوية ونصف الروابط الخلوية Hemidesmosomes، الموجودة على الطرف الخارجي للغشاء السيتوبلاسمي، وتتم من النقطة الأخيرة حزمة ليفية (Muscle attachment fiber) إلى الكيوتيكل الخارجي عبر القنوات النقبية. ونظراً لأن الأبحاث الأولية لم تكتشف الفرق ما بين الأنابيب الميكرونية والاتصالات اللييفية فإنها عدتها بنية واحدة وأطلق عليها اسم الأوتار العضلية Tonofibrillae. تصل فقط ليفيات الأكتين للغشاء البلاسمي وتدخل ضمن المادة الكثيفة للروابط الخلوية المختلفة (الشكل ٧،٤).



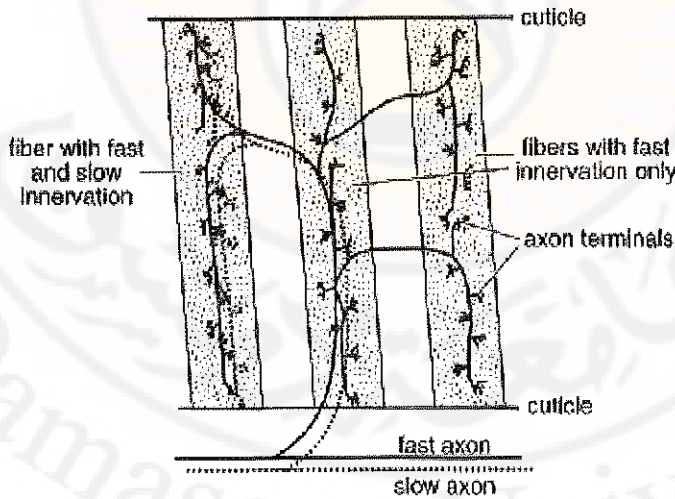
الشكل ٧،٤ رسم توضيحي يبين ارتباط الليف العضلي بجدار الجسم (Caveney, 1969)

ولا تهضم الأوتار العضلية بوسائل الانسلاخ ومن ثم تبقى ثابتة خلال عملية الانسلاخ، وتتصل مع الكيوتيكل القديم وذلك ضمن فراغ الانسلاخ Exuvial space

بين الكيونيكال القديم والحديث. و لهذا السبب تستطيع الحشرة متابعة حركتها ونشاطها أثناء التخلص من الكونيكال القديم Ecdysis.

٤ - الارتباط العضلي العصبي :

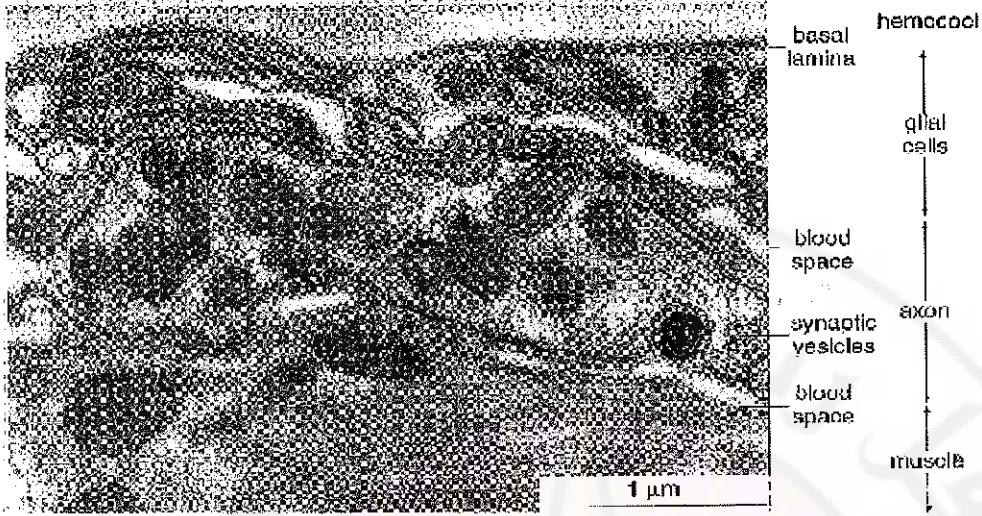
يقتصر تزويد عضلة ما على عدد من المحاور العصبية المحركة، وفي بعض الحالات قد يزود المحور العصبي أكثر من عضلة. ويتصل عادة بكل عضلة محور عصبي سريع Fast axon ومحور عصبي بطيء Slow axon، ويوجد أحياناً محور عصبي مثبط Inhibitory axon. يستقبل ضمن الوحدة العضلية كل ليف عضلي نهايات عصبية من محور عصبي سريع، وبعضها الآخر يمكن أن يزود بمحاور عصبية بطيئة، فعند عضلات القفز للجراد هناك نحو ٤٠ ٪ من الألياف العضلية تستقبل نهايات من كلا النوعين، أما عند عضلات الطيران للرعاشات ومستقيمات الأجنحة، والذباب وغشائيات الأجنحة فإنها تستقبل المحاور العصبية السريعة (الشكل ٧،٥).



الشكل ٧،٥ رسم تخطيطي يبين توزيع الأعصاب في إحدى العضلات (Hoyle, 1974)
(لاحظ أفرع المحور السريع تغذي الألياف كافة، بينما أفرع المحور البطيء تغذي بعض الألياف).

غالباً ما تكون طريقة اتصال المحور العصبي بالليف العضلي مختلفة جداً، فإما أن يستقر المحور العصبي داخل تجويف موجود على سطح الليف العضلي مع بقائه مغطى من الناحية الخارجية بخلايا غليال Gliales، أو أن يدخل إلى عمق الخلية العضلية وذلك بمساعدة انغمادات الغشاء الساركوبلازمي أو جهاز T.

تبين الدراسات فوق التركيبية بأن الاتصال العصبي العضلي متجانس. إذ توجد داخل النهايات المحركة في منطقة ما قبل التشابك (Presynaptic) حويصلات صغيرة (Synaptic vesicles) قطرها بحدود ٢٠٠ - ٤٠٠ أنغستروم بالقرب من المواقع النشطة (الشكل ٧،٦)، ولا يتجاوز عرض الحيز التشابكي الـ ١٠٠ أنغستروم وذلك بسبب غياب الصفيحة القاعدية. أما الغشاء بعد التشابكي فيكون غير مثلي ولا توجد هناك اختلافات تركيبية تسمح بتمييز التشابكات المثبطة عن التشابكات المحرزة، أما الوسيط الكيميائي للتشابكات المحرزة عند الحشرات فهو L-Glutamate، وما تجدر الإشارة إليه هو أن دم الحشرات يحتوي على الغلوتامات ولكن هذه الأخيرة تكون مرتبطة بالبروتينات. وقد تنتج الاختلافات في تأثير الاعصاب المحركة البطيئة والسريعة عن الاختلافات الكمية في تمرير الوسيط المرتبط بالسيالة العصبية. أما الوسيط الكيميائي المثبط فهو GABA (Amino Butyric Acid) γ .

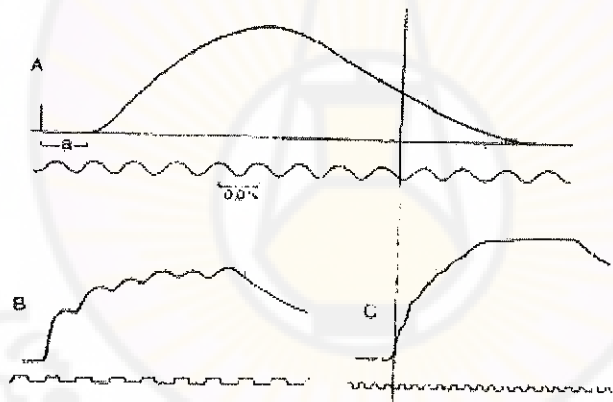


الشكل ٧,٦ رسم تخطيطي يبين الارتباط العصبي العضلي (Smith & Treherne, 1963)
 (تشير الأسهم إلى النقاط التي تغيب فيها خلايا غليال مفسحة المجال إلى ارتباط أكبر ما بين النهايات
 العصبية والغشاء العضلي)

ثالثاً - الظواهر الفيزيولوجية :

تشبه خصائص الليف العضلي خصائص الخلية الحية ألا وهي :
 الإثارة (Excitation)، التقلص (Contraction) والمرونة (Elasticity)، ويستجيب
 الليف العضلي للتحريضات بالتقلص. ولكن بالإضافة لخواص مادة التقلص، فإن عناصر
 المرونة للعضلة (كنقطة الارتكاز، والشبكة الساركوبلاسمية) تتدخل لتحديد شكل
 التقلص العضلي. فعندما تكون نقطة ارتكاز أحد أطراف العضلة أو
 كليهما متحركة، فإن التقلص يكون متساوي التركيز (Isotonic) وتؤدي إلى قصر
 العضلة. أما إذا كانت نقطتا الارتكاز ثابتتين فيكون التقلص متساوي الأبعاد

(Isometrique) وفي هذه الحال لا يقصر طول العضلة ولكنها تشد. عندما يتم تحريض العضلة بمنبه كهربائي واحد، فإنها تجيب برجفة (هزة) أولية : فهناك فترة كمون يتبعها طور التقلص ومن ثم الارتخاء أو التمدد. أما عندما تحرض العضلة بمنبهات متتالية فإمكانية وجود جمع للهزات الأولية واردة، أو ما يطلق عليه اسم ظاهرة التجميع (Sommation) مما يؤدي إلى زيادة ارتفاع المنحنى البياني. وإذا تدخلت التحريضات أثناء فترة التقلص، فإن الخط البياني المسجل يمثل ذبذبات متتالية، وترتفع إلى الحد الأعلى ومن ثم تحافظ على ارتفاع متموج حتى نهاية التحريض (تكزز غير كامل). أما إذا كان معدل التحريضات الناتجة مماثلاً لما يصل إليه أثناء طور التقلص، فإن المنحنى البياني يكون أكثر انتظاماً (تكززاً كاملاً). (الشكل ٧،٧).



الشكل ٧،٧ تقلص العضلات

- A - الخط البياني لتقلص عضلات الرجل الخلفية لحشرة Tettigonia.
- B - الخط البياني لتكزز غير كامل لعضلات ساق رجل حشرة Decticus.
- C - الخط البياني لتكزز كامل لعضلات ساق رجل حشرة Decticus.

١ - تمدد العضلات وتقلصها :

يبدأ تقلص العضلات من خلال مجموعة من المراحل تبدأ بوصول جهد العمل إلى مناطق اتصال العضلة الهدف مع الخلايا العصبية المحركة، وعلى الأخص منطقة التشابكات العصبية - العضلية وهذا يؤدي إلى تحرير الوسيط الكيميائي L-Glutamate في منطقة الحيز المشبكي وإلغاء قطبية الغشاء الساركوبلاسمي ومن ثم التقلص، وهذا الأخير يزداد بازدياد اللاقطبية. يلعب جهاز T دوراً مهماً في توجيه الشارة الكهربائية بداخل الليف العضلي، خاصةً في المكان الذي يلتقي فيه الجهاز T مع الشبكة الساركوبلاسمية الداخلية حيث يكونان مواقع مهمة لنقل المعلومات : فيتبع جهد الشبكة الساركوبلاسمية تغيرات الجهد على الجهاز T ، وتحرض لاقطبية غشاء الشبكة الساركوبلاسمية تحريراً مفاجئاً لأيونات الكالسيوم (Ca^{++}) الضرورية للتقلص. حيث تؤدي أيونات الكالسيوم التي تثبت على التروبونين (Troponine A) إلى إزالة تثبيط أنزيم الـ (ATPase)، ويؤدي نشاط هذا الأنزيم إلى تنشيط تحليل جزئيات الـ ATP (الشكل ٧،٨). وتؤدي الطاقة الناتجة عن تحلل جزئيات الـ ATP إلى تغيرات دورية في المعقد أكتين - ميوزين من خلال تكسير الجسور العرضية التي تنشأ من ليفيات الميوزين وتربط بوساطتها ليفيات الأكتين مما يؤدي إلى تداخل مجموعتي الليفيات فيما بينهما. ومن ثَمَّ ينتج قصر ساركومير العضلات وطوله عن تغير في طول الليفيات (filaments) ولكنه ناتج عن تداخل مجموعات الليفيات فيما بينها، قابل للانعكاس. فعندما يقصر الساركومير فإن ليفيات الأكتين تقترب من المركز وبالوقت نفسه تصل نهايتا ليفيات الميوزين (الليفيات الكبيرة) إلى الخط (Z). وتبدي بعض العضلات (العضلات الحشوية، والعضلات بين الحلقية ليرقات الذباب) تقلصاً شديداً يطلق عليه اسم فرط التقلص Supercontraction وفي هذه الحال تجتاز الليفيات الكبيرة الخط (Z) الذي يكون متقباً (الشكل ٧،٩). وتتبع الحركات نفسها أثناء الراحة، ولكن بشكل

عكسي، ففي نهاية التحريض تؤخذ وبنشاط أيونات الكالسيوم ثانية عن طريق الشبكة الساركوبلاسمية واستعادة الغشاء الساركوبلازمي لقطبيته مما يؤدي إلى إعادة تثبيط عمل أنزيم (ATPase) واستعادة الجسور العرضية ما بين الليفيات ومن ثم استرخاء الليف العضلي.

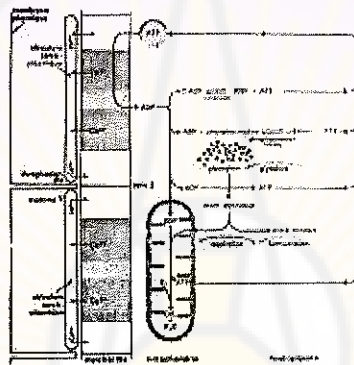
يمتاز تنبيه الألياف العضلية عند الفقاريات بأنه خاضع إلى قانون الكل أو لا شيء، أي أنه أثناء تنبيه أحد الألياف العضلية تنبيهاً كهربائياً كافياً، فإن الاستجابة تكون كاملة، أما عندما يكون التنبيه أقل من الحد الأدنى، (وهو أقل تنبيه يؤدي إلى استجابة الليف العضلي) فنلاحظ أن الليف العضلي لا يتقلص إطلاقاً، وهذا ما يطلق عليه اسم الكل أو لا شيء. أما عند عضلات الحشرات فهي على عكس عضلات الفقاريات لا تخضع إلى قانون الكل أو لا شيء وإنما تختلف شدة تقلصها تبعاً لشدة المنبه، فإذا نبهت إحدى العضلات تنبيهاً كهربائياً وفي حده الأقصى فإن المنبه ينتقل عن طريق الشبكة الساركوبلاسمية، وبفضل تعدد نقاط التشابك العصبي العضلي، ينتقل التنبيه إلى جميع الألياف التي تشكل العضلة وتتقلص هذه الألياف بشدة تنازلية. أي إن تقلص أول ليف عضلي يصله التنبيه الكهربائي يكون في حده الأعلى ومن ثم تقل شدة تقلص الألياف العضلية الأخرى كلما ابتعدت عن المصدر المنبه.

ويمكن لعضلات الحشرات أن تتقلص تقلصاً بطيئاً أو تقلصاً سريعاً وذلك حسب طبيعة الخلية العصبية المحركة التي تحرضها (محور عصبي سريع أو بطيء).

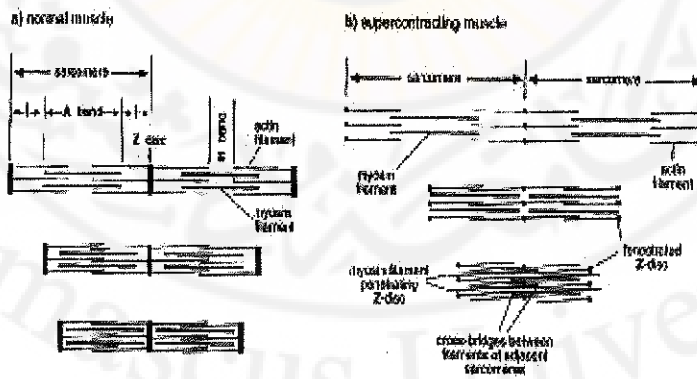
٢ - آلية العمل العصبي العضلي :

يكون معدل التقلص العضلي في الحالة العادية مساوياً للسوائل العصبية المستقبلية. ويوجد عند العضلات المتوافقة Synchronous muscles توافق واضح ما بين تطور الشبكة الساركوبلاسمية وسرعة التقلص لأن النشاط العضلي يعتمد على

تحرير أيونات الكالسيوم (Ca^{++}) الذي يتبع التحريض. تعمل العضلات الهيكلية بشكل عام على هيئة أزواج متضادة (عضلات مقربة - عضلات مبعدة، عضلات للطي- عضلات باسطة). ولقد تم تحديد مراقبة الجهاز العصبي المركزي للتقلص المتناوب للعضلات المتضادة، وبخاصة عند حركة الصرصار، ووجد أنه لكل رجل طوران متتاليان : طور التوازن (Balance phase) وذلك عندما يرفع الرسغ عن سطح الأرض ويتجه إلى الأمام، والطور الآخر هو طور الوقفة (Posture phase) وذلك عندما يرتكز الرسغ وتكون الرجل باتجاه الخلف مقارنةً بالجسم، والقوة اللازمة للتقدم متطورة جداً خلال طور الوقفة.

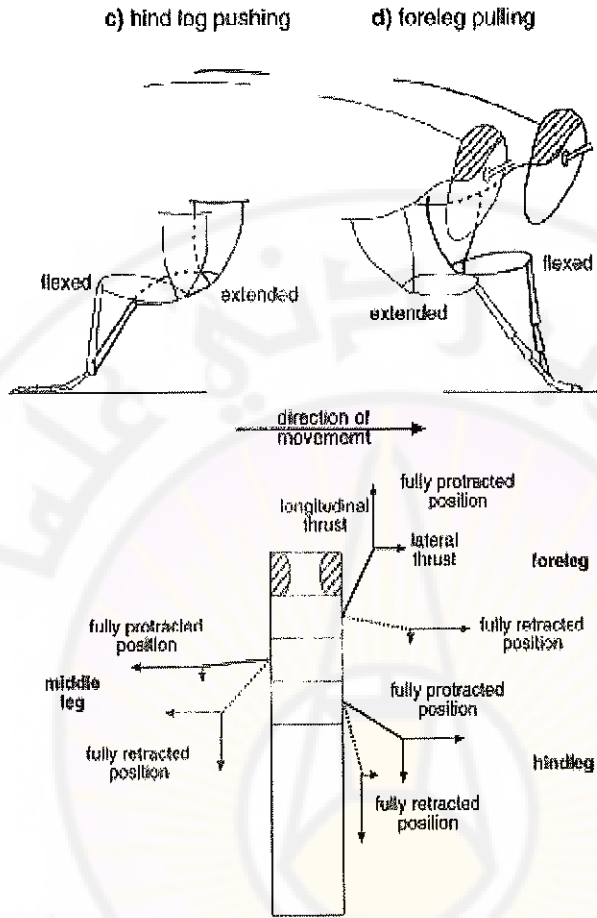


الشكل ٧,٨ الطرائق الاستقلابية لتجديد الـ ATP وحملاته أثناء التقلص العضلي.



الشكل ٧,٩ آ- تمدد وتقلص العضلات. ب- فرط التقلص في العضلات (Jorgensen & Rice, 1983)

بيّنت الدراسات التخطيطية لعضلات الأرجل أثناء المسير (الشكل ٧,١٠)، أن هناك تناوباً ما بين النشاط الكهربائي لعضلات الطي والعضلات الممددة، إذ يبدأ تفريغ شحنة عضلات الطي قبل طور التوازن بقليل، ويؤدي التقلص الذي ينتج عنه إلى رفع الرجل وتقدمها إلى الأمام أما العضلات الممددة فهي نشطة خلال طور الوقفة وبذلك تتطور القوة الدفعية إلى الأمام.



الشكل ٧,١٠ آلية المشي عند الحشرات.

ويتحقق هذا المعدل داخل الجهاز العصبي المركزي، ويبقى حتى في غياب المعلومات الحسية. وهناك مركز مولد مؤلف من مجموعة من الخلايا العصبية الواصلة لكل رجل من الأرجل، ويوجد داخل العقدة العصبية الصدرية ويسرّض نشاط هذا المركز الخلايا العصبية القابضة (عضلات الطي) وينشط في الوقت نفسه العضلات الممددة والتي يكون لها عادةً نشاط غريزي، تسمح المعلومات الحسية للحشرة بتأقلم

مشيتها مع طبيعة الأرض، ولا يبدأ طور التوازن إلا عندما لا تتحمل الرجل أية شحنة، وهذا ما يصل عادة في نهاية طور الوقفة. وطالما مستقبلات الضغط عند الرجل محرصة، فإنها تمارس تثبيطاً على الجهاز المولد، وتمنع بذلك الانتقال من طور الوقفة إلى طور التوازن، وبالعكس فإن الانتقال إلى طور الوقفة يعتمد على المعلومات التي تستقبلها بعض الشعيرات الحسية بمستوى التمثيل. إن توافق حركات أزواج الأرجل الثلاثة (الشكل ٧، ١٠)، يركز على التثبيط الذي تمارسه فيما بينها المراكز المولدة المختلفة. وتقسم العضلات الهيكلية عند الحشرات إلى نوعين، وذلك حسب آلية العمل العضلي هما:

أ- العضلات المتوافقة Synchronous muscles:

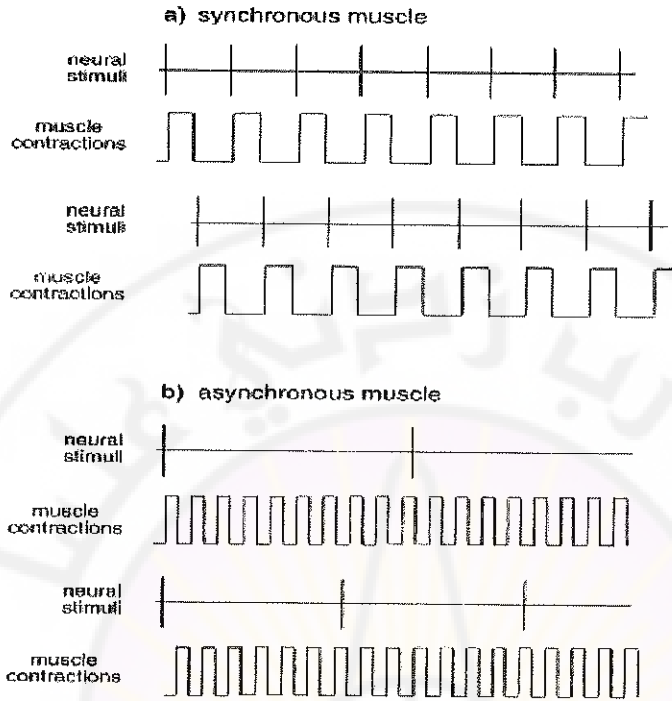
نجد هذا النوع عند عضلات الطيران للرعاشات ومستقيمت الأجنحة وحرشفيات الأجنحة، حيث يكون إيقاع ضربات الأجنحة خفيفاً ١٨ - ٢٠ ضربة/ثانية عند الجراد، وقد يصل إلى ٥٠ - ٧٠ ضربة / ثانية عند حشرات فصيلة (Sphingidae)، وتستطيع الأجهزة المولدة (Pacemakers) الموجودة داخل العقدة العصبية الصدرية الثانية والثالثة أن ترسل سيالة عصبية متتالية إلى كل مجموعة من العضلات المتضادة ومتوافقة مع ضربات الأجنحة، ونستنتج من ذلك أن هناك توافقاً أكيداً بين السيالات العصبية المستقبلية من قبل العضلة وحركة الأجنحة (معدل التقلص العضلي في العضلات المتوافقة مساوياً للسيالات العصبية المستقبلية) (الشكل ٧، ١١).

ب- العضلات غير المتوافقة Asynchronous muscles:

ونجدها عند العضلات التي تتقلص بقوة بعد وصول السيالة العصبية، والمثال على ذلك عضلات الطيران عند الحشرات ذات الجناحين وغشائيات الأجنحة، تكون ضربات الأجنحة عند هذه الحشرات كبيرة جداً إذ تصل إلى ١٠٠٠ هزة (ضربة) /

ثانية كما هو الحال عند حشرة Forcipomya. ويمثل هذا الوضع مشكلةً بالنسبة للمراقبة العصبية لأن معدل السيالات العصبية لا يمكن أن يكون مرتفعاً إلى هذا الحد، ولكن كل ضربة (أو هزة) من ضربات الجناح تتطلب تقلصاً عضلياً، وعند حشرة كاليفورا تخفق أجنحتها أثناء الطيران بواقع ١٢ مرة أو أكثر من عدد السيالات العصبية المحركة التي تصل إلى العضلات. ولذلك لا تعتمد مراقبة نشاط هذه العضلات بشكل خاص على السيالة العصبية - المحركة. وتستجيب هذه العضلات مع ذلك إلى التحريضات ذات الذبذبة المرتفعة وذلك بتقلص ثابت.

وقد يتم النشاط غير المتوافق مع عدة تقلصات عضلية بوساطة السيالة العصبية وذلك بفضل الخواص الميكانيكية للعضلات وللهيكل الخارجي للصدر. إذ يغير تناوب الجهاز الميكانيكي ذبذبة ضربات الأجنحة (هزات الجناح)، فمثلاً يدخل اختزال الأجنحة ارتفاعاً في الإيقاع وعندئذ حتى ولو ألغيت الشحنة فإن العضلة تدخل بتقلص مستمر وثابت .



الشكل ٧,١١ يوضح التقلصات العضلية المترافقة مع التنبيه العصبي
 أ- في العضلات المتوافقة. ب- في العضلات غير المتوافقة.

من بين العضلات غير المتوافقة نذكر أيضاً عضلات الغشاء الطبلي عند وزواز الكروم والذي يصدر أصواتاً قد تصل إلى عدة كيلو هرتزات، وتتقلص عضلات هذا الغشاء بذبذبة : ٣٨٠ هزة / ثانية. إن تقلص العضلة يؤدي بالغشاء الطبلي إلى نقطة عدم الثبات، حيث يتقوس الغشاء باتجاه الداخل وهذا ما يؤدي إلى انخفاض الضغط، ونتيجة لمرونته الخاصة فإنه يأخذ وضعيته الأولى. إن الشد الذي يمارس بهذه الطريقة على العضلة يؤدي إلى حدوث تقلص آخر، وغشاء وزواز الكروم مركب من ضربات (الطرقات) التي تترافق مع كل تغيير بشكل الغشاء الطبلي.

٣ - التمثيل العضلي Metabolism :

لا تمثل القوة المطلقة لعضلات الحشرات، اختلافات حقيقياً مقارنة بعضلات الفقاريات "والقوة (القدرة) المطلقة هي الوزن الأعظمي الذي يمكن أن ترفعه العضلة بالسنتيمتر المربع الواحد في مقطع عرضي " تتراوح القوة المطلقة للفكوك العلوية عند الحشرات ما بين ٣,٦ - ٦,٩ كغ، وتبلغ ٥,٩ كغ بالنسبة للعضلات الباسطة لساق حشرة Decticus، بينما تتراوح القوة المطلقة لعضلات الإنسان بين ٦ - ١٠ كغ. وإذا كانت القوى الناتجة عن عضلات الطيران تحتفظ بقيمة بسيطة، إلا أن الاستطاعة الكلية تكون مرتفعة نتيجة للتذبذبات الاستثنائية الناتجة عن التقلصات وهي ٣٥ - ١٧٥ واطاً / كغ بينما عند الإنسان ١٥ - ١٧ واطاً / كغ.

تحصل العضلات على الطاقة الكيميائية الضرورية لعملها الميكانيكي من تحلل جزيئات الـ ATP إلا أن كمية هذا الأخير والموجودة داخل العضلة قليلة جداً مقارنة بكمية الـ ATP التي تستخدم أثناء تقلص العضلات، إذ إن هذه الكمية لا تستطيع إمداد العضلة بالطاقة اللازمة إلا خلال ١,٠٪ من الثانية. لذلك يجدد الـ ATP بدءاً من Glucose وذلك عن طريق تمثيل بعض المواد. فيمكن أن تخزن الطاقة داخل الألياف العضلية على هيئة غليكوجين ثلاثي الغليسريد أو قد تصل إلى العضلات عن طريق الدم. وتختلف طرائق إنتاج الـ ATP حسب الدور والنشاط العضلي. وهناك مصادر عدة للطاقة هي :

آ- السكريات Carbohydrates:

وهي الوحيدة التي تستطيع إعطاء الـ ATP وذلك عند غياب الأوكسجين ونجد ذلك عند عضلات القفز في أرجل الجراد والتي تمتاز بقدرتها على العمل الوجيه والمفاجئ، فهذه العضلات لا تحتوي إلا على عدد قليل من الجسيمات الكوندرية ولا تحتوي على شبكة من القصبات الهوائية، وتدل طبيعة النشاط الأنزيمي لهذه العضلات

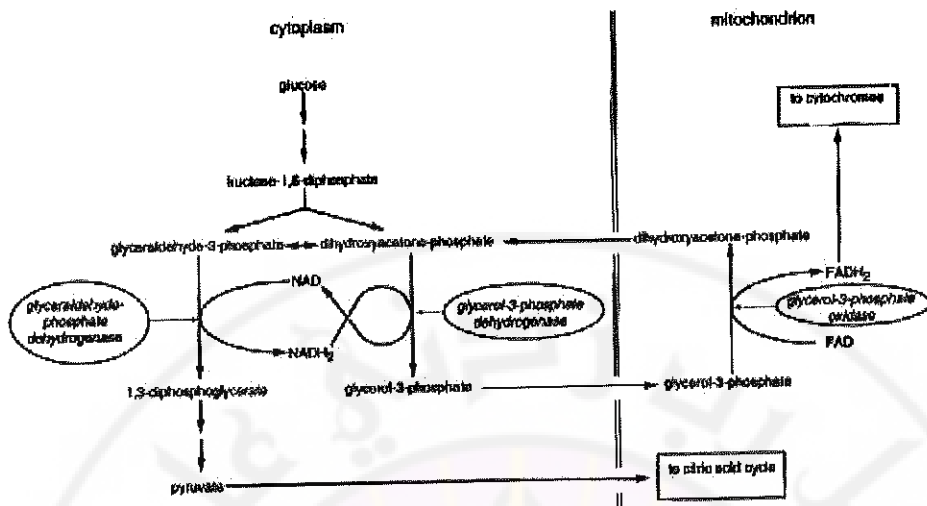
على تمثيل لا هوائي. إلا أنه عند الكثير من العضلات، تتأكسد السكريات بكاملها عن طريق تفاعلات الوساطة بفعل أنزيم البيروفات ديهيدروجيناز Pyruvate Dehydrogenase .

تحتوي أرجل الصرصار على عدد كبير من الجسيمات الكوندرية وعلى شبكة متطورة من القصبات الهوائية، إضافة لاحتوائها على مخزون كبير من الغليكوجين والأنزيمات التي تسمح لها بالتمثيل الهوائي، وتعد عضلات الطيران من بين العضلات الأكثر نشاطاً وتتميز بقدرتها المرتفعة للأكسدة.

تعتمد العضلات في البدء على مخزونها الاستقلابي، إذ يتم استقلاب الغليكوجين والجليكوسيدات الداخلية حسب الطرق المعتادة : غليكوز داخل الهيولى مع إنتاج البيروفات Pyruvate ومن ثم الأكسدة النهائية بفضل أنزيمات الجسيمات الكوندرية لدورة كربس مع إنتاج CO_2 والماء. إن تحلل الغليكوز يتطلب الحصول على H_2O الذي يختزل بأكسدة الغليسريد الدهيد ثلاثي الفوسفات Glyceraldehyde-3-Phosphate (الشكل ١٢، ٧).

ب- الليبيدات Lipids :

تعد الليبيدات مصدراً مهماً وأساسياً من مصادر الطاقة المخزونة، لأن الكمية نفسها من الدهون تحرر من الطاقة ضعف ما تحرره الكمية نفسها من السكريات. وتعد الليبيدات المصدر الرئيس للطاقة بخاصة عند الحشرات التي لا تتغذى في طور الحشرة الكاملة وتعيش فقط على المخزون الذي جمعه خلال طور اليرقة، أو عند الحشرات المهاجرة، كالجراد وبعض الفراشات التي تستخدم الدهون كمصدر للطاقة أثناء طيرانها.



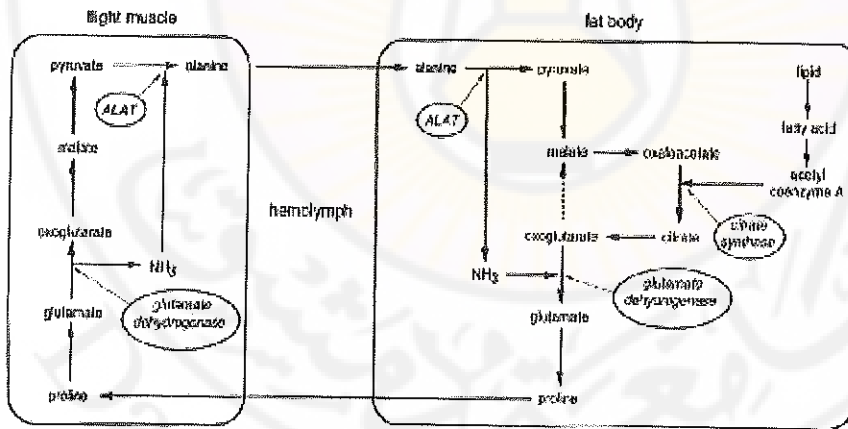
الشكل ١٢، ٧ استقلاب السكريات.

تخزن الليبيدات داخل الجسم الدهني على هيئة غليسيريدات ثلاثية، ولكنها تتحول إلى غليسيريدات ثنائية داخل الدم وتنتقل على هيئة بروتينات دهنية، ويظهر عند الجراد تحرر الغليسيريدات الثنائية في الدم خلال الدقائق الخمس الأولى من بدء الطيران، ويكون التركيز آنذاك أكثر من الضعف. وتؤدي المعلومات الصادرة عن المخ إلى تحرر هرمون الأديبوكينيتيك Adepokinetic من الغدد الصماء CC، ويسمح هذا الهرمون بتحرير الغليسيريدات الثنائية في الجسم الدهني والتي تُنقل بدورها عن طريق الدم إلى العضلات. يكون استقلاب الليبيدات هوائياً، ويستكمل نقل الأحماض الدهنية إلى داخل الجسيمات الكوندرية بإدغام الأحماض الدهنية مع الكارينتين، وتتأكسد الأحماض الدهنية داخل الجسيمات الكوندرية وذلك بدخولها ضمن دورة كريس على هيئة أستيل كوانزيم Acetyl CoA.

ج- الأحماض الأمينية Amino Acids:

يمكن أن نلاحظ أكسدة الأحماض الأمينية عند عضلات طيران الكثير من الحشرات، ويعد البرولين Proline عند بعض الحشرات، المصدر الرئيس للطاقة أثناء الطيران والمثال على ذلك ذبابة Glossina، حيث تكون كمية البرولين عند هذه الحشرة قليلة في البدء، وهذه الكمية تكفي الحشرة للطيران لمدة دقيقتين من أصل ثماني دقائق، ومن المحتمل أن هذه الحشرة تصنع البرولين أثناء طيرانها نظراً لأن الجسيمات الكوندرية غير متطورة فيها حيث لا تستطيع استخدام الكربوهيدرات والليبيدات، والأحماض الأمينية الأخرى بشكل كامل.

يتحول البرولين إلى غلوتامات Glutamate والتي تعطي بعد عملية (Transamination) البيروفات والألانين Alanine التي تدخل دورة كربس (الشكل ٧،١٣).



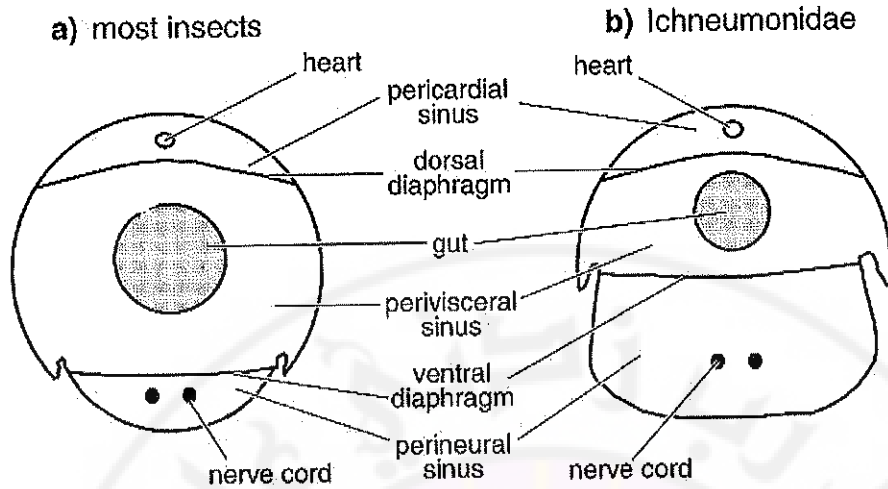
الشكل ٧،١٣ استقلاب الحمض الأميني البرولين



الفصل الثامن

جهاز الدوران Circular System

إن جهاز الدوران عند الحشرات هو من النوع المفتوح (Open blood system) حيث يحتل الدم التجويف العام لجسم الحشرة (Hemocoel). ويتم دوران الدم داخل تجويف الجسم بمساعدة الوعاء الظهرى (Dorsal vessel) الذي يمتد ظهرياً على الخط الوسطي الطولي تحت الصفائح الترحية للجسم مباشرةً إذ يعمل الوعاء الظهرى على دفع الدم بداخله من مؤخرة الرأس إلى فراغ الرأس، ويغمر الدم الأنسجة والأعضاء الداخلية كلها. ويقسم التجويف العام للحشرة إلى ثلاثة أقسام: التجويف الجارقلبي (Pericardial sinus) من الناحية الظهرية، والتجويف الحشوي (Perivisceral sinus)، والتجويف العصبي (Perineural sinus) من الناحية البطنية. ينفصل التجويف الجارقلبي عن التجويف الحشوي بواسطة الحجاب الحاجز الظهرى (Dorsal diaphragm)، بينما ينفصل التجويف العصبي عن التجويف الحشوي بواسطة الحجاب الحاجز البطنى (Ventral diaphragm). ويكون التجويف الحشوي هو الأكبر عند معظم الحشرات، ولكن عند حشرات Ichneumonidae نلاحظ تضخم التجويف العصبي (الشكل ٨، ١).



الشكل ٨,١ مقطع عرضي في جسم الحشرة يبين تقسيمات التجويف العام (Richards, 1963)

أ- عند معظم الحشرات ب- عند دبابير Ichneumonidae

ويقوم الدم بدور رئيسي مهموهو توزيع نواتج الاستقلاب ونقل الهرمونات، إضافة لذلك تقوم خلايا الدم بتخليص الجسم من الأحياء الدقيقة والطفيليات والأجسام الغريبة والنتام الجروح. ولا يتدخل الدم في عملية التنفس وذلك لعدم احتوائه على الصبغات التنفسية Respiratory pigments ويصل الأوكسجين إلى الخلايا عن طريق القصبات الهوائية.

أولاً - تركيب جهاز الدوران :

ينقل الدم داخل الوعاء الظهري بفضل تقلص عضلاته (Myocord) قبل أن يعود إلى تجويف الجسم، ويسهل وجود الأحجبة الحاجزة والقلوب المساعدة جريان الدم وتنظيم دورانه أيضاً، ويعود الدم ثانية إلى الوعاء الظهري بعد أن يغمر الأعضاء المختلفة ويزودها بحاجتها من مواد الاستقلاب. ويتركب جهاز الدوران من الأجزاء التالية :

١ - الوعاء الدموي الظهري *Dorsal vessle*:

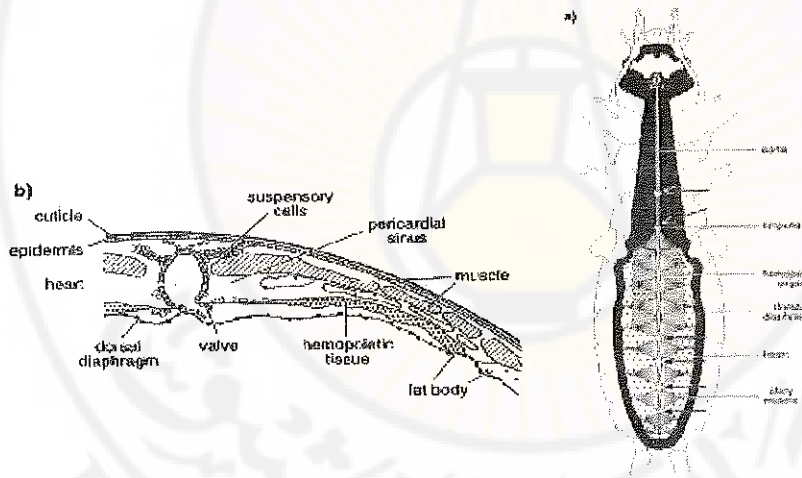
وهو من أهم الأعضاء المسؤولة عن دوران الدم، ويمتد في المنطقة الوسطى الظهرية تحت الصفائح الترجية، ويكون الوعاء الظهري مفتوحاً من الأمام، ومقفلًا من الخلف، باستثناء بعض الحشرات مثل حوريات ذبابة أيار، حيث تتفرع من نهاية القلب، ثلاثة أوعية متشعبة تزود المنطقة الخلفية بالدم، ويتكون الوعاء الظهري من طبقة واحدة من الخلايا، مزودة بليفات عضلية دائرية وحلزونية (Spiral and circular)، أما لدى الحشرات التابعة لرتبة مختلفة الأجنحة فيوجد في منطقة الأورطة، ألياف عضلية طولية *Longitudinal muscles*، كما توجد شبكة من القصيبات الهوائية خاصة في الجزء الخلفي من القلب، ويتثبت الوعاء الظهري بمكانه بمساعدة خلايا تعليق (Suspensory cells) المرتبطة بالصفائح الترجية (الشكل ٨،٢) وبالحجاب الظهري (Dorsal diaphragm). ويقسم الوعاء الدموي الظهري إلى قسمين متميزين : الجزء الخلفي : ويدعى القلب (Heart) ويتميز بوجود حجرات مزودة بزواج من الصمامات الجانبية (Incurrent ostia).

الجزء الأمامي : يسمى الأذينة (أورطة) Aorta والذي يكون مفتوحاً في جزئه الأمامي (الشكل ٨،٢).

يتوضع القلب عند غالبية الحشرات في المنطقة البطنية لجسم الحشرة، إلا أنه قد يوجد في منطقة الصدر الأخير عند الصرصور (Blattodea) (الشكل ٨،٣)، ويتضخم الوعاء الظهري في بعض حلقات الجسم ويشكل حجراً قلبية (Ampulae) وتكون هذه الحجر أكثر وضوحاً في منطقة الصدر. ويكون القلب مغلقاً في نهايته الخلفية ولكنه مزود بعدة أزواج من الفتحات الأذينية (Ostioles) الجانبية والتي تسمح بدخول الدم إلى الحجرات القلبية، وينغمد جدار الوعاء الظهري عند كل فتحة أذينية مشكلاً صماماً أذينياً (Osital valves) يمنع خروج الدم وعودته إلى الخلف، كما يوجد صمام بطيني

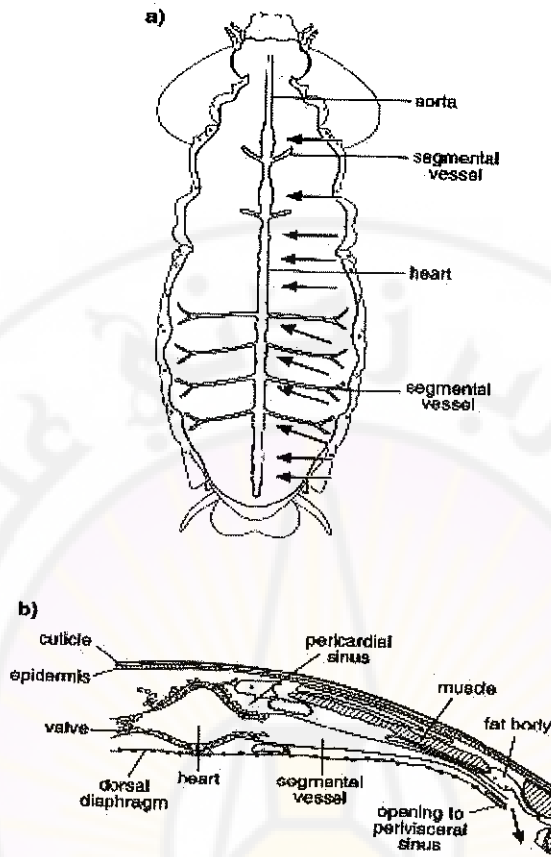
في الطرف الأمامي للحجرة القلبية يمنع الدم المدفوع إلى الأمام من العودة إلى الخلف أي من حجرة إلى الحجرة التي خلفها. وقد يستعاض عن هذه الصمامات بأوعية حلقيّة (Segmental vessel) مفتوحة كما عند الصرصور (الشكل ٨،٣).

يكون الحد الفاصل ما بين القلب والأذينة (الأورطة) مميزاً بوجود صمامات أذينية، ويكون شكل الأورطة أنبوبياً ولكن وجد عند حشرات رتبة حرشفيات الأجنحة أنها تشكل تقوساً كبيراً، وتمتد الأذينة داخل الصدر وتنتهي في الرأس بالقرب من المخ ويكون لها فتحة ذات شكل قمعي، وقد يكون لها فرعان عوضاً عن فرع واحد، يطلق على هذه الأفرع اسم الشرايين الرأسية. وللأذينة علاقة وثيقة بالغدد الصم (Corpora cardiaca) ويقوم جدارها بتخزين المواد المفزة العصبية وطرحها.



الشكل ٨،٢ أ - التثريح من الناحية البطنية لحشرة Gryllotalpa يبين جهاز الدوران وملحقاته (Nutting, 1951)

ب - مقطع عرضي في التجويف الجار قلبي يبين الحجاب الحاجز الظهري والقلب والصمامات.



الشكل ٨,٣ أ - التشرح من الناحية البطنية لحشرة الصرصور يبين جهاز الدوران وملحقاته.

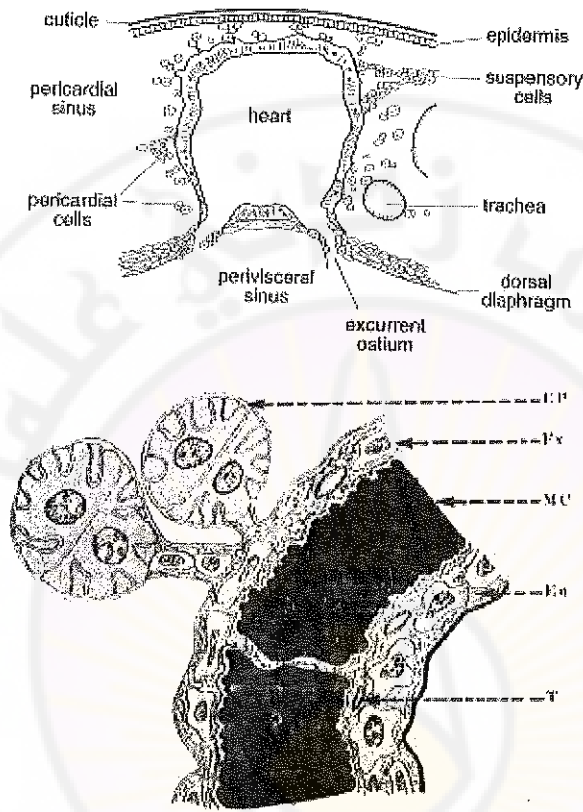
(Nutting, 1951)

ب - مقطع عرضي في التجويف الجار قلبي يبين الحجاب الحاجز الظهري والقلب والأوعية الحلقية

تتكون عضلات القلب (Myocard) من عدد من الألياف العضلية المخططة

عديدة النوى. وتكون الساركومير قصيرة جداً ولا تحتوي على الشريط H، أما الجسيمات الكوندرية فهي كثيرة العدد ولكنها صغيرة الحجم. ويغطي النسيج العضلي القلبي من الخارج بطبقة من النسيج الضم تدعى (Exothelium) حيث يتم فيها انضمام الألياف العضلية من نوع كولاجين وإيلاستين بطبقة شفافة متعددة السكريات ويرتبط بها

أيضاً الخلايا الجارقلبية (Pericardial cells). وقد يغطي القلب من الناحية الداخلية بطبقة تدعى Endothelium (الشكل 8.4).



الشكل ٨،٤ مقطع عرضي في التجويف الجار قلبي عند الجراد *Locusta migratoria*

مع تكبير لمنطقة جدار القلب تبين طبقاته كافة والخلايا الجارقلبية.

PC : الخلايا الجارقلبية

EN : الخلايا الطلائية الداخلية

EX : الخلايا الطلائية الخارجية

MC : العضلات القلبية

T : خلايا القصبيات الهوائية

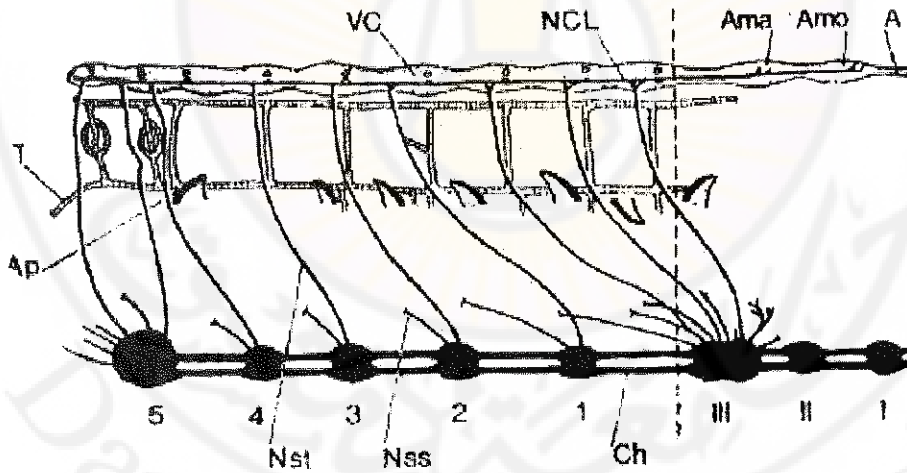
وتوجد ثلاث حالات لتزويد القلب بالأعصاب الضرورية داخل الحلقات الجسمية

وهي :

الحالة الأولى : لا يوجد أية أعصاب بمستوى القلب ونجد هذه الحالة عند الكثير من الحشرات (الأطوار الفتية *Anopheles*) وفي هذه الحالة تستقبل العضلات المروحية التشعبات العصبية الواردة من السلسلة العصبية البطنية.

الحالة الثانية : يزود القلب بزوج من الأعصاب الواردة من كل عقدة عصبية ونجد هذه الحالة عند يرقات دودة الحرير والذباب المنزلي.

الحالة الثالثة : والتي تكون أكثر تعقيداً، إذ إن القلب يزود بألياف عصبية قادمة من العقد العصبية وكذلك شبكة عصبية بطنية قادمة من الغدد الصم *Corpora Cardiaca*، تجتمع هذه الأعصاب بعضها مع بعض لتشكل زوجاً من الأعصاب القلبية الجانبية والتي تغطي الوعاء الظهري (الشكل 8.5).



الشكل 8.5 تزويد الوعاء الظهري بالأعصاب الضرورية لدى *Locusta migratoria*.

الأذينة (الأورطة)	: A
حجرات الصدر الثاني والثالث	: AMa, AMo
زائدة داخلية	: AP
القصبات الهوائية	: T
السلسلة العصبية البطنية	: CH
العصب القلبي الجانبي	: NcL
العقد العصبية الصدر	: I,II,III
العصب الأسترني	: NSS
العقد العصبية البطنية	: 1,2,3,4,5
العصب الحسي الجانبي	: NST

وتحتوي الأعصاب القلبية الجانبية عند الصرصار على محاور عصبية محركة وأخرى محملة بالمفرزات العصبية القادمة من السلسلة العصبية البطنية.

٢ - الحجاب الحاجز الظهري والبطني:

تنظم حركة الدم داخل تجويف الجسم بواسطة الحجابين الحاجزين المتطورين في البطن. ويتألف الحجاب الحاجز من طبقة من الخلايا المسطحة والمحصورة بين طبقتين سميكتين من المواد اللبيفية، ويوجد الحجاب الحاجز الظهري تحت القلب وغالباً ما يلتصق به ويرتبط من الناحية الجانبية بالصفائح الترجية، ويشكل بذلك التجويف الجار قلبي (Sinus Pericardial) (راجع الأشكال ٨،١ و ٨،٢ و ٨،٤).

يتصل بالحجاب الحاجز الظهري Dorsal diaphragm عضلات تتوضع على شكل مروحة ولذلك تدعى العضلات المروحية (Alary muscles)، وتثبت هذه العضلات على القلب، وهي ذات أصل ترجي. وتختلف أزواج هذه العضلات حسب نوع الحشرات (٤ - ١٢).

وتعد العضلات المروحية من العضلات الحشوية حيث يحاط كل لييف كبير ب ١٠-١٢ لييف دقيق وتكون الألياف العضلية طويلة جداً ورقيقة ومتشعبة ولها ساركومير طويلة.

وترتبط بعض الألياف العضلية بالنسيج العضلي القلبي بوساطة أقرص مساعدة مما يؤدي إلى تضامن وظيفي أفضل.

ويتصل التجويف الجار قلبي بالتجويف الحشوي وذلك عن طريق الثقوب التي تكون موجودة في الحجاب الحاجز الظهري (انظر الشكل ٨,٤).

ويوجد عند بعض الحشرات (الرعاشات - مستقيمات الأجنحة - ذات الجناحين) حجاب حاجز بطني (Ventral diaphragm) له تركيب الحجاب الحاجز الظهري نفسه ويمر فوق السلسلة العصبية البطنية ويحدد تجويفاً يطلق عليه اسم التجويف العصبي (Perineural sinus) وتساعد حركة الحجاب الحاجز البطني وذلك أثناء تقلص عضلاته وانبساطها، على تحريك الدم داخل التجويف العصبي إلى الخلف وخلال هذه الفترة يصعد الدم إلى التجويف الحشوي والظهري من جانبي الجسم.

٣- - الخلايا الجار قلبية *Pericardial Cells*:

تتوزع هذه الخلايا على امتداد الوعاء الدموي الظهري، على الحجاب الحاجز الظهري أو على العضلات المروحية (انظر الشكل ٨,٤). وقد تأخذ أوضاعاً مختلفة عند بنية الحشرات فهي تتجمع على هيئة إكليل عند يرقات الجناحين أو توجد داخل النسيج الدهني عند حوريات الرعاشات، ولا تتدخل هذه الخلايا في دوران الدم. تمتاز هذه الخلايا بغناها بالفجوات والحبيبات العاكسة للإلكترونات، وبشكل الغشاء السيتوبلازمي بانغماده شبكة من القنوات.

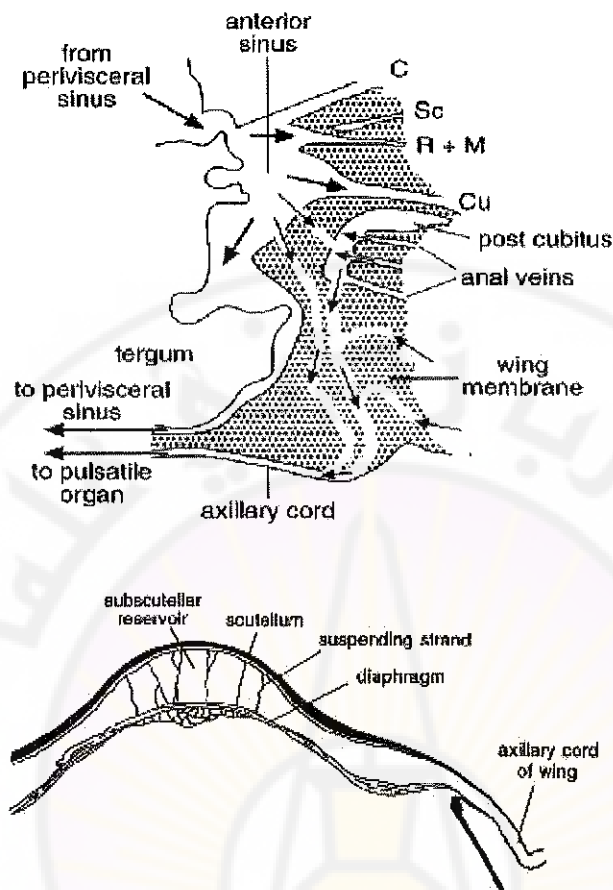
تقوم هذه الخلايا بتخزين بعض الملونات ولذلك عدت وكأنها تقوم بدور إطراحي. وتختص هذه الخلايا بقدرتها على الابتلاع (Pinocytose) الفعال، وتأخذ وبطريقة انتخابية بعض البروتينات الموجودة في الدم وتقوم بهدمها.

أخيراً أثبت العلماء أن هذه الخلايا تقوم بوظيفة أخرى وهي إفراز بعض المواد المسرعة للقلب وذلك تحت تأثير بعض المواد الموجودة في مستخلص الغدد الصم.

Corpora Cardiaca

٤ - القلوب المساعدة (الأعضاء النابضة المساعدة) (Accessory Pulsatile organs) :

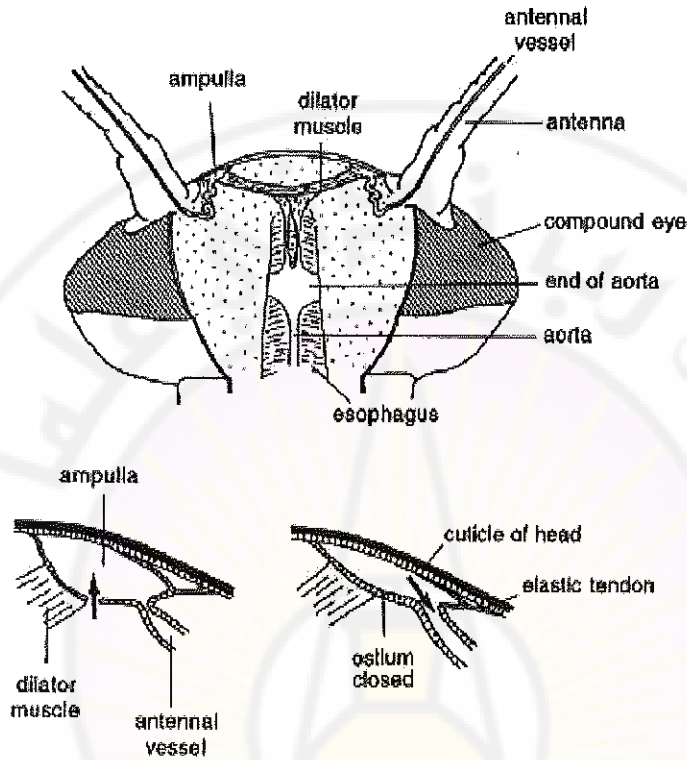
توجد إلى جانب الوعاء الظهري الأعضاء النابضة المساعدة وهي حويصلات متقببة في بعض الأحيان تعطي فتحات جانبية يشبه دورها دور الفتحات القلبية، وتعمل هذه الأعضاء باستقلال تام عن القلب، ويسهل عملها حركة الدم داخل الزوائد المختلفة والأجنحة وقرون الاستشعار حيث تقوم بالمحافظة على ضخ الدم في أطراف الحشرة المختلفة وضمان دورانه، وتوجد هذه الأعضاء في الصدر الثاني، أو الصدر الثالث لدى الحشرات المجنحة، وتقوم بتنظيم دوران الدم ضمن الأجنحة. وتتصل العروق الخلفية للجناح، عن طريق حبل إيطي Axillary cord بفراغ تحت الترجة يدعى الفراغ الدموي (Subscutellar reservoir). وعند الكثير من حشرات حرشفية الأجنحة، يثبت الوعاء الدموي الظهري في سطح الظهري للصدر على شكل عقدة، مكوناً العضو النابض، وينفصل الفراغ الدموي في هذه الحالة عن الترجات، بواسطة غشاء عضلي، كما يرتبط الفراغ الدموي بالقلب بواسطة زوج من الفتحات توجد في فتحة العقدة (الشكل ٦، ٨).



الشكل ٨,٦ القلوب المساعدة في الجناح وارتباطها مع الصدر (Clare & Tauber, 1942)

وتوجد لدى حشرات مستقيمة الأجنحة، فراغات كيسية صغيرة Ampulla تتوضع عند قاعدة قرون الاستشعار، وتكون هذه الفراغات متصلة بالتجويف العام للجسم عن طريق فتحة مزودة بصمام Ostium ويتصل هذا الصمام بدوره بعضلة مرنة Dilator muscle، ويؤدي تقلص هذه العضلة إلى انفتاح الصمام مفسحاً المجال للدم بالتدفق إلى الفراغ الكيسي، وعند تمددها فإن ذلك يؤدي إلى إغلاق الصمام واندفاع الدم عبر وعاء

دموي Antennal vessel داخل قرن الاستشعار (الشكل ٨,٧). كما توجد أعضاء نابضة أخرى في أرجل بعض الحشرات التابعة لرتبة مختلفة الأجنحة.

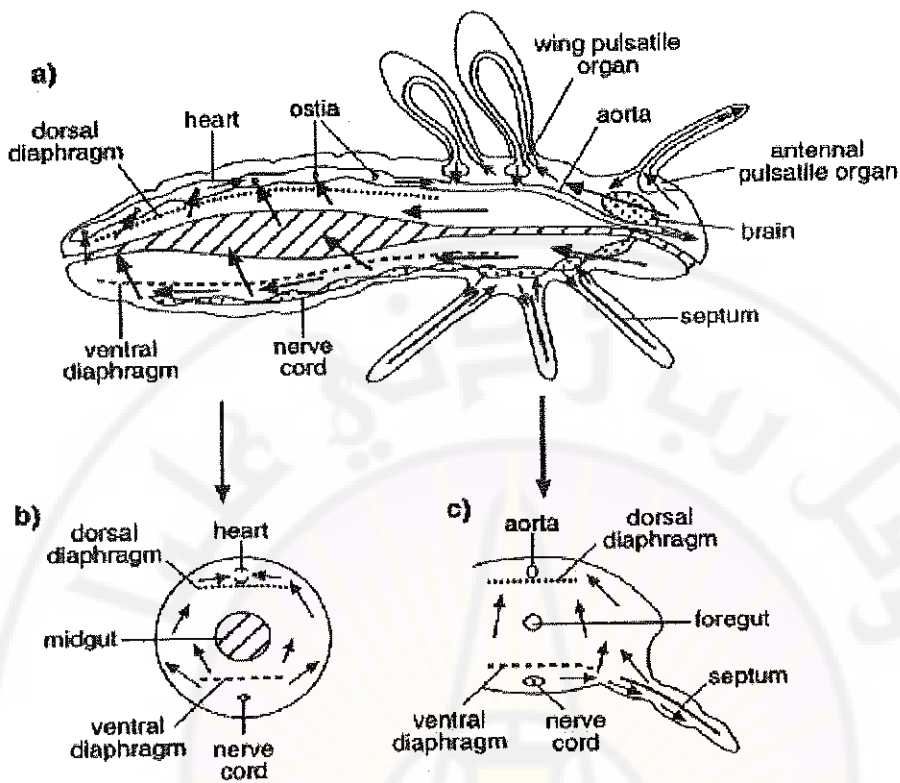


الشكل ٨,٧ القلوب المساعدة في قاعدة قرون الاستشعار مع توضيح لآلية فتح الصمام وإغلاقه.

(Pass, 1985)

ثانياً- دوران الدم :

يتم دوران الدم بفضل تقلص القلب الدوري، وتتضخم موجات النقل على امتداد القلب ويتم ذلك من الخلف وإلى الأمام. ويختلف معدل ضربات القلب حسب الحالة الفيزيولوجية للحشرة ونشاطها (الشكل ٨,٨).



الشكل ٨، ٨-آ رسم توضيحي يبين دوران الدم لدى إحدى الحشرات المجنحة (Wasserthal, 1980)
 ب- دوران الدم في منطقة الصدر. ج- دوران الدم في منطقة البطن.

يحرّض طور الانقباض Systole في الدورة الدموية بفضل تقلص عضلات القلب Myocard أما طور الانبساط والانفراج Diastole فينتج عن ارتخاء العضلات القلبية ومرونة الألياف التي تثبت القلب إضافة لمرونة العضلات. وقد يتبع طور الانبساط بطور راحة Diastasis وخلال هذه الفترة يبقى القلب منبسّطاً.

وإذا كان مصدر النبضات القلبية هو العضلات القلبية فإن انتظام هذه النبضات وسعتها يكون تحت تأثير الجهاز العصبي ومراقبته. فتتأثر التقلصات بالسيالة العصبية

الواردة من الخلايا العصبية والعائدة للأعصاب القلبية الجانبية. كما أن نشاط العضلة القلبية وخلاياها العصبية تكون تحت تأثير الجهاز العصبي المركزي ومراقبته.

ويخضع القلب لنشاط هرموني، فقد وجد أن الغدد الصم C.C تنتج بعض المواد التي تسرع القلب، وقد تؤثر عن طريق الخلايا الجارية قلبية أو قد تؤثر مباشرة. ووجد أيضاً عند بعض الحشرات أن الغدد الصم C.A تلعب دوراً محرضاً للقلب.

وتتم الدورة الدموية على النحو التالي (الشكل ٨,٨ و ٨,٩) :

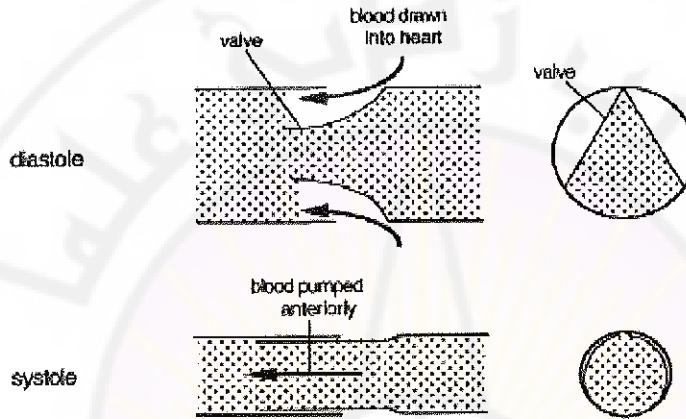
يسحب القلب الدم عبر الأذنيات الجانبية وذلك خلال طور التمدد (Diastole)، وذلك لأن ضغط القلب يكون أقل من الضغط المحيط به (ضغط تجويف الجسم)، ويتبع ذلك طور الانقباض Systole حيث تقفل الأذنيات الجانبية نتيجة ارتفاع ضغط الدم داخل الحجرات القلبية ويدفع الدم بعد ذلك إلى الأمام بفضل موجات التقلص حتى يخرج من النهاية الأمامية للأورطة، حيث يمتص جزءاً من الدم فيما بعد عن طريق القلوب المساعدة باتجاه قرون الاستشعار وما تبقى يسري نحو الخلف نتيجة لوجود اختلاف في الضغط، لأن خروج الدم بمساعدة الأورطة يؤدي إلى ارتفاع الضغط داخل رأس الحشرة.

وتتضمن الأعضاء النابضية المساعدة لترجات الصدرين الثاني والثالث حركة الدم بين عضلات الطيران، والتي تكون فيها عمليات التحول كبيرة.

أما داخل الأجنحة فتكون حركة الدم منتظمة إذ يدخل الدم عن طريق العروق الأمامية ويخرج عن طريق العروق الخلفية، وهناك أعضاء نابضة مساعدة على قاعدة الجناح تقوم بامتصاص الدم.

وتساعد حركة الحجاب الحاجز البطني، وكذلك الحركة الدودية للأنبوب الهضمي، وحركات التنفس على انسياب الدم من الأمام إلى نهاية البطن حيث أن هذه الحركات تدفع الدم عبر التجويف العصبي ومنه ينساب إلى التجويف الحشوي

والجارقليبي عبر جوانب الجسم (الشكل ٨,٨). والوقت نفسه فإن تقلص العضلات المروحية يؤدي إلى تسطح الحجاب الحاجز الظهري والذي يكون محدباً، ويزداد بذلك حجم التجويف الجارقليبي الذي يمتلئ بالدم من جديد مما يؤدي إلى ارتفاع ضغط الدم فيه ليبدأ طور التمدد من جديد.



الشكل ٨,٩ فتح وإغلاق الصمامات الأذينية خلال طور الانقباض و طور الانقباض.

ثالثاً - الدم Hem o l y m p h:

يشتمل دم الحشرات على البلازما السائلة (Fluid plasam) وتوجد معلقة ضمنها أنواع مختلفة من خلايا الدم (Hemocytes). وهو سائل عديم اللون، ولكنه في بعض الحالات يكون لونه مخضراً أو مصفراً وذلك عند احتوائه على بعض الملونات. ويختلف حجم الدم Blood volume حسب نوع الحشرات. ويزداد حجمه ضمن النوع الواحد وذلك قبل الانسلاخ، وهذه الزيادة تؤدي إلى طرد الكيوتيكل القديم بعد اكتمال نمو الكيوتيكل الجديد، ويعود الدم إلى حجمه الطبيعي بعد الانسلاخ.

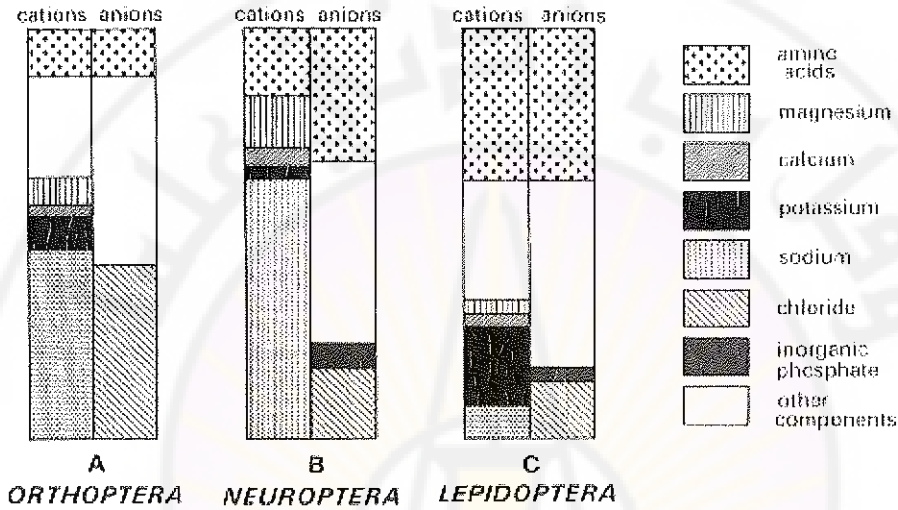
١ - التركيب الكيميائي للبلازما :

تبدى البلاسما مجموعة خصائص بيوكيميائية مميزة، وهي أقل وضوحاً لدى الحشرات غير المجنحة، وتلك التي لا تستطيع طي أجنحتها. ولكن تبدو جلية الوضوح أثناء فترة النمو والتطور لبعض يرقات غمدية الأجنحة، حرشفية الأجنحة، وغشائية الأجنحة، ويكون الضغط الأسموزي غالباً مرتفعاً لدى الحشرات ويؤدي إلى انخفاض التجمد بـ ٠,٥- إلى ١,١- درجة مئوية، وغالباً ما تكون الحشرات قادرة على تنظيم الضغط الأسموزي للدم وتعديله حيث يبقى ثابت التركيز حتى عند فقد الماء، أو تشربه عن طريق جسم الحشرة.

يختلف الضغط الأسموزي للحشرة خلال فترة التطور ما بعد الجنيني وسبب ذلك هو التغيرات الاستقلابية. وأثناء فترة البيات الشتوي لبعض الحشرات يلاحظ هناك ارتفاع بكمية الغليسرول ويسبب ذلك ارتفاع الضغط الأسموزي. وعند غالبية الحشرات يُحافظ على الضغط الأسموزي عن طريق المكونات غير العضوية، ولكن تكون أيونات الصوديوم Na^+ والكلور Cl^- متفوقة، ونجد هذه الحالة عند الحشرات غير المجنحة، وغالبية الـ Exopterygota، أما عند حشرات Endopterygota فتعوض المركبات غير العضوية بجزيئات عضوية، ويبقى الصوديوم Na^+ عند حشرات ذات الجناحين وشبكية الأجنحة هو الكاتيون الأساسي، ولكن مجموع الكلور Cl^- يكون ضعيفاً، ويعوض هذا الأيون جزئياً بأحماض أمينية وجزيئات عضوية ذات حجم صغير (الشكل ٨,١٠).

إن أهمية الكاتيونات، وأيونات الكلور القليلة لدى حشرات شبكية الأجنحة، تصبح محدودة جداً لدى حشرات حرشفية الأجنحة، غشائية الأجنحة والكثير من غمدية الأجنحة، على الأقل في الأطوار اليرقية. وبعدئذ فإن الجزيئات العضوية، وبخاصة الأحماض الأمينية الحرة، يصبح لها الدور الأساسي كعناصر للتنظيم الأسموزي.

يسجل في الوقت نفسه تطور في الزيادة النسبية للكاتيونات، عند الحشرات غير المجنحة، وتلك التي لا تستطيع طي أجنحتها، فإن معدل الصوديوم يكون مرتفعاً مقارنةً بالبوتاسيوم، والكالسيوم والمغنزيوم.



الشكل 8.10 التركيب العام للدم لدى مجموعات مختلفة من الحشرات، عبر عن كل مركب بنسبة مئوية مقارنة بالمجموع العام للتركيز الأسموزي. يمثل كل عمود ٥٠٪ من التركيز العام.

أما عند يرقات حشرات حرشفية الأجنحة، والكثير من غمدية الأجنحة تكون شوارد الصوديوم موجودة ولكن بكميات ضئيلة، وتعوض بشوارد المغنزيوم والبوتاسيوم. وقد يبقى هذا التكون الشاردي أثناء فترة التحول، أو قد يعود إلى ما كان عليه، وسيطرة شوارد الصوديوم من جديد. وقد وضعت تفسيرات عدة منها طبيعة الغذاء حيث أن الأنسجة النباتية تحتوي على كميات كبيرة من البوتاسيوم وبذلك يميز المحتوى المرتفع من البوتاسيوم للدم في الحشرات آكلات النباتات، (ولكن هذا النمط

الشاردي المتخصص بالدم وجد أيضاً لدى الحشرات غير آكلات النباتات). ولو حاولنا مقارنة القيمة الموجودة في الغذاء وتلك الموجودة في الدم لمختلف الكاتيونات، نلاحظ أن الحشرات قادرة على تركيز هذه الشوارد أو تمديدها، ومن التفسيرات الأخرى هناك تفسير آخر يركز على الفيزيولوجيا العصبية - العضلية، حيث إن التركيز الكبير للبوتاسيوم K^+ والمغنيزيوم Mg^{+2} يعتمد على الصوديوم وقد يؤدي هذا التركيز إلى تقليل النشاط الذاتي وسرعة الحركة، وينجم عندئذ حياة ملازمة بالسكون، للأطوار اليرقية في وسط يحتوي على غذاء وفير، مثل يرقات حرشفية الأجنحة وغشائية الأجنحة. أما الحشرات الكاملة، والتي تتميز بحياة نشيطة، فإنها تحصل على تراكيز كاتيونية أكثر تناسباً للفيزيولوجيا العصبية العضلية.

ميزة أخرى يمكن ملاحظتها، وهي التركيز المرتفع للدم بالفوسفات وتنتج هذه الفوسفات العضوية، من التخليق الحيوي، كما أثبتته التجارب المعتمدة على الفوسفور ³²P.

يحتوي دم الحشرات غالباً على كمية قليلة من السكريات المرجعة، ولكنه يحتوي على كمية كبيرة من التريهالوز. ويصنع هذا الأخير في الجسم الدهني ابتداءً من الجلوكوز ذي المنشأ الغذائي أو ابتداءً من الغليكوجين المخزن داخل الجسم الدهني. ويمكن أن يستخدم التريهالوز كاحتياطي حراري دائم، وتستخدمه أنسجة الجسم كافة، وتخضع كمية التريهالوز بالدم لمراقبة هرمون الهيبيرغليسميك Hyper Glycemique والذي تصنعه الغدد الصم C.C.

يحتوي الدم أيضاً على مركبات آزوتية نذكر من بينها، حمض البولة، والألانتوين، وحمض الأنثوين، والبولة والأمونياك. وهناك الأحماض الأمينية الحرة والتي قد تصل إلى تركيزات عالية.

تصنع بروتينات الدم بشكل أساسي بمستوى الجسم الدهني وذلك تحت مراقبة الخلايا العصبية المفترزة للمخ الأول والغدد الصم (C.A). وتستخدم البروتينات عند الأنثى خلال فترة تكون المح، ويوجد عند الكثير من الحشرات بروتين أنثوي خاص يوجد في دم الإناث. ومن البروتينات الأنزيمية التي توجد في دم الحشرات نذكر الأميلاز - الأستيراز - البروتينات المؤكسدة المرجعة.

توجد الدهون في الدم على هيئة غليسيريدات، ستيرويدات، ستيرولات أو دهون فوسفورية، أحماض دهنية. .

٢ - خلايا الدم Hemocytes:

تسير خلايا الدم مع الدم، وتنتقل أو لا تنتقل داخل القلب وذلك تبعاً للحاجة. ويوجد جزء كبير من هذه الخلايا بشكل ثابت غير متحرك ويلتصق بسطح الأنسجة المحيطة بالأعضاء المختلفة.

إن أصل خلايا الدم هو الوريقة الوسطى Mesoderm وقد تتمايز خلايا الدم عند الكثير من الحشرات قبل الفقس. ويتم إنتاج هذه الخلايا ضمن أعضاء خاصة تدعى: Hemopoietic organ والتي تتوضع قرب القلب (انظر الشكل ٨,٢).

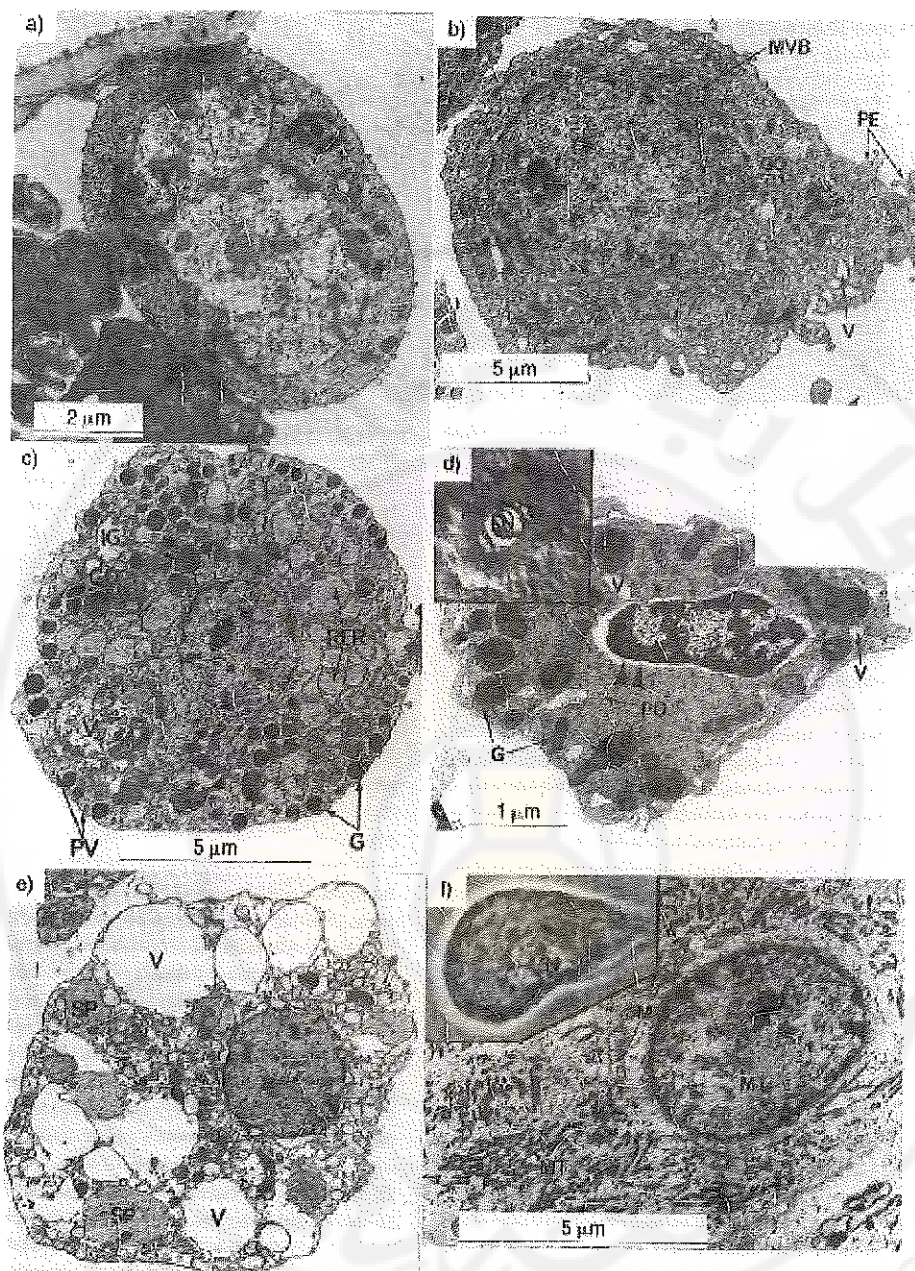
يُعد تصنيف الخلايا صعباً وذلك بسبب وجود اختلافات مورفولوجية كبيرة حسب نوع الحشرة وحسب ظروف المشاهدات (الشكل ٨,١١)، إلا أنه يمكن تمييز ثلاثة أنواع رئيسة عند غالبية الحشرات هي:

أ - الخلايا الأولية (8.11a) Prohemocytes:

تعد هذه الخلايا، الخلايا الأصل، وغالباً ما توجد بحالة انقسام Mitosis، وهي خلايا صغيرة الحجم ذات نواة كبيرة، الجسيمات الكوندرية فيها قليلة العدد وصغيرة، أما الجسيمات الريبية الحرة فتكون موجودة بكثرة والشبكة السيتوبلاسمية الداخلية متطورة.

ب - الخلايا البلاسمية (Plasm atocytes) (8.11b):

تمتاز هذه الخلايا بأن نواتها كبيرة دائرية وتوجد في مركز السيتوبلازمة المحيطة وتتلون بالملونات القاعدية، وهي غنية بالجسيمات الكوندرية وجهاز غولجي، وهذه الخلايا متعددة الأشكال ومتخصصة بظاهرة البلعمة Phagocytes.



الشكل ١١، رسم تخطيطي يمثل الأنواع المختلفة لخلايا الدم (Chiang, Gupta & Han, 1988)

ج - الخلايا الحبيبية Granulocytes أو خلايا التجلط (8.11c,d):Cystocytes

هي خلايا متماسكة ذات أشكال عديدة ونواتها صغيرة نسبياً، وتحتوي السيتوبلاسم على شبكة سيتوبلازمية كثيفة وعلى جهاز غولجي وعلى عدد كبير من الحبيبات Granules بالإضافة إلى الريبوزومات. وبمساعدة المجهر الإلكتروني تظهر هذه الحبيبات وكأنها أجسام كثيفة محاطة بغشاء ولا تقوم هذه الخلايا بالبلعمة ولكنها تقوم بتفريغ محتويات حبيباتها على سطح الأجسام الغريبة التي تدخل الدم وتشكل بذلك الجزء الأول من الاستجابة الدفاعية عند الحشرات. بالإضافة إلى الخلايا آنفة الذكر، فإنه توجد أنواع أخرى عند بعض الحشرات وغير موجودة عند الأنواع الأخرى.

د - الخلايا ذات الكريات Spherule cells (8.11e):

تتميز بوجود كريات Spherules والتي تحتل حوالي ٩٠% من السيتوبلاسم. وظيفة هذه الخلايا غير معروفة.

و - الخلايا النبذية (8.11f) Oenocytoïdes:

وهي خلايا كبيرة الحجم، ذات سيتوبلاسم كثيفة، تحتوي على عدد كبير من الأنابيب الميكرونية Microtubules، ونجد هذه الخلايا لدى حشرات حرشفية الأجنحة، وظيفتها غير معروفة.

هـ - الخلايا الدهنية Adipohemocytes:

هي خلايا دائرية الشكل، أو بيضاوية ذات نواة صغيرة، وتحتوي على كمية كبيرة من السيتوبلاسم، التي توجد فيها كميات كبيرة من الفجوات ذات المحتوى الدهني، إضافة إلى حبيبات إيجابية الصبغة الحامضية، وتم اكتشاف هذه الخلايا لدى حشرات حرشفية الأجنحة، ذوات الجناحين، إضافة لحشرات أخرى.

وهناك أنواع أخرى من الخلايا، ولكنها قليلة الانتشار مثل الخلايا النجمية الكبيرة Podocyte وكذلك الخلايا المتطاولة .

تتضاعف خلايا الدم عند غالبية الحشرات وذلك في مرحلة التطور ما بعد الجنيني، وينتج هذا التضاعف إما عن انقسام خلايا الدم المتحركة أو الثابتة (الملتصقة بالأنسجة). وتنقسم خلايا الأولية عند الكثير من الحشرات، وتشبه الخلايا الناتجة الخلية الأم، وتحفظ إحدى هذه الخلايا بالمظهر العام للخلية الأم أما الثانية فيصبح لها صفات متخصصة وقد أشار بعض العلماء إلى أن كل نوع من أنواع الخلايا ينقسم عدة انقسامات .

ويختلف العدد الكلي لخلايا الدم باختلاف نوع الحشرة وطورها كما توجد اختلافات مرتبطة بدورة الانسلاخ، فهناك انخفاض بعدد خلايا الدم أثناء الانسلاخ، تتبعه زيادة بالعدد في الفترة الواقعة ما بين الانسلاخين فقد لوحظ لدى يرقات ذبابة اللحم Sarcophaga أن عدد خلايا الدم، يكون بحدود ٨٠٠ / مم^٣ بينما يصل هذا العدد إلى ٣٤,٠٠ / مم^٣ وذلك قبل التحول إلى طور العذراء مباشرة. وقد ينخفض هذا العدد إلى ١٢٠٠٠ / مم^٣ في أوائل طور العذراء، وقد يعود سبب الزيادة في الطور اليرقي الأخير إلى عملية تحرر الخلايا من الأعضاء الدموية، أما انخفاضها ثانية فقد يعود سببه إلى التصاق الكثير من الخلايا بأعضاء الجسم الداخلية، كما يزداد عدد الخلايا أثناء إدخال بعض العناصر الغريبة إلى الدم أو عند إحداث بعض الجروح التي تؤدي إلى النزيف.

رابعاً- وظائف الدم :

- يلعب الدم دوراً بسيطاً بنقل الأوكسجين، وذلك لأنه لا يحتوي على ناقلات الأوكسجين الشبيهة بالهيموغلوبين أو الهيموسيانين، ونجد بعض الحالات الخاصة جداً عند يرقات Chironomidae فنجد عند هذه اليرقات الهيموغلوبين على هيئة محلول في

بلاسما الدم، ويتميز هذا الهيموغلوبين بمحبته للأوكسجين، ويبدأ بتحرير الأوكسجين فقط عندما يبلغ ضغط الأوكسجين أقل من ١,٠١ ضغطاً جويّاً فهو لا يلعب دور ناقل الأوكسجين إلا في ظروف خاصة.

— يقوم الدم بدور ميكانيكي مهم بخاصة أثناء الانسلاخ، لأن ارتفاع الضغط الذي يسببه في منطقة محددة للجسم تؤدي إلى شق الكيوتيكل القديم وإلى تمدد الأجنحة بعد الانسلاخ الأخير.

— تنقل بلاسما الدم الهرمونات إلى مكان تأثيرها وعملها، كما تقوم بنقل المواد المعدة للإطراح إلى أنابيب مالبيكي، إضافة لذلك توزيع نواتج الاستقلاب أو المواد المخزونة في الجسم الدهني إلى الأعضاء والأنسجة التي تستخدمها. وتعتبر المواد الدهنية الناتجة عن الامتصاص المعوي إلى الدم لينقلها إلى الأنسجة الدهنية حيث يتم تخزينها على هيئة غليسيريدات ثلاثية . تعود هذه الليبيدات المخزونة إلى الدم بأنواع مختلفة، وذلك حسب نوع الحشرة وأوقات الحاجة للطاقة العالية : أثناء الطيران، أثناء الانسلاخ أو أثناء التحول، أو تشكل المح. .

— وقد لاحظنا سابقاً أن التريهالوز، هو احتياطي الطاقة، الذي يدور بالدم ويكون مهيناً بسرعة وتستخدمه الحشرة في بداية الطيران. تمثل الأحماض الأمينية الحرة، كمية كبيرة في البلاسما، ويمكن استعمالها في بعض الحالات بشكل مركز كما هو الحال أثناء فترة الانسلاخ. وتندور البروتينات التي يصنعها الجسم الدهني بالدم، وتساهم بتكوين المح عند الإناث. وتكمن أهمية هذه المدخرات التي يحملها الدم بكونها الاحتياطي الذي يسمح للحشرات بتحمل الصوم (الامتناع عن الأكل في الحالات الصعبة). فقد لوحظ أن يرقات فراشة *Deilephila* تستطيع أن تعيش بالاعتماد على البروتينات البلاسمية لفترة طويلة كما تستعمل هذه المدخرات من قبل بعض الحشرات أثناء طور العذراء، فتجعل بالإمكان تشكل النسيج الجديدة، بالرغم من عدم توافر الغذاء. إن الدور الغذائي الذي يقوم

به الدم أكثر أهمية وبخاصة أن الخلايا الدموية تساهم في نقل نواتج الاستقلاب، دون أن يؤثر هذا النقل في الطبيعة الفيزيائية للسائل الداخلي، وتحتوي خلايا الدم في بعض الأحيان على كميات كبيرة من الغليكوجين، كما هو الحال لدى حشرات Prodinia، كما تلعب الخلايا البلاسمية دوراً مهماً أثناء فترة التحول، فتهاجم البقايا النسيجية وتبتلعها، وتحرر فيما بعد نواتج الهضم بهدف التركيب النسيجي الجديد للحشرة الكاملة.

- وتتدخل خلايا الدم في عمليات الاستقلاب الوسيطة، فعند حشرات الخلد والـ

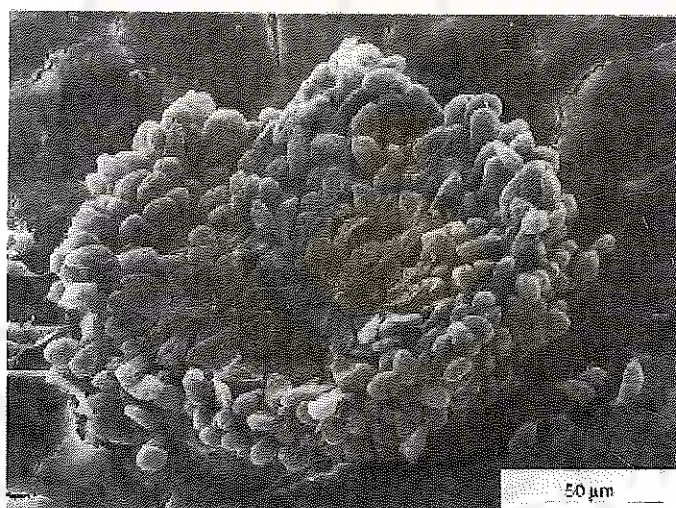
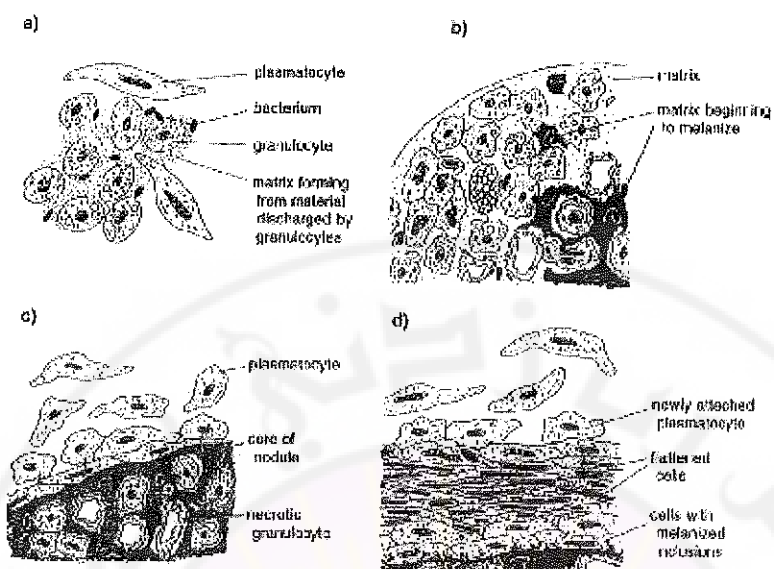
Sarcophaga، تحتوي خلايا الدم على التيروسين Tyrosine وأنزيم التيروسيناز Tyrosinase والتي تتدخل في عمليات استقلاب الفينولات وفي النهاية تتدخل في ظواهر تصلب الكيوتيكل وتلونه.

- يلعب الدم دوراً مهماً في الدفاع عن النفس ضد الأجسام الغريبة وضد التطفل

الداخلي. فتتم عملية تكيس الأجسام الغريبة (Encapsulation) بوساطة خلايا Plasmotocytes، فتلتصق هذه الخلايا على سطح الطفيل مشكلة غطاءً كثيفاً مما يؤدي إلى موت الطفيل. وقد تقوم هذه الخلايا أيضاً بدور البلعمة كطريقة ثانية للدفاع وأيضاً من قبل خلايا الدم الأخرى مثل Granulocytes. وتتم عملية البلعمة ضد الأحياء الدقيقة (الشكل ٨، ١٢).

- أخيراً تقوم خلايا الدم بإيقاف النزيف وذلك عن طريق تخثر الدم، وتعتمد

أهمية النزيف على خواص الدم فبعض الحشرات كالنحل مثلاً لا بتخثر دمها، أما عند الحالوش وحشرات أخرى فإن التخثر الذي يتم بمستوى الجرح يطرح بعض المواد التي تؤدي إلى ظهور طبقة ترسب رقيقة في البلاسما حيث يوجد عدد كبير من خلايا الدم التي تنضم إلى هذه الكتلة المتخثرة (الشكل ٨، ١٢).



الشكل ٨، ١٢ رسم تخطيطي يبين مراحل تكيس بكتريا غريبة في دم الحشرة

(Ratcliffe & Gagen, 1977)

صورة مجهرية توضح تجمع خلايا الدم حول جرح أحدثته مشيخة فطر في جسم الحشرة.



الفصل التاسع

التنفس Gaseous exchange

تتحرر الطاقة المخزونة في المركبات العضوية عن طريق الأكسدة، وقد يتم تحرير جزء من هذه الطاقة عن طريق الاستقلاب اللاهوائي كما هو الحال لدى العضلات. وتعرف التبادلات الغازية ما بين الحشرة والوسط الذي تعيش فيه بأنها نقل الأوكسجين من الوسط الخارجي إلى أنسجة الجسم المختلفة وطرح غاز ثاني أوكسيد الكربون الناتج عن الأكسدة. وتتم التبادلات الغازية لدى غالبية الحشرات عن طريق القصبات الهوائية، والتي توصل غاز الأوكسجين إلى قرب مكان الاستخدام (البضعة ميكروونات). أما الحشرات المائية فإنها مزودة بجهاز خاص يسمح لها بالحصول على الأوكسجين اللازم.

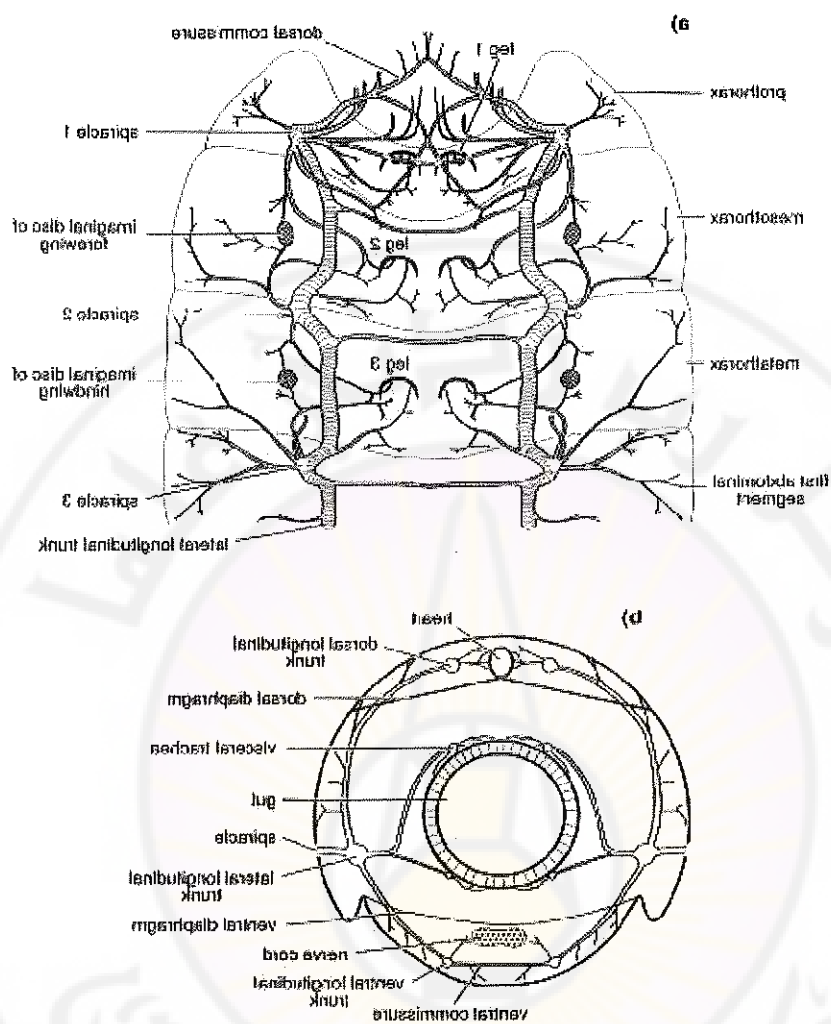
أولاً- التركيب العام للجهاز التنفسي :

لا تملك بعض الحشرات قصبات هوائية، مثال ذلك غالبية حشرات الكولومبول، وبعض البروتورا صغيرة الحجم، ولذلك فإن التبادل الغازي يتم عبر جدار الجسم، وهذا يكفي لمثل هذه الحشرات. كما أننا لا نجد الجهاز القصبي لدى اليرقات داخلية التطفل، كيرقات غشائية الأجنحة وذات الجناحين، ويتم نقل الأوكسجين في مثل هذه الحالات ونقل غاز ثاني أوكسيد الكربون، بالضرورة عن طريق الدم .

١ - القصبات الهوائية *Treacheae* :

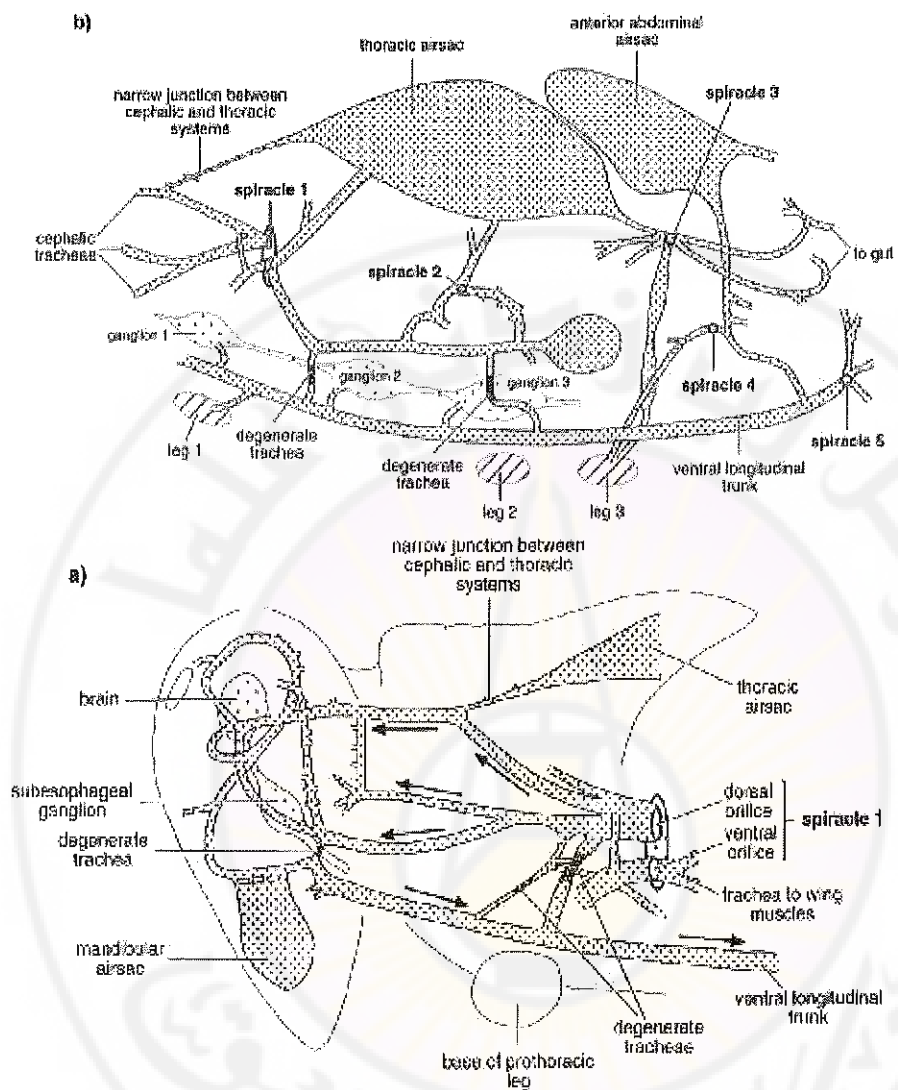
تتطور القصبات الهوائية خلال مرحلة النمو الجنيني عن انغمادات في الوريقة الخارجية Ectoderm والتي تتوضع على جانبي الحلقات الجسمية، وتصبح فتحات هذه الانغمادات فيما بعد ثغوراً تنفسية (Spiracles). وتشكل هذه الانغمادات باستطالاتها القصبة التنفسية التي تنفرع إلى ثلاثة أفرع : فرع ظهري، وآخر بطني والثالث

حشويVentral. وتتفرع هذه الأفرع بدورها لتصل إلى الأعضاء والأنسجة الموجودة في الحلقة الموافقة. وقد تحتفظ بعض الحشرات عديمة الأجنحة في كل ثغر تنفسي بجهاز قصبي مستقل والمثال على ذلك حشرات Machilis. إلا أنه تتحد القصبات الهوائية الثغرية المتتالية عند الحشرات الأخرى لتشكل على كل جانب ساقاً (شعبة) قصبية طولية جانبية. ترتبط الأفرع الطولية الظهرية Dorasal longitudinal trunk، والجانبيةLateral longitudinal trunk والبطنيةVentral longitudinal trunk لحلقات الجسم المختلفة. كما يوجد ارتباطات جانبية تجمع السوق القصبية للجانبين Dorasal and ventral commissure، وبذلك ترتبط أجزاء الجهاز التنفسي كافة (الشكل ٩,١). تحتوي الحشرات بشكل عام على عشرة أزواج من الثغور التنفسية، ويوجد زوجان في منطقة الصدر وثمانية أزواج كحد أقصى في البطن. ويختلف موقع الثغور التنفسية الصدرية عند الحشرات، ولكن بشكل عام يوجد زوج على الصدر الثاني، أما الزوج الأخير فيوجد على الصدر الثالث، ولكن غالباً ما يتقدم زوج الثغور التنفسية الأول إلى الأمام ويتوضع على الجزء الخلفي للصدر الأول، وتغذي القصبات الهوائية التي تنشأ عن هذا الثغر، الصدرين الأول والثاني والرأس أيضاً (الشكل ٩,٢). وقد يقل عدد الثغور التنفسية وذلك نتيجة اختفاء بعضها أو أنه يصبح غير فعال ويبقى على شكل ندبة، وبذلك يتغير التوزيع العام للقصبات الهوائية.



الشكل ٩,١ جهاز التنفس لدى الحشرات آ- منظر ظهري ب- مقطع عرضي في الجسم

(Snodgrass, 1935)



الشكل ٩,٢ رسم تخطيطي للجهاز التنفسي في منطقة الصدر (Miller, 1960)

آ- زوج الثغر الأول يغذي منطقة الرأس ب- الأكياس الهوائية

ويمكننا أن نميز ثلاثة أنواع لتوزع الشغور التنفسية :

آ- نوع كامل الشغور Holopneustic : ويعد هذا النوع الأكثر بدائية عند الحشرات الحالية إذ توجد الشغور التنفسية جميعها (١٠ أزواج).

ب- نوع ناقص الشغور Hemipneustic : ويختلف عن النوع السابق باختفاء زوج أو أكثر من الشغور التنفسية، ويمكننا أن نميز حسب توضع الشغور التنفسية الفعالة نماذج عدة:

- حشرات محيطية الشغور Peripneustic : يوجد لديها 9 أزواج من الشغور التنفسية على امتداد الجسم (زوج على الصدر الثاني وثمانية بطنية).

- حشرات طرفية الشغور Amphipneustic : لديها فقط زوجان من الشغور التنفسية، زوج من على الصدر الثاني وآخر هو زوج على الحلقة البطنية الأخيرة.

- حشرات أولية الشغور Propneustic : يوجد لدى هذه الحشرات زوج من الشغور التنفسية على الصدر الثاني فقط.

- حشرات خلفية الشغور Metapneustic : لا تملك هذه الحشرات إلا زوجاً من الشغور التنفسية هو الزوج البطني الأخير فقط.

ج- نوع مغلق الشغور Apneustic: نجد هذا النوع عند الحشرات المائية أو الحشرات الطفيلية الداخلية لأن سائر الشغور التنفسية تكون مغلقة، ولذلك يطلق عليها اسم الجهاز التنفسي المغلق ويتم التبادل الغازي عند هذه الحشرات عن طريق جدار الجسم أو طريق الخياشم (الغلاصم).

٢ - القصيبات والأكياس الهوائية Tracheoles and air-sac:

تتألف القصيبات الهوائية من طبقة من الخلايا الطلائية Tracheal epithelial cells ترتكز على غشاء قاعدي Basal lamina من الخارج، وتحاط من الداخل بطبقة كيتينية Chitinous cuticle، تتصل هذه الأخيرة بالكيوتاكل الذي يغطي جدار الجسم.

وتطرح الطبقة الكيتينية الداخلية وتستبدل أثناء كل انسلاخ. وتبدي هذه الطبقة الكيتينية بعض التغططات (الثخانات) Taenidium التي تتوضع على هيئة دوائر تامة، أو على شكل حلزون داخل القصبة الهوائية. وتمنع هذه التغططات انطباق القصبات الهوائية عند تعرضها لضغط ما، وهذا هام جداً لانسحاب الهواء المستمر (الشكل ٩,٣).

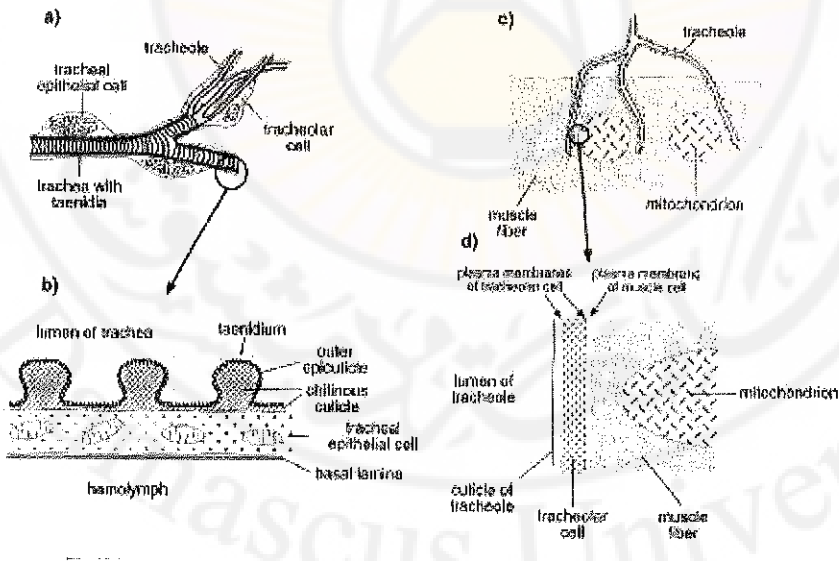
تتوسع القصبات الهوائية في بعض المناطق لتعطي أكياساً هوائية وقد تكون هذه الأخيرة صغيرة، وهي إما معزولة كما هو الحال في الأرجل أو قد تكون متعددة كما هو الحال عند عضلات الطيران غير المباشرة لحشرة Cicada، أو قد يصبح حجمها كبيراً، والمثال على ذلك الذباب الذي يتبع مجموعة Cyclorrhaphes وبعض حشرات غشائيات الأجنحة. وتمتاز الأكياس الهوائية بأنها تحتوي على غشاء رقيق جداً ولا تحتوي تغططات حلزونية، وتستطيع أن تتمدد وتمتلئ بالهواء وتصبح منبسطة عندما يخرج منها الهواء. وتعد كخزان احتياطي للهواء تستعمله الحشرات النشيطة (الشكل ٩,٢).

تنشعب القصبات الهوائية مرات عدة، وتصبح في كل مرة أكثر دقة، وتتداخل بين مختلف الأعضاء قبل أن تنتهي بمجموعة من القصبيات (Tracheoles) القصيرة (٢٠٠ - ٤٠٠ ميكرون) وقطرها نحو (١ - ٢ ميكرون) وتنتهي هذه القصبيات بخلية يطلق عليها اسم خلية القصبيات الهوائية أو الخلايا النجمية Tracheolar cell والتي لا يتجاوز قطرها (٠,٥ - ٠,١ ميكرون) (الشكل ٩,٣).

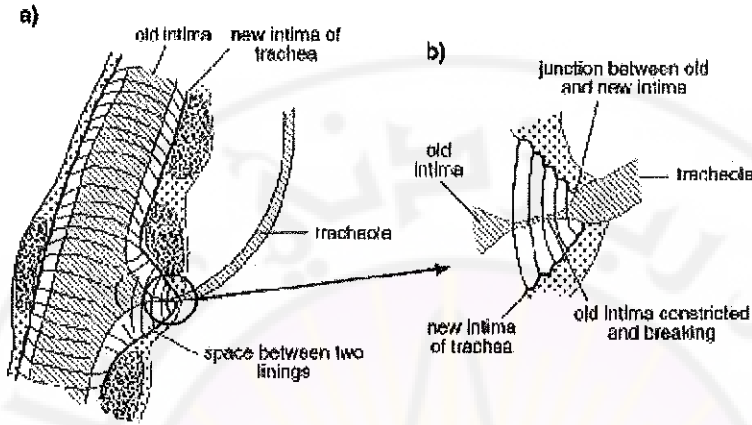
تغلف القصبيات الهوائية من الداخل بطبقة رقيقة من الكيوتيكل Intima، غالباً لا تحتوي على الكيتين، إضافة إلى طبقة شمعية، ونجد على امتدادها من الداخل دعامات دقيقة. تكون طبقة الكيوتيكل التي تغلف هذه القصبيات والخلايا النجمية مثقبة، ويبلغ قطر هذه الثقوب ٣٠ أنغستروماً، وهي ضرورية لحركة السائل عبر جدار القصبيات، وترتبط الخلايا القصبية بقوة بالأنسجة المختلفة، وتلتصق غالباً بالغشاء الخلوي، وقد تجتازه في

بعض الأحيان لتصل إلى الجسيمات الكوندرية كما هو الحال عند عضلات الطيران أو خلايا الجسم الدهني (الشكل ٩,٣).

تطرح الطبقة الكيتينية الداخلية التي تغلف القصبات الهوائية وتُستبدل بعد كل انسلاخ، حيث تتشكل بطانة داخلية جديدة New intima of Trachea تحت البطانة القديمة Old intima، مشكلةً فراغاً بين البطانتين ولا تلبث البطانة القديمة أن تُطرح عبر الشغور التنفسية عند الانسلاخ (الشكل ٩,٤). ويمكنها في بعض الحالات أن تتجدد حتى في طور الحشرة الكاملة والمثال على ذلك هو حشرة Rhodnius، إذ إنه في حال إيذاء طبقة البشرة نلاحظ أن هذه الأخيرة قادرة على إرسال زوائد سيتوبلاسمية والتي تصل إلى القصبة الهوائية القريبة، ومن ثم تنقل وتشدّها إلى المنطقة المحتاجة للأكسجين. أما القصبيات الهوائية فإنها تحافظ على بطانتها الداخلية من انسلاخ إلى آخر.



- الشكل ٩,٣ رسم تخطيطي يبين آ- تشعبات القصبات الهوائية ب- مقطع طولي في جدار القصبة الهوائية
ج- تشعبات القصبيات داخل انغمادات غشاء العضلة السيئوبلاسمي
د- تكبير لمنطقة اتصال القصبيات بالعضلة تبين الخلايا النجمية



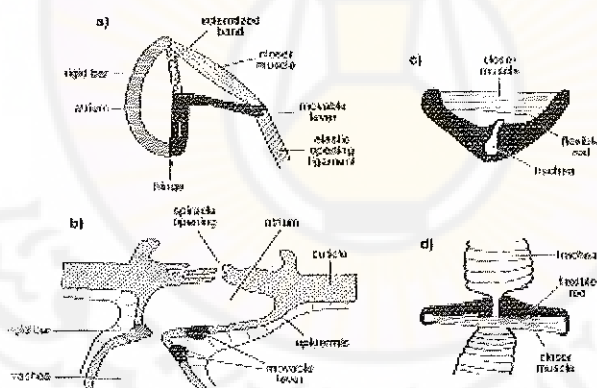
- الشكل ٩,٤ الانسلاخ في الجهاز التنفسي. آ- تكوين البطانة الجديدة مع بقاء القديمة في مكانها. ب- تفاصيل منطقة اتصال القصبة الهوائية مع القصبة والتي تحتفظ ببطانتها (Wigglesworth, 1954)

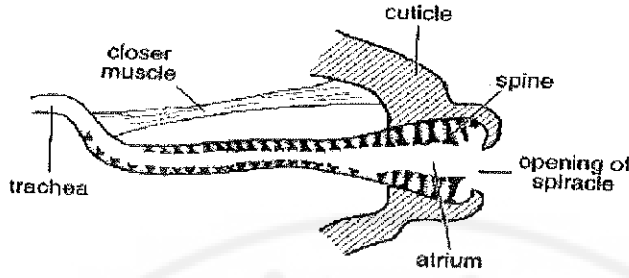
٣ - الثغور التنفسية *Spiracles*:

توفر الثغور التنفسية التبادلات الغازية إضافة إلى أنها مسؤولة في الوقت نفسه عن فقدان الماء، ولذلك فقد تجبر بعض الحشرات على المعيشة في أوساط رطبة. وقد تكون الثغور التنفسية بسيطة التركيب، وهي ثقب يصل القصبات الهوائية بالوسط الخارجي أو قد يكون لها تراكيب متخصصة للحد من فقدان الماء وتسمح بالوقت نفسه بالتبادل الغازي، وفي هذه الحال لا تتصل القصبة الهوائية بالوسط الخارجي مباشرة ولكنها تفتح أو تصب في دهليز خاص Atrium، مغطى بأهداب spine تمنع

دخول الغبار والماء (الشكل ٩,٥). إضافة لذلك تكون الثغور التنفسية مزودة بجهاز إقفال Closer muscles للحد من فقد الماء.

ويختلف هذا الجهاز من نوع لآخر وحتى ضمن النوع الواحد قد يختلف حسب موقع الثغر التنفسي ويتألف جهاز الإقفال من شفتين موجودتين على سطح الدهليز، يتم تقاربهما بفعل تقلص عضلة الإقفال، أما تباعدهما فينتج إما بفعل تقلص عضلة أو عضلتين متخصصتين لفتح الثغور أو أنه ينتج عن مطاطية الجهاز. أما إغلاق القصبات الهوائية فيتم بمستوى الارتباط ما بين قصبة الثغر التنفسي والدھليز. وقد ينتج بسبب وجود طبقة تشكل مصراعاً للانسداد، تنزل على فتحة قصبية الثغر التنفسي، وهذه الحالة نجدها عند غالبية الثغور التنفسية البطنية للحشرات كاملة التطور. وقد يرتبط بالثغور التنفسي بعض الغدد المحبة للماء، تسمى غدد جار ثغرية، تؤدي إلى إضعاف هذه الثغور. كما قد تزود بعض الثغور التنفسية بصفائح خاصة تغطي سطحها وتمنع دخول الغبار والطفيليات والماء.





الشكل ٩,٥ ثغور تنفسية مختلفة حسب نوع الدهليز أو نوع جهاز الاقفال
(Imms, 1957; Webb, 1948)

ثانياً - فيزيولوجيا التنفس :

١ - الانتشار Diffusion:

تمتاز الحشرات التي لا تحتوي على قصبات هوائية بقدرتها على التبادل الغازي عبر جدار الجسم، والمثال على ذلك هو حشرات الكولومبولولا، ولكن هذه الحشرات لا تشكل نسبة كبيرة. أما عند غالبية الحشرات فإن التبادلات الغازية تتم عبر القصبات الهوائية، إذ يتم نقل الغازات عبر هذه القصبات ومن ثم يتم التبادل بشكل أساسي بمستوى القصبيات الهوائية المرتبطة بالأعضاء والأنسجة المختلفة، ونستطيع تمييز مرحلتين أساسيتين بالنسبة لنقل الأوكسجين وثاني أوكسيد الكربون : المرحلة الأولى الانتشار الغازي داخل القصبات الهوائية، والمرحلة الثانية الانتشار داخل الأنسجة.

وقد تستطيع بعض الحشرات توفير حاجتها من الأوكسجين عن طريق الانتشار البسيط. ومن المعروف أن انتشار أي غاز يعتمد على عوامل عدة من بينها الوزن الجزيئي للغاز، واختلاف درجة تركيز الغاز ما بين وسطين وكذلك الوسط الناقل. ومن خواص الأوكسجين (الوزن الجزيئي ٣٢) أنه ينتشر في الهواء بسرعة أكبر بكثير من انتشاره في الماء أو الأنسجة وهذا يسمح بعبوره لمسافة كبيرة نسبياً داخل القصبات الهوائية، ويحدد الانتشار البطيء للأوكسجين داخل الأنسجة المسافة بين الأنسجة

ومصدر الأوكسجين والذي قدر بحدود ١٠ ميكرونات، وهذا مهم جداً بالنسبة لعضلات الطيران التي تكون حاجتها كبيرة للأوكسجين ويتطلب بعض التحورات الهيستولوجية بمستوى ارتباط القصبيات الهوائية بالأنسجة المذكورة.

حيث يمثل الجزء الطرفي للقصبيات الهوائية لدى الكثير من الحشرات وسائل يلعب دوراً مهماً بنقل الأوكسجين. فعندما تكون الأنسجة نشيطة أو فقيرة بالأوكسجين، ينسحب هذا السائل وينساب الأوكسجين ليحل محله، ويتحدد مستوى السائل بالتوازن ما بين قوى الخاصة الشعرية للقصبيات وقوى الأسموزية للأنسجة، فتحرير الأنسجة لنواتج الاستقلاب يزيد الضغط الأسموزي ويتم بذلك سحب السائل، وفي حال غياب نواتج الاستقلاب فإن مستوى السائل يعود إلى حالته الطبيعية.

إن طرد غاز ثاني أوكسيد الكربون (الوزن الجزيئي ٤٤) لا يطرح أية مشكلة نظراً لقدرته الكبيرة على الانحلال في السوائل، ومن ثمة فإن سرعة انتشاره في الأنسجة أكبر بست وثلاثين مرة من انتشار الأوكسجين مع أن وزنه الجزيئي أكبر. ويتم طرح غاز ثاني أوكسيد الكربون عن طريق القصبات الهوائية وعن طريق جدار الجسم (المناطق الطرفية منه).

٢ - التهوية Ventilation :

لا تكفي كمية الأوكسجين التي تصل عن طريق الانتشار حاجة الحشرات كبيرة الحجم والنشطة فلا بد من عملية التهوية. ويتم ذلك عن طريق تغيير حجم القصبات الهوائية، حيث يؤدي ضغط القصبات لطرد الهواء منها، بينما تمددها يؤدي لدخول الهواء ثانيةً. ولكن هذه العملية وحدها لا تكفي لإحداث تغير كبير في حجم القصبات ويكون الاعتماد الأكبر على تغيير حجم الأكياس الهوائية. وتتم تهوية الجهاز التنفسي بشكل أساسي عن طريق حركات التنفس البطنية، فأتثناء تقلص العضلات البطنية يؤدي إلى حدوث الزفير

Expiration وهذه العملية ظاهرة نشيطة. أما عملية التنفس (الشهيق) Inspiration فهي ظاهرة خاملة (غير نشيطة) وتنتج عن تمدد العضلات ومطاطية الكيوتيكال البطيئة. وتنتج تغيرات حجم بطن الحشرة بطرائق عدة: مثل رفع الترجة وخفضها نتيجة تدخل العضلات الظهرية البطنية، (غمديات الأجنحة - حشرات مختلفة التطور). أو عن تغير موقع الصفائح الترجية والأسترنية بأن واحد (رعاشات - ذباب. .) أو قد يتطلب تغير موقع الصفائح البلورية والترجية والأسترنية معاً (حرفيات الأجنحة. .) (الشكل ٩,٦).

تقتصر عملية التهوية على القصبات الهوائية الأولى وعلى الأكياس الهوائية، أما فيما عدا ذلك فيتدخل فقط الانتشار الغازي. وتتوافق حركات التنفس مع فتح الثغور التنفسية وغلقها، فقد يدخل الهواء ويخرج عند بعض الحشرات عن طريق الثغور التنفسية كافة دون تمييز، أما عند الأنواع الأخرى، فهناك تيار يتوجه بشكل عام من مقدمة جسم الحشرة إلى مؤخرتها.

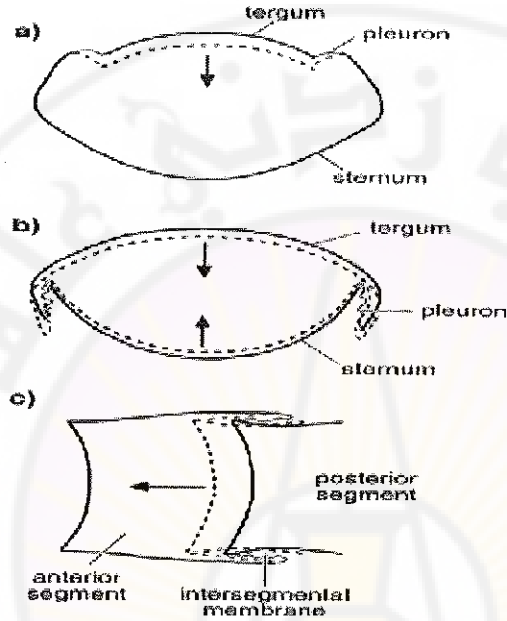
ويمكن إيجاز الدورة التنفسية عند الجراد والتي تترافق عادةً مع الدورة الدموية على النحو التالي (الشكل ٩,٧):

طور الشهيق: تبدأ الحشرة بالتنفس والذي تدوم مدته ٠,٢٥ ثانية يرافقه ذلك توسع البطن وفتح الثغور التنفسية الصدرية، وزوجي الثغور التنفسية البطنية الأول. أما باقي الثغور البطنية الستة فتبقى مغلقة. تغلق الثغور التنفسية قبل نهاية هذا الطور.

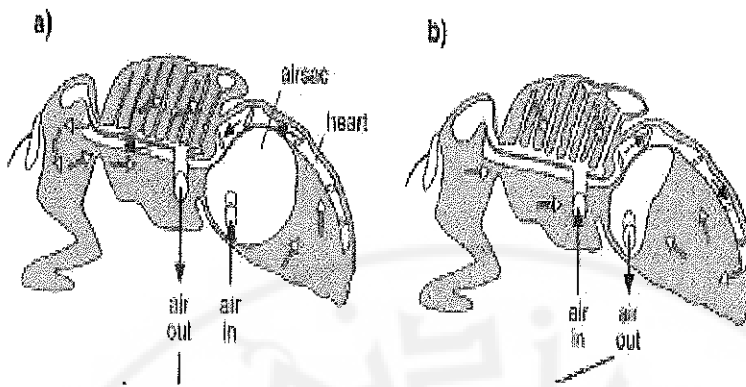
طور الضغط: تكون مدته أطول وتستمر مدة ثانية واحدة، تبقى الثغور التنفسية كافة مغلقة وبذلك يزداد الضغط الهوائي وبالتدريج مع تقلص العضلات.

طور الزفير: يدوم هذا الطور مدة ثانية أيضاً، ويرافقه ذلك تقلص البطن، وتفتح فقط الثغور التنفسية البطنية الأخيرة (الأزواج الستة الأخيرة). إذاً يدخل الهواء عن طريق أزواج الثغور التنفسية الأربعة الأساسية، والهواء الذي يدخل عن طريق زوج الثغور

الأول يغذي الرأس ومن ثم ينزل على امتداد الساق القصبية البطنية ويطرد بعدها عن طريق الشغور التنفسية الخلفية (الأزواج الستة).



الشكل ٩,٦ حركات التنفس البطنية آ- رفع الترجة وحفظها ب- تغيير موقع الصفائح الترجية والاسترنية معاً (Snodgrass, 1935)
ج- تغيير كافة المناطق الترجية والبلورية والاسترنية.



الشكل ٩,٧ الدورة التنفسية عند الحشرات آ- عملية الشهيق Inspiration ب- عملية الزفير Expiration
(Wasserthal, 1996)

٣- مراقبة التبادلات الغازية :

آ - التحكم بالتهوية Control of ventilation (الشكل 8.9):

تستقبل عضلات التنفس الظهرية البطنية Dorso-ventral muscles عند الجراد تشعبات عصبية لأعصاب عرضية، بينما تتزود العضلات الطولية Longitudinal muscles للشهيق والزفير بأعصاب زوجية جانبية. ويوجد عند كل حركة تنفس نفحة من السائلة العصبية المحركة لها مدتها ثانية مهما بلغ طول دورة التنفس، وقد تم تسجيلها بمستوى الأعصاب العرضية. وهناك نفحات للسائلة العصبية المحركة في الأعصاب الجانبية ترافق الشهيق وتناسب مدتها ودورة التنفس. وقد أثبتت الدراسات وجود مراكز تنفسية عدة داخل السلسلة العصبية البطنية، فعند الصرصار الأمريكي، وجد أن العقدة العصبية للصدر الثالث والعقد العصبية للحلقات البطنية الأولى والثانية تحتوي على مراكز تنفسية، إلا أن نشاط العقد العصبية للصدر الثالث هي التي تنظم جهاز التنفس وتضمن التوافق للحركات التنفسية المختلفة.

كما يوجد في المخ مراكز حساسة لغاز ثاني اوكسيد الكربون وداخل العقدة العصبية للمصدر الثاني. وتؤثر الخلايا العصبية المسؤولة عن هذا التنظيم وكأنها مستقبلات لغاز ثاني اوكسيد الكربون.

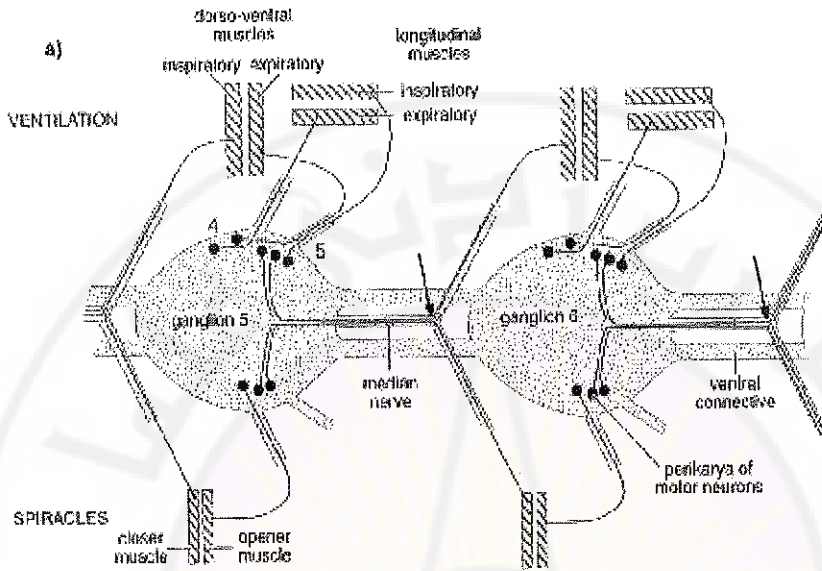
ب- التحكم بفتحات الثغور التنفسية :

لا تفتح الثغور التنفسية إلا وقت الحاجة وذلك تحاشياً لفقدان الماء عبر الفتحات التنفسية. ويعتمد معدل فتح الثغور التنفسية وإغلاقها على مراكز التنفس الموجود في السلسلة العصبية البطنية، حيث تستقبل عضلات الثغور التنفسية تفرعات عصبية مزدوجة : محاور عصبية لخلايا عصبية محركة، موجودة في العقد العصبية للحلقة الموافقة، تمر في العصب الأوسط Median nerve (الشكل ٨، ٩). تنفرع لكي تستكمل مسارها ضمن الألياف العصبية العرضية اليمنى واليسرى، وبذلك تستقبل عضلات الثغور التنفسية التحريضات المحركة نفسها. وقد تزود هذه العضلات بعصب من أحد الألياف العصبية القادم من العقدة العصبية للحلقة التالية.

ويعتمد معدل فتح الثغور التنفسية وإغلاقها على عوامل عدة والتي تؤثر إما مباشرة في العضلات أو تؤثر في الجهاز العصبي المركزي. يؤثر وجود غاز ثاني اوكسيد الكربون في العضلات المحركة للثغور التنفسية وبالتالي تفتح الثغور وطريقة تأثير غاز ثاني اوكسيد الكربون قد تكون مباشرة على العضلات بخفض توترها، وبذلك تفتح الثغور التنفسية، على الرغم من وجود التفريغ العصبي (مثال ذلك زوج الثغور التنفسية الثاني لدى الجراد). كما أن غاز ثاني اوكسيد الكربون يتدخل بمستوى العقد العصبية البطنية نفسها، وذلك من أجل التهوية من أجل فتح الثغور التنفسية.

تلعب الرطوبة الجوية ومخزون الحشرة من الماء دوراً في مراقبة فتح الثغور التنفسية وإغلاقها والمثال على ذلك حشرة Glossina التي تنظم حركة ثغورها التنفسية تبعاً لمخزونها من الماء وحسب الرطوبة الجوية أيضاً.

إن التنسيق ما بين فتح الثغور التنفسية وإغلاقها والتهوية يستدعي تدخل الخلايا العصبية الواسلة لربط مركز التهوية بالخلايا العصبية المحركة للثغور التنفسية.



الشكل ٩,٨ التحكم بالتهوية (أعلى) وفتحات الثغور التنفسية (أسفل) عند الجراد.

ج - حركة الأوكسجين وغاز ثاني أوكسيد الكربون في القصبات وتوازن الماء :

تمثل حشرات *Aeshna spp* والدبابير *Vespa Crabro* مجموعتين من حشرات الطيران السريع، التي تقوم بالتهوية بقوة من أجل أن تتزود بالأوكسجين الضروري أثناء فترة الطيران. لذلك تمت أبحاث وايز - فوغ على هذه الحشرات، وبين الباحث أن حشرات *Aeshna sp* والدبابير، تستعمل أثناء الطيران الأفقي الثابت نحو ٢٠ لتراً لكل كغ في الساعة من الأوكسجين، وهذا المعدل أعلى من ٤٠ - ٥٠ ٪ مما هو موجود عند الجراد الصحراوي.

تتروذ عضلات الأجنة لدى حشرة Aeshna بالأوكسجين اللازم لها كلياً من الهواء القادم عن طريق الضخ الصدري، بينما يكون التروذ بالأوكسجين عن هذا الطريق عند الدبابير قليلاً جداً، وذلك لأن الصدرين الثاني والثالث عند هذه الحشرة يكونان قاسيين وصلبين.

ولذلك نلاحظ عند هذه الحشرة (الدبابير) ازدياد حركة التهوية البطيئة من حيث الاتساع ويصل التردد إلى ١٨٠ حركة في الدقيقة أثناء الطيران، ولذلك يؤكد وايزفوغ أن التهوية عن طريق الحركة البطيئة هي الرئيسة من أجل التروذ بالأوكسجين. ويبدو منطقياً أن نتوقع أن الحشرة تفقد أثناء الطيران كمية كبيرة من الماء بسبب التبخر عبر السطوح التنفسية، وحجم كتلة الهواء المتبادلة عبر هذا الجهاز، ولكن يوجد هناك تكيفات في جسم الحشرة فيزيولوجية وسلوكية وبخاصة في الحشرات التي تطير لمسافات طويلة، والحشرات المهاجرة، وهذه التكيفات تمنع فقد الماء المتزايد وجفاف الحشرة. وإحدى هذه التكيفات هو استخدام المواد الدهنية كوقود من أجل الطيران الطويل (ونلاحظ هذه الظاهرة عند حشرات حرشفية الأجنحة، مستقيمة الأجنحة وبعض الأنواع الأخرى).

يحترق خلال طيران حشرة الجراد الصحراوي نحو ٧ غ من المادة الدهنية لكل كغ في الساعة، وينتج عن هذا الاحتراق ٨,١ غ / كغ / سا من الماء، وهذا الكسب من الماء الاستقلابي قد يكون كافياً لتعويض الخسارة من التبخر. كما أن تنظيم الماء عند الحشرات متعلق بشكل واضح بدرجة الرطوبة ودرجة الحرارة السائدة في الجو. وقد أثبتت الدراسات عند الجراد الصحراوي، بأنه يوجد توازن ما بين درجة الحرارة والرطوبة في حشرة الجراد الطائرة، وما بين إنتاج الماء وطرحه من الصدر، وتبقى حشرة الجراد في اتزان مائي خلال الطيران لمسافات طويلة، في وسط تكون فيه الرطوبة عالية ودرجة الحرارة بين ٢٥°م - ٣٠°م. ويوجد عند الحشرات الأخرى بعض

الألياف المتكيفة الأخرى والتي تستعملها هذه الحشرات لتنظيم فقد الماء، وقد تتعلق بسلوكيات مختلفة، كالفضل بالطيران، أو الرطوبة أثناء الليل عندما تكون درجة الحرارة عادةً أقل من النهار، ودرجة الرطوبة أعلى. كما قد تلجأ بعض الحشرات للطيران على ارتفاعات عالية، حيث تكون درجات الحرارة أقل. ومن الآليات الواضحة للحفاظ على الماء، آلية معالجة توقف انطلاق غاز ثاني أكسيد الكربون. وقد درست هذه الظاهرة عند الصرصار الأمريكي والجراد الصحراوي في أعمار مختلفة، وكذلك في طور ما قبل العذراء لحشرة Orthosoma ولدى العذارى الساكنة لحرشفية الأجنحة، كعذراء فراشة الحرير *Hyalophora cercopia*.

إن طور ما قبل العذراء للحشرة الأخيرة، يطلق غاز CO_2 باستمرار، ويتوقف إطلاق هذا الغاز في طور العذراء، إلا أن امتصاص الأوكسجين يكون مستمراً بالرغم من أن مستواه يتناقص مع عمر العذراء لأنها عادة تدخل في طور سكون.

ثالثاً - التنفس عند الحشرات المائية :

تستخدم الحشرات المائية تكييفات متنوعة لتبادل الغاز التنفسي. إن التنفس الجلدي مهم جداً عند حشرات مائية متعددة. وإن توسع المناطق السطحية في الخياشيم القصبية يؤدي إلى تمدد السطح ليفسح المجال إلى تبادل غاز جلدي في كل من يرقة تركوبترا ويليكوبترا وأودوناتا وغيرها كثير من الرتب الحشرية.

هناك الكثير من الحشرات المائية تنفس الهواء الطلق بالطريقة ذاتها التي تنفس بها الحشرات البرية وكثير منها يطفو سطح الماء من أجل التنفس وبعضها يحمل على جسمه غشاء أو فقاعة هوائية تحت الماء، ويمكن أن تتجدد الفقاعات بالعودة إلى سطح الماء ولكن هناك بعض الحشرات تستطيع الاحتفاظ بالهواء غير الرطب بوساطة شبكة الصدر الواقية التي تقوم بانتزاع الأوكسجين من الماء بشكل غير محدود. تتكون الواقية الصدرية *Plastron* من شبكة من الشعيرات الواسعة الشعري، لها القدرة على

الاحتفاظ بكمية هواء كبيرة خارج الجسم بحيث تؤمن سطحاً واسعاً مشتركاً بين الماء والهواء من أجل التبادل الغازي. تكون الواقية الصدرية غير قابلة للانضغاط بطبيعتها وتعد هذه الواقية أكثر وسائل التكيف شيوعاً بين الحشرات التي تعيش في الأوساط المائية ويمكن أن توجد الواقية الصدرية بأشكال فيزيائية كثيرة.

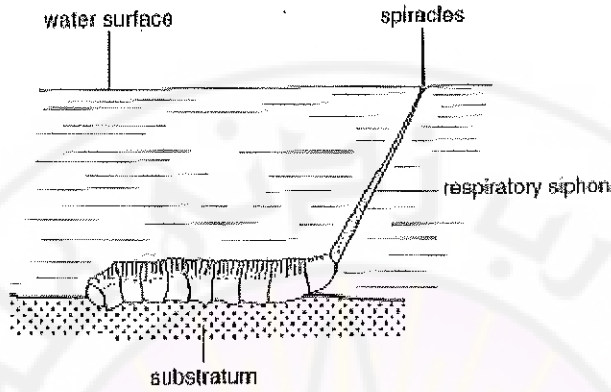
١ - استخدام الهواء الجوي *Obtaining oxygen from the air*

تحصل غالبية الحشرات المائية، والأطوار الفنية والحشرات الكاملة لحشرات Dytique وعدد آخر من الحشرات ثنائية الأجنحة وخنافس الماء، على الأوكسجين من الهواء الجوي، تماماً كما هو الحال عند الحشرات الأرضية. وبعض الحشرات الأخرى على الرغم من بقائها في عمق الماء فهي تحصل على الأوكسجين الهوائي بفضل وجود سيفون التنفس التلسكوبي Telescopic terminal siphon والذي قد يكون أطول بكثير من الحشرة نفسها (الشكل ٩,٩).

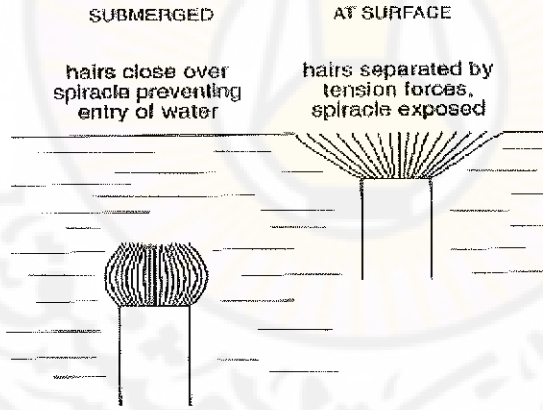
ولا يختلف الجهاز التنفسي عند الحشرات المائية عن نظيره عند الحشرات الأرضية إلا بعدد الثغور التنفسية الفعالة، والتي يكون عددها قليلاً عند الحشرات المائية ويقتصر فقط على الثغور المعرضة للهواء.

وتستطيع الحشرات المائية التي تستخدم الهواء الجوي أن تمنع دخول الماء عبر الثغور التنفسية وذلك عندما تغطس بطرائق عدة، فقد يوجد غدد جار ثغرية تفرز مواد زيتية بالقرب من الثغور التنفسية وتصبح هذه الأخيرة غير قابلة للبلل، أو قد توجد أوبار تحيط بالثغور التنفسية غير محبة للماء Hydrofuge hairs (الشكل ٩,١٠)، فأتناء وجود الحشرة داخل الماء تشكل هذه الأوبار تاجاً مغلقاً حول الثغر التنفسي وتمنع دخول الماء. وعندما تصعد الحشرة إلى سطح الماء، فإن هذا التاج الهديي يحطم الفيلم السطحي للماء

وتتفتح هذه الأوبار وتتمدد نتيجة الضغط السطحي للماء وبذلك يتصل الثغر التنفسي وبشكل كبير مع الهواء الجوي.



الشكل ٩,٩ أ- التنفس عند الخنافس المائية ب- ممص التنفس (السيفون) لدى بعض اليرقات المائية (Imms, 1947)



الشكل ٩,١٠ رسم تخطيطي يبين الشعيرات غير المحبة للماء المحيطة بالشعور التنفسية. عند سطح الماء (إلى اليمين)، تحت سطح الماء (إلى اليسار) (Wigglesworth, 1965)

يحمل عدد ضخم من الحشرات المائية التي تتنفس الهواء فقاعة Bubble أو طبقة هوائية رقيقة عندما تغوص، وينبغي عند بعضها تجديد هذه الفقاعة أو الطبقة الهوائية دورياً (استخدام الهواء الجوي)، بينما يقوم درع شديد الفاعلية في الأخرى باستخلاص غاز الأوكسجين باستمرار من الماء إلى داخل الفراغ الهوائي (استخدام الأوكسجين المنحل في الماء) مما يمكنها من الغوص لمدة أطول بكثير، تدعى هذه المخازن الهوائية بالخياشيم الغازية وهي قابلة للانضغاط في حالة استخدام الهواء الجوي أو غير قابلة للانضغاط في حالة استخدام الأوكسجين المنحل في الماء، حيث تتطوي الخياشيم القابلة للانضغاط ببطء عندما يكون الغاز قد استنفذ وذلك على الرغم من أن كمية إضافية من غاز الأوكسجين تستخلص بشكل اعتيادي من الماء إلى الخيشوم قبل أن يكون عليها تجديده على السطح أما الخياشيم غير القابلة للانضغاط (ذات الدروع) فهي من ناحية أخرى لا تتطوي ويمكن لغاز الأوكسجين المستخلص من الماء إلى خيشوم الحشرة من البقاء في الماء مدة أطول بكثير.

الخياشيم الغازية القابلة للانضغاط Physical gills:

من الممكن أن تكون مستودعات الهواء في الخياشيم الغازية القابلة للانضغاط محمولة على وبر الأشعار الدقيقة الطاردة للماء، حيث توجد أحياناً مجموعة دقيقة وكثيفة من الأشعار التي تكون بمجموعها درعاً مجهرياً بالقرب من سطح الجسم والذي يتم فيه استهلاك كمية الغاز ببطء شديد، بينما يتم استهلاكه بسرعة في مجموعة أطول وأضخم من الأشعار المتوضعة على هذا الدرع المجهرى.

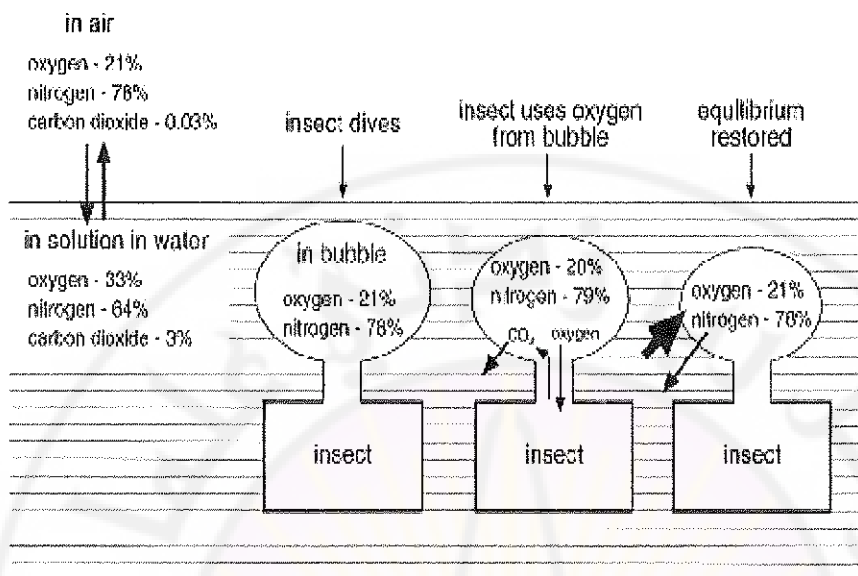
فقد يكون سطح الخيشوم الغازي محمولاً بالتناوب في أسفل الأجنحة الغمدية كما هو الحال في Dytiscus، هذا وتوجد الخياشيم الغازية القابلة للانضغاط عند أفراد غمديات الأجنحة (Dryopoidea, Hydrophilidae) ونصفية الأجنحة (Gerris, Velia) وحرشفية الأجنحة (كبعض الـ Arctiids والـ Pyralids).

تقوم الخياشيم الغازية بوظيفة هيدروستاتية بالإضافة إلى وظيفتها التنفسية فعندما تخرج الحشرة إلى السطح لتجديد مخزن الهواء تسمح بقايا الفقاعة للجزء الحامل للفقاعة من الجسم بأن يصعد أولاً إلى الأعلى، وبذلك تتم إعادة خزن الهواء في الفقاعة بأقل كمية من التعريض للحشرة عند السطح. وتحتوي الفقاعة الهوائية تقريباً عند الغوص على ٢١٪ أوكسجيناً و ٧٩٪ من غاز النتروجين وذلك نتيجة للتوازن مع الجو الخارجي. يبدأ استهلاك الأوكسجين في الوقت الذي تغوص فيه الحشرة وذلك عن طريق سلسلة من العمليات الايضية، ويؤدي ذلك إلى تدني مستوى O_2 في الفقاعة الهوائية بينما تزداد كمية N_2 ، حيث يبلغ تركيب الغاز في الماء المشبع بالهواء بشكل تقريبي: ٣٣٪ أوكسجيناً و ٦٤٪ نتروجيناً، ٣٪ غاز ثاني أوكسيد الكربون (الشكل ٩،١١). ينصب غاز الأوكسجين الذي في الماء إلى داخل الفقاعة الغازية نتيجة لاختلافات الضغط الجزئية بين الغازات التي في الفقاعات وتلك التي في الماء، بينما يبدأ غاز النتروجين الموجود في الفقاعة بالانتشار خارجاً إلى الماء في محاولة لإعادة التوازن Equilibrium الذي لن يتم طبعاً، طالما أن غاز الأوكسجين يتم استهلاكه من قبل الحشرة. هذا التبادل الديناميكي يسمح للحشرة بربح يبلغ ثلاثة عشر أمثال كمية الأوكسجين الموجود أصلاً في الفقاعة. وأخيراً يجب على الحشرة أن تصعد إلى السطح لتجديد الفقاعة. ينخفض محتوى الفقاعة من الأوكسجين عند الـ Dytiscus من ١٩,٥ عند السطح إلى ٢٪ وذلك في مدة ٣ - ٥ دقائق.

يلعب غاز النتروجين دوراً حاسماً في الفقاعة، حيث تتسبب قابلية انحلاله البطيئة نسبياً في الماء بخروجه من الفقاعة ببطء أشد من دخول الأوكسجين إليها، فتحول بذلك البقية المتبقية من الـ N_2 في الفقاعة دون انهيارها سامحة للأوكسجين الذي في الماء بالانتشار داخل الفقاعة، ولا يمكن للنواتي التي سمح لها بملء الفقاعة عند

السطح بالأوكسجين النقي البقاء في حالة الغوص لمدة طويلة كالعادة، لأن حجم الفقاعة يتقلص بسرعة دون الآزوت طالما أن الحشرات تستهلك الأوكسجين.





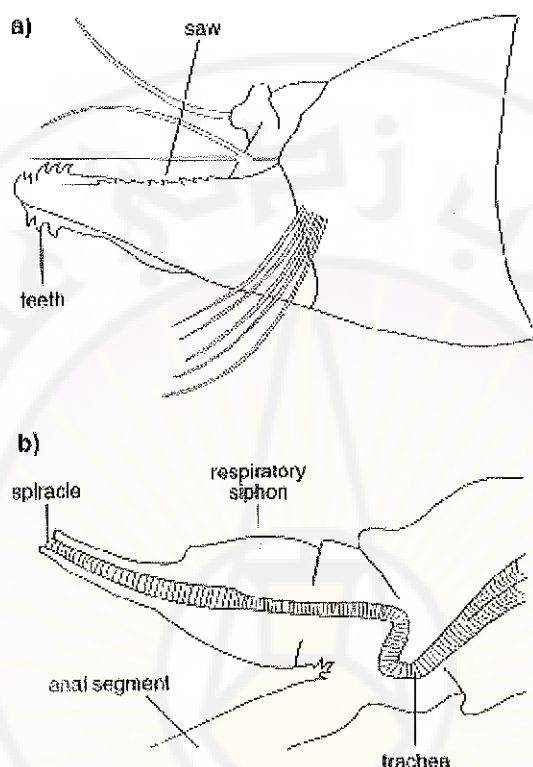
الشكل ٩,١١ رسم تخطيطي يوضح عمل الفقاعة الهوائية بشكل خياشم غازية قابلة للانضغاط.

2 - استخدام الهواء الموجود في النباتات الغاطسة :

تستطيع بعض الحشرات المائية سد حاجتها من الأوكسجين عن طريق النباتات المائية. ولا تحتاج هذه الحشرات إلى الصعود الدوري إلى سطح الماء للتزود بالأكسجين، إذ يمكن للأجزاء غير المحبة للماء أن تلتقط الفقاعات الغازية والتي تطرحها النباتات المائية.

فيرقات *Mansonia* تحصل على الأوكسجين من أيرونشيم *Aerenchyma* النباتات المائية وذلك بتمزيق الساق أو الجذور بواسطة عضو ثاقب يشبه المنشار *Saw*، و تنفتح الشعور التنفسية الفعالة على سيفون بطني والذي يثبت على النبات بواسطة أسنان

Teeth موجودة في نهاية العضو الثاقب الذي يقوم بثقب النبات وإيصال الثغور التنفسية إلى الأنسجة التي تحتوي على أوكسجين لتستطيع سد حاجتها من الغاز (الشكل ٩,١٢).



الشكل ٩,١٢ أ- منظر جانبي يبين المنشار والأسنان المرافقة للعضو الثاقب. ب- مقطع طولي يبين السيفون والقصبية الهوائية (Keilin, 1944)

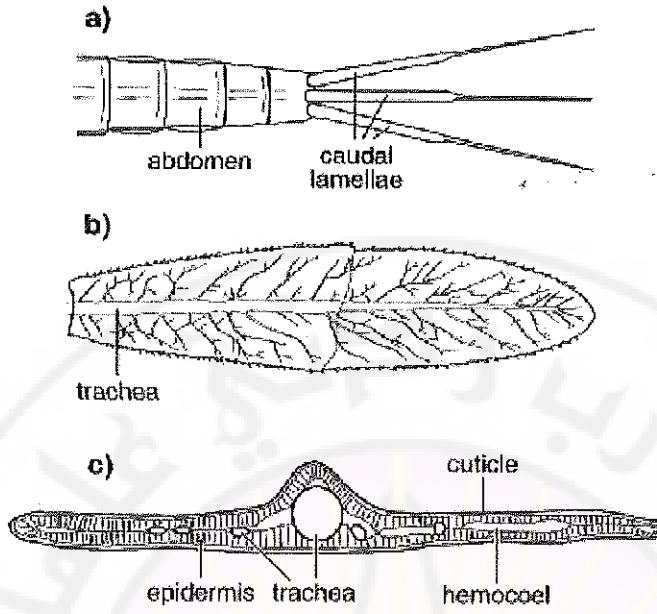
3 - استخدام الأوكسجين المنحل في الماء :

يوجد عند الحشرات المائية كافة انتشار جزئي للأوكسجين المنحل في الماء عبر جدار الجسم، وتحتوي الحوريات المائية غالباً على كيويتكل نفوذ للتبادلات الغازية والتي

قد تكفي حاجة بعض الحشرات صغيرة الحجم، أما الحشرات الكبيرة فبإمكانها استخدام إحدى الطريقتين للحصول على الأوكسجين :

آ- الخياشم (غلاصم) Tracheal gills:

هي شبكة من القصبات والقصيبات الهوائية تحت كيوتيكل جدار الجسم تظهر بأشكال مختلفة حسب نوع الحشرة. فهي على شكل ثلاثة غلاصم ذيلية Caudal lamellae عند حورية Zygoptera (الشكل ٩,١٣) ويتجدد الماء المحيط بهذه الخياشم باستمرار، حيث تؤدي ضربات الخياشم إلى حدوث تيار مائي وتعتمد سرعة ضربات الخياشم على نسبة الأوكسجين في الماء. بينما توجد الغلاصم في حوريات الرعاشات في الجزء الأمامي من المستقيم، وتعرف باسم الحجرة الفرعية Branchial chamber، ويدخل الماء من وإلى هذه الحجرة بمساعدة مجموعة من العضلات التي لا يرتبط معظمها بالأمعاء، وكذلك بفتح وإغلاق فتحة الشرج Anus وحركة الحجاب الحاجز Diaphragm والتي تؤدي كلها لتغيير حجم البطن ومن ثم تغيير حركية الماء ضمن الحجرة (الشكل ٩,١٤).

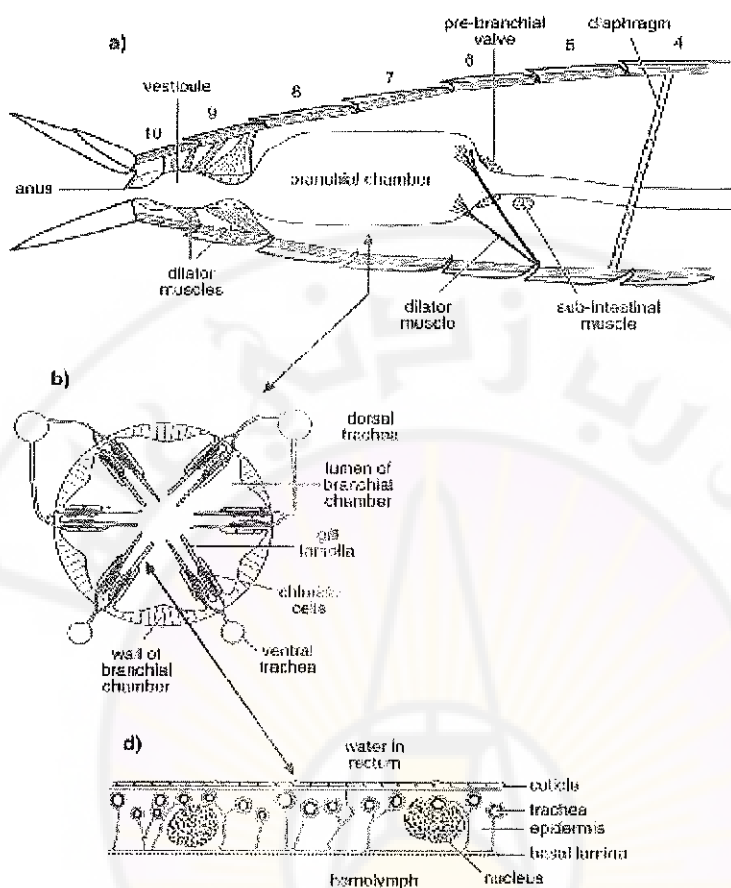


الشكل ٩،١٣ الغلاصم عند حوريات Zygoptera - أ- منظر ظهري للنهاية البطنية. ب- منظر لإحدى الغلاصم الذيلية يبين التشعبات القصبية الرئيسية فقط. ج- مقطع عرضي في إحدى الغلاصم (Tillyard, 1917)

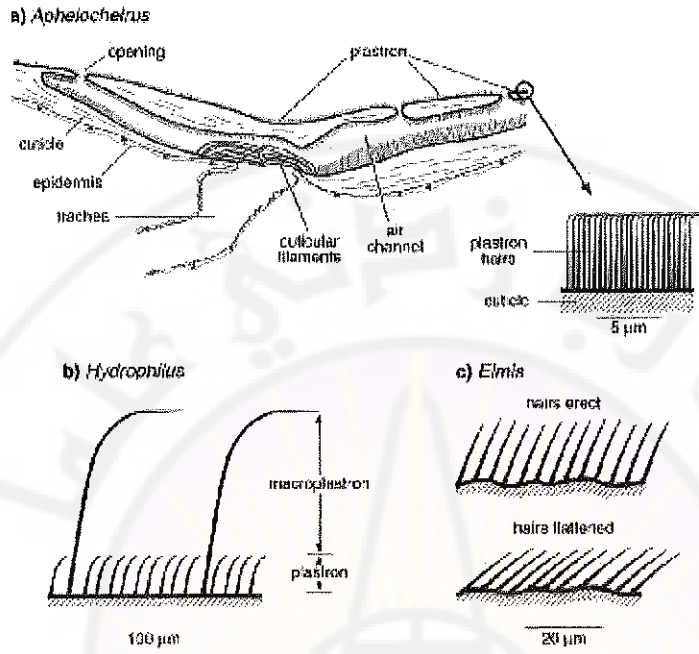
ب- الخياشيم الغازية غير القابلة للانضغاط: Plastron respiration:

يتألف الخيشوم الغازي غير القابل للانضغاط، أو الدرع من صفيحة هوائية محمية بإحكام بشبكة كثيفة من الأشعار غير القابلة للتبلل والتي لا يمكن للماء غزو وبرها (الشكل ٩،١٥) ومن ثم ضغط الحيز الهوائي حتى في حال تغير التوازن الغازي تبعاً لاستهلاك الأوكسجين، فالكمية الدنيا لحاجز : ماء - هواء في شبكة ما ضروري لها لتقوم بدور لم يتم تقريرها بعد كدرع. لكن هنتون (1969 Hinton) اقترح أن نسبة حاجز ماء هواء يزن ١٥،٠٠ ملغ / ميكرومتر مربع هو كاف ليكون مؤهلاً للقيام بدور الدرع، وقد أقام استنتاجه هذا على أساس نسبة الـ : ماء/ هواء / ملغ الموجودة في

عذراء ذبابة الـ *Eutanyderus Wilsoni*. حيث تمتلك هذه الذبابة أفقر نسبة معروفة عند حشرة متلائمة بشكل جلي للعيش في الماء. كما تملك معظم الحشرات التي لديها درع حاجز ماء - هواء يتكون من ١٠ إلى ٦١٠ ملغ / ميكرومتر مربع تساعد ثخانة أوبار الأشعار بشكل بارز في تقرير مدى فاعلية الدرع *Aphelocheirus aestivalis* (نصفيات الأجنحة)، على سبيل المثال : لديها من ٢ إلى ٢,٥ × ٨١٠ شعرة / سم ٢ مكونة بذلك الدرع. أما الحشرات التي يوجد فيها من ٦١٠ إلى ٨١٠ شعرة / سم ٢ فهي تملك بشكل عام درعاً فعالاً جداً يمكنها من البقاء غائصة بشكل طبيعي لشهور متعددة (Mill, 1974) وتملك بعض غمديات الأجنحة أيضاً، درعاً فعالة، وغالباً ما يكون لها ثماني فوهات أو تسع فوهات تنفسية تفتتح بدورها على الفراغ الهوائي للدرع. أما العوامل التي من شأنها تقليل التوتر السطحي للماء (الصابون والكحول مثلاً) فستسبب تبلل الدرع ومن ثم الفشل في الاحتفاظ بالحيز الهوائي، وإذا تم تطبيق الضغط العالي بأطول مما ينبغي من الزمن سيسبب أيضاً تبلل الدرع، ولكن ليس من المحتمل ظهور هذه الضغوط العالية في الموطن الطبيعي للحشرة. كما تجدر الملاحظة إلى أنه يمكن للدرع القيام بدور عكسي بأن يستخلص الأوكسجين من نسيج الحشرة ويحرره إلى الماء الذي تكون فيه كمية الأوكسجين منخفضة جداً وهذا ما يظهر في حالات التلوث الشديدة. تعيش الحشرات التي تنتفع من الدرع عادة في مياه الجداول المشبعة بالهواء، على حواف البحيرات وفي داخل المناطق المدي - جزرية.



الشكل ٩،١٤ الغلاصم عند حوريات الرعاشات. أ- مقطع طولي في نهاية البطن (تشير الأرقام إلى الحلقات البطنية). ب- مقطع عرضي في الحجرة الفرعية. د- تفاصيل بطانة الغلاصم تظهر القصبات الهوائية قريبة من الكيونيكل (Schmitz & Kornich, 1976)



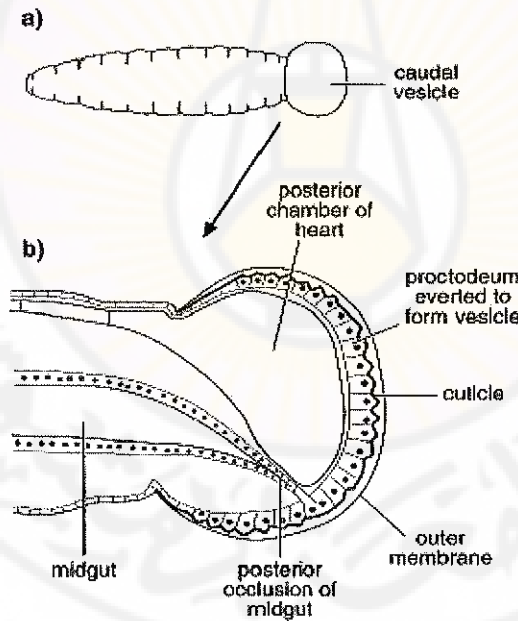
الشكل ٩,١٥ الخياشيم الغازية غير القابلة للانضغاط مع توضيح لأشكال الأشعار المختلفة المحيطة بالدرع حسب النوع الحشري (Thorpe & Crisp, 1949)

رابعاً- التنفس عند الحشرات الطفيلية الداخلية Gas exchange in endoparasitic insects

تستخدم بعض الحشرات الطفيلية الداخلية الهواء الجوي كمصدر للأوكسجين، فيرقات الحشرات ذات التطفل الداخلي والتي تهاجم الفقاريات، مثل يرقات Hypoderma، تقوم بتقرب جدار جسم العائل وبذلك تضمن اتصال الثغور التنفسية بالوسط الخارجي.

تحصل بعض الحشرات على الأوكسجين اللازم لها من الجهاز التنفسي للعائل مباشرة، فعند يرقات *Cryptochaetum iceryae* (متطفل على الحشرات القشرية) تحمل اليرقة فيها شعيرات ذيلية *Caudal filaments* غنية بالقصبات الهوائية والتي يتضاعف حجمها خلال الطور اليرقي الثالث وتتشابك مع الجهاز القسبي للعائل لتحصل على الأوكسجين منه بسهولة.

ولكن غالبية الحشرات ذات التطفل الداخلي تحصل على الأوكسجين عن طريق الانتشار عبر أنسجة العائل. فعند يرقات *Braconidae* تنقلب الأمعاء الخلفية *Midgut* في منطقة الشرج لتشكل وعاء ذليلاً *Caudal vesicle* ذا جدار رقيق، وبترافق مع القلب (الشكل ٩،١٦)، ويؤمن هذه الوعاء مرور الأوكسجين منه عبر الانتشار ليتم توزيعه بسرعة حول جسم اليرقة.



الشكل ٩،١٦ الوعاء الذيلي عند يرقات الحشرات المتطفلة داخلياً (*Braconidae*) أ- منظر كامل لليرقة يبين الوعاء. ب- مقطع طولي في الوعاء الذيلي (Wigglesworth, 1965)

خامساً- التنفس في البيوض Gas exchange in eggs:

إن لبيوض الحشرات الاحتياجات الأساسية ذاتها كما في الأشكال الأخرى، حيث تضع معظم الحشرات المائية والبرمائية بيوضها مندمجة بداخل القشرة دون أية تركيبات تنفسية خاصة، وهذا كله من أجل الحصول على الأوكسجين الكافي للنمو ودون فقد الكثير من الماء في العملية، فيظهر التبادل الغازي عن طريق انتشار بسيط من خلال شقوق قشرة البيضة.

طالما أن بيوض غالبية الحشرات المائية لا تملك تركيبات تنفسية خاصة فمن المدهش إلى حد ما أن نعرف أن بيوض معظم الحشرات البرية تحتوي على تركيبات خاصة من أجل التنفس (راجع فصل التطور الجنيني)، فهي تميل إلى امتلاك شبكة داخلية مشيمية واسعة بإمكانها القيام بدور الدرع عندما تغوص البيضة في ماء جيد التهوية. وترتبط الشبكة في المشيمة الداخلية بالجو الخارجي عن طريق منافذ هوائية aeropyles وأنابيب أقطارها بالغة الدقة لأن فتحات الـ aeropyles تبدي سطحاً دقيقاً جداً (٥٣٦ um) في بيضة الـ Rhodnius على سبيل المثال، وإن فقدان البيضة للماء لا يزيد كثيراً في بيئة هوائية كما يمكن أن يفقد في حال عدم وجود شبكة الدرع. فالدرع تحور من شأنه أن يحول دون نقص الأوكسجين عندما تكون البيوض عرضة لتبلل متكرر ناشئ عن الندى أو المطر أو الفيضانات المؤقتة. وأكثر من ذلك، فإن بيوض الكثير من الحشرات البرية كثيراً ما يتم وضعها في بيئة رطبة كالتحلل العضوي لمادة ما أو السماد الحيواني أو الفواكه أو النسج النباتية الأخرى. يسمح الدرع بشكل مثالي بتمثيل الأوكسجين تحت سطح الماء ليساوي مقداره في الهواء، لكن الفعالية الحقيقية هي أقل بكثير من هذا عموماً. كما يجب على الدرع الفعال علاوة على ذلك

مقاومة البلل الحاصل من التركيبات الحاوية على الهواء في مواقع الضغوط الهيدروستاتية السائدة في الموطن الطبيعي للبيضة، ويجب أيضاً أن تكون هناك مقاومة للبلل الحاصل من عوامل نشيطة عند السطح والموجودة عادةً في حالات تكون فيها البيوض موضوعة في سماء بقري مثلاً أو في لحم متفسخ، ويقرر مقاومة الدرع للبلل عاملان هما الضغط المبذول وطول المدة الزمنية المبذول خلالها. ولقد أظهرت الاختبارات أنه حتى تلك الدروع الأقل مقاومة تصمد أمام ضغط مساوٍ نحو ٣١ سنتمتراً زئبقاً لمدة ٣٠ دقيقة، إذ إن مسطرة قطرها ٤ مم يمكن أن تبذل ذات الضغط، ولكن فقط لجزء من الألف من الثانية أو سواء، وبهذا لن يلحق البلل دروع البيوض المعرضة لقطرات المطر. كما أظهرت الاختبارات أن أكثر البيوض الموضوعة بشكل طبيعي في بيئات حاوية على عوامل نشيطة سطحية، تقاوم البلل بشكل أفضل منه في البيوض الموضوعة في أماكن تكون العوامل السطحية الناشطة فيها أقل مما يمكن مصادفته. ومن الواضح أن هذه المقاومة الشديدة للبلل وبوجود عوامل سطحية ناشطة هي تكيف من أجل البقاء شريطة أن تستطيع البيضة أو الحشرة النجاة وتجفيف نفسها ثانية.

الفصل العاشر

الجسم الدهني FatBody

يلعب الجسم الدهني أو الأنسجة الدهنية دوراً رئيساً ومهماً في فزيولوجية الحشرات، حيث يتم فيه الكثير من مراحل الاستقلاب الوسيطة (Intermediary metabolism) منها الأساسية، كما يقوم بتخزين المواد السكرية والبروتينية إضافة للمواد الدهنية ، ويزود الدم بهذه المواد وقت الحاجة. ومعظم بروتينات الدم يتم تصنيعها فيه، ويسهم الجسم الدهني بإزالة سمية بعض المواد السامة والتي تصل إلى دم الحشرة مثل المبيدات الحشرية، كما تقوم خلاياه بتخزين فضلات الاستقلاب كالبولة أو الأملاح المعدنية الأخرى.

أولاً - تركيب الجسم الدهني :

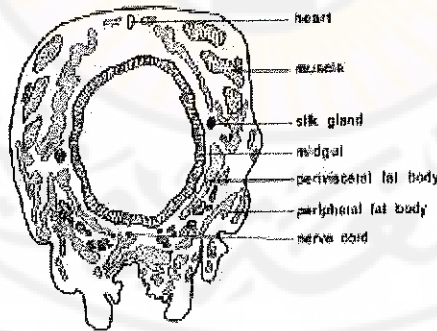
يشغل الجسم الدهني جزءاً كبيراً من التجويف العام ليرقات الحشرات ذات التطور الكامل، ويحتل نحو ٥٠٪ من الوزن الكلي ليرقات الذباب (Calliphora)، وقد يصل إلى حدود ٦٥٪ من وزن يرقات النحل. يشكل الجسم الدهني كتلة غير منتظمة الحواف، أو يكون على شكل خطوط عريضة أو طبقات متقبة. أما عند الذباب الأبيض فتكون خلايا الجسم الدهني منفصلة بعضها عن بعض وموجودة في الدم. وتحصل هذه الخلايا على الأوكسجين اللازم لها عن طريق القصبات الهوائية وتكون على اتصال مباشر مع الدم وذلك لتسهيل عمليات تبادل مواد الاستقلاب. وبشكل عام يمكن أن نميز طبقتين من الجسم الدهني، الطبقة المحيطية Peripheral fat body والتي تقع تحت جدار الجسم، والجسم الدهني الحشوي Perivisceral fat body، والذي يحيط بالأنبوب الهضمي وجهاز التكاثر والجهاز العصبي (الشكل ١٠، ١).

يغلف الجسم الدهني بغشاء رقيق يسمح بالتبادل مع الدم، ويختلف تركيب الجسم الدهني حسب نوع الحشرات، فقد يتألف من نوع أو أكثر من الخلايا التالية :

1 - الخلايا الدهنية *Trophocytes or Adipocytes*

يتكون الجزء الأعظم من الجسم الدهني من هذه الخلايا، ويختلف شكلها كثيراً حسب طور الحشرة فعند اليرقات الفتية (بعد الانسلاخ مباشرة) تكون هذه الخلايا صغيرة ونواتها كروية الشكل، وتحتوي على عدد قليل من المكتنات الخلوية أما عند اليرقات الكبيرة : تبدأ هذه الخلايا باكتساب القدرة على التصنيع فيزداد نموها وتخزن المواد الدهنية والبروتينية إضافة للغليكوجين ،ومن ثم في مراحل النضج الأخيرة لهذه الخلايا: يزداد عدد الجسيمات الكوندرية Mitochondria وتمايز حبيبات الدهون Lipid droplets على محيطها مع كثافة واضح للشبكة السيتوبلاسمية الداخلية Endoplasmic reticulum (الشكل ١٠،٢).

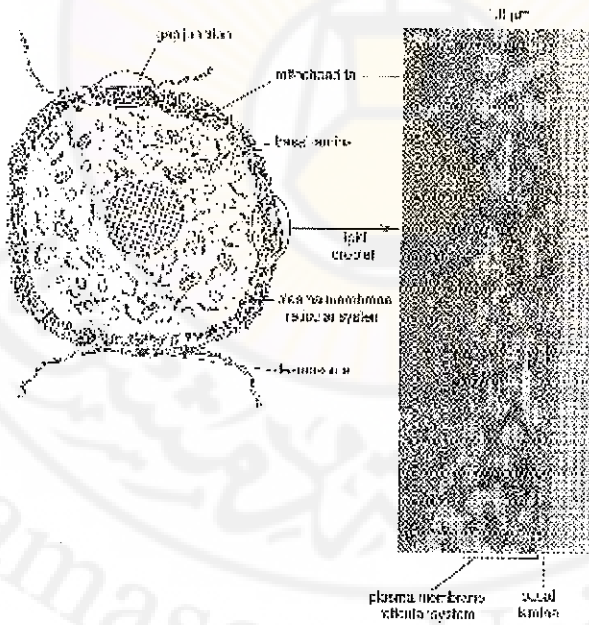
وتوجد علاقة وثيقة ما بين الخلايا الدهنية وبعض خلايا الدم، إضافة لوجود تشابه كبير بينهما. وقد لوحظ لدى حشرات الذباب الأبيض Aleyrodes أنه لا يوجد تحديد واضح بين خلايا الدم وخلايا الجسم الدهني، نظراً لأن الأخيرة متفرقة في دم الحشرة.



الشكل ١٠،١ رسم تخطيطي لمقطع عرضي لدى يرقات Pieris يبين توزيع الجسم الدهني.

ويحدث تراكم الغذاء أيضاً في الخلايا الدهنية (المغذية)، ويشكل الدهن غالباً المخزون الغذائي، الذي يخزن على هيئات مختلفة، تعتمد أساساً على نوعية الغذاء وعلى درجة حرارة التكوين. وقد يوجد البروتين أيضاً في الجسم الدهني ونجده بكميات قليلة في الخلايا الدهنية لشغالات نحل العسل خلال فصل الشتاء، لأنها تستخدمه في إفراز اللعاب الذي تتغذى عليه البرقات أثناء فصل الربيع، أما عند الحشرات الكاملة فلا يخزن البروتين بكميات كبيرة، كما تخزن المواد السكرية في الجسم الدهني على هيئة غليكوجين.

ويلعب المخزون الغذائي دوراً مهماً، وبخاصة أثناء عدم تناول الحشرة للطعام (الصيام) سواء أكانت هذه الفترة طويلة أم قصيرة. ويعد الغذاء المخزون في الجسم الدهني المصدر الأساسي للطاقة وذلك أثناء فترة الطيران الطويل.



الشكل ١٠,٢ تركيب الخلية الدهنية المتميزة مع تكبير مجهرى لمنطقة جدار هذه الخلية (Dean et al, 1985

1985

كما نستطيع الحشرات التي تدخل في طور السكون الاستمرار في الحياة بفضل هذا المخزون، وقد لوحظ لدى الكثير من الحشرات، أن هذا المخزون يتركز وتزداد كميته بشكل واضح قبل دخول الحشرة في طور السكون، ومثال ذلك حشرة Culex التي يشكل الجسم الدهني لديها نحو ٣٠ ٪ من وزنها الرطب وذلك عند بداية الشتاء، أما في نهاية فصل الشتاء فتتخفف هذه الكمية لتصل إلى ٦ ٪ من وزن الحشرة، وذلك بسبب استهلاك الحشرة المخزون أثناء فصل الشتاء.

تستخدم يرقات الحشرات كاملة التطور، الغذاء المخزون في الجسم الدهني في طور العذراء أثناء بناء أنسجة الحشرة الكاملة الجديدة. ويعتمد أيضاً إنتاج البيض على مخزون الجسم الدهني، وبخاصة لدى الحشرات التي لا تتغذى في طور الحشرة الكاملة.

2 - خلايا اليورات *Urate Cells* or :

يتراكم حمض البولة أو أملاحه في خلايا خاصة في الجسم الدهني تدعى خلايا اليورات، على شكل كريات. وتمثل هذه الأخيرة إما نواتج الإطراح أو مخزوناً أزوتياً يستخدم من قبل الحشرة فيما بعد، وقد توجد أيضاً أملاح كثيرة مرتبطة باليورات مثل فوسفات الكالسيوم أو المغنزيوم.

ونجد هذا النوع من الخلايا عند حشرات الكولومبولا والصرصار Blattodea وكذلك عند يرقات غشائية الأجنحة. وعلى الرغم من أن أنابيب مالبكي تقوم بدورها على أكمل وجه، إلا أننا نلاحظ وجود تراكم لحمض البولة في بعض الخلايا الدهنية، خلال أطوار اليرقة المختلفة.

3 - خلايا الميسيتوسيت *Mycetocytes* :

تحتوي هذه الخلايا على كائنات دقيقة، وقد تكون هذه الخلايا مبعثرة بين خلايا الجسم الدهني كما هو الحال عند الصرصار والنمل الأبيض *Masotermes*، أو قد تشكل جزءاً من الجسم الدهني مجتمعة على شكل شريط أو كتلة مميزة كما هو الحال عند المن والذباب الأبيض... وتحتوي هذه الخلايا على كتل دهنية وجليكوجين، أما الكائنات الدقيقة المتعايشة فتحاط بغشاء داخل تجويف خاص.

ثانياً - وظائف الجسم الدهني :

تقوم بعض خلايا الجسم مثل الخلايا الجارقلبية وخلايا النفروسيات بعمليات الاستقلاب الوسيطة، إلا أن الجسم الدهني يبقى المركز الرئيس للكثير من تحولات السكريات والمواد الدهنية وكذلك الأحماض الأمينية والبروتينات.

1 - استقلاب المواد السكرية *Carbohydrate Metabolism*:

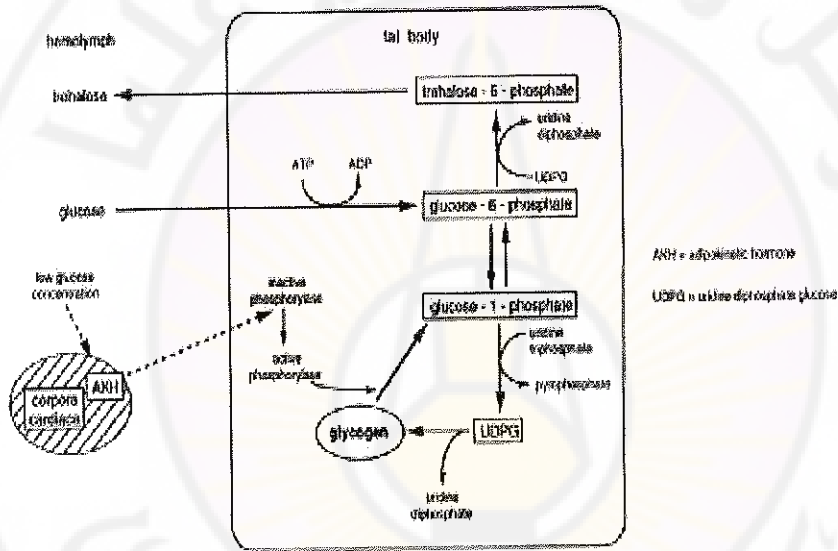
أ- الجليكوجين Glycogen:

يعد الجليكوجين الحالة الأكثر شيوعاً لتخزين السكريات عند الحشرات ويتراكم بشكل أساسي داخل الجسم الدهني، ويختلف مخزونه تبعاً لطور الحشرة وحاجتها للطاقة. ويصنع الجليكوجين داخل الجسم الدهني بدءاً من اليوريدين *Uridine Diphosphate* *Glucose* (UDPG) أما المادة الأخيرة فتتشكل من الغلوكوز ذي المنشأ الغذائي والموجود في دم الحشرة باتحاده مع جزيء اليوريدين ثلاثي الفوسفات (UTP). وقد يصنع الجليكوجين أيضاً بتأثير أنزيم الفوسفوريلاز *Phosphorylase* (الشكل ١٠،٣).

ب - التريهالوز Trehalose:

أثبتت الدراسات الحديثة أن تصنيع التريهالوز يتم داخل الجسم الدهني ويستطيع هذا الأخير تحويل الغلوكوز إلى تريهالوز متبعاً الطريق الاستقلابي نفسه للجليكوجين. إذ إن الغلوكوز الذي أخذه الجسم الدهني يعطي غلوكوزاً سداسي الفوسفات *Glucose-6-Phosphate* ويتحد هذا الأخير مع UDPG والذي يستخدم كمعطاء للغلوكوز لإنتاج

التريهالوز ٦ فوسفات Trehalose-6-Phosphate، ويتحلل هذا الأخير بواسطة أنزيم الفوسفوريلاز Phosphorylase المتخصص (الشكل ١٠،٣). يشكل التريهالوز مخزوناً حقيقياً للطاقة في الدم، ويعد المصدر الرئيس للكربون أثناء تحلل الغليكوليز Glycolyse. ويحدد تركيز التريهالوز في الدم بوساطة السرعة النسبية لمرحلتين، الأولى انسحابه من الدم لتلبية حاجة الحشرات، والثانية تعويضه من قبل الجسم الدهني.

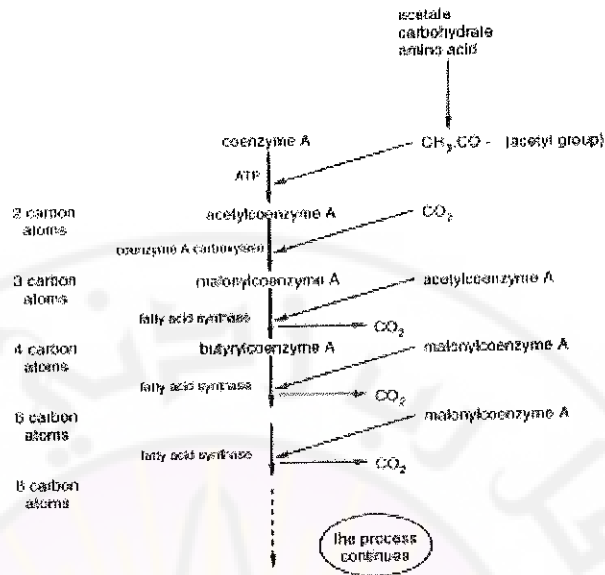


الشكل ١٠،٣ رسم توضيحي يبين استقلاب السكريات داخل الجسم الدهني

يستخدم الـ UDPG أيضاً لتشكيل الغلوكوسيدات (Glucosides) داخل الجسم الدهني. وتسهم عملية تصنيع الغلوكوسيدات بإزالة السمية عند الحشرات. إذ تصبح المركبات السامة كالفينول الممتص من الوسط أو المصنعة من قبل الحشرة غير فعالة على هيئة Phenyl - β - Glucosides ونجد الظاهرة نفسها بالنسبة للكاربامات.

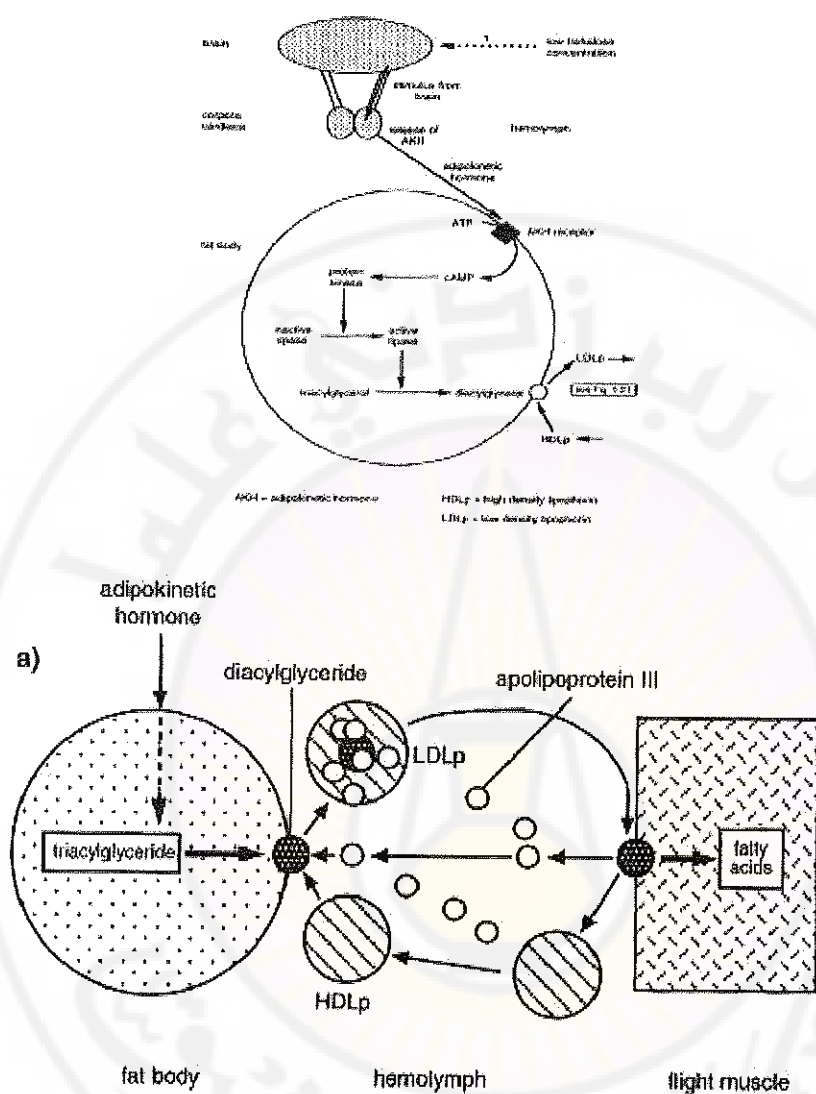
٢ - استقلاب المواد الدهنية :

تخزن الدهون على شكل غليسيريدات ثلاثية Triacylglycerides، وتختلف الأحماض الدهنية التي تتضمنها من مجموعة لأخرى، فتحوي بعض الحشرات على نسبة كبيرة من الأحماض الدهنية التالية : حمض بالميتيك Palmitique و Stearique والمشبعة على ذرات الكربون (16-18 C) وكذلك حمض Oleique. ولكن عند الكثير من الحشرات نلاحظ أن الدهون تتألف بشكل أساسي من الأحماض الدهنية غير المشبعة ولها من ٢ - ٣ روابط مضاعفة أو أكثر وتمتاز الأحماض الدهنية عند المن بأنها مشبعة وذات سلسلة قصيرة. تحتوي خلايا الجسم الدهني على أنزيمات تشجع تصنيع الدهون وقد أثبتت الدراسات أن الجسم الدهني يمكنه أن يصنع سلاسل طويلة من الأحماض الدهنية بتكثيف الخلات (Acetate) المتكرر، وقد تم إثبات ذلك باستخدام الخلات الموشومة. ويتم صنع السلاسل الطويلة من الأحماض الدهنية على النحو التالي (الشكل ١٠,٤) :



الشكل ١٠،٤ النشاطات الاستقلابية للأحماض الدهنية في الجسم الدهني.

تعد المواد الدهنية المحفوظة في الجسم الدهني مخزوناً مهماً للطاقة يمكن أن يتحرك وبسرعة عند الحاجة (جوع الحشرة) أو لتوفير النشاط العضلي. وتوجد أنزيمات الليباز Lipases حول الكتل الدهنية وتشجع تحلل الغليسيريدات الثلاثية وهذا التحلل عكسي، وتؤدي هذه الأنزيمات إلى قطع الروابط الأسترية للغليسيريدات وتشكل بذلك الأحماض الدهنية والغليسرول، تسير الأحماض الدهنية والغليسيريدات الثنائية المتحررة في الدم بعد ارتباطها ببعض البروتينات المتخصصة. أما الغليسرول الناتج عن عمل أنزيم الليباز فتتم فسفرته ((phosphoryse داخل الجسم الدهني، وينتقل على هذا الشكل إلى عضلات الطيران حيث يتم هناك تحويله إلى أستيل كوانزيم Acetyl CoA (الشكل ١٠،٥).

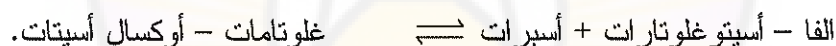


الشكل ١٠,٥ استقلاب المواد الدهنية المخزنة في الجسم الدهني أثناء نشاط عضلات الطيران.
(Shapiro *et al*, 1988)

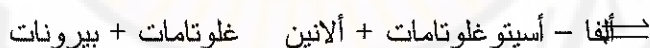
٣ - استقلال الأحماض الأمينية والبروتينات :

آ - الأحماض الأمينية Amino Acids:

يتم استقلال جزء كبير من الأحماض الأمينية داخل الجسم الدهني. وتختلف أهميته حسب نوع الحشرات، فيرقات الذباب Calliphora يحتوي الجسم الدهني لديها على كمية كبيرة من التيروسين Tyrosine، الذي ينتقل إلى الدم أثناء تشكل العذراء ليقوم بتصلب الكيوتيكل وتلونه، وبالنسبة للأجسام الدهنية التي - تحتوي على خلايا Mycetocytes فإن الكائنات الدقيقة تقوم بتصنيع الأحماض الأمينية. أما في حال غياب هذه الخلايا فإن خلايا الجسم الدهني تقوم بتصنيع الأحماض الأمينية، وذلك بتحويل المجموعات الأمينية لأحد الأحماض الأمينية إلى حمض سيتوني (R-Co-CooH) وكذلك تصنيع حمض أميني آخر دون أن يمر بالجذر (NH₃). ويكون هذا التحويل نشيطاً في الجسم الدهني، فلو أخذنا جناساً من الجسم الدهني لوجدناها قادرة على تشجيع تشكيل البروتينات ما بين Cetoglutarate - α والكثير من الأحماض الأمينية. ولكن التفاعلات الأكثر سرعة هي:



وقدر إنتاج الغلوتامات عند الجراد بـ : ٢٠٠ ميكرومول / غرام الجسم الدهني / الساعة، وذلك على درجة حرارة ٣٧ °م.



ولكن سرعة إنتاج الغلوتامات هنا تكون أقل من التفاعل السابق بنحو النصف تقريباً، ولكن التحولات الأخرى أقل نشاطاً.

ويحتوي الجسم الدهني على عدد من الأنزيمات مثل أنزيم ديهيدروجيناز

Deshydrogenase

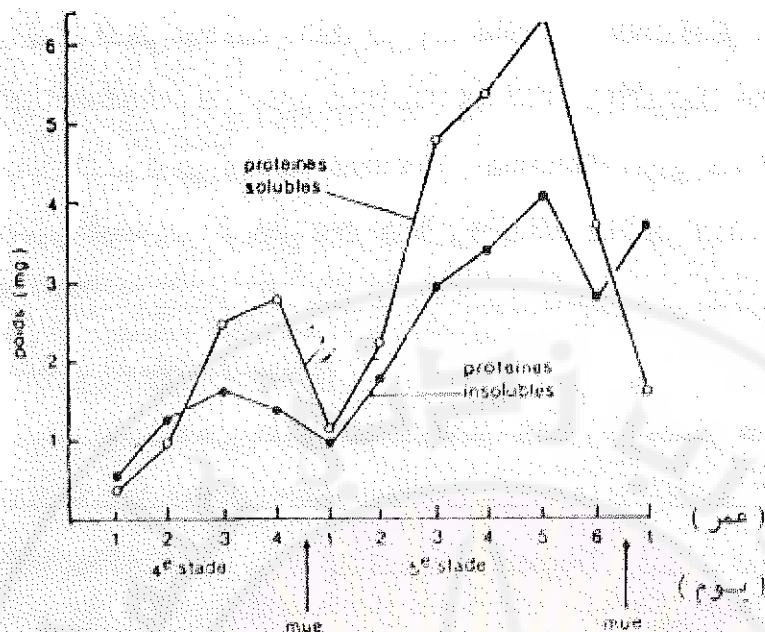
لحمض الغلوتاميك عند الجراد ويسمح هذا الأنزيم بنقل الهيدروجين إلى NAD. كما توجد أنزيمات أخرى والمرتبطة بالاستقلاب الوسيط للأحماض الأمينية، فقد أثبتت التجارب أن الجسم الدهني للجراد يستطيع أن يشكل الغلوتامين بدءاً من الغلوتامات والأمونيوم. أما الجسم الدهني للصرصار فإنه يقوم بتصنيع السيرين بدءاً من الغليسين Glycine والفورمات Formate.

تتدخل بعض الأحماض الأمينية الكبرى بإزالة سمية بعض المواد فعند الجراد مثلاً يتحول المركب P-Nitrobenzyl داخل الجسم الدهني إلى P-Nitrobenzylgutathion والذي سيطرح فيما بعد كما هو أو أن يتحول إلى P-NITROBENZYL cysteine بواسطة أنابيب مالبكي.

ب- البروتينات :

تتراكم البروتينات داخل الجسم الدهني خلال الطور اليرقي، وذلك من أجل استخدامه فيما بعد، أما عند الحشرة الكاملة فتخزن البروتينات داخل الجسم الدهني وبخاصة للأنتى وذلك لإسهامه بتطور البويضات (الشكل ١٠،٦).

تتفص كمية البروتينات في دم بعض الحشرات (Pieris) وذلك أثناء فترة التحول إلى عذراء، وتوجد بروتينات الدم الرئيسية داخل الجسم الدهني، وقد بينت الدراسات الحديثة أن الدم يستطيع تصنيع البروتينات إضافة لتخزينها وتسير هذه البروتينات في الدم لتشكل بروتينات الدم ولتصل إلى مختلف أعضاء جسم الحشرة، وتقوم خلايا الجسم الدهني بصنع عدد من البروتينات الدموية مثل الغلوبين (Globuline, I et II) كما هو الحال عند يرقات دودة الحرير.



الشكل ١٠,٦ كمية البروتينات المنحلة وغير المنحلة الموجودة في الجسم الدهني لحوريات الجراد *Locusta* في الطورين الرابع والخامس

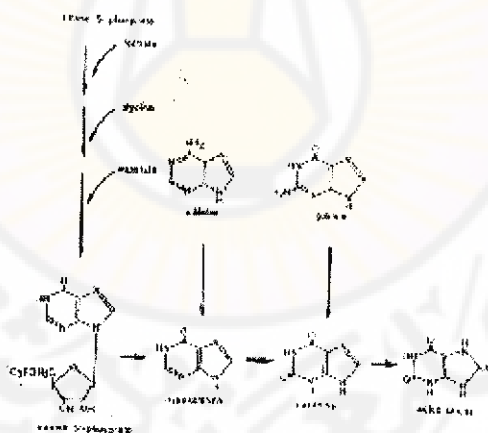
٤ - استقلاب البورين *Purine*:

يستطيع الجسم الدهني تصنيع حمض البولة والذي يعد المادة الرئيسية للإطراح الآزوتي عند الحشرات. وقد يتراكم حمض البولة بشكل مؤقت على هيئة بلورات كروية *Soherocristaux* من اليورات أو قد يعبر إلى الدم ليتم إطراره فيما بعد. وتنتج كميات قليلة من حمض البولة عن طريق أكسدة القواعد البولية للأحماض النووية ولكن الجزء المهم من حمض البولة يكون مصدره الآزوت البروتيني. ويصنع حمض البولة بدءاً من سكر الريبوز -٥- فوسفات إضافة لآزوت ذي المنشأ المختلف (فورمات - غليسين ..) ليشكل لنا مركب : اليوزين -٥- فوسفات وهذا الأخير يعطينا بعد عدة تفاعلات حمض البولة (الشكل ١٠,٧).

يحتوي الجسم الدهني عند بعض الحشرات (Calliphora, Lucilia ...) على أنزيم اليوريكاز Urecase والذي يكون نشيطاً جداً، كما أن أنزيم الألكنتويناز Allantoinase يوجد داخل الجسم الدهني ليرقات (Saturina , Bombyx) وتؤدي هذه الأنزيمات إلى تحلل حمض البولة ومن ثم طرح نواتج التحلل. وقد يستخدم حمض البولة كمخزون احتياطي للأزوت ويوجد في الدم خلال مرحلة التحول لاستخدامه في تكوين الأنسجة.

٥ - استقلاب الصبغات (الملونات) :

يقوم الجسم الدهني بتخزين الملونات النباتية كالكاروتين وتعطي هذه الصبغات اللون العام لجسم الحشرة عندما يكون شفافاً. كما يصنع الجسم الدهني الأموكروم (Ommochromes) بدءاً من التريبتوفان Tryptophane. وتتم مراحل تصنيع الأموكروم كافة داخل الجسم الدهني لبعض حشرات حرشفيات الأجنحة , وكذلك مادة البترين Pterine المرتبطة دائماً بالأموكروم.



الشكل ١٠,٧ تشكل حمض البولة داخل الجسم الدهني.

ثالثاً - المراقبة الهرمونية :

تراقب الغدد الصم والجهاز العصبي تصنيع المواد وتحريرها داخل الدم. وقد تم تحديد هرمونات الهيبرغليسيميك Hyperglycimique عند الكثير من الحشرات، إذ تقوم الغدد الصم C.C عند الصرصار بإفراز هرمونين من Hyperglycimique وتؤثر هذه الهرمونات في الجهاز الأنزيمي Phosphorylase للجسم الدهني بوساطة آلية يدخل ضمنها AMP cyclique، مما يؤدي إلى قطع الغليكوجين ويزداد إنتاج التريهالوز. وتم إيجاد الآلية نفسها لدى الجراد، حيث يفرز هرمونان (هيبرغليسيميك) من قبل C.C، ويؤثران في أنزيم الفوسفوريلاز Phosphorylase. والهرمون الأكثر فعالية تفرزه الخلايا الغدية، أما الهرمون الآخر فيوجد في منطقة تخزين الإفرازات العصبية المخية.

توجد عدة من آليات تنظم استقلاب المواد الدهنية، فعند حشرة : Melanoplus يؤدي استئصال الغدد الصم C.A إلى زيادة واضحة بكمية المواد الدهنية في الجسم الدهني، فتقوم الغدد الصم (C.A) بتنظيم استقلاب المواد الدهنية عند الحشرات. فقد وجد عند الجراد أن الفص الغدي للغدد الصم (C.A) يفرز هرموناً يؤدي إلى زيادة كمية الغليسريدات الثنائية في الدم وذلك بالاعتماد على الغليسريدات الثلاثية للجسم الدهني. كما يؤثر هذا الهرمون في استقلاب عضلات الطيران إذ يحثها على استخدام الدهون عوضاً عن الغلوسيدات.

يتدخل هرمون الانسلاخ Ecdysone خلال طور اليرقة لتراكم المخزون البروتيني فقد وجد أن هرمون 20-Hydroxyecdysone يحث على تصنيع البروتينات داخل الجسم الدهني ليرقات الطور الثالث لحشرة Calliphora.

إن تنظيم تركيب البروتينات في الجسم الدهني، يستدعي تدخل الهرمونات الدماغية، وهرمون الحداثة بطرائق مختلفة، وذلك حسب أنواع الحشرات، وقد يؤثر في نوعية البروتينات بالنسبة للحشرة الواحدة، فعندما ترتبط إناث حشرة Rhondnius

المتغذية، خلف موقع الغدد الصم C.A فإن كمية الأحماض الأمينية في الدم ترتفع، ولكن تنخفض نسبة البروتينات الخاصة عند الحشرة الكاملة، والتي تتدخل في صنع المح، ولا توجد هذه البروتينات الخاصة في الجسم الدهني فيلعب هرمون الغدد الصم C.A عند هذه الحشرة دوراً استقلابياً، ويراقب مباشرة تركيب البروتينات الضرورية لتشكل المح. وقد يؤثر هذا الهرمون في بعض المورثات الخاصة داخل الخلايا الدهنية، ليحثها على إنتاج الأنزيمات الضرورية لتصنيع البروتينات.

أما عند الجراد، فإن الخلايا العصبية المفرزة الدماغية، تفرز هرموناً يقوم بمراقبة صنع البروتينات بشكل عام داخل الجسم الدهني. ويحول هرمون الحداثة JH جزءاً من نشاط الخلايا الدهنية لإنتاج بروتين المح. يراقب تصنيع البروتينات الخاصة بالمح من الجسم الدهني، لدى حشرة *Leptinotarsa Decemlineata*، الخلايا العصبية المفرزة في المخ وكذلك هرمون الحداثة JH. أما عند البعوض، فيعتمد إنتاج هذا البروتين على هرمون تنتجه المبايض، التي تكون هي نفسها تحت مراقبة الخلايا العصبية المفرزة الدماغية.

الفصل الحادي عشر

جهاز التكاثر Reproductive System

يكون التكاثر عند غالبية الحشرات ثنائي الجنس، فالخلايا الجرثومية المذكرة والمؤنثة تنتج من أفراد مختلفة، ولا تتطور البويضة إلا بعد الإخصاب بالحيوان المنوي، وتكون أعضاء التكاثر عند كلا الجنسين متشابهة في مرحلة التطور الجنيني ثم تتمايز في مرحلة التطور ما بعد الجنيني لتصبح مختلفة جداً عند الحشرات الراقية، وتجد عند الحشرات حالات التكاثر البكري (Parthenogenesis)، كما تظهر بعض الحشرات حالة التخنث Hermaphrodites مثل حشرات البق الدقيق الاسترالي.

تتألف أعضاء التكاثر سواء لدى الأنثى أو الذكر من غدتين لإفراز الحيوانات المنوية في حالة الذكر والبيض في حالة الأنثى. تعبر هذه الإفرازات في قناتين جانبيتين تتحدان معاً وتشكلان قناة وسطية ترتبط بها بعض الغدد الإضافية، وتصب هذه القناة في الفتحة التناسلية والتي يكون لها موقع مختلف حسب النوع والرتب الحشرية.

أولاً - الجهاز التناسلي عند الأنثى:

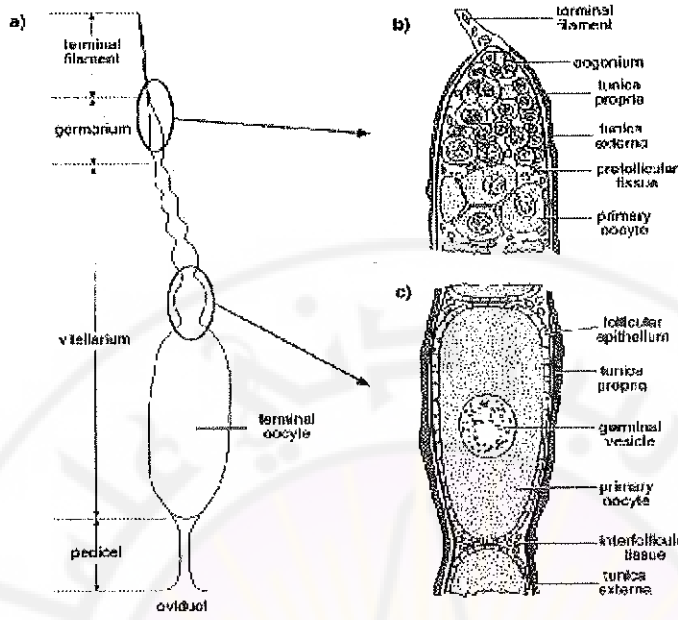
يتوضع الجهاز التناسلي عند الأنثى في البطن على جانبي الأنبوب الهضمي، ويتألف من زوج من المبايض (Ovaries) وعلى قناتين جانبيتين Oviduct منشؤهما الوريقة الوسطى (Mesoderm)، تتصلان معاً وتشكلان قناة مشتركة (Median oviduct) منشأ هذه القناة من الوريقة الخارجية، وتفتح هذه القناة في الحجرة التناسلية (Genital chamber) والتي بدورها تفتح للخارج بواسطة الفتحة التناسلية Gonopore (الشكل ١١،٢)

١ - تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي :

آ- المبايض Ovary :

يتكون كل مبيض من عدة أنابيب دقيقة تدعى Ovarioles، يتم فيها نمو البويضات Oocytes، ويختلف عدد أفرع المبيض كثيراً، وذلك حسب حجم الحشرة وطبيعة حياتها ووضعها التصنيفي، إلا أنه قد يكون ثابتاً ضمن النوع الواحد، وبشكل عام يكون عدد أفراد المبيض عند الأجناس ذات الحجم الكبير، أكبر مما هو موجود لدى الحشرات الصغيرة. فمثلاً لدى ذبابة كاليفورنيا يكون عدد الأنابيب المبيضية نحو ١٠٠ أنبوب، بينما يتراوح عددها عند حشرة الدروسوفيلا فيكون ما بين ١٠ - ٣٠ أنبوباً، ويوجد لدى الحشرات الولودة كذبابة Glossina فرع مبيضي واحد. وعلى العكس يكون عدد الأنابيب المبيضية في كل مبيض عند غالبية إناث حشرات الأجنحة؛ أنابيب بغض النظر عن حجمها.

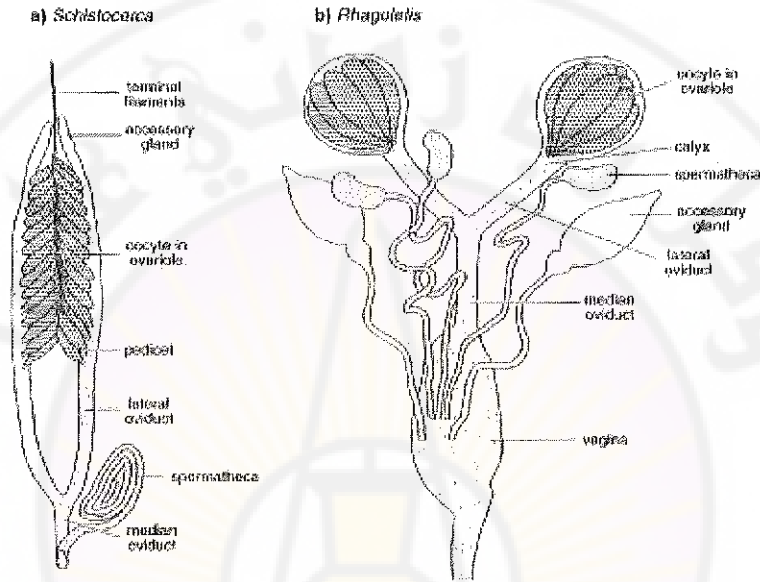
لا يوجد غمد كامل يغلف المبيض، ولكن يوجد لكل أنبوب مبيضي غمد خاص به، مكون من طبقتين: طبقة خارجية تسمى (Tunica externa) وطبقة داخلية تسمى (Tunica propria) (الشكل 11.1). وتكون طبقة tunica externa مكونة من مجموعة من الخلايا بما فيها بعض الخلايا العضلية وتكون هذه الخلايا غنية بالليبيدات والغلوكوجين، وذات نشاط استقلابي عال ولكنها مع ذلك لا تساهم بشكل مباشر في تكوين البويضات، وتشكل القصبات الهوائية جزءاً من هذه الطبقة ولكنها لا تخترقها وإنما يتم انتقال الأوكسجين المستهلك خلال عملية تطور البويضات عبر ظاهرة الانتشار فقط. أما الطبقة الداخلية للأنبوب المبيضي فتكون طبقة مرنة وتحيط بكامل الأنبوب وصولاً إلى الخيط الطرفي (Terminal filament) ومهمتها المحافظة على شكل الأنبوب المبيضي والمساهمة بعملية الإباضة.



الشكل ١١،١ أ- شكل يمثل أجزاء الأنبوب المبيضي كافة ب- شكل تفصيلي للمنطقة الجرثومية من الأنبوب المبيضي، ج- شكل تفصيلي لمنطقة الإنضاج في الأنبوب المبيضي.

تجتمع النهايات الطرفية الأمامية لأفرع المبيض والتي تدعى أيضاً الخيوط الطرفية Terminal filament. وتتحد معاً لتشكيل خيطي التعليق (Suspensory ligament) الذي يرتبط إما بجدار الجسم أو بالحجاب الحاجز الظهري حاملاً الأنبوب المبيضية ضمن تجويف الجسم (Hemocoel). أما من الناحية القاعدية، فيستدق طرف فرع المبيض على هيئة حامل دقيق يدعى Pedicel والذي يتصل بقناة المبيض، وتوجد سدادة طلائية (Epithelial plug) لدى الأطوار غير الكاملة والتي تفصل تجويف الأنبوب المبيضي عن تجويف القناة، وهذه السدادة تتمزق أثناء الإباضة Ovulation سامحة للبويضات بالعبور من الأنبوب المبيضي إلى قناة المبيض.

تتصل الأنابيب المبيضية بقناة المبيض الجانبية Lateral oviduct بشكل اتصال خطي متتال (Linear sequence)، وقد تفتح الأنابيب المبيضية معاً في مكان متسع ضمن قناة المبيض يعرف بالكأس (Calyx) كما هو الحال لدى حشرات حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة (الشكل ١١،٢).

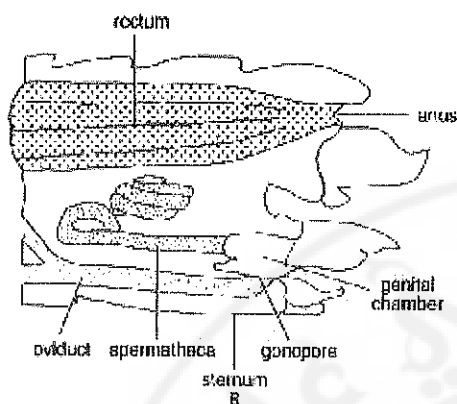


الشكل ١١،٢ رسم تخطيطي لجهاز التكاثر الأنثوي آ- الأنابيب المبيضية تفتح بشكل متتال في قناة المبيض ب- الأنابيب المبيضية تفتح في مكان متسع يسمى الكأس (Snodgrass, 1935)

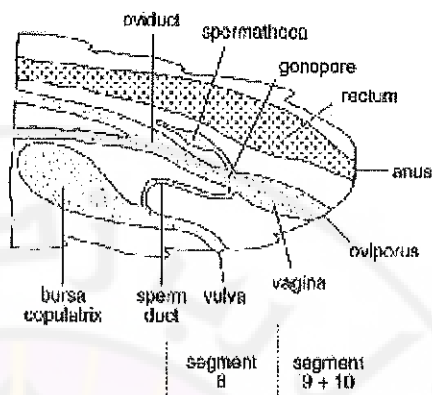
ب- القنوات المبيضية Oviduct:

تتألف القناة المبيضية من طبقة واحدة من الخلايا الطلائية، تتركز على غشاء قاعدي تحيط به طبقة من العضلات الحشوية. لا تتحد القناتان الجانبيتان، عند بعض الحشرات كما هو الحال لدى Ephemeropters، ولذلك فهي تحتوي على فتحتين تتاسلبتين عند الحلقة البطنية السابعة. ولكن عند غالبية الحشرات تتحد القناتان الجانبيتان وتشكلان قناة مشتركة، أصلها الوريقة الجنينية الخارجية (Ectodermal). وتحاط هذه القناة المشتركة بطبقتين من العضلات: عضلات دائرية وأخرى طولية، تمتد هذه القناة

داخل الحلقة البطنية الثامنة ولذلك توجد الفتحة التناسلية في نهاية الأسترنة الثامنة داخل الحجرة التناسلية Genital Chamber. وتصب في هذه الحجرة أيضاً قناة كيس الحيوانات المنوية Spermatheca وتخزن هذه الأخيرة الحيوانات المنوية الواردة من الذكر أثناء السفاد (الشكل 11.3a). وقد تصبح الحجرة التناسلية عند الكثير من الحشرات كحبيب داخلي على امتداد قناة المبيض المشتركة وتدعى في هذه الحال بالمهبل Vagina. وهذا الأخير قد يفتح في الجزء الخلفي للحلقة البطنية الثامنة أو في الحلقة البطنية التاسعة، وهذا ما نجده عند الكثير من الحشرات وتشكل الفتحة الثانوية الفرج Vulva والذي يستخدم للتزاوج وإخراج البيض، أما عند حشرات حرشفيات الأجنحة (Ditrysian) فتوجد فتحتان تناسليتان، الفتحة الأولى وتكون موجودة على الحلقة البطنية الثامنة والتي تدعى (Vulva) وتتصل بالقابلة المنوية (Bursa Copulatrix) وتستخدم لاستقبال الأعضاء التناسلية الذكرية عند السفاد، أما الفتحة الثانية (Oviporus) فتكون موجودة على الحلقة البطنية التاسعة وتستخدم لوضع البيض (الشكل 11.3b)، ويصب غالباً في الجزء الطرفي للمهبل زوج أو زوجان من الغدد الإضافية.

a) *Locusta*

b) ditrysian lepidopteran



الشكل ١١,٣ مقطع عرضي في نهاية بطن الأنثى أ- عند الجراد حيث الحجرة التناسلية مفتوحة للخارج مباشرة ويتصل بها المخزن المنوي ب- عند حرشفيات الأجنحة حيث تشكل الحجرة التناسلية المهبل (Imms, 1957)

ج- الغدد المساعدة (الإضافية) التناسلية Accessory glands

يختلف منشأ هذه الغدد حسب نوع الحشرات، فقد تنشأ من المهبل أو من الحجرة التناسلية، وقد تكون امتداداً للطرف البعيد للقناتين الجانبيتين، كما هو الحال لدى حشرات Acrididae.

تقوم الغدد المساعدة التناسلية بأدوار مختلفة حسب نوع الحشرة، فلدى الصرصار تفرز كيس البيض Oothecae، أما عند الجراء والنطاطات فتقوم هذه الغدد (Colleterial glands) بإفراز مواد رغوية تغطي كتلة البيض. ولدى خنفساء الجنس Hydrophilus، تفرز خيوطاً حريرية مكونة شرنقة، تضع الأنثى بداخلها البيوض وتطفو هذه الشرنقة على سطح الماء، كما أنها تزود بشراع من الإفرازات الحريرية يقوم بدور تنفسي. أما عند الحشرات المفترسة، فتفرز الغدد المساعدة مادة سامة تؤدي إلى شلل الفريسة وهذا ما نلاحظه لدى حشرات Pompilidae، أما لدى النحل والنمل فتقوم بإفراز مواد دفاعية.

د- المخزن المنوي Sperm ateca:

ينشأ المخزن المنوي من الوريقة الجنينية الخارجية، ويغطي داخلياً بطبقة من الكيوتيكول، وهو كيس تخرج منه قناة، وقد ترتبط به غدة تقوم بإفرازات تساعد على تغذية الحيوانات المنوية ضمن الكيس وفي حال غياب هذه الغدة، يلاحظ أن بعض الخلايا الطلائية تتحول إلى خلايا غدية.

تخزن الحيوانات المنوية ضمن هذا المخزن من وقت التساقد حتى نضج البيوض، ويختلف عدد المخازن المنوية حسب الحشرات. ف لدى غالبية الحشرات يوجد مخزن واحد، أما عند الحشرات التابعة للجنس *phlebotomus* وهي من ذات الجناحين فيوجد اثنان، ولدى الذباب الراقى يوجد ثلاثة. وقد يفتح المخزن المنوي في الحجرة التناسلية مباشرة، مثل حشرات مستقيمة الأجنحة، أما إذا تحولت الحجرة إلى مهبل، فيفتح المخزن المنوي داخلياً ضمن قناة المبيض (انظر الشكل ١١،٢).

٢- أفرع المبيض وتشكل البيوضات *Oogenesis*:

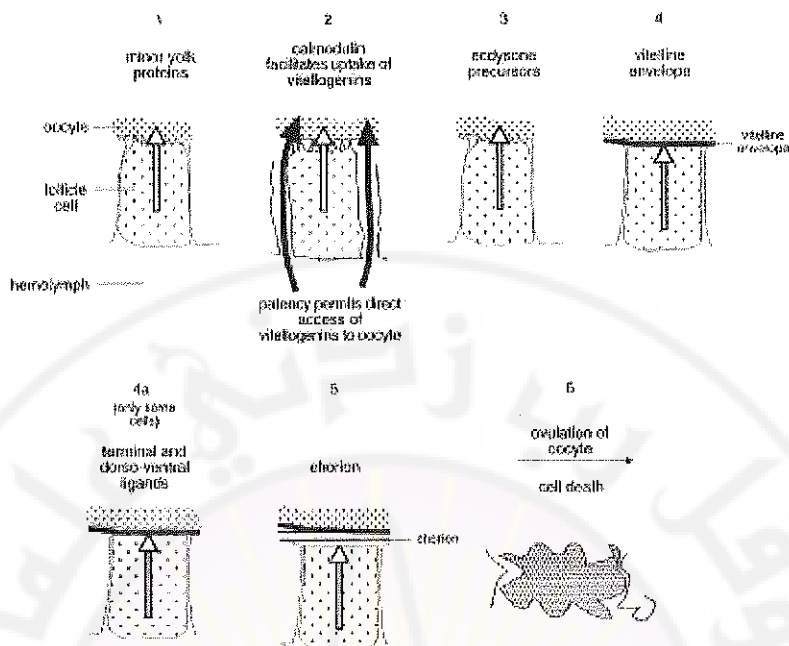
يتكون فرع المبيض من أنبوب طلائي طويل تتوالى على امتداد طول له عدة مراحل لتكوين البيوض، وبذلك نميز عدة مناطق : المنطقة الجرثومية *Germarium* وتلي مباشرة الخيوط الطرفية، والمنطقة التي تليها منطقة الإنضاج *Vitellarium* والمنطقة القاعدية التي تحتوي على البويضات الناضجة وتنتهي بحامل *Pedicel* والذي يتصل بقناة المبيض الجانبية، وتوجد سدادة مؤلفة من مجموعة من الخلايا الطلائية والتي تفصل البيضة النهائية عن تجويف قناة المبيض (انظر الشكل 11.1).

المنطقة الجرثومية *Germarium* : تتضاعف الخلايا المولدة للبيوض أو ما يسمى بالخلايا الجرثومية *Oogonia* لتعطي البويضات (*Oocytes*) والخلايا المغذية أو ما يطلق عليها

اسم Trophocytes. ونجد في هذه المنطقة أيضا تبعثر لأنسجة جار جرابية Prefollicular tissue (الشكل ١١,١).

منطقة الإنساج Vitellarium : تشغل هذه المنطقة الجزء الأكبر من فرع المبيض وتحتوي على البويضات بأطوار مختلفة متوضعة الواحدة تلو الأخرى حيث تكون البويضة الأكثر نضجاً والأكبر حجماً هي تلك الأبعد عن المنطقة الجرثومية، حيث حالما تغادر البويضات المنطقة الجرثومية تحاط بالأنسجة الجار جرابية والتي تكون طبقة كاملة حولها وتسمى Follicularepithelium، وتتابع هذه الخلايا الجرابية Follicle cells انقسامها مع نمو البويضات وتصبح ذات شكل مكعبي وقد لوحظ عند حشرات Drosophila تزايد في أعداد هذه الخلايا من ١٦ حتى ١٢٠٠ خلية (الشكل 11.1). تجمع البويضات مخزونها المحي أثناء نزولها داخل فرع المبيض وخلال هذه المرحلة تتوقف الخلايا الجرابية Follicle cells عن الانقسام وإنما تستطيل حول البويضة وتتابع انقسامها النووي فقط مؤدية إلى الحصول على خلايا متعددة الأنوية Endopolyploid والتي تتميز بنشاطها الاستقلابي العالي. وتتغير وظيفة هذه الخلايا خلال المراحل المختلفة لتطور البويضات (الشكل ١١,٤):

١- إنتاج بعض من بروتينات المح الثانوية Minor yolk proteins والأنزيمات التي سوف تستخدم فيما بعد في إنتاج المح، ٢- تتباعد هذه الخلايا عن بعضها بعضاً لتسمح لبروتينات المح النوعية بالعبور إلى البويضة (Vitellogenins)، ٣- إنتاج هرمون الإيكديزون أو طليعة الإيكديزون Ecdysone precursor والذي يتراكم عند بعض الحشرات في البويضة.



الشكل ١١,٤ رسم تخطيطي يوضح التغييرات الوظيفية للخلايا الجرابية فقط قبل البدء بتراكم المح في البويضة (الأرقام مشار إليها في النص).

٤- تقوم هذه الخلايا في المراحل اللاحقة لتكوين البويض بإنتاج الغلاف المحي Vitelline envelope وتحديد أولي لمحاور الجنين الظهري والبطنية. ٥- إنتاج القشرة الخارجية الكوريون Chorion، ٦- يتبع ذلك موت هذه الخلايا بعد الإباضة. يتم إنتاج بويضات جديدة عندما تنضج البويضات القديمة وتخرج إلى قناة المبيض الجانبية وبالنتيجة يكون عدد البويضات في كل فرع مبيضي ثابتاً تقريباً في النوع الحشري الواحد، فهو ٢٠ بويضة عند Schistocera و ٦ بويضات عند Drosophila وبويضة واحدة عند Melophagus. وتسمى البويضات في هذه المرحلة المتقدمة بـ Follicles ويفصل بينها نسيج من النوع Interfollicular tissue مشتق من الخلايا Prefollicular tissue (الشكل ١١,١)

أ- أنواع أفرع المبيض:

يؤثر وجود الخلايا المغذية في طريقة تكوين مح البويضة، ولذلك تقسم أفرع

المبيض إلى أنواع عدة وذلك حسب وجود الخلايا المغذية وتوضعها أو غيابها.

Panoistic ovarioles: لا يحتوي هذا النوع من الأنابيب المبيضية على الخلايا المغذية، وتستعاض عنها بالخلايا الجرابية Follicle cell والتي تعمل كأنسجة مغذية (الشكل 11.1)، وتتميز هذه الوضعية عند الحشرات القديمة مثل ذات الذنب الشعري، ومستقيمت الأجنحة والرعاشات والنمل الأبيض. .. وقد اكتسبت بصورة ثانوية عند Ephemeroptera. لا تحتوي المنطقة الجرثومية في هذا النوع إلا على الخلايا المولدة للبيوض Oogonium والبويضات Oocytes وكذلك tissue Prefollicular. أما في قاعدة المنطقة الجرثومية فتحاط البويضات بطبقة من الخلايا الجرابية Follicle cells والتي قد تشكل طبقة كاملة. أما في منطقة النضج فتحاط البيوض بطبقة كاملة من الخلايا الجرابية Follicular epithelium (الشكل 11.1).

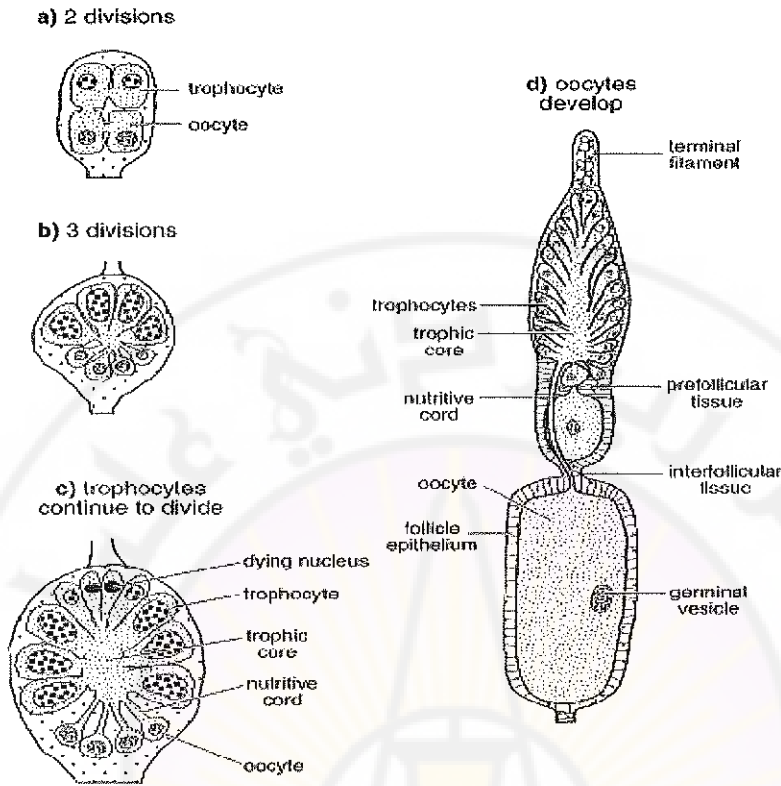
Meristic ovarioles: توجد لدى هذا النوع الخلايا المغذية Trophocytes وكذلك الخلايا الجرابية، تسهم الخلايا المغذية والتي تتحدر من الخيط النهائي بتجميع مخزون البويضة. ونميز في هذه الحالة نوعين من الأنابيب المبيضية.

Telotrophic ovarioles: تبقى الخلايا المغذية عند هذا النوع من الأفرع ثابتة في المنطقة الجرثومية وتتميز هذه الخلايا بأن لها نواة كبيرة وتعاني انقسامات أكثر من البويضات وتبقى على اتصال مع منطقة مركزية تسمى Trophic core ويخرج منها أنبوب غذائي Nutritive cord والذي يغذي البويضة الموجودة داخل منطقة النضج Vitellarium (الشكل 11.4)، وما عدا هذه الميزة فإن الأنابيب (الأفرع) المبيضية تشبه الأنابيب من نوع Panoistic. ونجد هذا النوع عند حشرات نصفية الأجنحة وغمديات الأجنحة ذات النظام الغذائي المتعدد.

Polytrophic ovarioles: في هذه الحالة ترافق الخلايا المغذية البويضة أثناء انتقالها إلى منطقة النضج، وتتصل كل بويضة بعدد محدد من الخلايا المغذية والتي يختلف عددها حسب النوع والتي تكون كبيرة الحجم في البداية ومن ثم تصب محتوياتها السيتوبلاسمية داخل البويضة ويصغر حجمها (الشكل 11.5). ونجد هذا النوع من الأنابيب المبيضية عند غالبية الحشرات كاملة التطور وعند بعض الحشرات ذات التطور الناقص. وتعد الخلايا المغذية شقيقة للبويضات حيث إن لها المادة الوراثية Genome نفسها وتحتفظ باتصالها بالبويضات بسبب عدم اكتمال انقسامها.

ب- تمايز البويضات والخلايا المغذية:

يتم تمايز البويضات في المنطقة الجرثومية، ففي حالة المبايض من نوع Panoistic تكون الخلايا المولدة للبيوض كافة عرضة لأن تصبح بويضات، أما عند Meroistic فهناك اختلاف بتطور الخلايا، إذ إن بعض الخلايا المولدة للبيوض فقط تعطي بويضات أما الخلايا الأخرى فتعطي الأنسجة المغذية لأفرع المبيض، أو تشكل خلايا مغذية (Trophocytes) لأفرع المبيض من نوع Polytrophic وعند هذا النوع نجد الخلايا (Cystocytes) الناتجة عن الخلايا التناسلية الأولية والتي تتحمل عدداً محدداً من الانقسامات الخيطية (Mitosis) لتعطي (Clusters) مؤلفاً من عدد ثابت من الخلايا، وهي ثمانية خلايا عند البعوض Aedes ناتجة عن ثلاثة انقسامات متتالية و ١٦ خلية عند Drosophila ناتجة عن أربعة انقسامات متتالية. تحاط هذه الخلايا كافة بغلاف داخل الجراب (Follicule) نفسه وستتطور خلية واحدة من هذه الخلايا لتعطي البويضة، أما بقية الخلايا فتنحول إلى خلايا مغذية (الشكل ١١,٥).

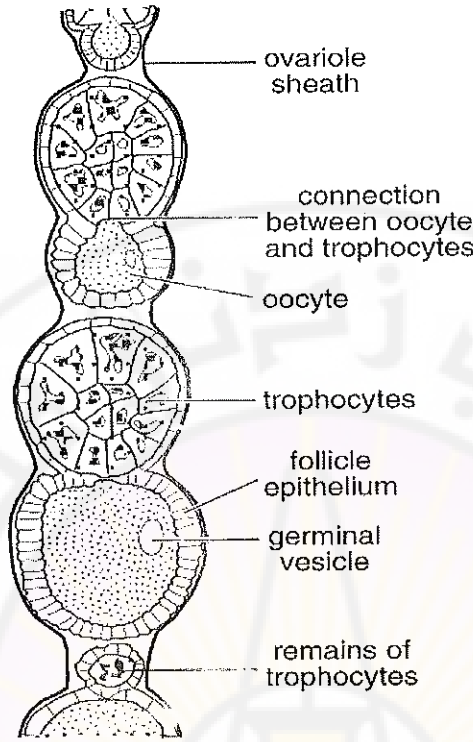


الشكل ١١,٤ أ تمايز البويضات والخلايا المغذية ب- الأنبوب المبيضي من النوع الثاني.

(Buning, 1993; Huebner & Diehl-Jones, 1993)

ج- تشكل المح :

تتراكم المواد السيتوبلاسمية بشكل رئيس خلال الفترة التي تسبق تشكل المح، أما التخزين الحقيقي فيتم أثناء تشكل المح ويكون ذلك على شكل كريات دهنية متراكمة، أو صفائح ذات طبيعة بروتينية. يختلف منشأ هذه المواد فبعضها يتم صنعه من قبل البويضة نفسها أو من قبل الخلايا المغذية أو الخلايا الجرابية، والمصدر الأخير قد يكون عن طريق الدم.



الشكل ١١,٥ الأنبوب المبيضي من النوع الثالث Polytrophic (Hopkins & King, 1966)

١- تركيب RNA الموجود في البويضة :

يتوجب على البويضة أن تخزن كمية كبيرة من المواد البروتينية، ولكن يعتمد تحضير البروتين على التصنيع المسبق للـ RNA، ولهذا فإن الـ DNA الكروموزومي والنووي يستخدم كأساس له. فتسمح زيادة كمية الـ DNA في النواة. بتصنيع سريع للـ RNA، ولا تتعارض حالة متعددة الصيغة الصبغية (Polyploid) مع حدوث الانقسام الميوزي، ولذلك فإن النواة المتوقفة في الانقسام الأول للنضج تحتوي على كمية من الـ DNA مساوية فقط أربع مدخرات صبغية ($4n$)، وهذا قليل بالنسبة لتصنيع سريع للـ

RNA ومن ثم للبروتين، ولكن هذه المشكلة قد تم إيجاد حل لها بطريقة أخرى، وذلك تبعاً لنوع الأفرع المبيضية.

ف عند الحشرات ذات الأفرع المبيضية عديمة الخلايا المغذية Panoistic (كالجراد والصرصار ..) فإن الحويصلة الجرثومية Germinal vesicle للبويضة تبدو مشابهة لبويضات الزواحف، فتصبح الصبغيات شبيهة بفرشاة أسطوانية، وذلك بسبب وجود عقدة، وهذه العقدة هي تضاعف الـ DNA. وقد بينت الأبحاث الحديثة بأن تصنيع الـ RNA النشط يبدو واضحاً لدى حشرة الجراد، حيث تقوم النوية، وهي المركز الرئيس لتصنيع الـ RNA الريبوزومي، بإفراز مواد تنتشر ضمن البلازما النووية (Neucleoplasma)، ويوافق هذا الزيادة في كمية الـ DNA التي تعد القالب لتصنيع الـ RNA الريبوزومي، ولقد وجد عند البويضات في طور ما قبل المح لدى الصرصار، أن هناك ملايين من الأجسام الريبية التي تصنع هناك. وبالرغم من هذه الزيادة لإمكان النسخ فإن الـ RNA الضروري لتشكل المح وللأطوار الأولى للتطور الجنيني لا يخزن (أي RNA) إلا بكميات قليلة ومحدودة نسبياً، وبذلك فإن عمليات تشكل المح والتطور الجنيني تبقى بطيئة.

أما لدى الأفرع المبيضية من نوع Polytrophic و Telotrophic، فإن نواة البويضة تبدو عادة غير نشطة ولا تتدخل في إنتاج الـ RNA. لذلك فإن الخلايا المغذية هي التي تتدخل لإنتاج الـ RNA. ويتم نقل الـ RNA من الخلايا المغذية إلى البويضة عن طريق أنبوب التغذية، وأثبتت الدراسات الحديثة بأنه لدى الذبابة المنزلية وذبابة كاليفورنيا، والتي تحتوي على أفرع مبيضية متعددة الخلايا المغذية، بأنه يوجد تيار من الـ RNA ينطلق من الخلايا المغذية الأكثر داخلية بالنسبة للخلية الجرابية التي تصل إلى البويضة، ويتحول جزء من هذا الـ RNA من قبل الخلايا المغذية على شكل جسيمات ريبية إضافة لـ RNA ذائب (منحل) لا يمكن ملاحظته بمساعدة المجهر

الإلكتروني. وبذلك فإن الكمية الكبرى من الجسيمات الريبية تنتقل إلى البويضة وتسمح بتشكيل المح ومن ثم التطور الجنيني بشكل سريع.

ولدى بعض الحشرات، مثل Tiquilidae تشترك نواة البويضة، ونوى الخلايا المغذية بتصنيع الـ RNA الضروري.

٢- المخزون البروتيني :

إن الدم هو المصدر الرئيس للمخزون البروتيني عند البويضات، وقد وجد عند بعض الحشرات (Hyalophora) أن دم الإناث يحتوي على بروتينات خاصة لا توجد عند الذكور، وتمتص هذه البروتينات بشكل مفضل من قبل البويضات وتصبح مركزة داخل مح البويضة بنسبة أكبر بـ ٢٠-٣٠ مرة عما هو موجود في الدم، أما بروتينات الدم الأخرى فإنها تمتص ولكن بكميات أقل. وتدعي هذه البروتينات الخاصة باسم البروتينات الأنثوية، وتصنع من قبل الجسم الدهني، والذي يلقي بها في الدم، وبمرور هذا الأخير في الفراغ الموجود ما بين الخلايا الجرابية يصل إلى سطح البويضة حيث يتم أخذ البروتينات الأنثوية من قبل خلايا البويضة عن طريق ظاهرة الابتلاع Pinocytose (الشكل ١١،٤) تتحد الكريات الصغيرة الناتجة معاً لتشكل كريات بروتينية كبيرة وتحاط بغشاء خاص. وقد وجد عند بعض الحشرات أن البويضة والخلايا الجرابية تقوم بتصنيع البروتينات ولكن بكميات قليلة، وتبقى بروتينات الدم هي الأكثر.

لا يكون مصدر بروتينات البويضة لدى حشرة Hyalophora فقط من خارج البويضة، لأن التجارب أوضحت بأن البويضة نفسها تقوم بتصنيع جزء من بروتيناتها، وعند حشرات الدروسوفيل يكون الحصول على البروتينات من الدم قليلاً جداً لأن البويضة لها القدرة على تصنيع الجزء الأكبر من البروتينات، أما الجزء الآخر فيأتي عن طريق الخلايا المغذية. وقد لوحظ بأنه أثناء تدهور الخلايا المغذية، فإنها ترسل جزءاً من السيتوبلازم الخاص بها إلى البويضة، والبروتينات أيضاً كنتيجة لهذه العملية.

أما الخلايا الجرابية فإنها تبدي ظواهر نشاط كبيرة، فالشبكة السيتوبلاسمية الداخلية المحيطة، وجهاز كولجي متطور جداً. وتحرر هذه الخلايا عند حشرة *Hyalophora*، مواد ذات طبيعة بروتينية تحرض نشاط ظاهرة الابتلاع لدى البويضة، ووجدت الظاهرة نفسها لدى حشرة *Leptinotarsa*، فالخلايا الجرابية تفرز معقداً سكرياً بروتينياً، وافترض بأن هناك تفاعلاً ما بين هذا المعقد والبروتين الأنثوي الذي تحصل عليه البويضة.

إذاً فإن البروتينات المحية ذات أصل مختلف فهي إما خارجية أو داخلية، ولدى حشرة *Hyalophora* يكون مصدر البروتينات من: البويضة والخلايا المغذية والخلايا الجرابية والدم، وتختلف أهمية كل مصدر حسب نوع الحشرة.

٣- المخزون السكري والدهني :

لا يوجد الغلوكوجين في بويضات كل الحشرات، فعند حشرات *Bombus* و *Anisolabis* يحول السكر القادم من الدم إلى غليكوجين وذلك عن طريق الخلايا المغذية وبعد ذلك ينقل الغليكوجين إلى البويضة، أما عند الحشرات الأخرى فلا يظهر الغليكوجين في البويضة إلا بعد هضم الخلايا المغذية، وفي هذه الحال قد تسهم الخلايا الجرابية في تصنيعه أو أن البويضة نفسها تقوم بصنعه ابتداءً من الغلوكوز كما هو الحال عند النمل.

أما المخزون الدهني، فمصدره عند غالبية الحشرات هو الجسم الدهني، إذ لوحظ بأنه عندما يوجد انخفاض في المخزون الدهني للجسم فإن الزيادة داخل البويضة تظهر. ومن المحتمل أنه لدى الحشرات ذات الأنابيب المبيضية من نوع *Meroistic* تحصل البويضات على الدهون اللازمة لها عن طريق الخلايا المغذية. ويوجد ثلاثة أنواع من المحتويات الدهنية :

التجمعات الأولية للمواد الدهنية، وهي حبيبات تحتوي بشكل رئيس على
الليبيدات الفوسفورية Phospholipids.

الحبيبات التي تحتوي على كميات كبيرة من الغليسيريدات الثلاثية
Triglyceride وتحاط هذه الحبيبات بطبقة من الليبيدات الفوسفورية.
النوع الأخير من الحبيبات يتكون من الغليسيريدات الثلاثية المشبعة.
د- غشاء المح وتكوين قشرة البويضة Chorionogenesis :

بعد عملية تصنيع بروتينات المح Vitellogenin synthesis وانتهاء تراكم
المح Yolk accumulation، تحاط البويضة وهي لا تزال في أفرع المبيض، بغلافين :
الغلاف الداخلي وهو رقيق ويطلق عليه اسم الغلاف المحي Vitelline envelope، أما
الغلاف الخارجي أو القشرة Chorion فيكون أكثر سماكة وذا تركيب معقد، وتقوم
الخلايا الجرابية (Follicule) بإفراز هذا الغلاف المحي. وقد بينت الدراسات فوق
التركيبية عند حشرة Aeshma أن المادة الأساسية للغشاء المحي تصنع داخل الشبكة
السيتوبلاسمية الداخلية المحيية، وفي جهاز كولجي للخلايا الجرابية، وبعد ذلك تفرز إلى
داخل الفراغ المحيط بالبويضة على هيئة أجسام محيية، تتحد هذه الأخيرة فيما بعد لتشكل
طبقة مستمرة هي الغشاء المحي. وقد تساهم البويضة في إفراز هذا الغشاء.

تتشكل قشرة البويضة Chorion بعد الانتهاء من إفراز الغشاء المحي وتقوم
الخلايا الجرابية غالباً بإفراز هذه القشرة، لكن عند الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae
تفرز قناة المبيض المشتركة القشرة إضافة إلى الخلايا الجرابية. وتتألف القشرة من
طبقتين: الداخلية وتدعى Endochorion والخارجية وتدعى القشرة الخارجية
Exochorion (الشكل ١١,٦). وتحتوي طبقة Endochorion على عديد من الفراغات
Airspaces والتي تدعم بدعامات خلوية Pillar وتقوم الخلايا الجرابية Follicle cells
عند هذه الحالة بإنتاج مادة حشوية Flocculent material والتي تحتل الفراغ ما بين

الدعامات، ووظيفة هذه المادة هي تدعيم طبقة Outer endochorion المتشكلة حديثاً. وحالما تجف طبقة القشرة فإن هذه الحشوة تتلاشى تاركة فراغات هوائية (الشكل ١١,٦). ويوجد على القشرة فتحة النقيير Micropyle أو Aeropyles والتي تكون فيما بعد خطوط الفقس Hatching lines (الشكل ١١,٧).

وتتصلب طبقة القشرة عادة فور تشكلها ولكن في بعض الأحيان يتم ذلك بعد وضع البيض كما هو الحال عند البعوض حيث تتصلب البيوض وتزداد قتامة بعد يوم واحد من وضعها.

٣- ارتشاف البويضات : Resorption

يمكن أن يتم إتلاف البويضات في المبايض وارتشافها في أي مرحلة من مراحل تطورها ولكن غالباً ما تشاهد في البويضات الطرفية وخلال مرحلة تراكم المح. حيث يتحطم غلاف مح البيضة خلال هذه العملية وتخترق البروتينات والليبيدات المشكلة له وتعود إلى الدم.

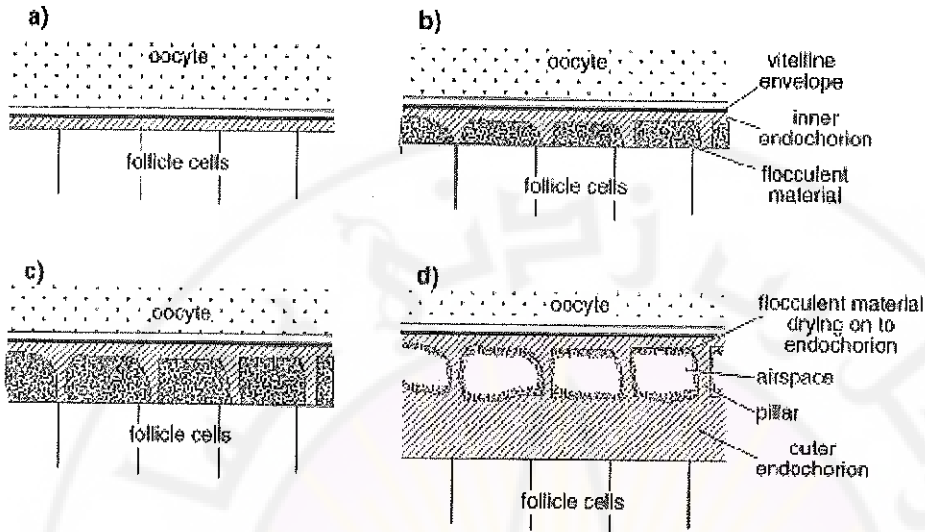
و يلاحظ انكماش ملحوظ في البيوضة والخلايا الجرابية المحيطة بها. وتزايد هذه الظاهرة في حالات عديدة منها: نقص الغذاء عند الأطوار الكاملة للإناث، أو عند الحشرات المتطفل عليها، أو عند عدم قدرة الإناث على وضع أو تلقيح البيوض المنتجة، أو نقص هرمون الحداثة . JH

٤- الإباضة : Ovulation

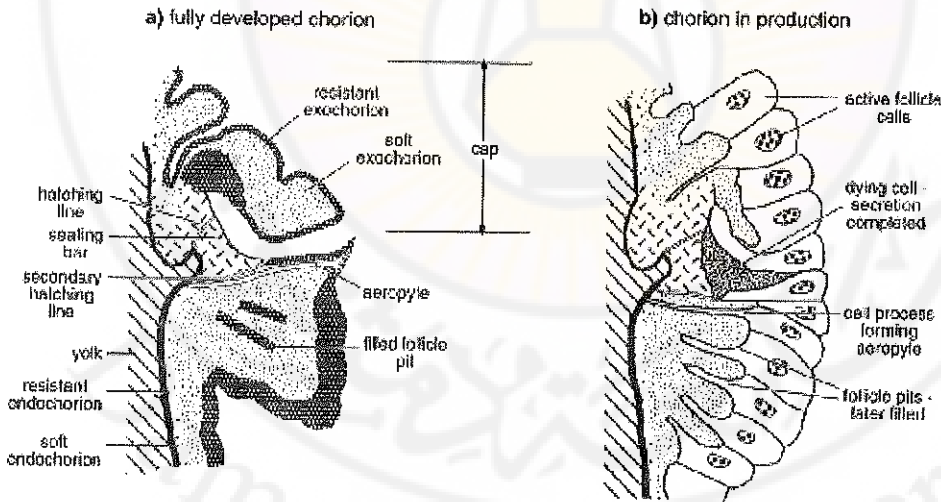
عندما تتضج البيوضة الموجودة في قاعدة فرع المبيض، تتفكك الخلايا الجدارية Follicular epithelium وتجتاز البيوضة السداة الطلائية إلى قناة المبيض الجانبية. وتساعد تقلصات قنوات المبيض الجانبية على دفع البويضات الناضجة عبر السداة، والذي يكون تحت مراقبة الجهاز العصبي المركزي والمراقبة الهرمونية، حيث تسقط الخلايا الجدارية المتبقية بعد الإباضة، ومن ثم تهضم وتخترق. تجتاز البيوضة بعد

الإباضة القناة الجانبية والقناة المشتركة حتى يتم تلقيحها، أو قد تضاف لها بعض الإفرازات الإضافية وذلك حسب نوع الحشرات.





الشكل ١١,٦ رسم تخطيطي يبين طبقات قشرة البويضة ومراحل تكوينها وتشكل الفراغات الهوائية.



الشكل ١١,٧ رسم تخطيطي يوضح تكوين خطوط القوس وفتحة النقيير في البويضة.

آ- قشرة البويضة مكتملة النمو ب- القشرة في مرحلة التكوين (Beament, 1946)

٤- المراقبة الهرمونية لنشاط التكاثر عند الأنثى (الشكل ١١,٨) :

يستدعي التوافق الذي يظهره نشاط المبيض مراقبة هرمونية، ولكن مصدر هذه الهرمونات قد يكون مختلفاً، فعند الحشرات المجنحة لا نجد الغدد الصدرية، لذلك فإن مصدر الهرمونات المنظمة هو الغدد الصم (C.A) والخلايا العصبية المفترزة. كما أن إنتاج البيوض يتعلق بعوامل عدة كالتغذية والفترة الضوئية، التزاوج، أو غياب الأجنحة في المهبل عند الحشرات الولود.

عرف دور الغدد الصم كمراقب لنشاط المبيض عند كثير من الحشرات منذ زمن طويل، فقد وجد عند حشرة Rhodnius أنه أثناء تناول الحشرة الكاملة وجبة من الدم فإن ذلك يؤدي إلى تطور الغدد الصم وكذلك البيوضات، وفي حال إزالة الغدد الصم عند هذه الحشرات فإن الخلايا الجرابية تهاجم البيوضات التي هي في طور ما قبل تشكل المح وتعضمها، وقد أثبتت الدراسات أن الهرمون الذي تفرزه الغدد الصم ليس متخصصاً جنسياً، ويمكن في هذه الحال مقارنته بهرمون الفتوة JH.

وتقوم الغدد الصم أيضاً بتنظيم عمليات الاستقلاب ومراقبتها في الجسم الدهني وبخاصة مراقبة تشكل البروتينات الأنثوية الفردية لتشكل المح، ووجدت هذه الظاهرة عند الكثير من الحشرات Rhodnius والصرصار.

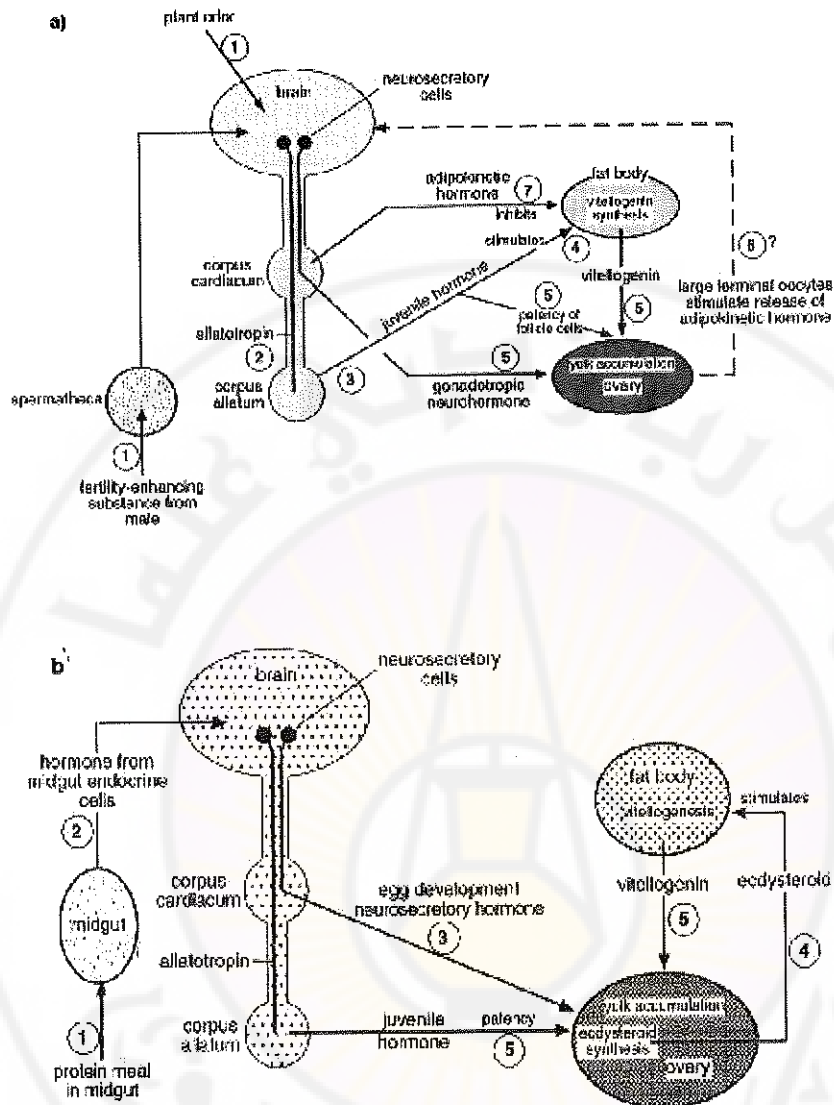
وتؤثر هرمونات الغدد الصم Gonadotropic neurohormones مباشرة في مخزون المح الذي تحصل عليه البيوضة عند الجراد (الشكل ١١,٨a)، فأتساءل وجود الغدد الصم يلاحظ أن البيوضة التي تدخل في طور تشكل المح تصبح لديها الفراغات الموجودة بين الخلايا الجرابية لتسمح بعبور المواد البروتينية، وفي حال غياب هذه الغدد فلا نجد هذه الفراغات.

لقد أثبتت الدراسات أيضاً أن هناك أعضاء أخرى لها تأثير في النشاط التكاثري الأنثوي، فقد وجد أن الخلايا العصبية المفرزة للمخ الأول هي المسؤولة عن تشكل البويضات، وأن تخريب الجزء الأمامي للمخ الأول Parsintercerebralis يؤدي إلى اضطراب عمل المبيض ومن ثم إلى عقم قد يكون كاملاً، وقد يكون تأثير المخ غير مباشر وذلك عبر الغدد الصم، فقد وجد عند حشرة Rhodnius أن امتلاء الأنبوب الهضمي بالدم، هو المحرض الأساسي لبدء نشاط الخلايا العصبية المفرزة والتي بدورها تفرز وبسرعة الهرمون المنشط للغدد الصم Allatotropin (الشكل b ١١,٨).

ويقوم المخ غالباً بمراقبة مزدوجة وذلك عن الطريق العصبي أو عن الطريق الهرموني، فالمخ هو المسؤول عن الغدد الصم ومن ثم المسؤول عن إخصاب الإناث، فقد أثبتت الدراسات التي أجريت على حشرة Oncdpeltus أن إزالة الخلايا العصبية المفرزة للمخ الأول لا تسمح للغدد الصم بالوصول إلى تطورها الكامل ومن ثم يكون إخصاب الإناث منخفضاً.

وفي حال جوع الحشرة يؤثر المخ عن طريق الأعصاب في الغدد الصم ويقوم بدور مثبط وبذلك لا تتضج البويضات.

وتؤثر الخلايا العصبية المفرزة المخية مباشرة في نشاط المبيض عند الكثير من الحشرات، فإن تخريب مقدمة المخ الأول يخفض نسبة الإخصاب، ويؤخر وضع البيض، وقد وجدت هذه الظاهرة عند حشرات Carausius وعند هذه الأخيرة لا تقوم الغدد الصم بأي تأثير في عمليات تشكل البيض.



الشكل ١١,٨ رسم تخطيطي يوضح المراقبة الهرمونية لجهاز التكاثر عند الأنثى.

أ- عند حشرة الجراد *Locusta* ب- عند حشرة *Rhodnius*

(Gadot & Applebaum, 1985; Yin *et al*, 1990)

وتقوم الغدد الصم بمراقبة نشاط الغدد الإضافية، التي يترافق تطورها مع نمو البيوضات، وتقوم الغدد الإضافية بإنتاج مفرزاتها في وقت الإباضة وأثناء وضع البيض. ففي حال إزالة الغدد الصم C.A تبقى الغدد الإضافية صغيرة ولا تنمو إلا عندما تزرع هذه الغدد الصم ثانية.

ثانياً - الجهاز التناسلي عند الذكر:

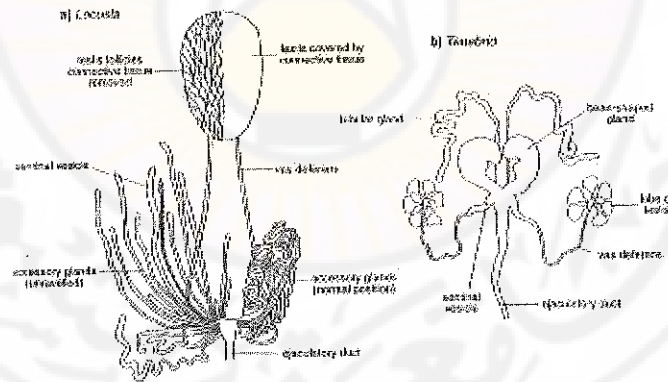
يشبه جهاز التناسل الذكري في ترتيبه جهاز التكاثر عند الأنثى، إذ يخرج من كل خصية (Testis) قناة ناقلة مزدوجة (Vas deferens) تتوسع غالباً لتعطي الحوصلة المنوية (Seminal vesicle). تلتنقي القناتان الناقلتان وتشكلان قناة مشتركة هي القناة القاذفة (Ejaculatory duct)، وينتهي الجزء الطرفي للقناة القاذفة داخل عضو السفاد، وتتضم القناة الناقلة إلى الغدد الإضافية Accessory glands (الشكل ١١,٩). في بعض الحالات تصب القنوات الناقلة مباشرة إلى الخارج دون أن تشكل قناة قاذفة ومثال ذلك حشرات Dermaptera,phemeroptera, Protura.

١ - بنية الخصيتان والقنوات التناسلية والغدد المساعدة:

يمكن أن تتوضع الخصيتان فوق القناة الهضمية في البطن أو تحتها. وغالباً ما تكونان بالقرب من الخط الوسطي الظهري. وتتألف كل خصية من عدد من الأنبابيب المنوية (Testis tubes or Follicles). ويختلف عدد هذه الأنبابيب حسب نوع الحشرة، فمثلاً لدى الحشرات المفترسة التابعة لغمدية الأجنحة، يوجد أنبوب واحد ولدى القمل يوجد اثنان، أما لدى فصيلة الجراد فقد يصل العدد إلى أكثر من مئة أنبوب منوي، وقد تتألف الخصية من أكياس بسيطة Sacs غير مقسمة كما هو الحال لدى الذباب، أو قد تتجمع هذه الأنبابيب على شكل فصوص منفصلة Lobes كما هو الحال عند بعض غمديات الأجنحة (الشكل ١١,٩)، أو قد تكون هذه الأنبابيب منفصلة بشكل غير تام كما عند بعض حشفيات الأجنحة (الشكل ١١,١٠).

يتكون جدار الأنبوب المنوي من طبقة من الخلايا الطلائية الرقيقة، تحيط بها غشاء قاعدي Follicle epithelium، ويوجد غشاء ملون ورقيق جداً يحيط بالأنابيب المنوية (Peritoneal sheath) (الشكل ١١،١٠) كافة. وقد تلتحم الخصيتان مع بعضهما بعضاً ونجد هذه الحالة لدى بعض حشرات غشائية الأجنحة، وحرشفية الأجنحة، وعند هذه الأخيرة يمكن أن تلتحم الخصيتان تماماً وتشكلان كتلة واحدة في الوسط. ينتهي كل أنبوب منوي بقناة دقيقة قصيرة Vas efferens والتي تتصل بدورها بالقناة الناقلة Vas deferens (الشكل ١١،١٠) وتغلف القناة الناقلة بنسيج طلائي سميك نسبياً، يرتكز على الغشاء القاعدي، والذي يحاط بدوره بطبقة من العضلات الدائرية. وتتصل كل قناة ناقلة بالقناة القاذفة. وقد تنتفخ أحياناً القناة الناقلة مشكلة الحوصلة المنوية.

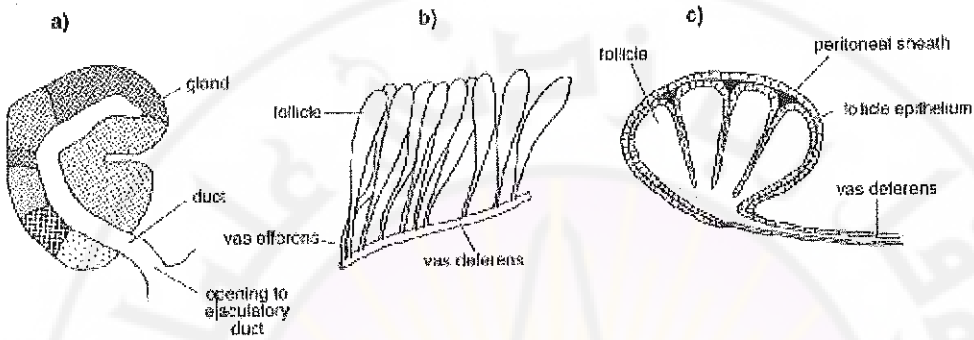
تؤدي القناة القاذفة إلى الأعضاء الذكرية الخارجية (عضو السفاد). إن الأصل الجنيني لهذه القناة هو الأدمة الخارجية وتحاط هذه القناة من الداخل بطبقة من الكيوتيل، وقد يحتوي جدارها على ألياف عضلية. أما عند ذكر نحل العسل فلا توجد هذه الألياف العضلية.



الشكل ١١،٩ جهاز التكاثر الذكري أ- الخصية عند الجراد تحوي على عدد كبير من الأنابيب المنوية والغدد المساعدة ب- الأنابيب المنوية على شكل فصوص منفصلة عند Tenebrio (Imms, 1957)

قد يكون منشأ الغدد المساعدة التناسلية مختلف: فقد تكون ذات أصل أدمي خارجي *Ectadenia* وفي هذه الحالة تفتح الغدد في القناة القاذفة (حشرات غمدية الأجنحة) (الشكل ١١,٩b)، وقد يكون أصلها الأدمة الوسطى *Mesadenia* وفي هذه الحالة تفتح الغدد المساعدة في القناة الناقلة (حشرات مستقيمة الأجنحة) (الشكل ١١,٩a). ويختلف عدد هذه الغدد باختلاف الأنواع، فبعض الحشرات لا تحتوي على غدد مساعدة (حشرات عديمة الأجنحة وبعض أنواع الذباب) وقد يصل عددها عند بعض الحشرات إلى ١٥ غدة مساعدة (الجراد) (الشكل ١١,٩a). وتحتوي كل غدة مساعدة على طبقة واحدة من الخلايا الطلائية والتي يختلف تركيبها حسب درجة تطورها ونوع المفرزات التي تنتجها هذه الخلايا. فعلى سبيل المثال الغدد التناسلية المساعدة عند *Tenebrio* والتي تشبه بشكلها حبة الفول *Bean-shaped gland* تحتوي على ثمانية أنواع من الخلايا المتميزة مورفولوجياً والتي تفرز عدداً من المفرزات المختلفة (الشكل ١١,١٠ a). تصبح الغدد التناسلية وظيفية في طور الحشرة الكاملة، وتختلف الإفرازات التي تنتج داخل الممرات التناسلية والغدد الإضافية اختلافاً كبيراً، فمثلاً عند النحلة يفرز جدار القناة القاذفة سائلاً يختلط بالحيوان المنوي، أما الغدد الإضافية فإنها تفرز مادة مخاطية تتخثر أثناء تماسها للهواء والماء، وتشكل بذلك سدادة داخل الممرات التناسلية الأنثوية لتأمين حفظ الحيوانات المنوية، فعند الجراد والصرصار يمكن تمييز أنواع مختلفة من الغدد المساعدة، وذلك اعتماداً على مظهرها العام وعلى طبيعية إفرازاتها الكيميائية. وتساهم مفرزات هذه الغدد في تكوين الكيس المنوي *Spermatophore*، وتحتوي إفرازات الغدد المساعدة عند فراشة الحرير على الأندول الكيدامين وهي الوحيدة التي تفرز هذه المادة المحرصة للممرات التناسلية الأنثوية. وهذا ضروري لتسهيل حركة الحيوانات المنوية وهجرتها إلى المخزن المنوي (الحافظة المنوية) *Spermatheca* كما إن إفرازات الغدد المساعدة الذكرية هي المسؤولة عن

التثبيط المؤقت لاستقبالية الأنثى الجنسية بعد التزاوج، كما أنها تشجع إنتاج البيض، ووضع البيض عند الكثير من الحشرات التابعة لمختلف الرتب الحشرية (الجراد - ذبابة الخل.).



الشكل ١١،١٠ الأعضاء التكاثرية عند الذكر. آ- الغدد المساعدة بشكل حبة الفول عند *Tenebrio* (الألوان المختلفة تبين المناطق المختلفة والتي تنتج إفرازات مختلفة). ب- الأنابيب المنوية عند *Orthoptera* تنفتح بشكل منفصل في القناة الناقلة. ج- مقطع في خصية ذكر *Lepidoptera* توضح الأنابيب المنوية منفصلة بشكل جزئي ومنفتحة على القناة الناقلة (Dailey, Gadzama & Happ, 1980)

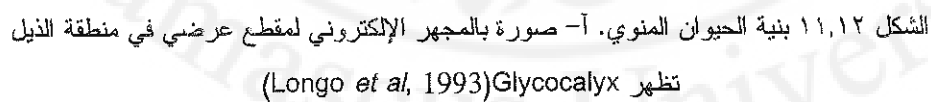
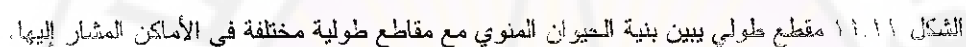
٢- الحيوان المنوي *Spermatozoa*:

آ- بنية الحيوانات المنوية الناضجة: Structure of mature spermatozoa:

تكون الحيوانات المنوية الناضجة لدى معظم الحشرات خيطية الشكل ويبلغ طولها نحو ٣٠٠ ميكرون، وقطرها أقل من واحد ميكرون مع وجود رأس وذيل تقريبا بالقياسات نفسها (الشكل ١١،١١). وقد يصل طولها لدى بعض حشرات *Drosophila* إلى ١٥ مم. ويحاط الحيوان المنوي أيضا بطبقة خلوية بسماكة ١٠ نانومتر والتي تحاط بدورها بطبقة مخاطية Glycocalyx (الشكل ١١،١٢).

تشكل النواة الجزء الأكبر من منطقة الرأس، وهي محاطة بطبقة رقيقة من السيتوبلاسم، ويتوضع الأكروزوم (Acrosome) في مقدمة النواة ويحاط عادة بطبقة أخرى تسمى Extra-acrosomal layer (الشكل ١١،١١)، وهو يلعب دوراً مهماً في التصاق الحيوان المنوي مع الببيضة، كما أنه يقوم أغلفة الببيضة، ويسمح بذلك للنطفة بالدخول إلى داخل الببيضة. وقد لا يوجد الأكروزوم لدى بعض الحشرات (شبكة الأجنحة).

يوجد الخيط المحوري (axoneme or axial filament) خلف النواة مباشرة، والذي يمتد على طول ذيل الحيوان المنوي. ويتألف الخيط المحوري من زوج من الأنابيب الدقيقة المركزية (Central tubule) والتي تحاط بحلقة من تسع أنابيب مزدوجة (Doublet) وتسعة أخرى مساعدة (Accessory tubule). ويختلف توزيعها حسب نوع الحشرات، ويعتقد بأن هذه الدوائر الحلقية، والأنابيب الدقيقة، هي المسؤولة عن حركة ذيل الحيوان المنوي. وتوجد الجسيمات الكوندرية (Mitochondrial derivative) على جانبي الخيط المحوري، موفرة الطاقة اللازمة لحركة ذيل الحيوان المنوي (الشكل ١١،١١). تتجمع الحيوانات المنوية مع بعضها على هيئة حزم (bundles) في مراحل تكوينها الأولي وقد تستمر على هذه الحالة حتى انتقال الحيوانات المنوية إلى الأنثى. وقد توجد الحيوانات المنوية في أزواج ملتصقة حول بعضها بعضاً (حشرات غمدية الأجنحة، ولدى ذكور Thermobia)، ولكن يحافظ كل حيوان منوي على غشائه الخاص، ويوجد في الوقت نفسه غلاف عام يلف الحيوانات المنوية، أما عند ذكور حشرة Parlatoria فوجد أن طول الحيوانات المنوية يساوي طول الحزمة، وتتنظم هذه الحيوانات المنوية باتجاه واحد ضمن الحزمة، وتكون حركة الحزمة ناتجة عن النشاط المشترك للحيوانات المنوية كافة ضمنها.



ب- تكوين الحيوان المنوي Spermatogenesis:

ينقسم كل أنبوب منوي إلى عدة مناطق توافق مراحل تكون الحيوان المنوي

المختلفة (الشكل ١١، ١٣):

- المنطقة الجرثومية Germarium:

وتوجد في قمة الأنبوب المنوي وتحتوي على الخلايا المنوية الأم Germ cells وتتضاعف هذه الخلايا لتعطي الخلايا المنوية Spermatogonia وتختلط بخلايا الوريقة الوسطى، ونجد في قمة الأنبوب المنوي غالباً خلايا كبيرة الحجم تلعب دوراً مغذياً.

- منطقة النمو (الخلايا المنوية الأولية Spermatocytes):

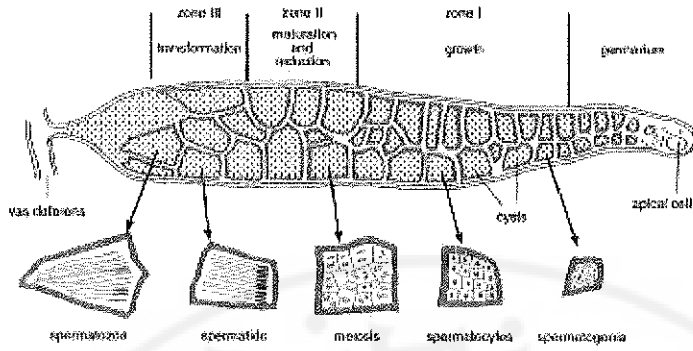
تحاط كل خلية منوية أولية Spermatogonia بغطاء من الخلايا مشكلة صندوقاً خلويّاً Cysts، تنقسم في داخله الخلايا الجنسية الثانوية Spermatogonia عدة انقسامات خيطية (٦-٨) وتعطي مجموعة من الخلايا ٦٤ إلى ٢٥٦ لتعطي (Spermatocytes).

- منطقة النضج Maturation:

تنقسم خلايا Spermatocytes انقسامين منصفين وتعطي ٤ خلايا تدعى الحيوانات المنوية الأولية Spermatides. وتحتوي كل خلية على نصف عدد الصبغيات.

- منطقة التحول Transformation (Spermiogenesis):

في هذه المنطقة تتحول الحيوانات المنوية الأولية إلى حيوانات منوية مذنب Spermatozoa في عملية تعرف باسم Spermiogenesis ويتطلب تشكل الحيوانات المنوية تركيز المواد النووية داخل رأس الحيوان المنوي وتطور الذنب المرتبط بالخيط المحوري.



الشكل ١١، ١٣ رسم تخطيطي لأنبوب منوي يبين المراحل المتتالية لتطور الحيوان المنوي (Wigglesworth, 1965)

ينتهي تكوين الحيوانات المنوية، عند غالبية الحشرات عند ظهور طور الحشرة الكاملة، وتهاجر الحيوانات المنوية إلى الحوصلة المنوية ابتداء من الأيام الأولى لحياة الحشرة الكاملة، بعد ذلك تبدأ الخصيتان بالضمور شيئاً فشيئاً، وقد تحافظ الخصيتان على نشاطهما عند بعض الحشرات بخاصة تلك التي تتزاوج أكثر من مرة ونجد هذه الحالة عند فصيلة (Chrysomelidae). ولا تتحل الطبقة الجيلاتينية والتي تجمع الحيوانات المنوية إلا داخل الحوصلة المنوية، ولكن في أغلب الحالات تتحرر Spermatides منذ لحظة خروجها من الخصية وتتحل المواد التي تجمعها وكذلك جدار Cysts. عندما تصل الحيوانات المنوية إلى الحوصلة المنوية، تصبح غير متحركة أما سبب عدم الحركة فهو غير معروف تماماً، وقد يعزى ذلك إلى تراكم الحيوانات المنوية بشكل كثيف ضمن الحوصلة المنوية، أو قد يكون سببه نقصاً في كمية الأوكسجين، أو تغيراً في درجة الحموضة PH كما هو الحال لدى الصرصار، Periplancta وأخيراً قد يكون السبب هو غياب المواد المحرصة (حالة دودة الحرير).

تمتاز الخلايا الطلائية للحوصلة المنوية بنشاط إفرازي كبير، وثبت بأنها تنتج لدى الجراد، مواد لزجة تضاف إلى المواد التي تفرزها الحيوانات المنوية غير الناضجة أثناء تطورها. تحافظ الحيوانات المنوية على حيويتها ضمن الحوصلة المنوية، لأشهر عدة وذلك عند الحشرات التي تعيش أطوارها الكاملة لمدة طويلة.

٣ - المراقبة الهرمونية لنشاط التكاثر عند الذكر :

تؤثر الغدد الصم (C.A) في تشكل الحيوانات المنوية عند الذكر، ولا تلعب تغذية الحشرة إلا دوراً ثانوياً في تكوين الحيوانات المنوية.

ويلعب الوسيط الجزيئي الكبير Macromolecular factor دوراً رئيساً لتمييز الخلايا الجنسية إلى حيوانات منوية، وقد تم - اكتشاف هذا العامل في دم بعض الحشرات التابعة لعائلة Saturnidae.

وقد ينتج الوسيط داخل خلايا الدم المتخصصة، ويحرض الانقسام المنصف وتشكل الحيوانات المنوية، ولا ينشط هذا الوسيط إلا بوجود هرمون الإيكديزون.

وتقوم الغدد الصم (C.A) أيضاً بمراقبة الغدد الإضافية عند ذكور بعض الحشرات، فهي تنظم نمو الغدد الإضافية ونضجها وقد يكون لها بعض الآثار في التكاثر وسلوكيته، ولم يلاحظ أي تأثير للغدد الصم في الغدد الإضافية عند حشرة Calliphora.

ثالثاً- التزاوج وانتقال الحيوانات المنوية :

يتضمن انتقال الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى سلسلة من النشاطات المختلفة هي: تحديد موقع الجنس الآخر، ومن ثم المغازلة Courtship، يليه امتطاء الذكر للأنثى Copulation وأخيراً ينتهي بالتزاوج أو التسافد Insemination: الذي يعني انتقال الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى التابعة للنوع نفسه.

١- تحديد موقع الجنس الآخر والمغازلة والامتطاء:

وقد يتم لقاء الجنسين بفضل ردود فعل بسيطة، فمثلاً عند حشرات Ceratophyllus تلتقي الإناث والذكور بطريق الصدفة وتتعارف بفضل المحرضات الكيميائية بالملامسة، وقد يسهل اللقاء عندما ينجذب الجنسان إلى المكان نفسه أو المصدر الغذائي نفسه، كما هو الحال عند حشرات Buprestidae ولكن الحالة العامة يتم اللقاء عن طريق إصدار بعض المحرضات عن بعد والتي قد تكون كيميائية أو سمعية أو مرئية، فالكثير من حشرات Lampyridae تشير إلى وجودها بفضل الأعضاء الضوئية، أو تجيب على الإشارات الضوئية للجنس الآخر، وتستطيع أنثى Photinus pyralis أن تجيب على الإشارات الضوئية التي يبثها الذكر إذا كانت المسافة ما بين 5-6 أمتار، إن بث الأصوات واستقبالها يكون أفضل من الرؤية، وذلك للتعارف عن بعد، وبخاصة للحشرات التي تعيش بين الأعشاب أو في التربة، أو أثناء الطيران. والمعروف عند حشرات مستقيمة الأجنحة أن الذكر هو الذي يقوم بالغناء لجذب الإناث، وهذا ما نطلق عليه اسم غناء الدعوة، ويتبعها بغناء الغزل ومن ثم غناء التزاوج.

وعلى العكس من التحريض الغذائي والمرئي فإن التحريض الكيميائي التثبيتي لا يستجاب له مباشرة، لأنه يطلق بكميات ضئيلة (الفرمونات الجنسية)، ولكن من مزاياه: أنه يؤثر عن بعد (تكون المسافة كبيرة جداً أطول من الطريقتين السابقتين)، ويعد التحريض الكيميائي الطريقة الأكثر شيوعاً للتعارف والانجذاب. وتقوم الأنثى بإفراز فرمونات متخصصة جداً وهي ذات تأثير كبير، وقد وجدت هذه الفرمونات لدى إناث حرسية الأجنحة، مستقيمة الأجنحة، غشائية الأجنحة، ثنائية الأجنحة. .

يجب أن نتعرف الحشرة على الفرد الآخر من الجنس نفسه، لأن الانجذاب قد يكون متخصصاً ومؤكدًا، وبخاصة عند وجود الفروقات الجنسية الأنثوية، فمثلاً تحاول

ذكور فراشة الليل Saturnidae الجماع مع أي جسم تتبعث منه رائحة الفرمون الجنسي الأنثوي، دون الحاجة إلى أي منبه آخر، ولكن قد لا تكون عوامل الجذب الجنسي دائماً متخصصة، ولا بد من وجود عوامل أخرى للتعارف مثل الرؤية.

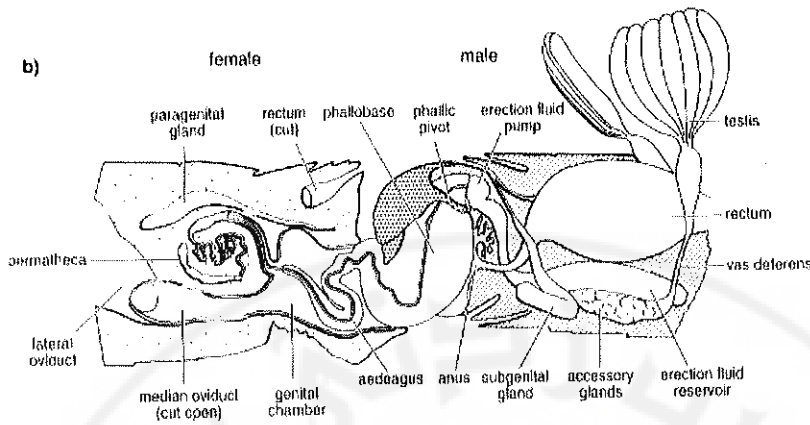
تتعرف ذكور حشرة Hypolimamas على الأنثى، بواسطة لونها البني المميز، إضافة لوجود حواف سوداء محددة، أما ذكور ذبابة الخل فإنها تتعرف أولاً على الأنثى بواسطة الرؤية، ومن ثم تتقر بواسطة زوج الأرجل الأمامية وهذا هو التمييز المحدد، وتتجذب ذكور Andrena إلى أعشاش الإناث عن طريق الفرمون الجنسي ولكن التنبيه النهائي والتعارف يكون بواسطة تميز أرجل الأنثى التي يكون لونها برتقالياً. وقد تساعد ظروف بيئية خاصة على تكتل النوع الواحد وتجمعه من الحشرات ويلعب ذلك دوراً مهماً في حدوث الجماع، مثال ذلك تكوين الأسراب المفروية لدى ثنائية الأجنحة (Nematocera). وتشكيل الأسراب هو سلوك تتجمع فيه الحشرات في مكان معين وليس بالضرورة أن يكون هذا السلوك مرتبطاً بالتجمع من أجل التزاوج، ولو أن هذا قد يحصل بشكل طبيعي في السرب. وقد يختلف موعد تكون هذه الأسراب، ففي المناطق الاستوائية تكثر صفة تشكل الأسراب في فترة الشفق قبل الغروب أو قبل شروق الشمس، أما في المناطق المعتدلة فقد تكون هذه الأسراب خلال أي وقت من النهار.

عندما يتعرف الذكر على الأنثى، فإنه يحاول الاتصال بها، لذلك فإنه يعلوها، وهذا ما يحدث عند حشرات Ammophilla (عشائبة الأجنحة)، والذبابة المنزلية، والرعاشات. .، وقد لا تستجيب الأنثى للذكر مباشرة وتكون متحفظة، وتحتاج لأن يثيرها قبل السماح له بالجماع، أو قد ترفضه كلياً. ويتم الرفض بعدة طرائق: إما برفسه، أو استخدام بعض الطرائق المثبطة له، كرفرفة الأجنحة، أو لوي البطن (ذبابة الخل). ولذلك نلاحظ أن بعض الذكور تلجأ إلى مغازلة الأنثى قبل الجماع، لكي يتجنب مهاجمتها له، فذكور حشرة Empids تقدم الغذاء للأنثى أثناء مغازلتها، أما ذكور حشرة

Panorpa فإنها تفرز قطرة من اللعاب وتجف هذه القطرة بسرعة، وتتغذى الأنثى عليها أثناء فترة تلقيح الذكر لها.

وتهدف المغازلة عند الحشرات إلى اقتراب الذكر من الأنثى، ثم يقفز أحدهما على ظهر الآخر ليتم الجماع بعد ذلك مباشرة. وتعد وضعية الجماع حالة مميزة لكل نوع، فالحالة الشائعة لدى الرتب الحشرية الأولية هي: أن الأنثى تركب فوق الذكر، وهذا ما نلاحظه لدى الصراصير، النطاطات وبعض الحفارات أما الحالة الثانية فتقابل نهايات البطن بمستوى أفقي واحد، وقد يستدعي ذلك أن تميل حلقات البطن الأخيرة بزاوية ١٨٠ درجة، وتوجد هذه الحالة لدى حشرات نصفية الأجنحة، فصيلة Tiquilidae، ولدى حشرات Tettigonidae، وثنائية الأجنحة، ولقد وجد أن هذه الوضعية قد تتم والذكر مقلوب على ظهره.

والحالة الثالثة، وهي الأكثر شيوعاً وتطوراً، هي أن يعلو الذكر ظهر الأنثى ونجد هذه الحالة لدى حشرات الذباب التابعة لفصيلة Tabanidae. أما عند حشرات الـ Acrididae فتعد هذه الوضعية أولية، لأن الذكر وأن كان يعلو ظهر الأنثى إلا أن نهاية بطنه تلتف أسفل بطن الأنثى، لذلك يطلق على هذه الوضعية اسم (الوضع العلوي الكاذب) (الشكل ١١، ١) وتوجد اختلافات في الأوضاع التي تتخذها الحشرات أثناء الجماع، حتى ضمن الرتبة الواحدة كما تتدخل زوائد الجسم المتحورة لتسهيل القبض على الأنثى (راجع مورفولوجيا الحشرات).



الشكل ١١،١٤ أحد وضعيات التسافد عند الحشرات تبين التفاف بطن الذكر أسفل بطن الأنثى.

٢- التسافد أو التزاوج : Insemination :

لا تتم عملية التسافد بعد ظهور الحشرة الكاملة مباشرة عند الكثير من الحشرات وبخاصة الإناث، التي ترفض وبقوة اقتراب الذكر منها لأنها تحتاج إلى بعض النضوج حتى تستطيع استقبال الذكر وغالباً ما تقع عند بعض الأنواع خاصية الاستقبال تحت تأثير المبايض كما هو الحال عند حشرة *Chorthippus paralleus* وتحت مراقبة الغدد الصم (C.A) مثل حالة الصراصير.

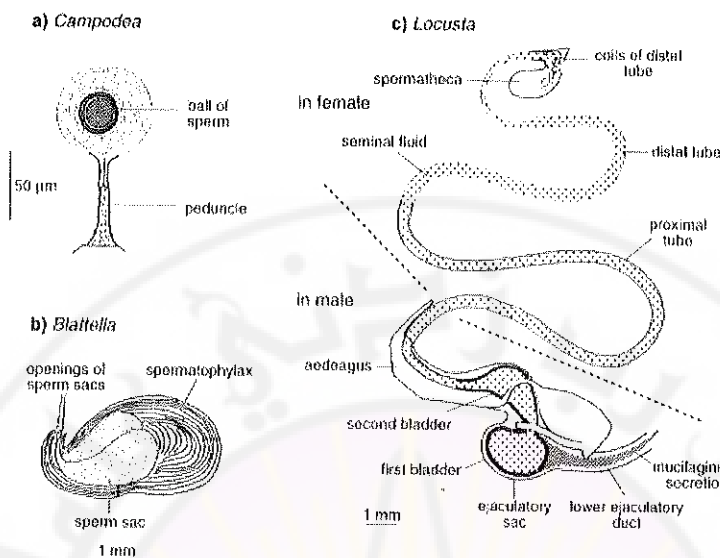
قد تؤدي بعض الحشرات حركات معينة قبل عملية التزاوج، فقد تتراقص الإناث والذكور في أسراب ويتم خلال هذه الفترة التسافد لمرة واحدة كما هو الحال عند نحل العسل، أو عدة مرات.

وفي الحشرات تكون عملية التسافد منفصلة تماماً عن عملية إخصاب البيوض والتي يمكن في بعض الحالات ألا تحدث قبل شهور أو سنوات من عملية التسافد. وخلال هذه الفترة يتم تخزين الحيوانات المنوية في المخزن المنوي عند الأنثى. وحسب نوع الحشرات يتم انتقال الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى إما بطريقة مباشرة أو

عن طريق تكوين كيس الحيوانات المنوية Spermatophore ويسمح وجود هذين النموذجين بالتعرف على تطور التكاثر الجنسي عند الحشرات.

تنتقل الحيوانات المنوية لدى الحشرات الأولية غير المجنحة إلى الأنثى بطرق غير مباشرة حيث توضع الحيوانات المنوية ضمن أكياس خاص تدعى (أكياساً منوية)، والتي تفرزها الغدد المساعدة عند الذكر (و في حال غياب هذه الأخيرة فإن غدد القناة القاذفة هي التي تقوم بإفراز هذه الأكياس) ويضعها الذكر فوق خيوط أو ركائز بحيث يمكن للإناث التقاطها، وتتم عادة هذه الطريقة في أماكن رطبة، حتى تمنع جفاف الحوامل المنوية. فلدى حشرات الكولومبولا والديبلورا (Campodea)، تكون الأكياس (الحوامل) المنوية مزودة بأعناق طويلة Penduncle، ويضع الذكر هذه الحوامل فوق ركيزة (١١,١٥) (هناك حالات مختلفة مبينة في الشكل ١١,٥). وتكون حياة الحيوانات المنوية قصيرة ضمن هذه الأكياس المنوية وقد تصل إلى يومين، ويستطيع الذكر أن ينتج حوالي ٢٠٠ كيس منوي في الأسبوع ولكن بعضها يؤكل من قبله أو من قبل حشرات أخرى. وتقوم أنثى الكولومبولا بالتقاط هذه الحوامل المنوية بواسطة فتحتها التناسلية وذلك بوجود الذكر، وبعد عملية غزل خاصة. ولدى أنواع أخرى يلاحظ أن الأنثى تلتقط هذه الحوامل المنوية أثناء غياب الذكر.

يتم الانتقال المباشر للحيوانات المنوية عند الحشرات الراقية مثل رتبة ذات الجناحين، حيث تستطيع بعض الحشرات التي تملك عضو سفاد طويل أن تضع الحيوانات المنوية مباشرة داخل المخزن المنوي Spermatheca. وتختلط غالباً الحيوانات المنوية ببعض الإفرازات اللزجة الناتجة عن الغدد الإضافية.



الشكل ١١,١٥ الأوكياس المنوية Spermatophore (Gregory, 1965; Khalifa, 1950)

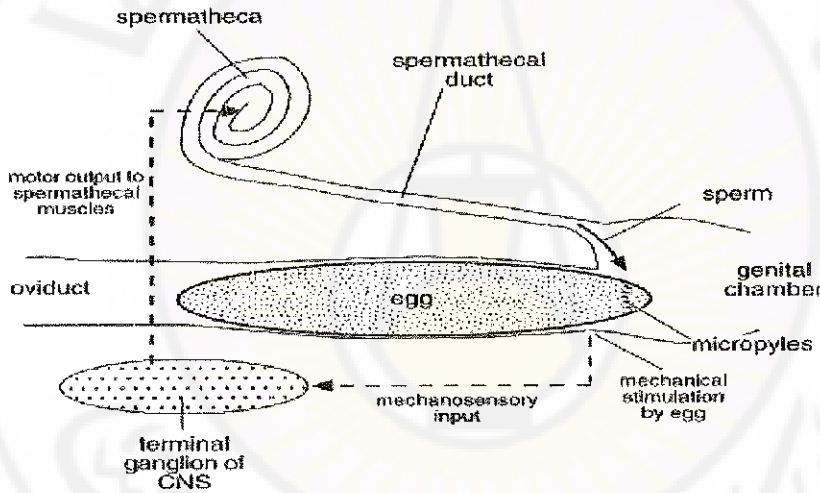
آ- تنتج بشكل مستقل عن الأنثى وتثبت على الأرض. ب- تحرر في الفتحة التناسلية للأنثى. ج- تنتج خلال تسافد الذكر والأنثى وتتصل مباشرة بالحافظة المنوية عند الأنثى.

وتوضع الحيوانات المنوية في المهبل أو داخل القابلة المنوية (Bursa copulatrix) تنتج بعد ذلك الحيوانات المنوية إلى المخزن المنوي وذلك عبر الممرات التناسلية الأنثوية. وقد وجد عند حشرة Rhodnis مادة O-Dihydroxyindol وتعرض هذه المادة الحركة الدودية للمهبل. وهناك الكثير من الطرائق الخاصة لنقل الحيوانات المنوية إلى الأنثى لا مجال لذكرها هنا.

رابعاً- الإخصاب Fertilization :

تستطيع الحيوانات المنوية البقاء مدة طويلة داخل المخزن المنوي قبل أن تخصب البويضة، ويتم الإخصاب عادة بعد الإباضة مباشرة، فأتاء نزول البويضة داخل قنوات المبيض المختلفة، تغادر الحيوانات المنوية المخزن المنوي وتلفح البيضة عن طريق النفير Micropyles.

ويزود المخزن المنوي عند الكثير من حشرات غمدية الأجنحة ونصفيات الأجنحة بعضلات ضاغطة يؤدي تقلصها إلى دفع بعض الحيوانات المنوية إلى المهبل. وقد تتعرض هذه العضلات (Mechanical input) نتيجة مرور البويضة داخل قناة المبيض وعبر الحجرة التناسلية كما هو الحال عند الصرصار والجراد (الشكل ١١،١٦)، ولكن عند غالبية الحشرات يتم خروج الحيوانات المنوية من المخزن المنوي كنتيجة للإباضة، وفي بعض الحالات يتم الإخصاب قبل الإباضة أي عندما تكون البويضة داخل المبيض، مثال حشرة Cimex فتصعد الحيوانات المنوية القنوات المبيضية إلى أن تصل إلى البويضة داخل أفرع المبيض حيث يتم إخصابها قبل أن تغلف بالقشرة.



الشكل ١١،١٦ التحكم بعملية الإخصاب عند الجراد (Okelo, 1979)

و قد يكون لبعض الإناث القدرة على إخصاب أو عدم إخصاب البويضات المارة عبر الحجرة التناسلية وذلك تبعاً لمؤشرات أو إشارات بيئية (Environmental cues). فعلى سبيل المثال: تميل إناث بعض المتطفلات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة لوضع بيوض غير ملقحة مذكرة 1N ضمن حشرات المن الصغيرة، بينما تضع البيوض الملقحة المؤنثة 2n ضمن حشرات المن كبيرة الحجم.

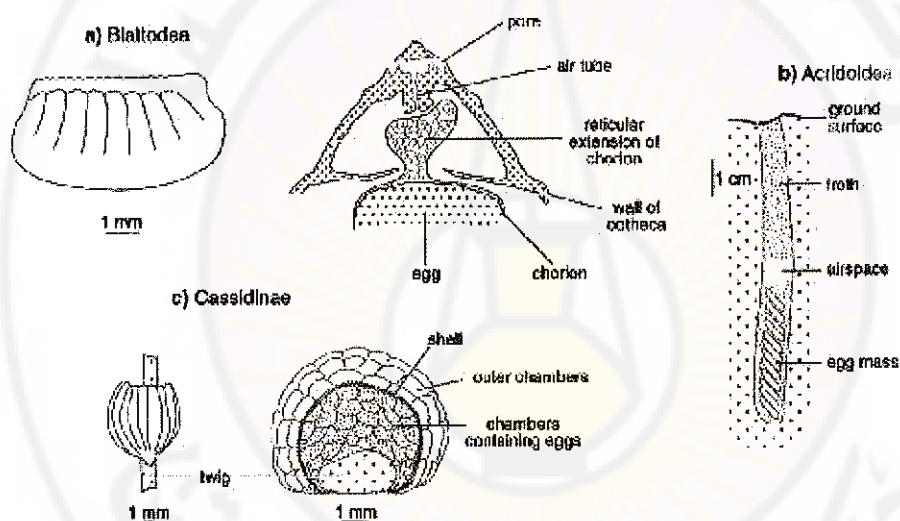
خامسا- وضع البيض Oviposition:

تضع غالبية الحشرات بيوضها بعد التزاوج، وقد جهزت الإناث بآلة وضع بيض (Ovpositor) تتناسب والمكان الذي ستضع فيه البيوض (راجع مورفولوجيا الحشرات) ويعد اختيار المكان المناسب من قبل الأنثى لوضع البيض من الأمور المهمة جداً، وذلك لضمان حماية البيض من الظروف البيئية غير المناسبة، والأعداء الطبيعية وكذلك وفرة غذاء اليرقات في المستقبل، لأنها تكون ضعيفة بعد الفقس. تضع غالبية الفراشات وحشرات نصفية الأجنحة بيوضها على سطح النبات الملائم كغذاء لليرقات، وتلتصق البيوض على سطح النبات بوساطة إفرازات الغدد المساعدة، وغالباً ما تضع الأنثى بيوضها على السطح السفلي للنبات، لحمايته من الحرارة العالية والجفاف. وقد توضع البيوض إما بشكل إفرادي أو على هيئة مجموعات.

وقد يتم وضع البيض في التربة (النطاطات)، أو ضمن الأنسجة النباتية (الترس). وتضع بعض إناث الذباب المتطفل بيوضها ضمن العائل، وذلك بفضل آلة وضع البيض المتطورة. أما الحشرات ذات اليرقات المائية (البعوض Culex) فتضع بيوضها بشكل مجموعات على سطح الماء، بينما تضع حشرات Anopheles بيوضها بشكل إفرادي، ويكون السطح البطني للبيضة باتجاه الأعلى، وذلك لاحتوائه على الفراغات الهوائية بقشرة البيضة.

وقد تضع بعض الحشرات بيوضها ضمن كيس خاص يدعى كيس البيض (Oothecae)، وقد يختلف شكل هذا الكيس وتركيبه باختلاف الحشرات. حيث تضع الصراصير Blattodea بيوضها على شكل صفين وكل صف يحتوي على ثمانية بيوض ضمن كبسولة، سرعان ما تتلون عند تشكلها. وتشكل ذروة هذه الكبسولة أخاديد موصولة إلى الخارج بتقوب Pore ومن الداخل بأنابيب هوائية Air tube (الشكل ١١، ١٧a). بينما تضع أنثى الجراد Acridoidea البيض أسفل التربة على هيئة

مبانيع egg mass تجمعها إفرازات رغوية Froth، وتغطي الحفرة التي تعلو كتلة البيض بطبقة من المادة الرغوية نفسها (الشكل ١١، ١٧ b). أما خنافس Basipta (Cassidinae) فإنها تلتصق كيس البيض على أغصان النبات Twig الذي تتغذى عليه انخسرة والذي تفرزه الغدد المساعدة التناسلية، ويتألف من عدد من الصفائح التي تتوضع على هيئة كيس مفتوح مقسم من الداخل إلى عدد من الحجرات Chambers (٣٠ حجرة)، وتوضع في كل خلية بيضة. وتلتصق الصفائح من الخارج بإحكام مشكلة قشرة صلبة Shell، تليها طبقة أخرى رقيقة ومفككة (الشكل ١١، ١٧ C).



الشكل ١١، ١٧ أ- أكياس البيض - عند المصصور (إلى اليسار) منظر جانبي للكيس، (إلى اليمين) مقطع عرضي في منطقة قمة كيس البيض ب- عند الجراد ج- عند خنافس Basipta (إلى اليسار) منظر جانبي للكيس، (إلى اليمين) منظر علوي للكيس (Muir & Sharp, 1904)

١- الحشرات الولود *Viviparity* :

قد تحفظ الأنثى ببيوضها داخل جسمها بعد الإخصاب،(قد تخصب أثناء وجودها في المبيض، أو داخل الجزء العلوي من قناة المبيض)، ويبدأ النمو الجنيني قبل وضع هذه البيوض. وقد تنفقس البيوض عن يرقات داخل جسم الأم، حيث يتم تغذيتها، ومن ثم فإن الأنثى تضع يرقات، وتدعى الإناث في مثل هذه الحالة الحشرات الولود (*Viviparous*). وقد يتغذى الجنين عند بعض الحشرات مباشرة من الأم إضافة للمح أو عوضاً عن المح، وتدعى هذه الحشرات (الولود الحقيقية). وهناك أقل تشريحي (*Anatomical adaptation*) في البيضة أو الأم لتسهيل انتقال المواد الغذائية الرئيسة إلى الجنين. وتكون عادة الإناث الولود أقل قدرة على الإنجاب مقارنة بالحشرات التي تضع البيض وسبب ذلك هو عدد الأنبيب المبيضية، التي تكون محدودة لديها. مثلاً لدى ذبابة *Glossina* أنبوب مبيضي واحد في كل مبيض، بينما يكون لدى الذبابة المنزلية نحو ٧٠ أنبوباً مبيضياً في المبيض الواحد.

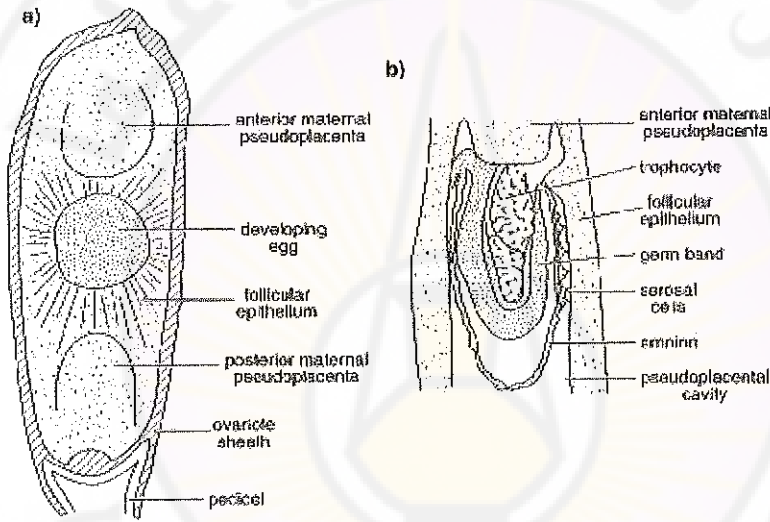
قد تحفظ بعض الحشرات الولود ببيوضها داخل الأنبيب المبيضية، مثال ذلك حشرات المن وحشرات *Chrysomelidae*، ويتم النمو الجنين ضمن هذه الأنبيب. أو قد تحدث بعض التحورات الخاصة في مهبل بعض الحشرات الذي يتضخم ويشكل رحماً، لكي تستقر فيه البيوض وتتابع نموها الجنيني، وهذا ما نلاحظه لدى إناث الذباب.

و قد ميز (Hagan 1951) ثلاث حالات مختلفة من الحشرات الولود:

آ- الولادة مع تكوين المشيمة الكاذبة *Pseudoplacental viviparity*:

تضع بعض الحشرات الولود بيضاً قليل المح أو عديمه، وتحتجز هذه البيوض في جسم الأنثى، وتحصل على المواد الغذائية عن طريق أعضاء خاصة، تنشأ من أنسجة الجنين، أو أنسجة الأم تدعى بالمشيمة الكاذبة (*Pseudoplacentae*) ويكتمل

النمو الجنيني داخل جسم الأنثى، أما اليرقات فتعيش حرة خارج جسم الأم. ومثال ذلك حشرات الجنس Hemimerus التي تكون بيوضها عديمة المح ولا تحتوي على قشرة. وتبقى البيضة طوال فترة النمو الجنيني ضمن الأنبوب المبيضي، ويرافق البويضة خلية مغذية واحدة، وتحاط بطبقة من الخلايا الجرابية. وتتشكل المشيمة الكاذبة في المراحل الأولى لنمو الجنين، وخلال نمو الجنين يتشكل ما يشبه التجويف المشيمي (Pseudoplacental cavity) ينتج عن توسع الخلايا الجرابية المرافقة (الشكل ١١، ١٨).



الشكل ١١، ١٨ مراحل التطور الجنيني عند الحشرات الولود ذات المشيمة الكاذبة عند Hemimerus
 أ- مرحلة الانقسام المبكر للبويضة بين المشيمة الكاذبة ب- في مرحلة تكوين الشريط الجنيني (Hagan, 1951)

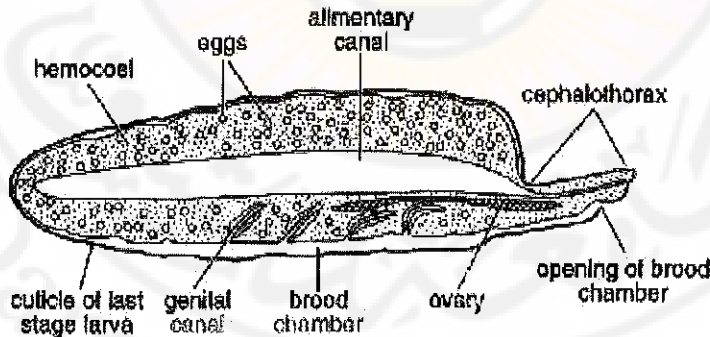
والمثال الآخر هو حشرات المن والتي لا تحتوي ببويض التكاثر البكري فيها على القشرة، وتحصل البويضة على الغذاء اللازم من الخلايا المغذية الطرفية، بوساطة أنبوب خاص، ولكن يعتمد فيما بعد على الخلايا الجرابية.

ب- الولادة مع التغذية الغدية Andotrophic viviparity

توجد هذه الحالة لدى ذبابة (Diptera) Glossina ويتم فيها مرور البيض بعد نغسجه وإفراز القشرة إلى الرحم (وهو عبارة عن تحور المهبل) ويحتجز البيض هناك. وتكتمل مراحل النمو الجنيني كافة، وتبقى اليرقات بعد الفقس في الرحم، وتتغذى عن طريق غدد رحمية خاصة. وتلد الأم اليرقات عندما يكتمل نموها، ولا تتغذى اليرقات بعد خروجها من رحم أمها، ولكنها تتحول إلى عذارى بعد الولادة بفترة قصيرة.

ج- الولادة ضمن التجويف الدموي Hemocoelous viviparity

كما هو الحال لدى حشرات رتبة Strepsiptera التي يحتوي جهازها التناسلي على أفرع مبيضية ولكن من دون قنوات ناقلية ومن ثم يتم طرح البويضات الناضجة في التجويف الدموي Hemocoel بعد تمزيق جدار الأنابيب المبيضية، وتكتمل المراحل المختلفة للتطور الجنيني ضمن هذا التجويف. وبعد فقس هذه البويضات تجد اليرقات طريقها للخارج عبر القنوات التناسلية (Genital canals) (الشكل ١١،١٩).



الشكل ١١،١٩ مقطع في جسم أنثى Strepsiptera تبين البيوض في التجويف الدموي (Clausen,)

(1940)

٢- التكاثر البكري *Parthenogenesis*:

التكاثر البكري ظاهرة نمو البيوض وتطورها دون إخصابها، وغالباً ما يكون التكاثر البكري كنتيجة لفشل الأنثى بإيجاد الذكر، ولكن يمكن التكاثر البكري عند الكثير من الحشرات من الطرائق العادية للتكاثر. وقد تم تسجيل هذه الظاهرة في جميع الرتب الحشرية باستثناء الرعاشات، جلدية الأجنحة، شبكية الأجنحة، وخافية الأجنحة *Siphonaptera*.

يتم تحديد الجنس عند الحشرات كبقية الأحياء الأخرى، عن طريق تباين الأعراس (*Heterogamy*)، أو إنتاج الأعراس من نوعين مختلفين، وتختلف كل عروس في الجينات المحددة للجنس، وقد تختلف أيضاً في وجود الصبغيات الجنسية وعددها. وتكون عادة النسبة ما بين الذكور والإناث هي (١/١).

ويعتمد جنس نسل الحشرات الناتج من البيضة غير الملقحة على ميكانيكية تحديد الجنس *sex-determining mechanism* وسلوك الصبغيات أثناء الانقسام المنصف لنواة البيضة. وعند معظم الحشرات تكون الإناث متشابهة الأعراس (*XX*) (*Homogametic*) بينما تكون الذكور متباينة الأعراس (*XY*) و (*XO*) (*Heterogametic*)، باستثناء حشرية الأجنحة التي تكون فيها الإناث متباينة الأعراس.

وبالنتيجة فإن البيوض غير الملقحة لمعظم الحشرات تحتوي على الصبغيات (*X*) فقط لأن الصبغي (*Y*) يأتي من الذكر فقط. ويعتمد ميل احتواء البيضة على صبغي (*X*) واحد (*Haploid*)، أو على صبغيين (*XX*) (*Diploid*) على سلوك الصبغيات أثناء الانقسام المنصف. فقد لا يحدث الانقسام المنصف في بعض الأحيان، أو قد يليه مضاعفة عدد الصبغيات حيث يبقى التركيب الصبغي للبيضة (*XX*)، وينتج إناث عن هذه

البيوض. أما البيوض التي يتم فيها الانقسام المنصف العادي دون مضاعفة الصبغيات، وتبقى فيها الصبغيات فردية، فسوف تتطور هذه البيوض لتعطي ذكوراً.

و يمكن تقسيم التكاثر البكري حسب سلوك الصبغيات خلال الانقسام المنصف عند نضج البويضات إلى:

نصف الزوجية (Haplo-diploidy): يحدث الانقسام المنصف بشكل طبيعي في هذه الحالة وتنشأ عن البيض الملقح إناث، بينما تنشأ الذكور عن البيض غير المخصب، وبذلك تكون الإناث زوجية الصبغيات (Diploid) والذكور أحادية الصبغيات (Haploid)، قد تختلف النسبة الجنسية تبعاً لذلك عن (1/1)، ونجد هذه الحالة عند رتبة غشائية الأجنحة حيث تتحكم الأنثى في إخصاب البيوض أو عدم إخصابها، وذلك عن طريق التحكم بتحرير الحيوانات المنوية من المخزن المنوي، أثناء عبور البيض في قناة المبيض.

Apomictic (ameiotic) parthenogenesis: لا يحدث الانقسام المنصف في هذه الحالة ويحمل النسل الناتج الذي يكون كله إناث، المكون الوراثي نفسه للأم. ونجد هذه الحالة عند الصراصير وحشرات المن وحشرات الخنافس ذات المنقار.

Automictic (meiotic): يحدث الانقسام المنصف ولكن يتبعه التحام لنواتين معاً وحينها يتم المحافظة على الصيغة الثنائية للصبغيات XX ويكون النسل الناتج كله إناث. ونجد هذه الحالة عند حرشفية الأجنحة (Phasmedae، Psychidae) ومستقيمت الأجنحة.

وما تجدر الإشارة إليه هو وجود طريقة أخرى لتقسيم التكاثر البكري تبعاً لجنس النسل الذي ينشأ عنه وهي :

إنتاج ذكور فقط Arrhenotoky : تعد الطريقة الوحيدة لتحديد الجنس عند حشرات غشائية الأجنحة، وغمدية الأجنحة (Micromalthus) وبعض همدية الأجنحة

وبعض حشرات الذباب الأبيض (Aleyrodidae) والبق الدقيقي الأسترالي (Coccide) حيث إن البيوض غير الملقحة في هذه الحشرات تعطي ذكوراً فقط.

إنتاج الإناث فقط Thelytoky : وهي الحالة الأكثر شيوعاً عند الحشرات. وقد لوحظ أن إناث الجراد غير الملقحة (Schisocerca) تعيش فترة أطول من الإناث الملقحة، وكل منها يضع العدد نفسه من البيوض تقريباً، إلا أن حيوية البيوض غير الملقحة أقل بكثير من حيوية البيوض الملقحة. وقد أمكن تربية الجراد (Schisocerca) لأجيال عدة متتالية عن طريق التكاثر البكري، ويبدو أن البيوض التي استمر نموها هي تلك التي تضاعف فيها عدد الصبغيات بعد الانقسام المنصف وتعطي إناثاً. وبإمكان السلالة البكرية التي تعطي الإناث أن تتكاثر بسرعة دون حدوث التزاوج، ولكن يكون ذلك على حساب التنوع الوراثي.

الإنتاج المختلط (إنتاج الجنسين) Amphitoky : وهذه الحالة الأقل شيوعاً.

ظاهرة تعاقب الأجيال : Alternation of generations

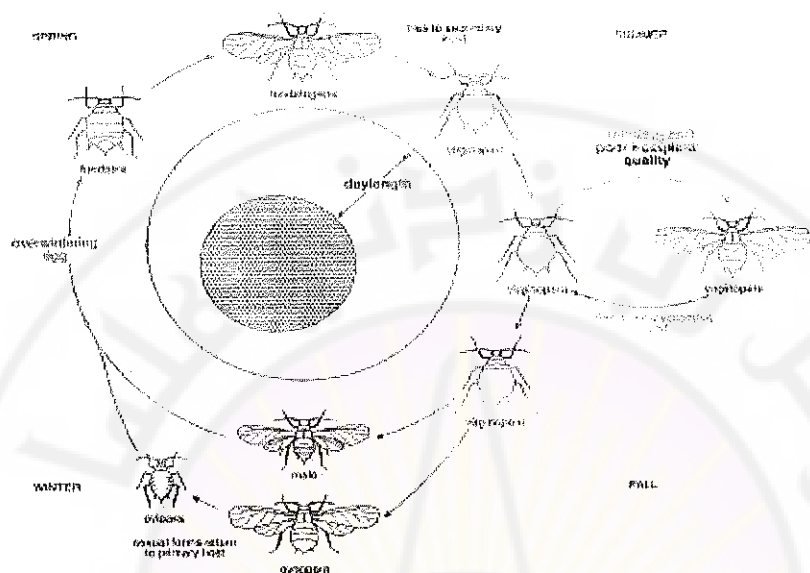
أما عند المن وبعض حشرات غشائية الأجنحة المشكلة للأورام (Cynipidae) وذباب Cecidomyiidae، فيتناوب الجيل المتوالد بكرياً مع الجيل ثنائي الجنس وقد ينشأ عند المن جيل أو أكثر (عديد) بالتوالد البكري أثناء فصل الربيع، ويليهما جيل ثنائي الجنس، يعطي هذا الأخير بيوضاً تقضي فصل الشتاء. وتعيش معظم أنواع المن طوال العام على عائل نباتي واحد، وتبدأ دورة الحياة النموذجية أثناء فصل الربيع بعد فقس البيوض، لتعطي حوريات الجيل المؤسس (Fundatrix) كلها إناث. وتعطي الحشرات الكاملة الناتجة عن هذه الحوريات المؤسسة (Fundatrigenia)، إناثاً تتكاثر بكرياً (Virginopara)، بولادة حوريات جديدة، ونلاحظ تعاقب أجيال عدة بهذه الطريقة حتى قدوم فصل الخريف القادم، وعندما تزداد أعداد المن في المستعمرة، تظهر الأفراد

المجنحة (Alatae) وتطير إلى عائل آخر من النوع نفسه لتشكل مستعمرات جديدة. أما في نهاية الخريف فيستعاض عن الإناث المتوالدة بكرباً بأطواراً جنسية (Ovipara)، ذكوراً وإناثاً غير مجنحة (Apterae) قادرة على وضع البيض. وتتزوج هذه الأفراد وقتئذٍ. - الأنثى البيوض التي تدخل في البيات الشتوي إلى الربيع القادم. وقد نجد بعض أسوار المن التي تعيش على عائلها الرئيس (عادة الأشجار) خلال فصل الحريف والشتاء، وعند حلول فصل الربيع وارتفاع درجات الحرارة، تغادر إلى نبات عشبي (العائل الثانوي) مثل من الفول الأسود *Aphis fabae* (الشكل ١١،٢٠).

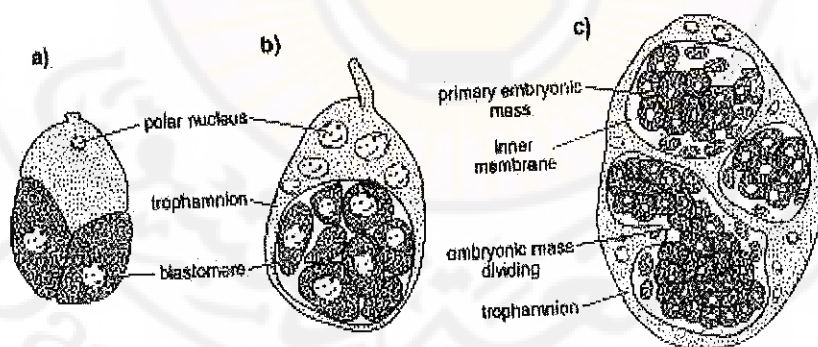
٣- تعدد الأجنة *Polyembryony*:

تنتج البيضة في بعض الحالات فردين أو أكثر، وتدعى هذه الظاهرة بتعدد الأجنة، وتوجد لدى حشرات Acridoidea، كما أنها شائعة لدى الحشرات المتطفلة من غشائية الأجنة وتتضمن عدة أجناس من Encyrtidae, Ichneumonidae التي تهاجم بيوض وبرقات حرشفية الأجنة. وفي جميع الحالات يكون عدد البيوض التي تضعها أنثى الطفيل قليلاً وحجمها صغيراً كما أن نسبة المح داخل البيضة قليلة جداً، ويحصل الجنين على المواد الغذائية الضرورية من أنسجة العائل نفسها. وتسمح ظاهرة تعدد الأجنة بإنتاج أعداد كبيرة من الأفراد، فيمكن لبيوض حشرة Litomastix أن تنتج أكثر من ٥٠٠ يرقة ضمن يرقة عائلها (Lepidoptera) Plusia، حيث تبدأ النواة مع السيتوبلازما المحيطة بها بالانقسام لتعطي خليتي أصل (Blastomere) والتي تحاط بوسط مغذي (Trophaminon) (الشكل ١١،٢١a). وتعرض هذه الخلايا لعدة انقسامات متتالية (الشكل ١١،٢١b) لتعطي حوالي ٢٠٠ خلية أصل Blastomere والتي تتوزع على شكل ١٥-٢٠ كتلة جنينية أولية (Primary embryonic mass) كل منها تحتوي على ١٥-٢٠ خلية أصل، وتتفصل هذه الكتل الجنينية عن بعضها بعضاً بواسطة

عداء داخلي (Inner membrane) (الشكل ١١,٢١٠). وتتوالى هذه الانقسامات حتى يسكن المصنوع على ١٠٠٠. ينشأ ابتداءً من بويضة واحدة.



الشكل ١١,٢٠ دورة حياة حشرة من الفول الأسود تبين تناوب الأجيال البكرية والجنسية خلال السنة وعلى عائلتين مختلفتين (Hardie & Lees, 1985)



الشكل ١١,٢١ ظاهرة تعدد الأجنة عند حشرة Litomastix (Johannsen & Butt, 1941)

الفصل الثاني عشر

التطور الجنيني Em bryology

أولاً- البيضة Egg:

تكون بيوض الحشرات كبيرة مقارنةً مع حجم الأنثى التي تضعها بسبب احتوائها على كمية كبيرة من المح. ومن المعتقد أن بيوض Endopterygota تكون أصغر وتحتوي على مح أقل من تلك المشاهدة عند Exopterygota. ويعتمد حجم البيوض أيضاً على نوع الأفرع المبيضية وعمر الأنثى ونوع الغذاء الذي تتناوله. يختلف شكل بيوض الحشرات فقد تكون متطولة كما في Orthoptera والعديد من Hymenoptera (الشكل) أو مخروطية (Pieris) أو كروية كما عند العديد من الفراشات الليلية و Heteroptera، وقد تحتوي البيوض على قرون أو استطالات تنفسية (Diptera و Nepidae) (الشكل).

١- مكونات البيضة Egg structure:

تصبح البويضات محملة بمخزون محي في نهاية النمو داخل المبيض، ويحاط المح بغشاءين: الغشاء المحي والقشرة الخارجية. وتلقح البيضة عندما تمر في قناة المبيض أثناء الإباضة، وعند نزولها في الحجرة التناسلية، وبعد التلقيح تفرز مواد إضافية هي القشرة الخارجية Epichorion لتتضم إلى الأغلفة الموجودة سابقاً.

آ- السيتوبلازما Cytoplasm:

تشكل السيتوبلازما نسيجاً شبيكياً يضم مواد البيضة المختلفة وعادةً ما تتشكل في وقت وضع البيض طبقة محددة تسمى البلازما المحيطة Periplasm والتي تكون مجاورة للغشاء المحي وتحيط بكامل البيضة. وتكون السيتوبلازما أكثر سماكة عند الحشرات ذات الأفرع المبيضية Meroistic منها عند الموجودة في Panoistic والذي

يعكس المساهمة الأكبر للمادة الوراثية للشريط الجيني Germ line genome في البويضة ذات السيتوبلاسما الأثقل والذي يؤدي لتطورها بشكل أسرع. وتوجد النواة في الجزء المركزي من المح في البيوض غير الملقحة، محاطة بالسيتوبلاسم. أما بعد التلقيح فتتحرك النواة الأصل أو الأم Zygote nucleus نحو الخلف وتبدأ بالانقسام (انظر الشكل ١٢،٦).

ب- الغشاء المحي Vitelline envelope:

تقوم الخلايا الجرابية بإنتاج بروتينات الغشاء المحي عند نهاية عملية تراكم المح في البويضة (راجع غشاء المح وتكوين قشرة البيضة في الفصل الحادي عشر). تبلغ سماكة هذا الغشاء ما بين $1-2\mu$ ولكنه أقل سماكة عند غشائيات الأجنحة المتطفلة حيث تبلغ سماكته 150nm عند *Nasonia* و 9nm عند *Sympetrum*. وقد تختلف سماكته ضمن البيضة نفسها، فعند *Drosophila* يحتوي هذا الغشاء على فراغات تتشق عند مستواها القشرة الخارجية للبيضة عند الفقس.

ج- القشرة الخارجية Chorion:

طبقة معقدة تنتجها الخلايا الجرابية بينما تكون البويضات في المبيض وتتراوح سماكتها ما بين أقل من ميكرون عند بيوض غشائيات الأجنحة المتطفلة إلى أكثر من 50micron عند بعض مستقيمت الأجنحة. وقد توجد طبقة شمعية ما بين القشرة الخارجية والغشاء المحي وخاصةً عند الحشرات التي تضع بيوضها في الأماكن الجافة وذلك لتقليل فقد الماء منها. وغالباً ما تنقسم هذه الطبقة إلى طبقتين مختلفتين: Endochorion والتي تشغل معظم القشرة الخارجية وتتكون بشكل أساسي من البروتينات، وطبقة Exochorion التي تتكون من السكريات.

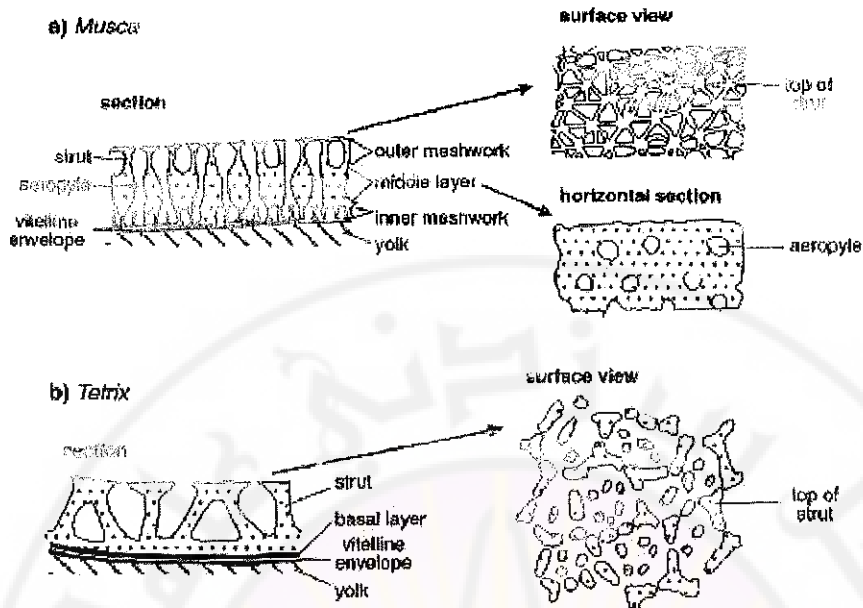
تحتوي هذه الطبقة على الكثير من الفراغات الهوائية والتي تكون ممتدة عبر كامل القشرة الخارجية عند الحشرات التي تضع بيوضها في الأماكن الرطبة (Tetrix)

(الشكل 12.1b) بينما يكون امتدادها محدوداً عند معظم الحشرات وذلك لتنظيم تبادل الماء ما بين البيضة والوسط الخارجي، فعند حشرات Musca تنقسم القشرة الخارجية إلى شبكة داخلية وخارجية Inner and outer meshwork يصل بينهما منافذ شوائية Aeropyles والتي تفصل بينها دعائم Struts ولكنها تكون محدودة بطبقة مباشرة في الوسط Middle layer (الشكل 12.1a). وقد تغيب هذه الامتدادات كلياً كما في حشرة Calliphora حيث توجد فقط عند خطوط القوس (الشكل 12.3). وتزود بعض Rhodnius بحاجات من المنافذ الهوائية تحت الغطاء Cap (راجع الشكل 11.7)، وقد تقوم الاستطالات التنفسية Respiratory horns بوظيفة وصل الشبكة الداخلية في قشرة البيضة مع الوسط الخارجي وفي الوقت نفسه تمنع فقد الماء منها (Diptera, Nepidae) (الشكل 12.2).

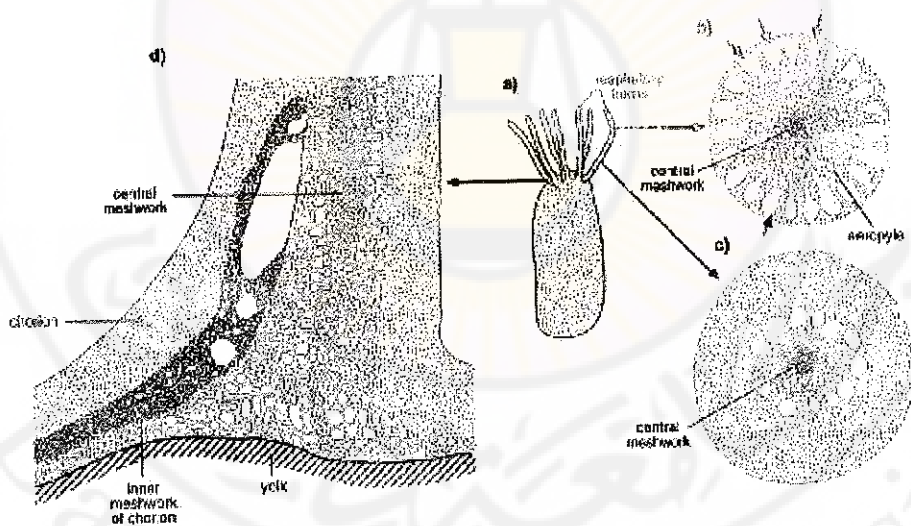
تخصص القشرة الخارجية:

١- التحرر من البيضة: يتحرر طور اليرقة الأولى من البيضة عند عديد من الأنواع الحشرية من خلال هضم طبقة القشرة الخارجية أو باستخدام أعضاء اختراق خاصة. وتحتوي القشرة على خطوط هشة نسبياً مقارنة مع بقية غلاف البيضة والتي تنشق البيضة عند مستواها عند انبثاق اليرقة (خطوط القوس) (راجع الشكل 11.7)، أما عند Diptera تتزود البيضة بخطوط قوس على شكل جسرين طريدين على امتداد طول البيضة (الشكل 12.3).

٢- فتحات النقيير Micropyles: لأن بناء القشرة يتم في المبيض، فلا بد من وجود منافذ في البيضة تسمح بدخول النطاف إليها ويتم ذلك عبر فتحات النقيير وهي عبارة عن ثقب قمعية الشكل توجد عادة قرب

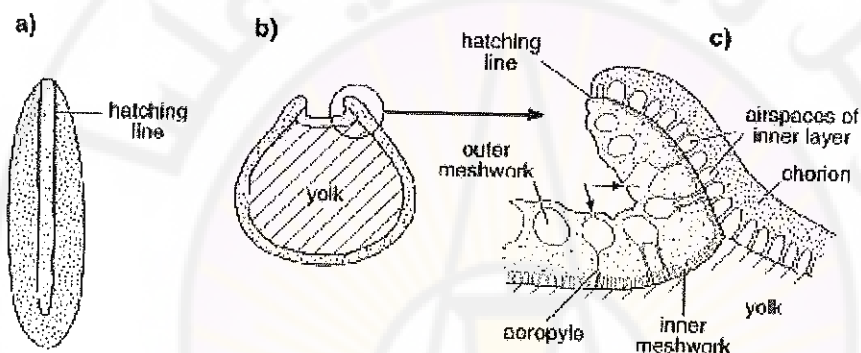


الشكل ١٢,١ الفراغات الهوائية في قشرة البيضة

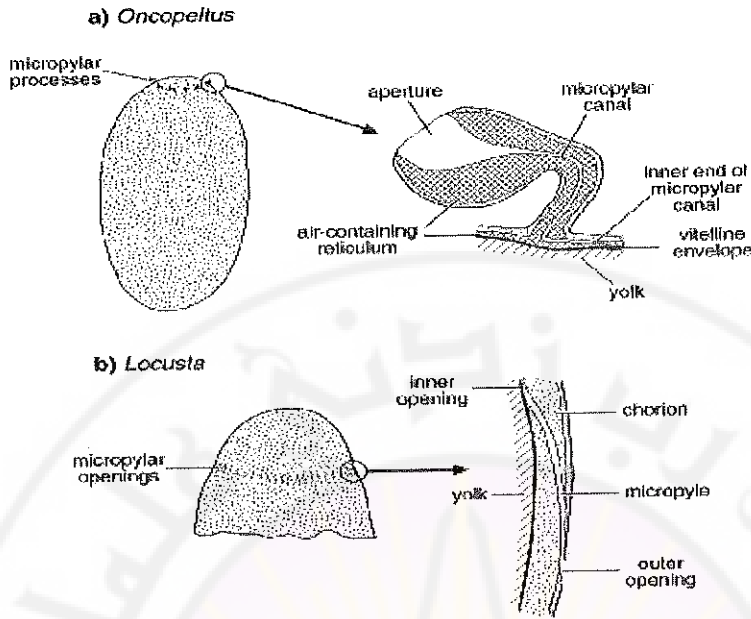


الشكل ١٢,٢ الاستطالات الهوائية عند بيوض *Nepa* (Hemiptera) آ- البيضة كاملة ب- مقطع عرضي في المنطقة الطرفية من الاستطالة ج- مقطع عرضي في المنطقة القريبة من الاستطالة د- مقطع طولي في المنطقة القاعدية من الاستطالة (Hinton, 1961)

القطب الأمامي للبيضة وتمتد عبر القشرة، ويختلف عددها ما بين ثقب واحد (Dipetra) إلى ٣٠-٤٠ ثقباً على شكل حلقة في الجزء الخلفي من نهاية البيضة (الشكل ١٢,٤). أحياناً تترافق فتحات النفير مع وجود المنافذ الهوائية Aeropyles وتتفتح فوق سطح البيضة وتأخذ شكل فنجان محمول على ساق (الشكل 14.4a) حيث تمر قناة النفير عبر الساق محاطة بشبكة هواء Air-containing reticulum منتهية بفجوة أو فتحة Aperture.



الشكل ١٢,٣ خطوط الفقس في بيضة Calliphora آ- منظر ظهري لكامل البيضة. ب- مقطع عرضي عبر منتصف البيضة. ج- تفصيل لقسم من خط الفقس (الأسهم تشير إلى فتحات الفراغات الهوائية إلى الخارج) (Anderson, 1960)



الشكل ١٢،٤- فتحة النقيير-أ- عند *Oncopeltus* البيضة كاملة مع مقطع طولي في استطالة الفتحة.

ب- عند *Locusta* النهاية الخلفية لقطب البيضة مع مقطع طولي عبر كامل قناة فتحة

النقيير (Roonwal, 1954; Southwood, 1956)

٢- المبادلات مع الوسط الخارجي:

يتم التطور الجنيني على حساب المواد المحيية المخزنة، وذلك أثناء عملية تشكل المح، ويحتاج التشكل الجنيني لمبادلات غازية وأحياناً إلى امتصاص الماء.

أ- المبادلات الغازية: Respiration:

يتم التبادل الغازي عبر الفتحات الهوائية *Aeropyles* والأكياس الهوائية الموجودة في القشرة الخارجية عند معظم الحشرات الأرضية *Terristrial insects* وقد تتعرض البيوض في التربة إلى الماء بشكل دائم ولكنها تحمي نفسها خلال هذه الفترات باستخدام خواصها الهيدروستاتية حيث تبقى طبقة من الهواء المحيط بكامل البيضة بشكل درع مجهري *Plastron* وتشبه بذلك عمل الخياشم الغازية (راجع جهاز التنفس). ويمكن لهذه البيوض أن تتحمل الظروف غير المناسبة عن طريق تقليل معدل الاستقلاب

Metabolic rate الذي يستهلك كمية أكبر من الأوكسجين. أما عند الحشرات التي تسمح بيوضها في الماء مثل الرعاشات فإن التبادل الغازي يتم بانتشار الأوكسجين مباشرة عبر قشرة البيضة.

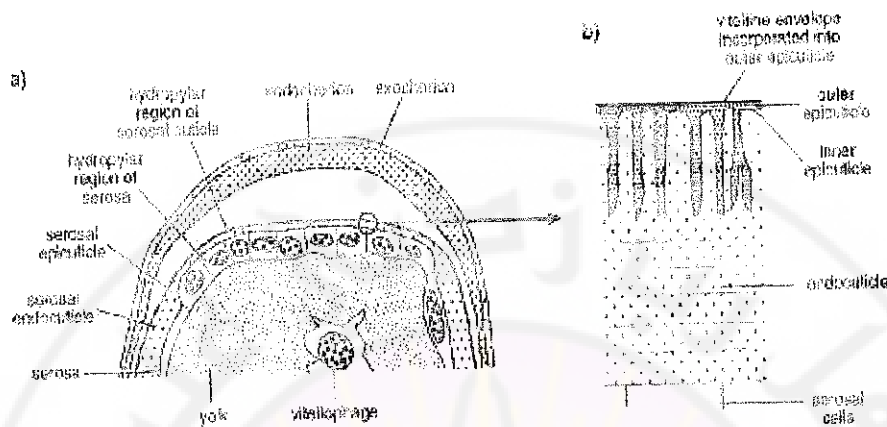
ب- تنظيم الماء Water regulation

تتعرض بيوض الحشرات لفقد الماء ويعتمد معدل الفقد على منطقة وضع البيض ونفاذية قشرة البيضة، وخلال التطور الجنيني Embryonic development يتم التقليل من فقد الماء عن طريق تراكم خاصية ضد البيضة، ومن ناحية أخرى تمتص الكثير من بيوض الحشرات الماء الذي يعد أساسياً لاستمرارية النمو الجنيني.

(1) فقد الماء Water loss: يكون معدل فقد الماء في البيوض حديثة الوضع منخفضاً وخاصةً عند تلك التي تمتص الماء خلال تطورها. وهناك آليات عديدة من أجل تقليل الماء المفقود مثل: تخانة قشرة البيضة أو تقليل عدد الزوائد التنفسية أو من خلال وجود الطبقة الشمعية الأولية التي تفرزها البويضة تحت القشرة مباشرة ومن ثم يستعاض عنها بطبقة شمعية ثانوية تشكل جزءاً من الكيوتيكل المصلي Serosal cuticle.

(2) امتصاص الماء Absorption of water: تحتوي بيوض بعض الحشرات على كمية من الماء تكفي لتطورها الجنيني إلا أن بعض البيوض يجب أن تمتص الماء من الوسط الخارجي في فترة معينة من تطورها الجنيني. ويوجد آليات مختلفة لتنظيم الامتصاص والتي تظهر في مراحل معينة من التطور الجنيني ولكنها تختلف حسب الأنواع الحشرية. ويكون امتصاص الماء عند غالبية الحشرات مقتصر على مناطق معينة من قشرة البيضة تسمى المنافذ المائية Hydropyles. وتتميز هذه المنافذ في القطب الخلفي من البيضة حيث تكون الخلايا المصلية Serosal cells كبيرة الحجم ومتطولة تحت هذه المنافذ وطبقة الكيوتيكل الداخلي المصلية Serosal endocuticle

أكثر رقة ولا وجود للطبقة الشمعية المائية في هذه المنطقة (الشكل 12.5). وتتمايز طبقة الكيوتيكل السطحي الداخلي Inner epicuticle بأنها



الشكل 12.5 المنافذ المائية عند نقاطات النبات أ- مقطع طولي عبر القلب الخشن البيضاوي - تفاصيل طبقة الكيوتيكل المحلي تحت المنفذ المائي (Slifer & Sekhon, 1963)

تكون متداخلة بعمق مع الكيوتيكل الداخلي Endocuticle، وتكون طبقة الكيوتيكل السطحي الخارجية Outer epicuticle ذات طبيعة ليفية وتملأ مادة بروتينية طبيعتها (الشكل 12.5b).

ويبدأ الماء بالدخول منذ تشكل المنافذ المائية وحتى دخول الجنين في طور السكون. Diapause ولا تسمح المنافذ المائية بعدد بمرور الماء إلى أن تنتهي فترة السكون. ولكن بدء النشاط الجنيني من جديد يرافقه دخول الماء مرة ثانية، إذا فحركات دخول الماء قد تكون منتظمة بتغيرات نفاذية المنافذ المائية.

وتكون آليات امتصاص الماء أكثر تعقيداً عندما يتم امتصاص الماء عبر كامل سطح البيضة. فعند حشرة Teleogryllus commodus تكون أغلفة البيضة نفوذة للماء ولكن أثناء وضع البيض فإنها تقاوم بخصائصها الميكانيكية دخول الماء إلى البيضة. وبعد مرور أكثر من يومين من الحضانة بدرجة ٢٥ - ٣٠ م° تتغير بنية الشبيرة

الداخلية ويزداد سطح الأغلفة مما يسمح بدخول الماء فجأة وبعد ذلك تفرز الكيونتيكل المصلية، وتتعرض بروتيناتها لعملية دبح. وتقاوم الكيونتيكل المصلية بفضل صلابتها الضغط الهيدروستاتي، ويتوقف الماء عن الدخول. ويتطابق تدخل نظام البيضة مع هذه العمليات الفيزيائية الصرفة، إذ إن امتصاص المياه هو ظاهرة حساسة لنقص الأوكسجين.

يوجد اختلاف واضح ما بين أقطاب البيضة، الأمامية والخلفية، وذلك عند معظم بيوض الحشرات، ولهذا الاختلاف علاقة محددة بوضعية الجنين في المستقبل. تنشأ البيوض وتستقر في أفرع المبيض ويكون القطب الرأسي لكل بيضة باتجاه رأس الأم، بينما تطابق المناطق الظهرية والبطنية للبيضة مثلثاتها عند الأم وعند الجنين في المستقبل، ولكن يوجد بعض الاستثناءات كما هو الحال لدى حشرات Pteronarcy وPyrrhocoris وغيرها. إن التركيب فوق البنيوي للأقطاب، والقاعدة البيوكيميائية غير معروفة تماماً.

ثانياً - التطور الجنيني Embryology :

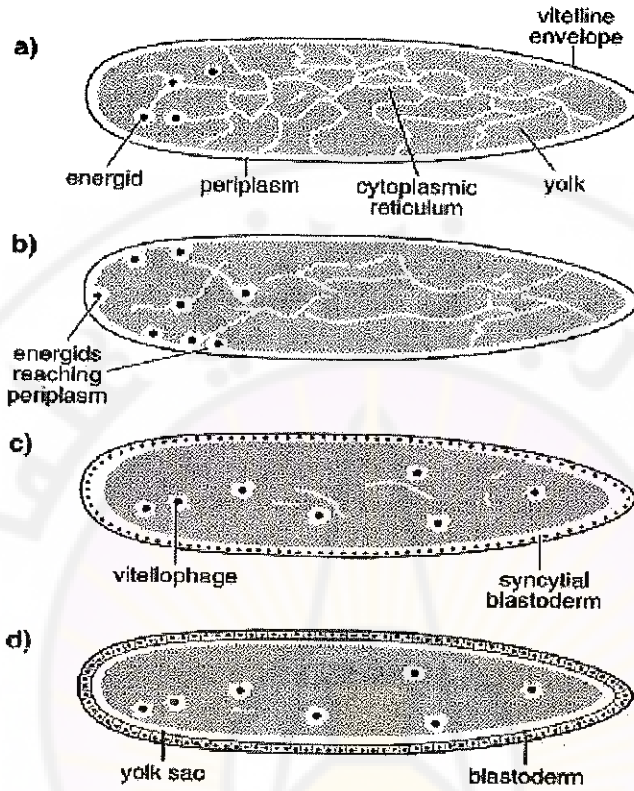
يتوقف الانقسام المنصف Meiosis عند الطور الانتقالي الأول Metaphase I عندما تغادر البويضة فرع المبيض، بعدها يتم تلقيح البويضة في الحجرة التناسلية وذلك باختراق واحد أو أكثر من الحيوانات المنوية لفتحة النقيير Micropyles حيث تعاود البيضة انقسامها بعد ذلك. وتكون النواة الأنثوية الأولية في البيوض غير الملقحة في الجزء المركزي من المح ولكنها سرعان ما تتحرك بعد التلقيح نحو القطب الخلفي للبيضة وتتقدم الحيوانات المنوية باتجاهها. النطفة التي تكون أكثر قرباً من النواة الأولية الأنثوية هي التي تتطور إلى نواة أولية ذكرية، بينما تهضم بقية الحيوانات المنوية الأخرى. تتحد هاتان النواتين معاً وتشكلان النواة الأصل Zygote nucleus

ثنائية الصيغة الصبغية 2N. وتمر البيضة الملقحة بعد ذلك بمجموعة من المراحل التي تؤدي إلى تمايز وتطور الجنين.

1 - الانقسام وتشكل الأدمة الأصل أو البلاستودرم *Cleavage and the Blasroderm:*

بعد وضع البيضة تبدأ النواة الأم 2N بالانقسام ولا يترافق هذا الانقسام النووي مع انقسام خلوي، إذ لا تحدث تجزئة وانفصال للخلايا المشكلة للجنين في هذه المرحلة، ولكن كل نواة ناشئة (نواة أخت) تترافق مع حالة من السيتوبلاسم، وكل وحدة نواة ناشئة والسيتوبلاسم المرافقة لها تسمى بالجسم المنشط Energid، ويكون انقسام النوى في البداية متزامناً (أي أنها تنقسم في وقت واحد وتمر بمراحل الانقسام الخيطي في آن واحد) (الشكل 12.6a)، إلا أن هذا التوافق بالانقسام يختل بعد عدد من الدورات المنتظمة وتختلف حسب الأنواع، ومن ثم تأخذ النوى بالانقسام بسرعات مختلفة عن بعضها ويزداد حجم السيتوبلاسم المحيطة بالأجسام المنشطة على حساب الشبكة السيتوبلاسمية Cytoplasmic reticulum.

تتحرك الأجسام المنشطة أثناء انقسامها وتتباع وتترتب في طبقة ضمن المح محددة كتلة كروية أو مستطيلة منه، وتتناسب هذه الطبقة وشكل البيضة. وتكون النوى في هذه المرحلة سطحية أكثر عند الحشرات ناقصة التطور Hemimetabolous insects منها عند الحشرات كاملة التطور Homometabolous insects ويمكن أن يعود ذلك لكمية السيتوبلاسم الأقل عند بيوض الحشرات ناقصة التطور. وتستمر هجرة الأجسام المنشطة وهجرتها إلى أن تصل وتترتب على كامل محيط البلاسم المحيطية Periplasm (الشكل 12.6 b,c).



الشكل ١٢,٦ المراحل الأولى لتطور البويضة وحتى مرحلة تشكل الأدمة الأصل (البلاستودرم)

بعدها تبدأ المرحلة الثانية فعند وصول الأجسام المنشطة إلى البلاسما المحيطة تظهر فواصل شعاعية تفصل النوى عن بعضها، كما تظهر حواجز عريضة تفصل البلاسما المحيطة ذات النوى عن الكتلة المحيطة المركزية. وتبدأ الخلايا المتشكلة بهذه الطريقة بالانقسام. وتختفي الانقسامات الخيطية المتزامنة والملاحظة سابقاً لتفسح المجال لسلسلة من الانقسامات تمر عبر البويضة من قطب إلى آخر، وفي الوقت نفسه تزداد سماكة البلاسما المحيطة وذلك نتيجة إضافة سيتوبلازما من الشبكة السيتوبلاسمية.

ويتوافق بدء النشاط الوراثي مع دخول النوى في السيتوبلازما المحيطية، حيث يمكن رؤية النويات كما أن تصنيع الـ RNA يسهل كشفه.

ويتم تشكيل ٦٠٠٠ خلية تتركز على كامل محيط البيضة مشكلةً الـ Blastoderm، وتسمى عملية تكوين البلاستودرم حول محيط البيضة مع بقاء كتلة المح المركزية غير مقسمة بالتجزئة السطحية Superficial cleavage، ويلاحظ عند Dacus, Drosophila أن البلاستودرم تقطع طبقة داخلية غير مقسمة وعديمة النوى لتشكل ما يسمى بكيس المح Yolk sac (الشكل d 12.6).

٢- آكلات المح Vitellophage:

أثناء حركة الأجسام المنشطة Energids تبقى بعض هذه الأجسام في المح لتشكل آكلات المح Vitellophages فلدَى ذبابة Dacus يبقى فيه ٣٨ من أصل ١٢٨ جسماً منشطاً لتشكل آكلات المح الأولية، وتتزايد أعدادها لتبلغ حوالي ٣٠٠. وعادةً ما تبدأ الآكلات بالتمايز بعد الانقسام السادس أو السابع، حيث تتطور فيها نوى كبيرة عبر الانقسام الخيطي الداخلي للصبيغات. وعند معظم الرتب الحشرية تهاجر بعض الخلايا من البلاستودرم لتشكل آكلات المح الثانوية Secondary Vitellophages. ولهذه الآكلات وظائف عديدة: فهي مسؤولة عن تحليل المح وتحويله إلى حويصلات، كما تساهم أيضاً في تشكيل سيتوبلازما جديدة وتركيز المح من خلال إنتاج المميعات Liquefactions الضرورية لذلك.

٣- تشكيل الشريط الجرثومي أو الجنيني Formation of germ band:

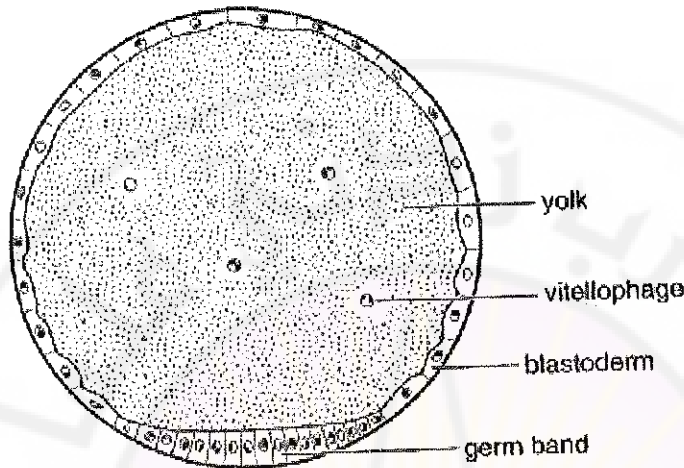
تشكل الأدمة الأصل Blastoderm في معظم بيوض الحشرات طبقة رقيقة من الخلايا تحيط بالمح، وتكون هذه الخلايا متجانسة، إلا أنه تزداد سماكة هذه الطبقة في المنطقة البطنية للبيضة وذلك نتيجة للانقسامات الخلوية. وتمثل هذه المنطقة السميكة الأصل البدائي للشريط الجرثومي Germ band، الذي يتطور ويعطي الجنين في

المستقبل. أما ما يتبقى من طبقة الأدمة الأصل فسيغطي الأنسجة الجنينية الإضافية (الشكل ١٢,٧). ويمكن تمييز حالتين للشريط الجنيني كما هو مبين في الجدول أدناه:

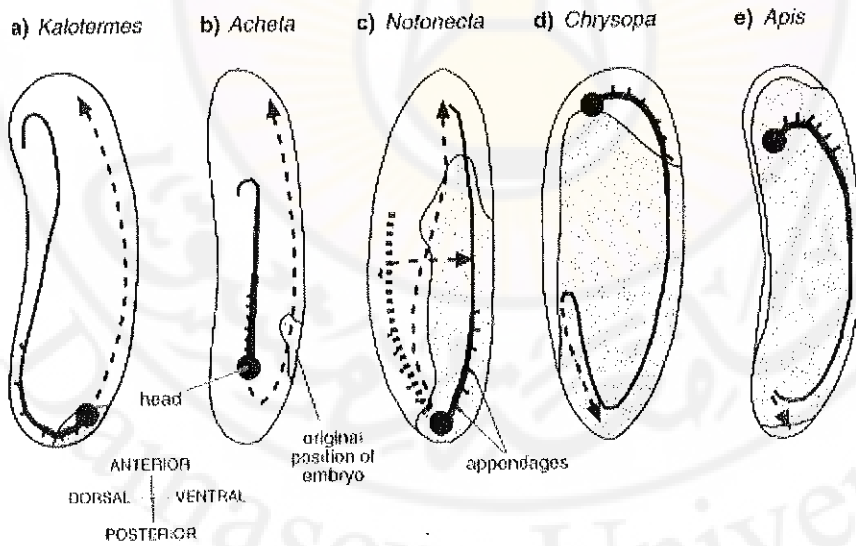
الشريط الجنيني قصير وصغير (الشكل ١٢,٨)	الشريط الجنيني طويل وكبير
يوجد في البيوض الغنية بالمح والفقيرة في البيوض الفقيرة بالمح والغنا السيتوبلازما.	يوجد في البيوض الفقيرة بالمح والغنا السيتوبلازما.
شائع في الأفرع المبيضية من النوع Panoistic	شائع في الأفرع من النوع Ploytrophic
يتكون الشريط الجنيني من أجزاء البلاستو والأنسجة الجنينية الإضافية.	يتكون الشريط الجنيني من معظم أجزاء البلاستودرم ونسبة أقل من الأنسجة الجنينية الإضافية
تتمايز فيه الأنسجة الإضافية لاحقاً خلال التطور الجنيني (الشكل 12.9a)	تتمايز كل أجزاء الجنين منذ البدء (الشكل 12.9b)

ويتميز الشريط الجنيني إلى منطقة رأس عريض Head تسمى protocephalon ومنطقة ضيقة تشبه الذيل تسمى Protocorm (الشكل ١٢,١٠). وعند الحشرات ناقصة التطور ستتمايز الخلايا الوسطى البطنية للشريط الجنيني لتعطي الوريقة الوسطى Mesoderm والأمعاء الوسطى (الشكل 12.9a) بينما تمتد منطقة الأمعاء الأمامية Stomodeum والخلفية Proctodeum على نهايتي الشريط. أما عند الحشرات كاملة التطور (الشكل 12.9b) توجد هذه المناطق الافتراضية السابقة نفسها ولكنها تكون أكثر وضوحاً لأنها تكون مرتبطة بتطور الأنسجة اليرقية، بينما تتطور

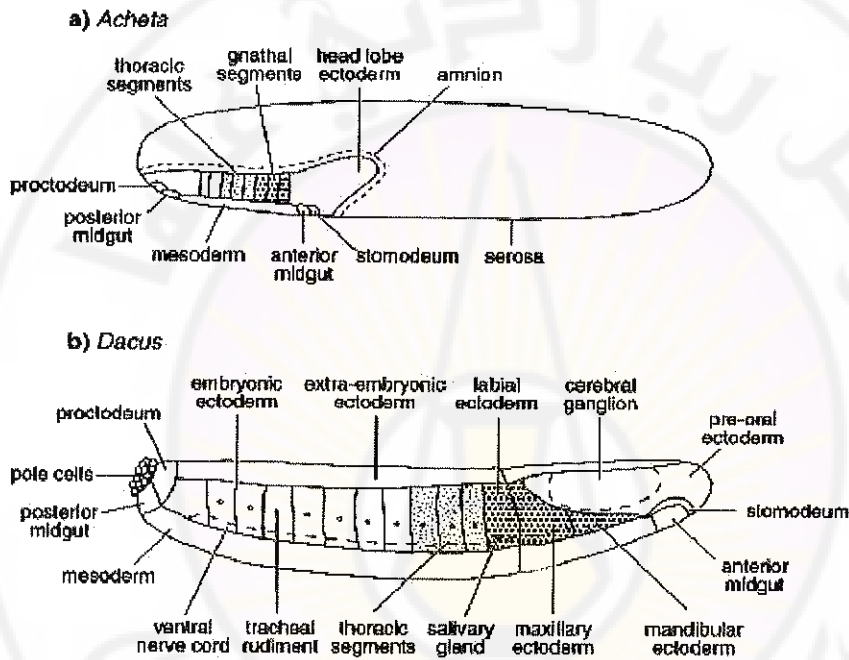
أنسجة الحشرة الكاملة فيها بدءاً من أقراص البلوغ Imaginal discs (راجع الفصل الثالث عشر للتفاصيل).



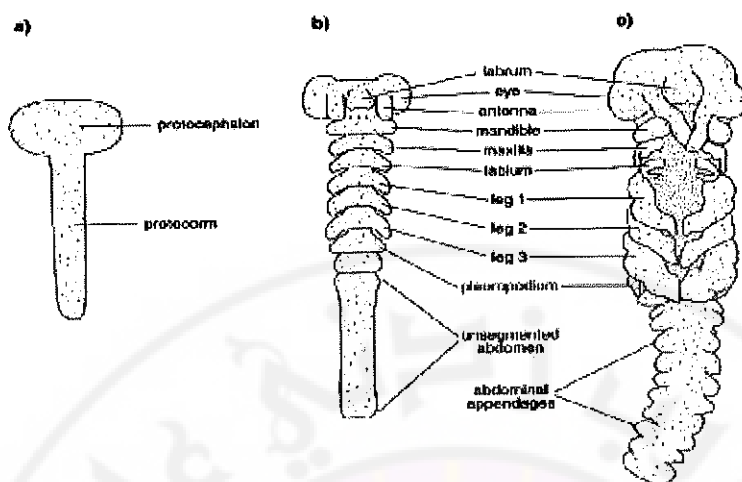
الشكل ١٢,٧ مقطع عرضي في بيضة يبين السماكة البطنية لمنطقة البلاستودرم والتي تشكل الشريط الجنيني.



الشكل ١٢,٨ رسم تخطيطي يبين وضع الشريط الجرثومي (الجنيني) (منقط). الخط الأسود يبين وضعية الجنين قبل اتمام حركته ويبين منطقة الرأس والزوائد الفكية والصدرية. في جميع الوضعيات النهائية (المنقط): يستقر الجنين على السطح البطني للبيضة ورأسه في القطب الأمامي.
 آ عند النمل الأبيض ب- عند النطاطات (مستقيمات الأجنحة) ج- عند نصفية الأجنحة د- شبيكية الأجنحة هـ- عند نحل العسل



الشكل ١٢,٩ المناطق اليرقية الافتراضية على الشريط الجنيني. آ- عند حشرة ذات شريط جنيني قصير ب- عند حشرة ذات شريط جنيني طويل.



الشكل ١٠, ١٢ المراحل المبكرة لتطور حشرة ابتداءً من شريط جنيني قصير تظهر الجنين كاملاً بعد إزالة الأغشية الجنينية.

٤-تحديد محاور الجسم والتجزئة *Determination of the body axes and segmentation*

تتحدد مظاهر المحاور الطولية للجنين من خلال ثلاثة أنظمة مختلفة ذات منشأ

أبوي.

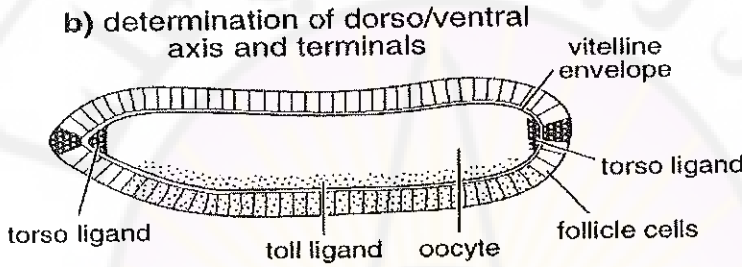
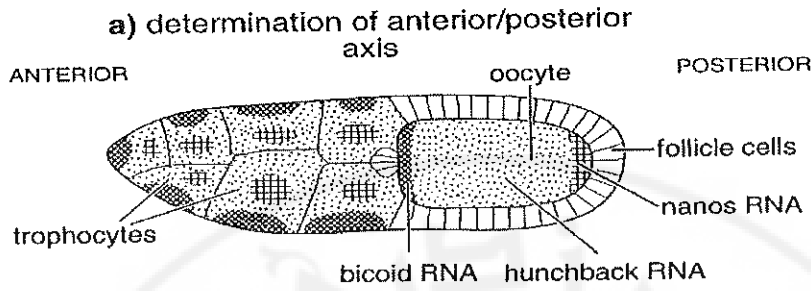
١- بينما تكون البويضة في المبيض تنتج الخلايا المغذية Trophocytes ثلاثة أنواع من الـ RNA (الشكل 12.11a) : Bicoid RNA والذي ينتقل إلى القطب الأمامي للبويضة، وبعد وضع البويضة مباشرة تتم ترجمة هذا الحمض النووي ليعطي بروتيناً يعرف باسم "Bicoid" ينتشر مباشرة مبتعداً عن القطب الأمامي للبويضة. وتقود التراكيز المختلفة لهذا البروتين إلى تحفيز الخلايا المغذية على إنتاج Hunchback RNA الذي يُنقل مباشرةً إلى نواة الخلية الأم Zygotic nuclei ويترجم هناك لإنتاج بروتين آخر "Hunchback" ويتناسب تركيز هذا الأخير مع التراكيز المختلفة لبروتين "Bicoid"

ومن ثم يكون تركيز بروتين "Hunchback" أعلى في القطب الأمامي من البيضة وينحدر تدريجياً باتجاه قطبها الخلفي. أما النوع الثالث فهو Nanos RNA والذي تنتجه أيضاً الخلايا المغذية وينتقل مباشرةً ليتمركز في القطب الخلفي من البيضة ويثبط نشاط Hunchback RNA في تلك المنطقة.

٢- تتم تجزئة الشريط الجنيني نتيجة للتأثير المختلف لتراكيز بروتين Hunchback والتي يعبر عنها بتمايز ١٤ حلقة أولية (Parasegments) والتي تتوافق مع ٣ حلقات فموية (Gnathal segments) و ٣ حلقات صدرية (Thoracic segments) و ٨ حلقات بطنية (Abdominal segments). ولكن لا تتوافق هذه الحلقات الجنينية الأولى مع حلقات جسم اليرقة أو الحشرة الكاملة، إذ إن كل حلقة حقيقية تنشأ من الجزء الخلفي لحلقة أولية مع الجزء الأمامي للحلقة الأولى التي تليها (راجع كتاب المورفولوجيا للتفصيل).

٣- النظام الثالث في تحديد محاور الجنين الأمامية والخلفية فيعتمد على إشارات موضعية Positional signals تنتجها الخلايا الجرابية (Follicle cells) وليس الخلايا المغذية كما في الحالة الأولى) وتُحمل في الغشاء المحي (الشكل 12.11b)، ويتم توليد هذه الإشارات من خلايا موجودة في القطب الخلفي والأمامي من الخلية الجرابية. بعد وضع البيضة ترتبط جسور الوصل Ligand في الغشاء المحي مع مستقبلات متخصصة مما يؤدي لإنتاج مورثات شكلية Morphogen تعرف باسم "Torso" والتي تنظم بدورها تشكل الزوائد الفموية Acron والزائدة الشرجية Telson.

ويتم تحديد المحاور الظهرية والبطنية Dorso/Ventral axis للجنين بالطريقة السابقة بنفسها ولكن بالاعتماد على توليد إشارات من البويضة نفسها عندما تكون في المبيض، وتحفز هذه الإشارات الخلايا الجرابية على توليد Toll ligand والذي يتراكم بشكل أكبر على أحد جانبي النواة ويحدد بذلك الجهة البطنية من الجنين.

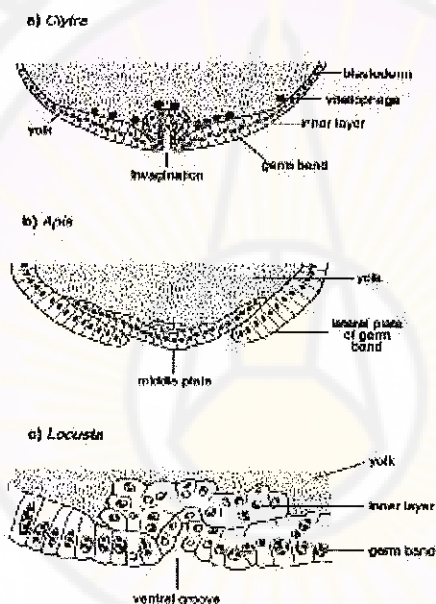


الشكل ١٢,١١ رسم تخطيطي يبين آليات تحديد محاور جسم الجنين آ- آلية تحديد محاور الجسم الأمامية والخلفية ب- آلية تحديد محاور الجسم الظهرية والبطنية.

٥- تشكيل المبيدة *Gastrulation*:

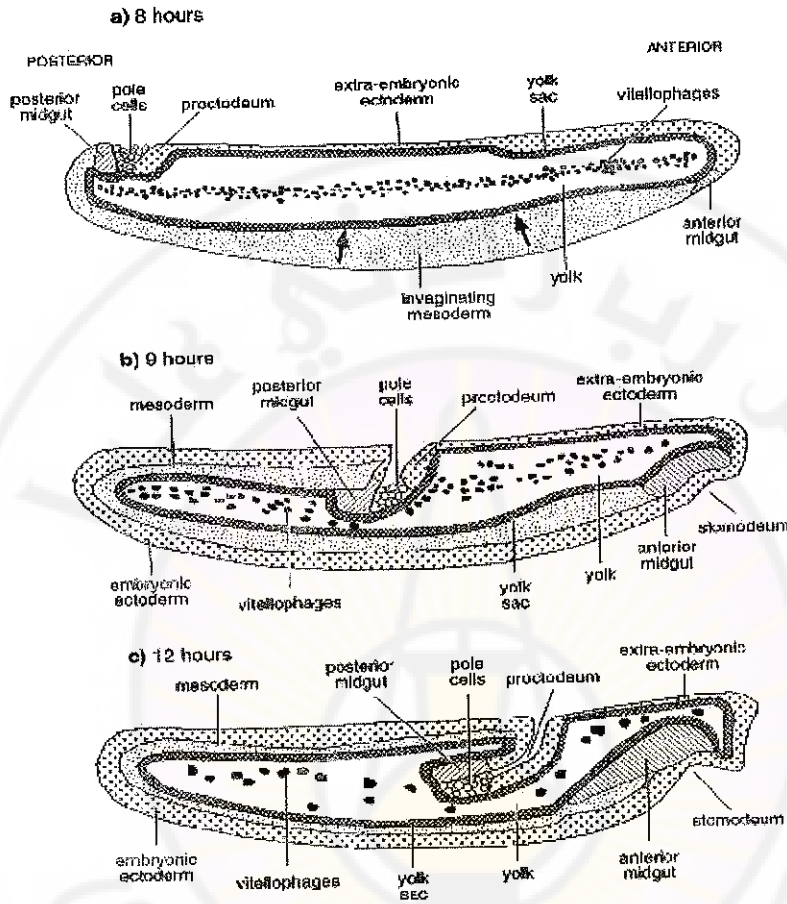
وهي عملية انغماد الأدمة أو الوريقة الوسطى Mesoderm والأدمة الداخلية Endoderm ضمن الأدمة الخارجية Ectoderm وذلك من خلال هجرة الخلايا الوسطى البطنية للشريط الجنيني. عند أغلب الحشرات تهاجر هذه الخلايا الأنبوبية نحو الداخل وتشكل ميزاب بطني Ventral groove، ويتم عزل هذه الخلايا تدريجياً عن الخارج عن طريق تشكيل صفائح جانبية Lateral plates، وبالوقت نفسه تتبرعم خلايا الانغماد لتشكل طبقة داخلية Inner layer. وتختلف آلية تشكل المعيدة باختلاف الحشرات: فعند الخنافس Clytra يكون الانغماد Invagination واضحاً وأنبوبياً

(الشكل 12.12a)، بينما عند Apis تتشكل صفيحة وسطى عريضة Middle plate دون أن تتطوي للداخل وتنمو طبقة Ectoderm من حولها لتغطيها (الشكل 12.12b). وعادةً ما يبدأ انغماد الوريقة الوسطى على طول الناحية البطنية، ولكن امتداد الوريقة الوسطى و Ectoderm الذي يغطيها، يؤدي إلى دفع انغماد البداءة الخلفية للأمعاء الوسطى Posterior midgut بالإضافة إلى المعى الخلفي Proctodeum على طول المنطقة الظهرية للجنين (الشكل 12.13a,b). وتعمق انغماد Proctodeum يؤدي إلى دفع Posterior midgut عميقاً في المح (الشكل 12.13c).



الشكل ١٢,١٢ يبين الأنماط المختلفة لتشكل المعيدة

آ- الانغماد في مركز الشريط الجنيني. ب- النمو الزائد من الأطراف. ج- تبرعم الخلايا من السطح العلوي للشريط الجنيني.

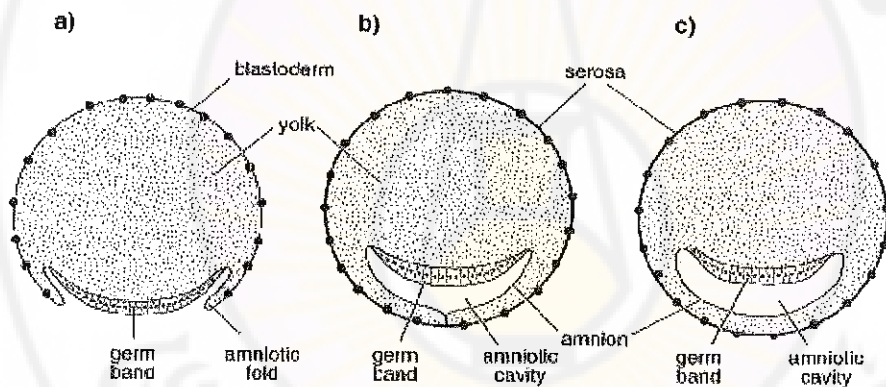


الشكل ١٢، ١٣ المراحل المبكرة لتطور حشرة ذات شريط جنيني طويل. الأسهم تشير إلى حركة Mesoderm عندما تنغمد ضمن Ectoderm (Anderson, 1962)

٦- تشكيل الأغشية الجنينية: Formation of embryonic membranes

لا يبقى الشريط الجنيني مكشوفاً على سطح المح ولكنه يُغطى بطبقة أو أكثر من الأغشية الجنينية. فبعد تشكل الشريط الجنيني مباشرة تتكون طيات Amniotic

folds على محيطه (الشكل 12.14a)، لا تلبث أن تمتد هذه الطيات من الناحية البطنية تحت الجنين وتلتقي عند الخط البطني الأوسط (الشكل 12.14b)، مما يجعل الجنين متوضعا على السطح الظهري لتجويف صغير يدعى التجويف الأمينوزي أو السلوي Amniotic cavity والذي يحاط بغشاء رقيق يسمى الأمينوز أو السلى Amnion ويسمى الغشاء الذي يحيط بالمنطقة الخارجية من المح في هذه المرحلة ب: السيروزا Serosa وقد يبقى الأمينوز والسيروزا متصلين (الشكل 12.14b) أو ينفصلان كلياً عن بعضهما بحيث ينغرز الجنين في المح الفاصل ما بين الأمينوز والسيروزا (الشكل 12.14c).



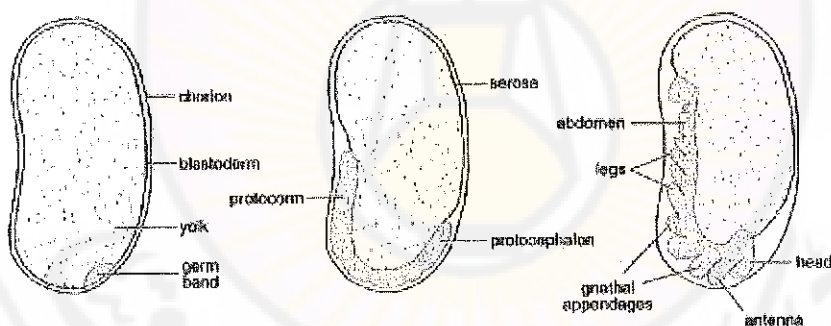
الشكل ١٢,١٤ مراحل تطور التجويف الأمينوزي والأغشية الجنينية.

٧- حركات الجنين *Blastokinesis* :

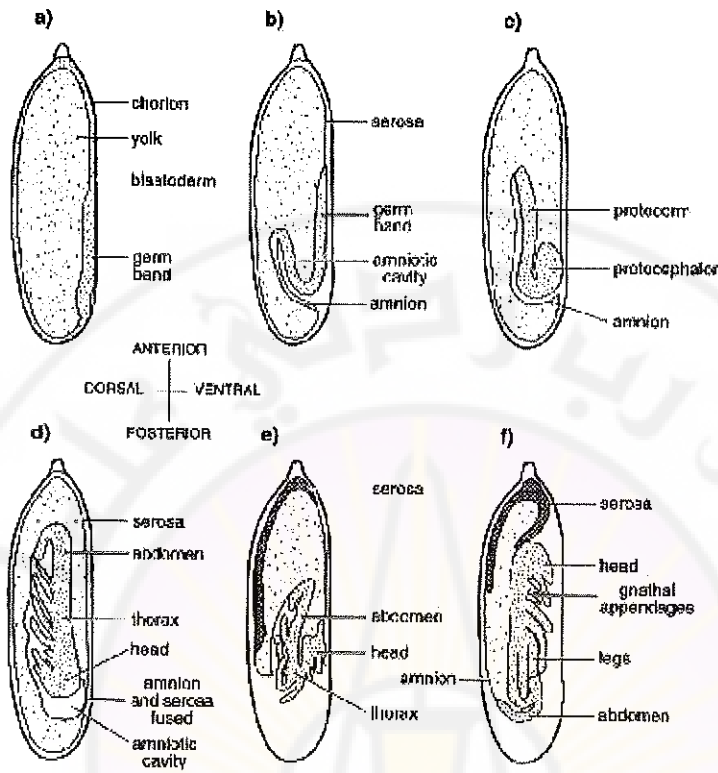
يكون الجنين في مراحله الأولى عند معظم الحشرات ناقصة التطور، صغير الحجم مقارنةً مع حجم البيضة ومن ثم يقوم بحركات جنينية مكثفة خلال مراحل تطوره. فعند Blattodea, Dermaptera, Isoptera يمتد الشريط الجنيني في البداية على

السطح الظهري للبيضة، قرب قطبها الخلفي وبتوضع الرأس في القطب الخلفي للبيضة (الشكل 12.8a) و (الشكل ١٢،١٥). وقد تكون هذه الحركات أكثر وضوحاً عند بقية الحشرات ناقصة التطور بحيث ينغمس الجنين في المح (الشكل 12.8b) و (الشكل 12.16d). وتسمى هذه الوضعية بوضعية الانقلاب Anatrepsis (يكون الجنين معكوساً بالنسبة لأقطاب البيضة).

ويستمر الجنين في تطوره من خلال الاستطالة وتشكيل الزوائد Appendages، ومن ثم تتشكل الأغشية الجنينية وتطوق الجنين (الشكل 12.16b,c) ولا تثبت أن تتمزق بقرب منطقة الرأس تاركة الجنين مكشوفاً عند سطح المح (الشكل 12.16d,e)، وعندها يتحرك الجنين ليستقر على السطح البطني للبيضة بحيث تكون منطقة الرأس نحو القطب الأمامي للبيضة (الشكل 12.16f) و (الشكل ١٢،٨). وتسمى هذه الوضعية بالاعتدال Katatrepsis.



الشكل ١٢،١٥ المراحل المبكرة لتطور جنين ذي شريط جرثومي قصير. (لم يتم إظهار الأمينوز الذي يحيط بالسطح الخارجي للجنين)



الشكل ١٢،١٦ رسم تخطيطي يبين المراحل المختلفة للنمو الجنيني.

آ- البلاستودرم والشريط الجنيني. ب- تشكيل التجويف الأميوزي. ج- حركة الانقلاب د- الجنين منغمس كلياً في المح وإتمام شكل التجويف الأميوزي. هـ- حركة الاعتدال. و- إتمام حركة الاعتدال والأميوز يشكّل الانغلاق الظهري للجنين (Johannsen & Butt, 1941)

أما عند الحشرات ذات التطور الكامل والتي يكون فيها الجنين كبير الحجم منذ بداية تطوره، تكون حركات الجنين شبه معدومة ويبقى الرأس متجهاً نحو القطب الأمامي للبيضة (الشكل 12.8d,e).

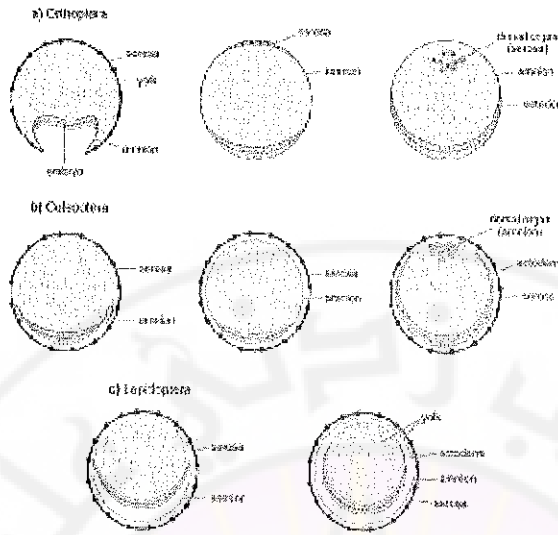
٨- الانغلاق الظهري *Dorsal closure*:

يعد عكس أوضاع الجنين والمح من أهم الوظائف التي تحدثها الحركات الجنينية أثناء التطور الجنيني. ففي البداية يمتد الجنين على أو ضمن المح ولكن بعد اكتمال الحركات الجنينية يتم احتواء المح ضمن الجنين وهذا ما يسمى بالانغلاق الظهري والذي يأخذ أشكال متعددة:

- يشكل الأمينوز Amnion الانغلاق الظهري المؤقت ثم لا يلبث أن يُستبدل بالأدمة الخارجية Ectoderm التي تنمو للأعلى لتشكل الانغلاق الظهري التام، وحالما يحصل ذلك، ينكمش كل من الأمينوز والسيروز Serosa وتتشكل هذه الأخيرة ما يعرف باسم العضو الظهري Dorsal organ والذي يتم هضمه فيما بعد في الأمعاء الوسطى (الشكل 12.17a).

- عند Coeloptera حيث الحركات الجنينية شبه معدومة: يشكل الأمينوز الانغلاق الظهري المؤقت ولكنه لا يلبث أن ينفصل ويمتد داخل Serosa ولاحقاً يتم استبدال الأمينوز الذي يتلاشى تدريجياً بالأدمة الخارجية بينما تبقى Serosa لتشكل طبقة محيطية خارجية (الشكل 12.17b).

- تشكل Ectoderm الانغلاق الظهري التام بينما يتابع الأمينوز النمو ليشكل غشاء يحيط بها وفي الوقت نفسه، يستمر وجود Serosa وهذا ما يؤدي إلى احتواء المح كامل الجنين ما بين Amnion و Serosa (الشكل 12.17c).



الشكل ١٢، ١٧ رسم تخطيطي يبين الحالات المختلفة للانغلاق الظهري ومصير الأغشية الجنينية.

٩- التراكيب ذات الأصل الأدمي الخارجي *Ectodermal structures*:

أ- زوائد الجسم *Appendages*:

عند انتهاء التجزئة الأولية للجنين فإنه يحتوي على فصوص مقدمة الرأس وسلسلة من الحلقات التي تحمل زوجاً من الزوائد *Appendages* وهي نموات للأدمة الخارجية. حيث تنغمد الأمعاء الأمامية في منطقة فصوص الرأس وتتشكل الشفة العليا *Labrum* في مقدمتها، وتنمو طلائع قرون الاستشعار على كل جهة من *Protocephalon* (الشكل 12.10b,c)، وتتجزأ منطقة *Protocorm* إلى حلقات. من الزوائد الموجودة على الحلقات الأولى تتشكل طلائع الفكوك العلوية *Mandibles* والفكوك السفلية *Maxilla* والشفة السفلى *Labium*، تليها مباشرة ثلاثة حلقات تنشأ منها طلائع أرجل المشي. وتخفي الزوائد البطنية ولكنها تبقى زوائد الحلقة البطنية الثامنة والتاسعة عند بعض الحشرات لتساهم في تكوين آلة وضع البيض، وزوائد الحلقة الحادية عشرة لتشكل القرون الشرجية. وقد تحمل الحلقة البطنية الأولى بداءات زوائد والتي

تتطور بشكل مميز وتدعى بالأرجل البلورية Pleuropodia وتكون ذات وضعية أكثر جانبية مقارنةً بالأرجل، وقد تنمو وتتطور بوقت مبكر وتأخذ شكل غدي، وقد تفرز هذه الزوائد عند بعض الحشرات أنزيمياً يحلل الغشاء المصلي الداخلي Serosal endocuticle لتسهيل فقس اليرقة.

ب- الجهاز العصبي:

يتم فصل العناصر المكونة للأعصاب أو الخلايا العصبية المولدة (Neuroblasts) بعد تكون المعيدة وذلك من الأدمة الخارجية. وتمتاز الخلايا العصبية المولدة بكبر حجمها وقابلية النوى الطفيفة للتلون، وتختلف عن خلايا البشرة المستقبلية بأن الأخيرة ذات حجم صغير، وتتميز النوى بشدة ولعها بالتلون. وتنقسم هذه الخلايا المولدة ليشكل قسم منها العصبونات، والقسم الآخر يشكل خلايا غليال. كما تعد خلايا غمد العصب والتي تحيط بالجهاز العصبي المركزي ذات أصل أديمي خارجي أيضاً. تفقد الحبال العصبية الجانبية اتصالها وذلك نتيجة لتكاثر الخلايا العصبية المولدة والخلايا الناتجة عن انقساماتها وتسبب بذلك انتفاخات زوجية حلقية، ويمكن أن تلاحظ البدايات العقدية والتي تتميز في منطقة Protocephalon، حيث يكون المخ الأول متطوراً جداً ويتألف من ثلاث حلقات متميزة على جانبي انغماد الأمعاء الأمامية، تليه بداية عقدية مزدوجة تشكل المخ الثاني. أما البداية العقدية للمخ الثالث، فتنشأ عن منطقة التكون العصبي للحلقة الإضافية. تتشكل السلسلة العصبية البطنية كحد أقصى من ١٧ زوجاً/ من البدايات العقدية، ثلاث بدايات رأسية والتي تتحد مع بعضها بعضاً لتشكل العقدة العصبية تحت المري، وثلاث صدرية، وإحدى عشرة بطنية، ولكن لا نجد غالباً زوج الحلقة البطنية الحادية عشرة.

ترسل الخلايا العقدية امتدادات سيتوبلاسمية هي المحور العصبي، الذي يتجه نحو الجانب الظهري للعقدة. وتظهر الكومة العصبية تدريجياً بهذا الشكل، وتكون عارية

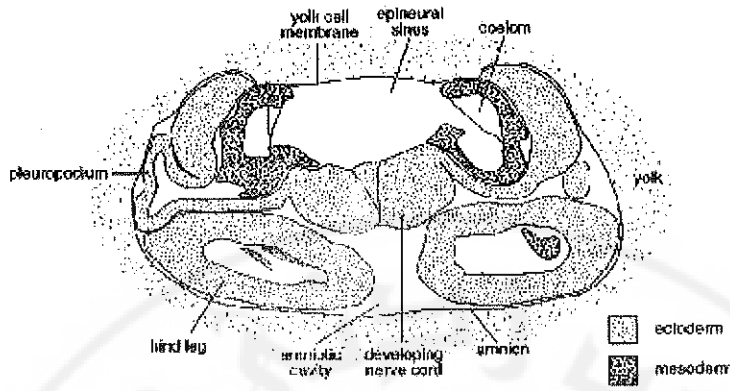
في البداية ولكن سرعان ما تعمل الخلايا العقدية على تغطيتها مصطحبة خلال حركتها الخلايا العصبية المولدة، فتتفصل بذلك نهائياً عن البشرة. وتتقارب البديتان العقديتان للحقة نفسها وتشكلان عقدة واحدة وتظهر في الوقت نفسه الوصلات العصبية.

ج- أعضاء أخرى ذات أصل أدمي خارجي:

تنشأ عن الأدمة الخارجية خلايا البشرة Epidermis والتي تشكل انغمادات بشكل حرف T ضمن جدار الجسم. ويتم اقتطاع خلايا الأينوسيت من خلايا البشرة أيضاً، وتعد الأمعاء الأمامية والخلفية ذات أصل أدمي خارجي أيضاً بالإضافة إلى أنابيب المايكي والتي تنشأ من انغمادات في الأمعاء الخلفية.

١٠- الأدمة الوسطى وتجاويف الجسم *Mesoderm and body cavities*:

بعد تشكل المعيدة، تكتسب الأدمة الوسطى توضعاً على هيئة حلقات تتزامن وتجزئة الأدمة الخارجية والتي يضاف لها بعدئذ التنظيم ثنائي الجانب Bilateral، حيث تنحدر هذه الوريقة وتشكل زوجاً من التجاويف الحويصلية Coelomic cavities في كل حلقة من منطقة Protocorm (الشكل ١٨، ١٢). وفي الوقت نفسه ينشأ تجويف جسمي أولي ما بين السطح العلوي للجنين والمح ويسمى: Epinueral sinus والذي يحده من الناحية الظهرية، غشاء من خلايا المح: Yolk cell membrane وسرعان من تتفكك هذه التجاويف وتشكل وريقاتها الخارجية الجسمية Somatic mesoderm العضلات الهيكلية والجسم الدهني والخلايا الجنسية الأولية. أما وريقاتها الداخلية الحشوية والملتصقة بالمح فإنها تشكل العضلات الحشوية Visceral muscles. وتتطور الأدمة الوسطى التي لا تشترك في تشكيل التجاويف الحويصلية لتعطي خلايا الدم.



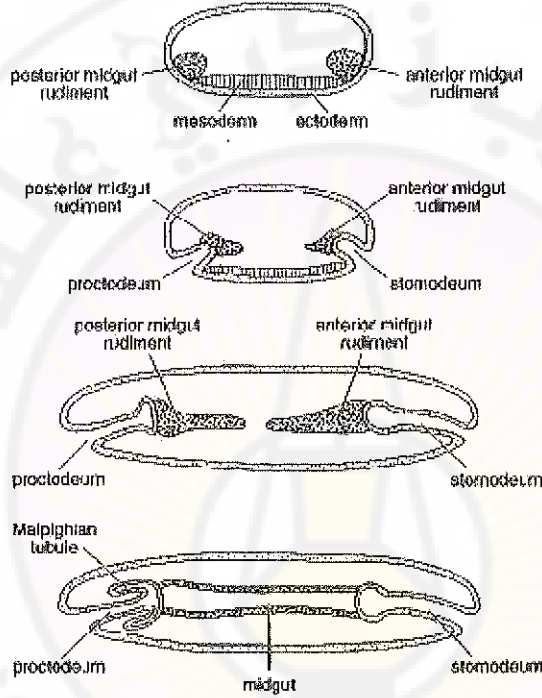
الشكل ١٢، ١٨ مقطع عرضي في جنين النطاط يبين التجاريف الحويصلية والأرجل البلورية وغشاء خلايا المح.

يمكن تمييز خلايا ذات شكل مثلثي (الشكل ١٢، ١٨) في الحد الفاصل ما بين الأغشية الجسمية والتجاويف الحويصلية، تدعى هذه الخلايا الخاصة بالخلايا القلبية المولدة (Cardioblasts). وتشكل هذه الخلايا صفاً متصلاً على كل جانب ابتداءً من الحلقة الشفوية (ضمناً) وحتى الحلقة البطنية التاسعة أو العاشرة. ويتقارب هذان الصفان من الخلايا القلبية المولدة الواحد من الآخر عند حصول الالتحاق الظهري للجنين ويشكلان أنبوباً وسطياً ظهرياً هو الوعاء الدموي الظهري. أما الأشرطة فتتشر من تقارب الجدران الوسطى للتجاويف الحويصلية لقرون الاستشعار.

١١- القناة الهضمية *Alimentary canal* (الشكل ١٢، ١٩):

تتألف القناة الهضمية عند الحشرات من ثلاثة أجزاء: الأمعاء الأمامية، الأمعاء الوسطى والأمعاء الخلفية التي تتشكل باكراً خلال مراحل النمو من انغمادات الأدمة الخارجية وتحمل هذه الانغمادات في نهايتها بداءات (طلائع) الأمعاء الوسطى الأمامية والخلفية *Posterior and anterior midgut rudiment* لا تلبث هذه الانغمادات أن تستطيل باتجاه بعضها بعضاً مشكلةً شريطين طويلين من الأنسجة بدرجة ما بين المح

والأدمة الوسطى الحشوية Visceral mesoderm. ويتصل الشريطان الأمامي والخلفي مع بعضهما بعضاً ويمتدان جانباً عند الانغلاق الظهرى الجنيني، ويحاط المح بالكامل بالطبقة الطلائية للأمعاء الوسطى، والتي تحاط بدورها بالأدمة الوسطى الحشوية (الشكل ١٢، ١٩).



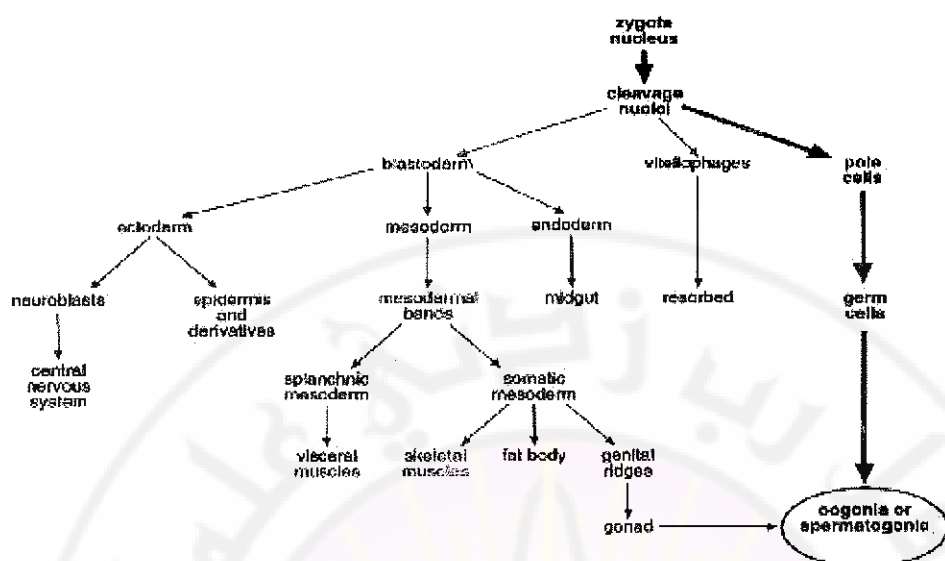
الشكل ١٢، ١٩ رسم تخطيطي يوضح تطور الأمعاء الوسطى عند الحشرات (Henson, 1946)

١٢- الجهاز التناسلي Reproductive system:

يبدأ تمايز الخلايا الجرثومية (الجنسية) الأولية Germ cells في وقت مبكر بعد إلقاح البويضة وبدء الانقسامات فيها. ويضمن هذا العزل المبكر للخلايا الجنسية عن الخلايا الجسمية عدم حدوث أخطاء في تضاعف DNA، ومن ثم المحافظة على المادة الوراثية من جيل إلى آخر (الشكل ١٢، ٢٠). تتمايز السيتوبلازما في القطب الخلفي عند

تشكل البيضة لتشكل حبيبات قطبية Polar granules غنية بـ RNA. ففي *Drosophila* يتميز ٣ أنواع من البروتينات وه أنماط من RNA في البلازما والحبيبات القطبية. وأثناء التكاثر النووي داخل مح البيضة، تهاجر مجموعة من الأجسام النشطة نحو القطب الخلفي للبيضة وتشكل براعم هناك، ومن ثم تنفصل عن الشريط الجنيني وتشكل ما يعرف بالخلايا القطبية Pole cells (الشكل 12.9b) و (الشكل ١٢، ١٣). وسرعان ما تتجزأ الحبيبات القطبية وتتحد مع الخلايا القطبية. ويعتقد أن هذا الاندماج هو المسؤول عن تحديد هوية الخلايا القطبية.

عند *Nematocera* تهاجر الخلايا القطبية لتشكل الخلايا الجرثومية الأولية، ولكن عند *Cyclorrhapha* يفقد بعضها أثناء الهجرة لتصبح آكلات المح وقسم منها فقط يتحول لخلايا جرثومية. وعندما تكون الخلايا الجرثومية الأولية خارجية كما هو عند الذباب، يتوجب عليها الدخول ضمن الشريط الجنيني في وقت ما، أما في حال توضعها عليه بمستوى الأمعاء الخلفية (الشكل ١٢، ١٣). وتحاط هذه الخلايا فيما بعد بالأدمة الوسطى ويتزايد عددها قبل أن تنفصل إلى أعمدة، وتشكل هذه الأخيرة الخلايا الأولية للأنايب المبيضية عند الإناث أو الأنايب المنوية عند الذكر. وتشكل الغدد التناسلية من عدة حلقات في الأدمة الوسطى والتي لا تلبث أن تندمج لتشكل كتلة واحدة على كل جانب من جوانب الجسم. وتتغلظ هذه البداة بطنياً لتعطي أشرطة صلبة من الخلايا التي تشكل القنوات الجانبية، بينما تتشكل القناة المشتركة من انغمادات الأدمة الخارجية. وتأخذ الأعضاء التناسلية مكانها النهائي عند اكتمال الانغلاق الظهري الجنيني.



الشكل ١٢،٢٠ رسم تخطيطي يوضح الانفصال المبكر للخلايا الجنسية خلال التطور الجنيني بالإضافة إلى تطور الأنسجة الأخرى التي تشهد انقساماً نووياً مكثفاً.



الفصل الثالث عشر

التطور ما بعد الجنيني Postembryonic development

بعد اكتمال النمو الجنيني داخل البيضة، تقوم اليرقة بشق أغشية البيضة المختلفة والخروج منها، وتكون اليرقة عادة مزودة بأداة خاصة (عبارة عن تحورات خاصة) للقيام بعملية الشق هذه، وتنسلخ اليرقة بعد الفقس مباشرة، وأحياناً أثناء الفقس، وتتخلص بذلك من الكيوتيكل الجنيني. وتبدأ اليرقة بعد الفقس بالبحث عن الغذاء وتبدأ بالنمو، إلا أن وجود الهيكل الخارجي لدى الحشرات يفرض عليها النمو الحلقي غير المكتمل، ويستدعي هذا التخلي وبشكل دوري عن الكيوتيكل، وهذا ما يدعى بالانسلاخ. تقسم دورة حياة الحشرة إلى مراحل عدة، تتفصل كل مرحلة عن الأخرى بالانسلاخ ويطلق اسم طور على شكل الحشرة الواقع ما بين انسلاخين. ويختلف عدد الانسلاخات حسب درجة تطور الحشرة، فالحشرات الأولية يكون لها عدد انسلاخات أكبر من الحشرات الراقية، فيوجد عند حشرات Ephemera و Stenonema وهي من رتبة Ephemeroptera أكثر من ٣٠ انسلاخاً بينما نجد عند الحشرات مختلفة التطور خمسة أطوار فتية، وعند حشرات Nematocera توجد فقط أربعة أطوار.

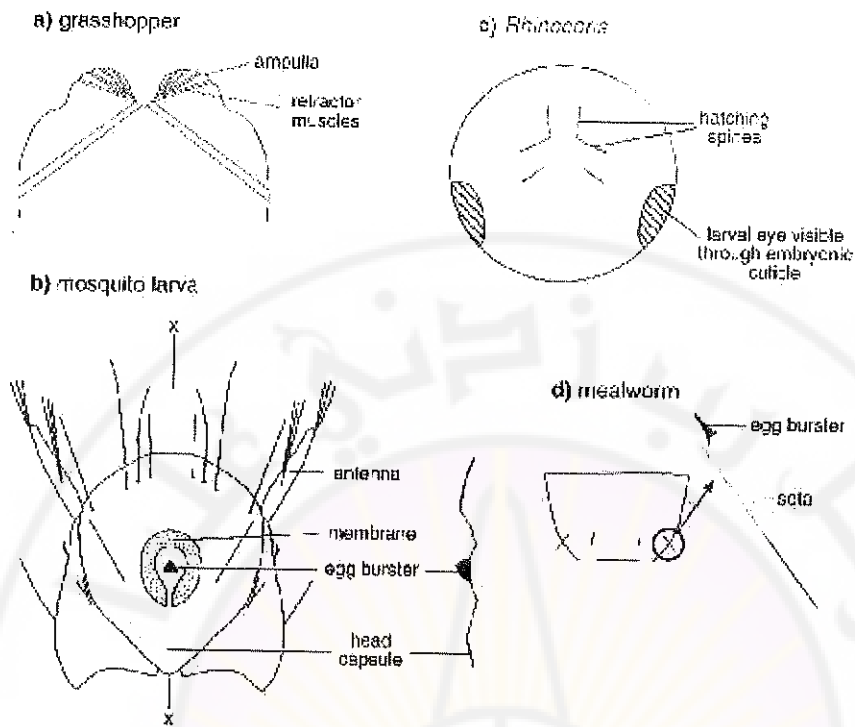
أولاً- الفقس Hatching:

١- آليات الفقس Mechanisms of hatching:

تمزق اليرقة كاملة التكوين أغشية البيضة المختلفة حتى تستطيع الخروج منها، ويتم ذلك بآليات مختلفة باختلاف نوع الحشرة. فقد تقوم بعض اليرقات بكسر البيضة عن طريق ابتلاع السائل الأمينوزي أو الهواء مما يؤدي إلى زيادة حجمها، تليها موجة من التقلصات العضلية التي تؤدي إلى دفع الدم باتجاه رأس اليرقة مما يشكل ضغطاً كبيراً على قشرة البيضة مؤدياً إلى كسرها. ويحتوي عنق نطاطات النبات على زوج من

الفصوص بشكل أنبولة عنقية Cervical ampullae، والتي تتضخم عند ارتفاع ضغط الدم مركزة الضغط على منطقة محددة من القشرة ومؤديةً إلى انشقاقها (الشكل 13.1a). ويختلف موقع الشق باختلاف موقع الضغط الذي تطبقه الحشرة على قشرة البيضة، فيكون الشق عند النطاط فوق الأنبولة العنقية، وعند خفافس الماء يكون الشق طولياً، أو قد توجد خطوط هشة على القشرة تسمى خطوط الفقس Hatching lines (راجع الفصل الثاني عشر). فعلى سبيل المثال، يوجد زوج من خطوط الفقس الطولية على بيضة Calliphora (راجع الشكل ١٢،٣)، وعند Heteroptera يمتد خط فقس هش حول البيضة حيث ينضم الغطاء Cap مع جسم قشرة البيضة (راجع الشكل ١١،٧). أما عند الحشرات التي يكون فيها الكيوتيكل المصلي Serosal cuticle ثخين (Acrididae, Heteroptera)، فإنها تقوم بإفراز أنزيم يهضم هذه الطبقة قبل بدء الفقس، ويُنتج هذا الأنزيم من قبل الأرجل البلورية Pleuropodia.

وقد تتم عملية الفقس عند بعض الحشرات بمساعدة بعض التراكيب الخاصة الكيتينية في رأس اليرقة تسمى مفجرات البيضة Egg bursters، وعادةً ما تأخذ أشكالاً مختلفة، فعند Cimicomorpha يمتد خط من الأشواك Hatching spines ما بين العين والشفة العليا على كل جانب من جوانب الوجه (الشكل 13.1c)، أو يتوضع مفجر البيضة بشكل سن ضمن انغماد غشائي لا يلبث أن ينتصب بواسطة ضغط الدم (الشكل 13.1b)، أو يكون بشكل أشعار صلبة Seta في ترجة الحلقة البطنية الثامنة كما في Tenebrionidae (الشكل 13.1d). وقد تلجأ بعض يرقات حرشفية الأجنحة إلى قرض قشرة البيضة أثناء الفقس بمساعدة أجزاء الفم وتستمر بالتغذية عليها بعد الفقس. وعند فراشة الملفوف والتي تضع بيوضها على شكل لطم Clusters، تقوم اليرقات الفاقسة حديثاً بقرض قمة البيوض المجاورة لها والتي لم تفقس بعد.



الشكل ١٣،١ أدوات النفس أ- مقطع عرضي في عنق نطاط النبات يبين الأنبولة العنقية. ب- رأس اليرقة الأولى لحشرة البعوض يوضح مفجر البيضة. ج- الكيوتيكل الجنيني فوق رأس *Rhinocoris* يبين أشواك النفس. د- موقع شوكة مفجر البيضة في قاعدة الشعرة (Emden, 1946; Marshall, 1938).

٢- محرضات الفقس *Hatching stimuli*:

لم تعرف حتى الآن المنبهات الحقيقية للفقس حيث يبدو في معظم الحالات أن الحشرات تفقس عندما تصل إلى المرحلة المناسبة من التطور، ومع ذلك قد تلعب العوامل البيئية دوراً مهماً في هذه العملية. وتلعب الحرارة المناسبة دوراً مهماً في فقس البيوض حيث أن لمعظم بيوض الحشرات عتبة حرارية *Threshold temperature* للفقس، وتختلف الحرارة الملائمة لفقس البيوض حسب نوع الحشرة كما هو مبين في الجدول التالي:

الدرجة الملائمة للنمو الجنيني	الدرجة الملائمة للفقس	الحشرة
13 C°	8C°	Cimex
14 C°	13 C°	Oncopeltus
15 C°	20 C°	Schistocera

ويعود سبب فشل فقس اليرقات عند درجات الحرارة المنخفضة إلى قلة نشاطها عند هذه الدرجات، كما أن درجات الحرارة المرتفعة إلى حد معين تساهم في تنشيط عمل الأنزيمات الهاضمة لقشرة البيضة. كما تلعب الكثير من المحرضات البيئية دوراً مهماً في هذه العملية، فيتم فقس بيوض الجراد *Schistocerca* عند شروق الشمس بينما بيوض الرعاشات *Epithea* تفقس عند غروب الشمس. وتفقس بيوض حشرة البعوض *Aedes* عندما تغمر في ماء استخلص منه الأوكسجين *Deoxygenated water* ، فكلما انخفضت كمية الأوكسجين في الماء ازدادت نسبة الفقس، وتختلف هذه الاستجابة حسب عمر الجنين. وتكون هذه الاستجابة معاكسة عند يرقات *Agabus* والتي لا تفقس ببيوضها إلا في الماء الغني بالأوكسجين.

ثانياً- التطور اليرقي Larval development:

١- أنواع التطور:

يقسم التطور ما بعد الجنيني إلى سلسلة من المراحل، تتفصل كل مرحلة عن الأخرى بانسلاخ، ويطلق اسم طور Instar على شكل الحشرة ما بين انسلاخين. ويختلف عدد هذه الانسلاخات حسب درجة تطور الحشرة ونوعها، فعند الحشرات الأولية أو غير المجنحة Apterygota يكون عدد الانسلاخات أكبر وتستمر حتى في طور الحشرة الكاملة. أما عند الحشرات الأكثر رقياً فيكون عدد الانسلاخات أقل ولا يحصل انسلاخ عند الحشرات الكاملة.

وتسمى الفترات الواقعة بين الانسلاخات ب Stages ومن ثم يطلق على الطور اليرقي الأول: First larval stage، ولكن بشكل عام فإن كلمة طور Instar تشير أيضاً إلى هذه الفترة. لا يلاحظ أي اختلاف في شكل الجسم خلال التطور اليرقي فكل الأطوار تشبه الطور الذي يسبقه، ولكن درجة الاختلاف في الشكل تكون كبيرة وواضحة ما بين طور اليرقة الأخير والحشرة الكاملة، ويطلق على مجمل هذه التغيرات التحول Metamorphosis: ويعرف من وجهة نظر فيزيولوجية بأنه: التغيير الذي يرافق الانسلاخ وذلك أثناء غياب هرمون الحداثة JH، ولكن التحول Metamorphosis يطلق في بعض الأحيان على التغييرات كافة التي تطرأ على الحشرة أثناء دورة حياتها من طور البيضة وحتى الحشرة الكاملة، ولكن من المفضل عدم استخدام هذا المصطلح بمعناه الواسع.

وحسب هذا المصطلح يقسم التطور عند الحشرات إلى ثلاثة أقسام:

١- الحشرات عديمة التطور Am etabobus insects: لا يطرأ أي تغيير على

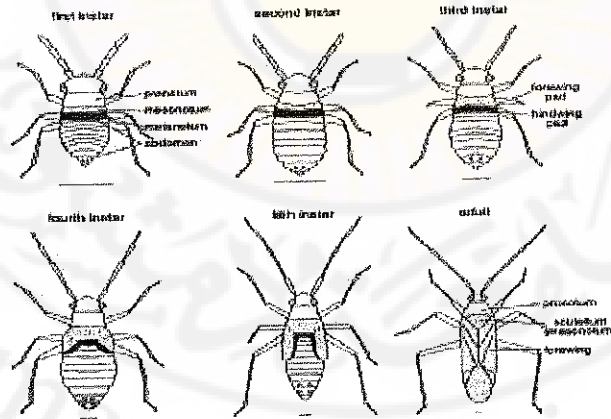
الحشرة خلال فترة ما بعد التطور الجنيني، حيث تنشأ الحشرة الكاملة من ازدياد حجم

الأطوار الفاقسة ومن ثم تكون الحشرة الكاملة أكبر حجماً وناضجة جنسياً. وتعيش الأطوار كلها في البيئة نفسها. وتتميز الحشرات عديمة الأجنحة بهذا التطور.

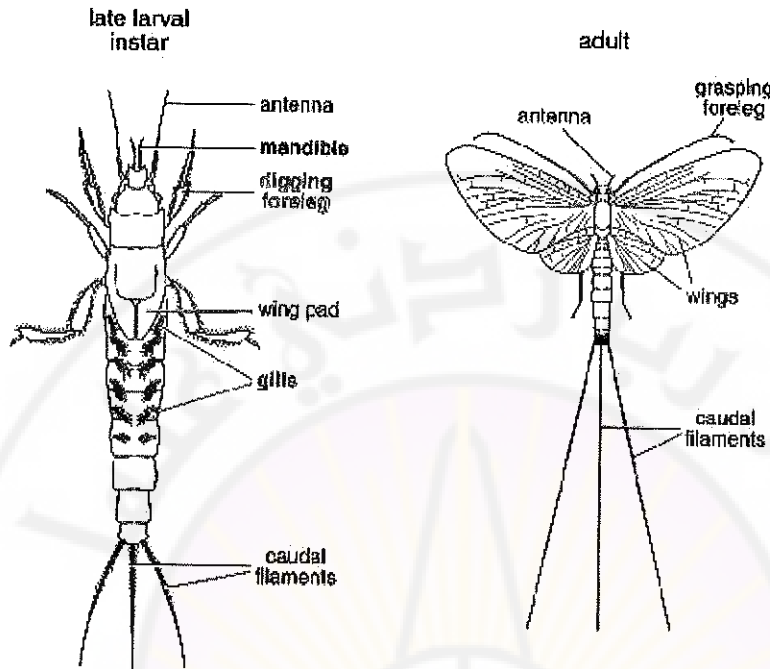
٢- الحشرات ناقصة التطور *Hemimetabolous insects*: يكون الطور الفتي مشابهاً للطور الكامل ما عدا حجمه الأصغر وعدم وجود الأعضاء التناسلية والأجنحة التي يكون تطورها خارجياً (الشكل ١٣،٢). ولكن يمكن تمييز حالتين ضمن هذا التقسيم وذلك حسب أهمية التحول:

أ- *Paurometabolous*: يشبه الطور الفتي الحشرة الكاملة ويكون لهما طريقة العيش نفسها، إلا أن الحشرة الكاملة فقط تحمل أجنحة. ويصعب في بعض الحالات التمييز ما بين هذه الحشرات والحشرات عديمة التطور. وكمثال على هذا التطور نذكر: مستقيمات الأجنحة، متساوية الأجنحة، نصفية الأجنحة.

ب- *Hemimetabolous*: تكون حياة الأطوار الفتية مختلفة عن حياة الحشرة الكاملة ويترافق ذلك مع وجود عديد من التراكيب والتحورات الموجودة في الأطوار الفتية والتي لا تُشاهد أبداً في الحشرة الكاملة (الشكل ١٣،٣). وكمثال على هذا التطور نذكر: الرعاشات ورتبة ذباب أيار.



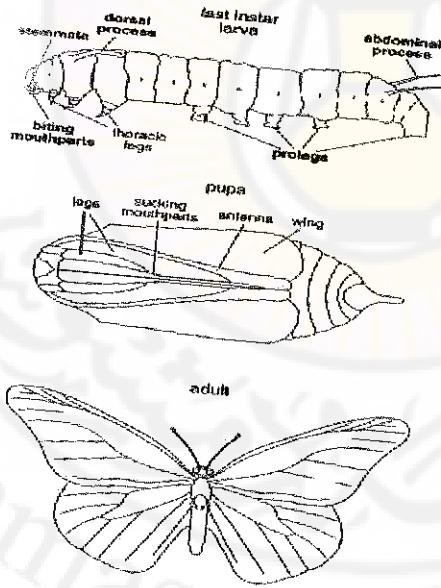
الشكل ١٣،٢ المراحل المتلاحقة للتطور ما بعد الجنيني عند الحشرات ذات التطور الناقص



الشكل ١٣،٣ رسم تخطيطي يبين الطور اليرقي الأخير والحشرة الكاملة لحشرة مائية ذات تطور ناقص والتحورات التي ترافقهما (Macan, 1961; Kimmis, 1950).

٣- الحشرات كاملة التطور *Holmetabous insects*: تختلف اليرقة عن الحشرة الكاملة سواءً بطريقة المعيشة أو بالشكل المورفولوجي وحتى الفيزيولوجي، ويلاحظ وجود طور العذراء *Pupa* ما بين الطور اليرقي الأخير وطور الحشرة الكاملة (الشكل ١٣،٤). توجد العيون البسيطة الجانبية عند اليرقات بدلاً من العيون المركبة، أما تطور الأجنحة فيكون داخلياً. وكمثال على هذا التطور: غمدية الأجنحة، شبكية الأجنحة، ثنائية الأجنحة، غشائية الأجنحة، حرشفية الأجنحة.

وقد يلاحظ خلال تطور بعض الحشرات ناقصة التطور بعض التحورات التي يمكن أن تكون أقرب إلى الحشرات كاملة التطور، والأمثلة عديدة:- الحشرات هدية الأجنحة Thysanoptera (تعد من الحشرات ذات التطور التدريجي): لا يتغذى الطوران الفتيان الأخيران، وعادةً ما يسمى الطور الأخير بالعذراء Pupa التي يمكن أن توجد ضمن شرنقة Cocoon، ويحوي هذان الطوران براعم خارجية للأجنحة والتي لا وجود لها في الأطوار الفتية الأولى والتي يستعاض عنها بتطور داخلي بسيط للأجنحة. - ضمن Homoptera: لا يتغذى الطوران الفتيان الأخيران لذكور الحشرات القشرية - Coccoidea. وعند الذباب الأبيض Aleyrodidae, Homoptera : يتغذى الطور الفتي الأخير لمدة قصيرة ومن ثم يدخل في مرحلة صيام طويلة ويسمى هذا الطور عندئذ بالعذراء: Pupa.

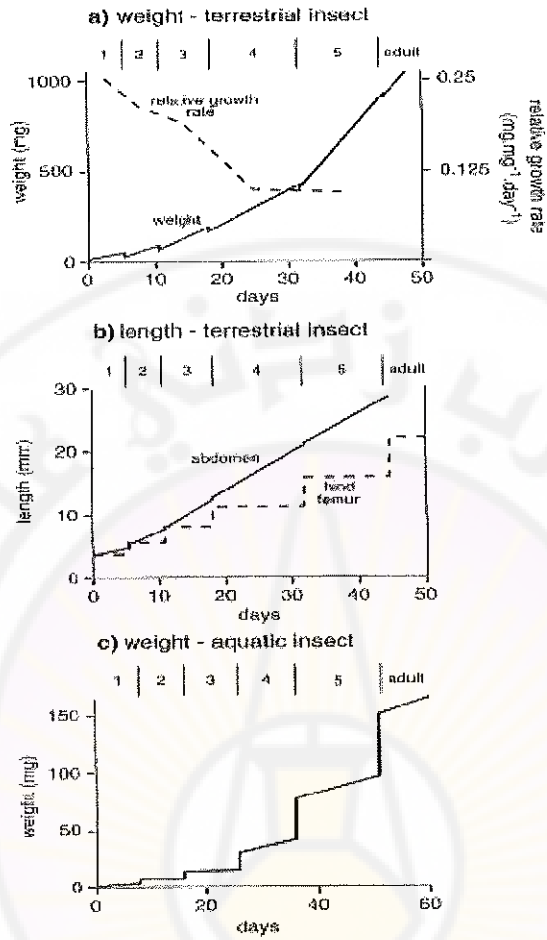


الشكل ١٣،٤ المراحل المتلاحقة للتطور ما بعد الجنيني لحشرة كاملة التطور (Urquhart, 1960).

٢- النمو Growth:

أ- الوزن Weight: يتزايد وزن الأطوار اليرقية من مرحلة إلى أخرى. وتكون هذه الزيادة متشابهة عند غالبية الحشرات الأرضية حيث يرتفع المنحنى البياني لزيادة الوزن وبسرعة ما بين انسلاخين، ولكنه ينخفض قليلاً خلال كل انسلاخ بسبب فقدان الجلد القديم وفقدان الماء وفترة الصيام التي تمر بها اليرقة خلال هذه المرحلة، ولا تثبت الحشرة أن تعوض هذا النقص (الشكل 13.5a). ويزداد وزن الحشرة زيادة تصاعديّة خلال الأطوار اليرقية المتتالية، ولكن الزيادة تكون أكثر وضوحاً في الأطوار الأولى، فيزداد وزن حوريات الجراد ١٥ مرة خلال أسبوعين بعد الفقس، وتنخفض هذه الزيادة إلى ٤-٥ مرة خلال الأسبوع الرابع والخامس بعد الفقس.

أما الحشرات المائية فتكون عكس الحشرات الأرضية، إذ يلاحظ زيادة حادة في وزن الحشرة قبل كل انسلاخ بسبب امتصاص كمية كبيرة من الماء في هذه المرحلة عن طريق الكيوتيكل أو القناة الهضمية (الشكل 13.5c). ويختلف معدل زيادة النمو لدى الحشرات المتغذية على الدم مثل Rhodnius لأنها تتغذى مرة واحدة خلال كل طور يرقي، لذلك يلاحظ نقص تدريجي في وزنها خلال فترة وقف التغذية بسبب نقص الماء، ويزداد وزنها بعد التغذية مباشرة، وتكرر هذه الدورة خلال المراحل اليرقية المختلفة. ولكن توجد زيادة في الوزن العام بين كل طور يرقي والطور الذي يليه.



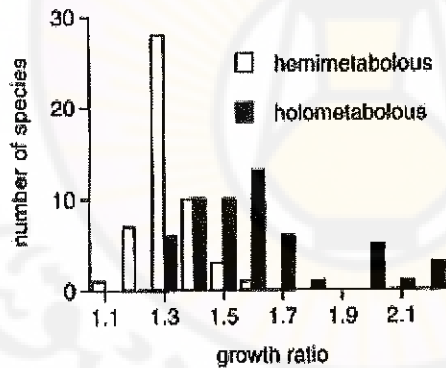
الشكل ١٣,٥ أنماط نمو الأطوار الفتية عند الحشرات ناقصة التطور (تشير الأرقام العلوية إلى المراحل اليرقية المتتالية، بينما تشير الأرقام السفلية الأفقية إلى أوقات الانسلاخ). أ- تغيرات الوزن ومعدل النمو عند الحشرات الأرضية. ب- تغيرات أطوال الحشرات الأرضية. ج- تغيرات وزن الحشرات المائية.

ويؤثر الوزن النهائي للحشرة الكاملة بالظروف التي تمر بها الأطوار اليرقية أثناء تطورها. فمثلاً تنتج أفراد خفيفة الوزن عندما تتطور اليرقات سريعاً في درجات حرارة مرتفعة. ويؤثر الازدحام في معدل النمو ومن ثم يكون حجم الحشرات الناتجة

عن أطوار مرباة بشكل منفرد أكبر من تلك المرباة ضمن مجموعات. كما يتأثر وزن الحشرة الكاملة بنوعية الغذاء الذي تتناوله اليرقات، حيث ارتفع وزن إناث حشرة *Melanoplus sanguinipes* من ١٤٠ ملغ إلى ٣٢٠ ملغ تبعاً للغذاء المتوفر لليرقات.

ب- زيادة حجم الكيوتيكل Increase in size of the cuticle:

أن الأجزاء المتصلبة لا تتمدد ولكنها لا تنمو إلا في وقت الانسلاخ حيث يتكون كيوتيكل جديد وطري قادر على التمدد، وبالنتيجة يتزايد حجم الأجزاء القاسية كالقفذ الخلفي للجراد Hind femur على شكل مراحل متسلسلة، بينما يتزايد حجم البطن Abdomen الذي يكون غشائياً أكثر وقابلاً للتمدد بشكل مستمر (الشكل 13.5b). وبشكل عام تميل الأجزاء المتصلبة ليرقات الحشرات كاملة التطور للنمو بين مرحلة وأخرى بنسبة أكبر مما هو عند يرقات الحشرات ذات التطور الناقص (الشكل ١٣،٦).



الشكل ١٣،٦ متوسط معدل نمو اليرقات في مجموعة من الحشرات ذات التطور الناقص والكامل.

ج- نمو الأنسجة Growth of the tissues:

يتحدد تشكل الكيوتيكل بخلايا البشرة Epiderms التي يمكن أن تنمو إما من خلال زيادة أعدادها أو زيادة حجمها، حيث تتزايد أعدادها بعد الانسلاخ مباشرة. ولكن

في حالة يرقة Cyclorrhapha تُعزى زيادة حجم اليرقة بالكامل إلى زيادة حجم خلايا البشرة، وفي هذه الحالة يتزايد حجم النواة بسبب الانقسامات الخيطية الداخلية Endomitosis مما يؤدي لزيادة كمية DNA الموجودة في النواة.

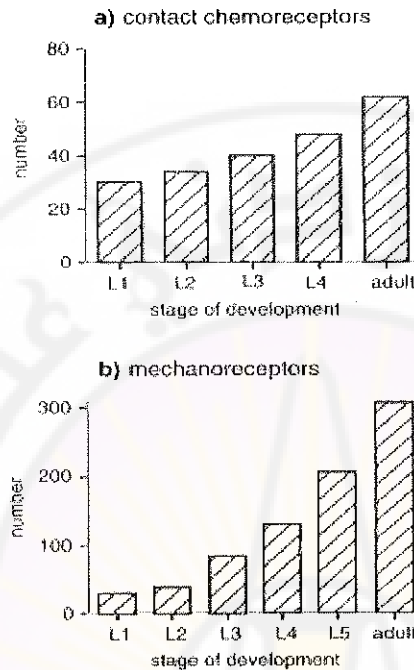
لا يشمل نمو الجهاز العصبي المركزي عند الحشرات ناقصة التطور على إنتاج خلايا عصبية جديدة إلا في المخ. حيث تحوي العقدة العصبية البطنية النهائية عند *Acheta* على ٢١٠٠ عصبون خلال كل مراحل تطورها، بينما يتزايد عدد خلايا غليال فيها من ٣٤٠٠ في طور اليرقة الأولى إلى ٢٠٠٠٠ عند الحشرة الكاملة. وعند معظم الحشرات كاملة التطور يلاحظ إعادة بناء كثيفة للجهاز العصبي خلال مراحل التطور.

وتطراً تغيرات نوعية على الجهاز الحسي خلال حياة الحشرات ناقصة التطور إذ يتزايد عدد المستقبلات الميكانيكية والكيميائية بعد كل انسلاخ (الشكل ١٣،٧)، كما يتزايد عدد الوحدات البصرية التي تكون العيون المركبة. وعلى العكس من ذلك عند الحشرات كاملة التطور والتي يبقى فيها عدد الخلايا الحسية ثابتاً خلال الأطوار الفتية، ولا تُلاحظ العيون المركبة إلا في الأطوار الكاملة.

وتكون العضلات متشابهة ما بين الأطوار المختلفة عند الحشرات ناقصة التطور، حتى عضلات الطيران التي يمكن أن تُلاحظ مباشرة بعد الفقس. وهناك بعض العضلات التي توجد فقط وقت الانسلاخ ولا تثبت أن تختفي بعد الانسلاخ الأخير. وتنمو العضلات نتيجة لزيادة حجم الألياف العضلية بين الانسلاخات وإضافة ألياف جديدة بعد كل انسلاخ.

وينمو الجسم الدهني نتيجة لزيادة حجم الخلايا أو عدد الخلايا أو كلاهما معاً. فالجسم الدهني لـ *Aedes* ينمو نتيجة لزيادة عدد الخلايا على عكس معظم أنسجة هذه الحشرة التي تتألف من عدد محدد من الخلايا وتنمو بتكبير هذه الخلايا واستطالتها.

أما الأمعاء فيزداد حجم خلاياها الطلائية في البداية ثم تستبدل بعد موتها بخليتين أو أكثر من الخلايا المعوضة Regenerative cells.



الشكل ١٣,٧ أ- تغيير عدد مستقبلات الملامسة الكيميائية في حليمات الفك السفلي خلال المراحل المتتالية لتطور الجراد. ب- تغيير عدد المستقبلات الميكانيكية في بعض شعيرات الأسترنة خلال المراحل المتتالية لتطور الجراد.

ثالثاً- التحول (التحولات النسيجية) Metamorphosis

قد تكون مجمل التغيرات التي تطرأ على البرقة لتتحول إلى حشرة كاملة أكثر أو أقل شمولاً وذلك حسب درجة الاختلاف ما بين الأطوار الفتية والحشرة الكاملة. ومن ثم يُلاحظ أن هذه التغيرات تكون طفيفة عند الحشرات ناقصة التطور، بينما تكون ملحوظة عند الحشرات كاملة التطور بوجود طور العذراء الذي يسبق طور الحشرة الكاملة.

١- الحشرات ناقصة التطور:

يوجد تشابه ما بين الطور الفتى (الحورية) والحشرة الكاملة عند هذه الحشرات التي تعيش أطوارها كافة في نفس البيئة، ولكن قد يُلاحظ اختلافات أخرى: تختلف براعم الأجنحة عند الطور الفتى عن الأجنحة في الأطوار الكاملة بأنها تكون متصلة دوماً مع الترجة والبلورة، والمنطقة القاعدية من الجناح غير غشائية، ولا وجود للصفائح المساعدة Accessory sclerites التي تظهر عند الانسلاخ الأخير. وبشكل عام تظهر الأجنحة بحيث تصبح الحافة الخلفية لبراعم الأجنحة هي الحافة الأمامية Costal margins للأجنحة في الحشرة الكاملة (راجع الشكل ١٣،٢). بينما تظهر هذه البراعم بشكل قائم عند Odonata وبالنتيجة تصبح الحافة الأقرب للخط الوسطي هي الحافة الأمامية في الحشرة الكاملة (الشكل 13.8a).

وتتطور الأعضاء التناسلية Genitalia بشكل تدريجي من خلال تحورات في الحلقات البطنية الأخيرة والتي تكون واضحة أكثر خلال الانسلاخ الأخير (الشكل 13.8b).

وعلى الرغم من عدم تمايز الصفائح المساعدة للأجنحة في الأطوار الفتية إلا أن العضلات المتصلة بها تكون موجودة في أوضاعها المناسبة على الكيوتيكل تمهيداً لاستكمال نموها وتوضعها الصحيح خلال الحشرة الكاملة.

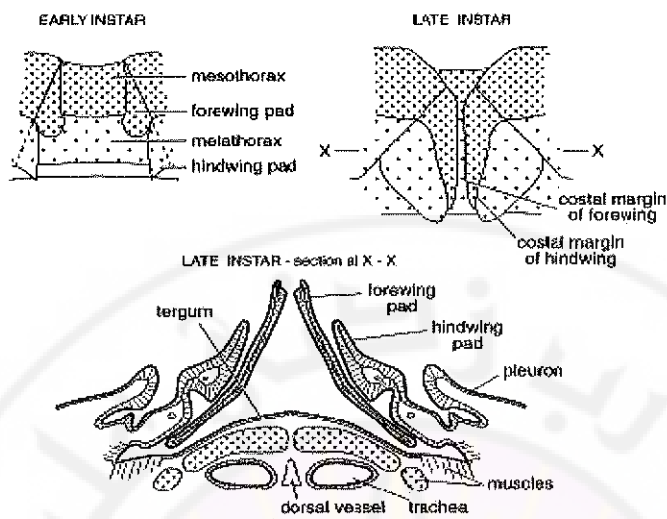
وتوجد عضلات الطيران في الطور الفتى عند النطاطات والرعاشات مع أن بعضها يفتقر إلى التخطيط Striation وتكون غير وظيفية. ويزداد حجم هذه العضلات خلال حياة الأطوار الفتية ويطرأ عليها تغييرات أخرى خلال طور الحشرة الكاملة، وتخفّي بعض العضلات عند الانسلاخ الأخير لأنها تكون فعالة وضرورية فقط لعملية الانسلاخ، ويترافق اختفاء هذه العضلات مع موت الخلايا العصبية المحركة المرافقة لها. ولكي تصل حوريات الرعاشات وذبابة أيار إلى طور الحشرة الكاملة، لا بد لها من أن تمر بتحول واضح يتضمن فقدان خياشمها التنفسية بالإضافة لتغيرات أخرى.

٢- الحشرات كاملة التطور:

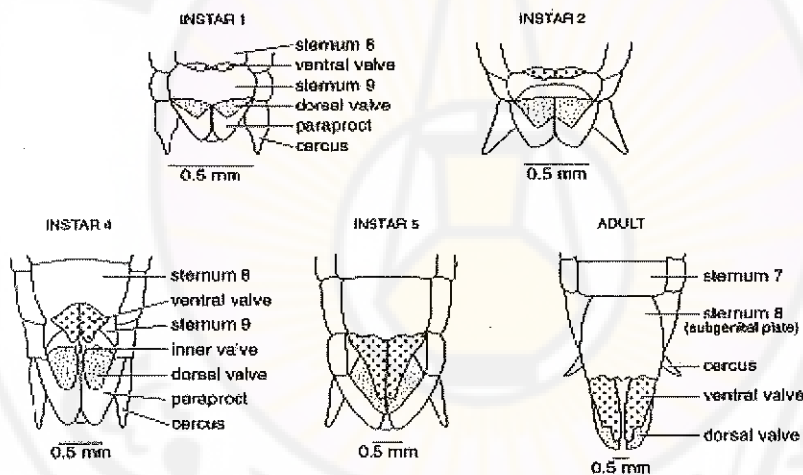
يعد طور العذراء Pupa هو الطور المميز لأنه يتوسط الطور اليرقي و طور الحشرة الكاملة، وما يحدث خلاله يكون جوهرياً حيث يتم إعادة بناء الأنسجة المختلفة ونشوء الأجنحة ونمو عضلات الطيران وزوائد أخرى، والتي كانت تنمو داخلياً خلال طور اليرقة، والتي لا تلبث أن تظهر خارجياً بالرغم من عدم فردها بالشكل النهائي خلال طور العذراء (راجع الشكل ١٣،٤). لذلك لا بد من وجود انسلاخين لتحول اليرقة إلى حشرة كاملة، من أجل تأمين المساحة الكافية لنمو الأجنحة وما يترافق معه من نمو لعضلات الطيران. يتم في الانسلاخ الأول (انسلاخ اليرقة إلى العذراء) انقلاب الأجنحة للخارج إضافة لنموها البسيط، أما خلال الانسلاخ الثاني (تحول العذراء إلى حشرة كاملة) فيستكمل النمو وتشكيل الكيوتيكول ونمو الجهاز العضلي نظراً للاختلاف الكبير ما بين العضلات الصدرية عند اليرقة عن تلك الموجودة عند الحشرة الكاملة (العضلات الخاصة بالأرجل والأجنحة).

وتتفاوت درجة تمايز صفات الحشرة الكاملة ويتوقف ذلك على مدى التعديل الذي سيطرأ على الصفات اليرقية، فمثلاً عند Diptera يُعاد تقريباً بناء كافة الأنسجة وذلك بعد عملية انحلال للأنسجة Histolysis وهضم (بلعمة) Phagocytosis.

a) wings



b) external genitalia



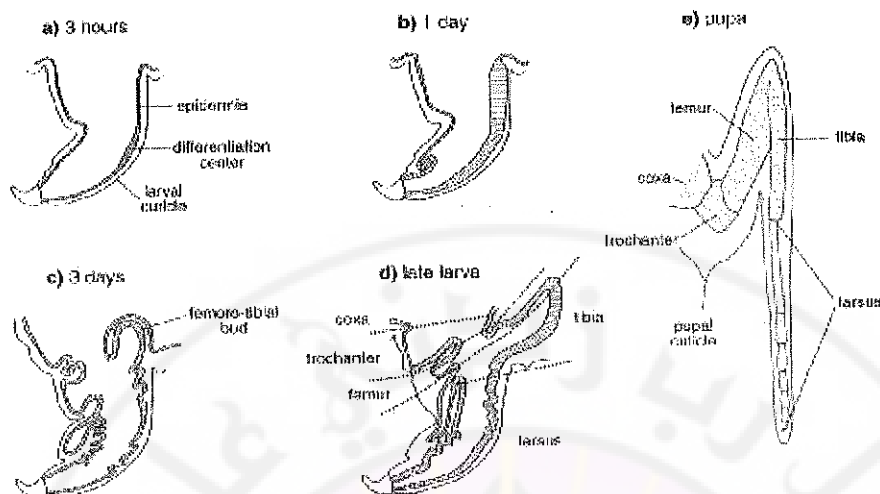
الشكل ١٣,٨ تطور التراكيب الخارجية لحشرة ناقصة التطور آ- الأجنحة (في الأعلى): منظر ظهري للصدر الثالث في يرقة الرعاش، (في الأسفل): مقطع عرضي للصدر الثالث من الناحية الظهرية ليرقة الرعاش. ب- منظر بطني لنهاية البطن عند النشاطات في مراحل مختلفة من التطور (Jago, 1963)

٣- تطور مظاهر الحشرة الكاملة *Development of adult features*:

آ- الأعضاء ذات الأصل الأديمي الخارجي *Epidermal structures*:

تغطي البشرة جسم الحشرة والزوائد المختلفة (Appendages) وقد تساهم في تكوين هذه الزوائد بطرق مختلفة تبعاً لنوع الحشرة.

- إذا كانت هذه الزوائد لا تختلف جذرياً عما هي عليه في طور اليرقة فإنها تتشكل عن طريق تكاثر أو تجدد خلايا البشرة نفسها Proliferation حيث تحتفظ خلايا البشرة اليرقية بإمكان تحولها إلى خلايا البشرة للحشرة الكاملة. وتلاحظ هذه الظاهرة عند فراشة الملفوف *Pieris* فحالما تدخل اليرقة في طورها الأخير، تنفصل خلايا البشرة عن طبقة الكيوتيكل في منطقة الأرجل الصدرية عدا مناطق اتصالها بالعضلات، ويمنحها هذا الانفصال حرية الانثناء والتضخم لتشكل منطقة تمايز مركزية *Differentiation center* (الشكل 13.9a) ثم تعتري هذه المنطقة موجة من الانقسامات (الشكل 13.9b,c) تؤدي إلى تشكيل طيات فيها وتنقسم فيما بعد بحواجز طولية لتعطي الفخذ *Femur* والساق *Tibia*. وتشكل خلايا البشرة الأكثر قرباً في ساق اليرقة منطقة الحرقفة *Coxa* والمردور *Trochanter*، أما الخلايا الأبعد فتشكل الرسغ *Tarsus* (الشكل 13.9d)، ويستمر هذا التمايز خلال طور العذراء لإعطاء ساق الحشرة الكاملة (الشكل 13.9e).

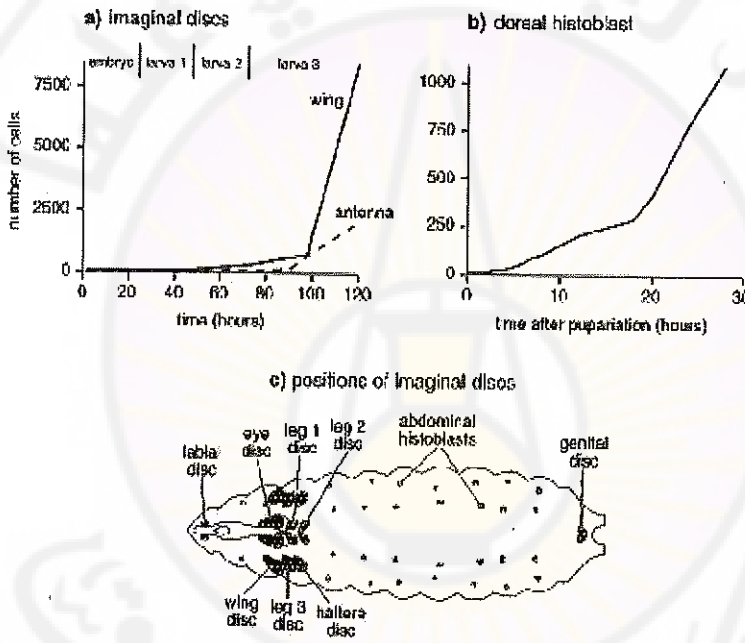


الشكل ١٣,٩ تطور رجل الحشرة الكاملة عند حرشية الأجنحة خلال أوقات مختلفة بعد انسلاخ الطور اليرقي الأخير وخلال طور العذراء. من a-d تغييرات خلايا بشرة رجل اليرقة، e رجل الحشرة الكاملة موجودة ضمن كيو تيكل العذراء (المناطق الافتراضية لرجل الحشرة الكاملة مبينة بالخطوط المنقطه).

- عندما يكون الاختلاف كبيراً ما بين أعضاء الحشرة الكاملة واليرقة فإن تطور أنسجة الحشرة الكاملة يبدأ من ثخانات في خلايا البشرة تدعى: أقراص البلوغ Imaginal discs or buds والتي يرافقها هدم للخلايا اليرقية. تتميز هذه الأقراص بأنها عبارة عن مجموعات صغيرة من الأنسجة الجنينية التي تبقى غير متميزة حتى وقت إعطاء التراكيب المختلفة للحشرة الكاملة، وتختلف عن خلايا بشرة اليرقة بأنها لا تنتج الكيو تيكل وتتابع انقسامها ما بين الانسلاخات (الشكل 13.10a) بينما لا تنقسم خلايا بشرة اليرقة إلا وقت الانسلاخ.

فعند الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة العليا، تهضم خلايا البشرة اليرقية كافة، وتتشكل سائر الزوائد والأجنحة (الشكل ١٣,١١) و(الشكل ١٣,١٢) وكامل جدار جسم

الذبابة، ابتداءً من أقرص البلوغ التي تظهر أثناء مرحلة النمو الجنيني، وابتداءً من طور البلاستودرم يتم الفصل ما بين مجموعتين من الخلايا (الخلايا اليرقية وخلايا الحشرة الكاملة). تتكاثر الخلايا التي تشكل العضو اليرقي وتصبح متعددة الصيغة الصبغية، أما الخلايا المخصصة لإعطاء أعضاء الحشرة الكاملة فإنها تبقى ثنائية الصيغة الصبغية وتتجمع على هيئة أقرص بلوغ.

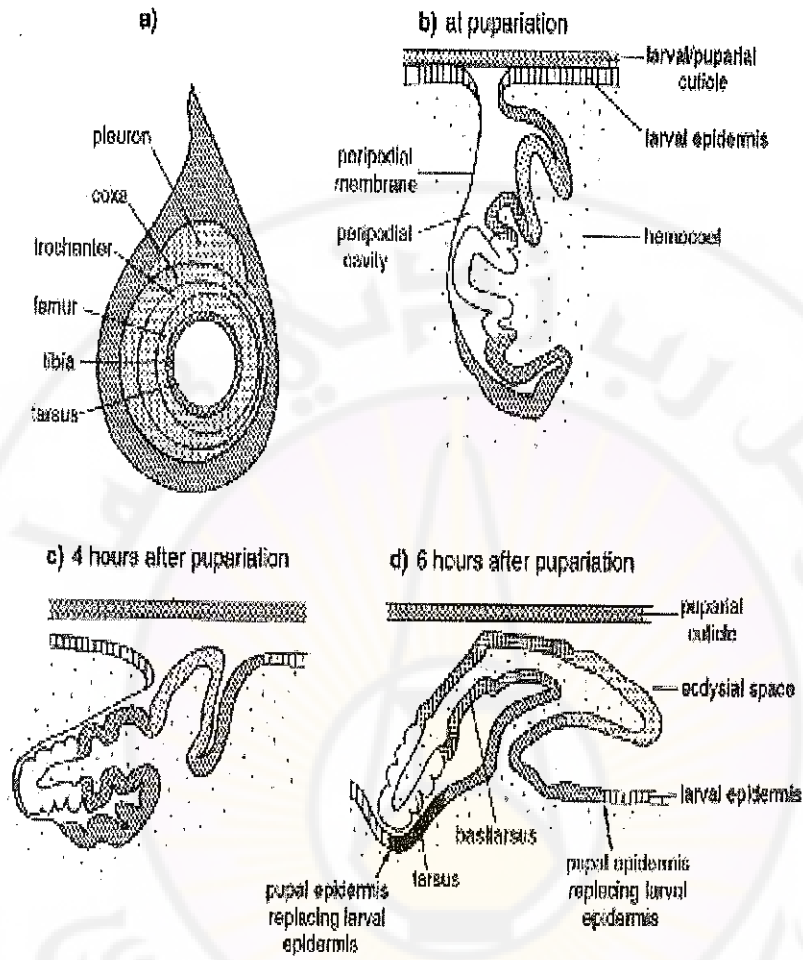


الشكل ١٣، ١٠ تطور خلايا بشرة حشرة *Drosophila* أ- عدد خلايا أقرص بلوغ قرون الاستشعار والأجنحة خلال فترة الجنين واليرقة. ب- عدد خلايا Dorsal histoblast خلال تطور العذراء. ج- موقع أقرص البلوغ وأعشاش Histoblast في اليرقة (Nothiger, 1972)

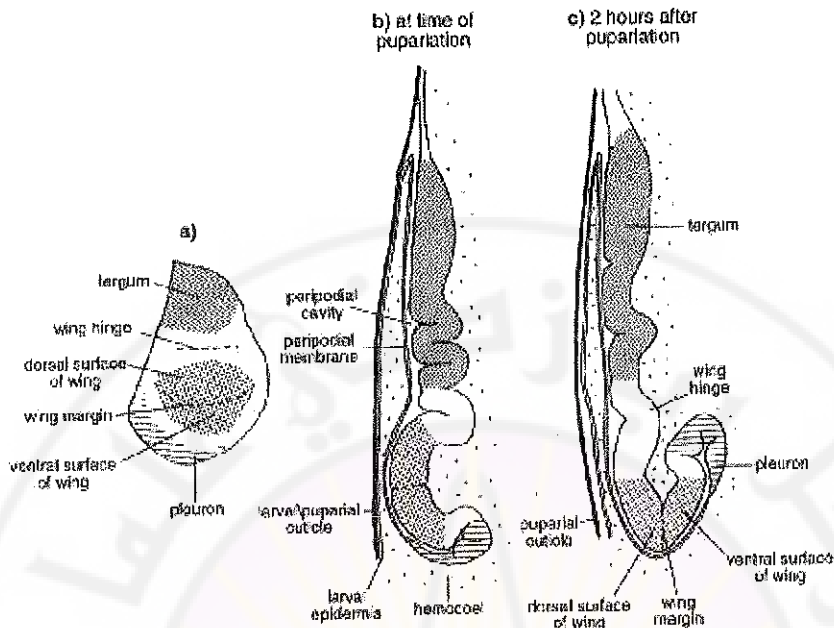
وقد تشكل هذه الأقرص أعشاشاً داخل بشرة اليرقة، وتبقى هذه الأقرص مرتبطة ببشرة اليرقة بساق رفيع جداً وبذلك يسهل التعرف عليها مورفولوجياً. وبشكل

عام تتغمد أقرص البلوغ تحت خلايا بشرة اليرقة مشكلةً تجويفاً أولياً يسمى: Peripodial Cavity (الشكل 13.11b) (الشكل 13.12b,c) والذي يحاط بطبقة من خلايا البشرة تدعى: Peripodial membrane، وتستطيل هذه الأقرص وتشكل زوائد الجسم المختلفة التي تدفع داخل التجويف وتتطوي طيات عدة ويزداد حجمها (الشكل 13.11c)، وخلال انسلاخ العذراء تنقلب هذه الأقرص إلى الخارج ويشكل الغشاء Peripodial membrane جزءاً من خلايا البشرة المكونة لجدار الجسم العام.

وخلال التطور تصبح خلايا كل قرص من أقرص البلوغ مبرمجة للتعبير عن نمط ظاهري معين عند الحشرة الكاملة، ويصبح تطورها محدداً فيما بعد (أي أنها تنتج التركيب نفسه حتى ولو نُقلت مخبرياً إلى موقع آخر من الزائدة التي تساهم بتشكيلها). وقد تظهر درجة من التحديد Degree of determination لأنسجة الحشرة الكاملة بدءاً من مرحلة الجنين، ولكن تحديد الجناح يكون أكثر تقدماً ووضوحاً خلال وقت التعذر (الشكل ١٢، ١٣).



الشكل ١٣، ١١ تطور رجل حشرة *Drosophila*. مقاطع عبر قرص البلوغ في أوقات مختلفة من التعذر
تبين استطالة وانقلاب الرجل (Fristrom & Fristrom, 1993).

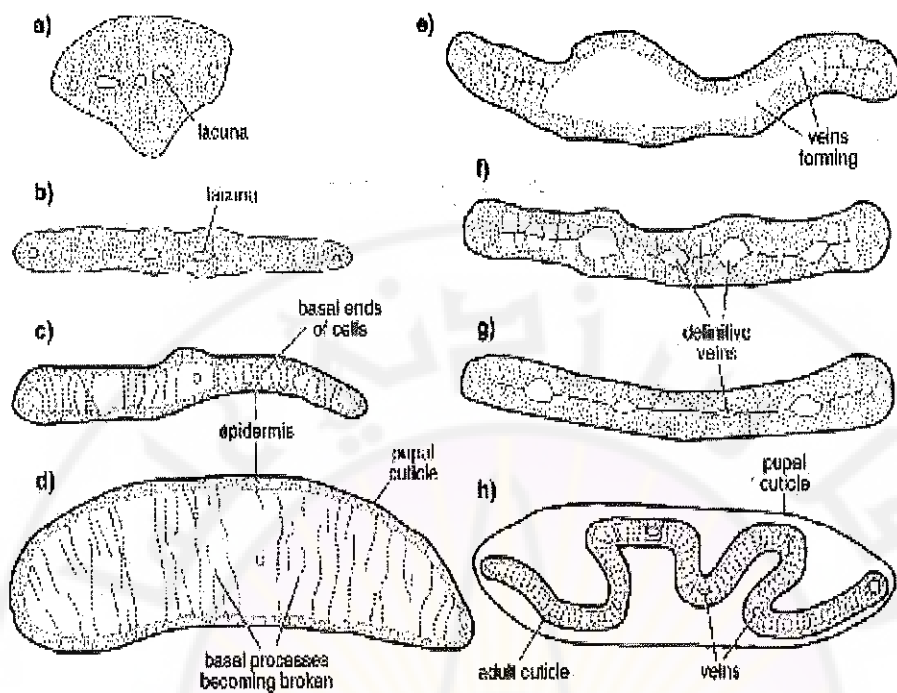


الشكل ١٢، ١٣ تطور الأجنحة الأمامية عند *Drosophila*. مقاطع عبر قرص البلوغ في أوقات مختلفة من التعذر.

ويعد التطور الداخلي للأجنحة معقداً كما في *Drosophila*، فعند انقلاب الأجنحة عند التعذر، تلتقي الأسطح العلوية والسفلية للجناح معاً مع بقائها منفصلة على طول بعض الخطوط المحددة، مشكلةً فجوات أو ثغرات (Lacuna) (الشكل 13.13a,b)، حيث تتشكل أربعة فجوات على طول بداية الجناح (الشكل 13.13b)، ويدخل عصب وقصبة هوائية ضمن الفجوة الثانية. وبعد ساعات من التعذر يبدأ تشكل كيويتيكل العذراء، يتبع ذلك تباعد السطح العلوي والسفلي للجناح عن طريق زيادة ضغط الدم، وتتمدد الخلايا عبر الفراغ المتشكل وتبقى متصلة ما بين السطحين بواسطة خطوط رفيعة، لا تلبث أن تنقطع هذه الجسور نتيجة لزيادة حجم الثغرة المتشكلة، مع بقائها

متصلة عند حواف الجناح (الشكل 13.13c,d)، وتسمى هذه العملية بانتفاخ الجناح Inflation، يتبعها عملية تسطح وانبساط للجناح مما يؤدي لالتحام طبقتي خلايا البشرة على سطحي حواف الجناح (الشكل 13.13e). ويتزايد التقلص نحو الداخل وتتشكل طبقة منبسطة ومضاعفة من الخلايا (الشكل 13.13f)، وتتشكل عروق الجناح النهائية Definitive veins في المناطق التي تبقى فيها خلايا البشرة متباعدة عن بعضها بعضاً. وتكون هذه العروق في البداية عبارة عن قنوات واسعة لا تلبث أن تتضيق نتيجة لاستمرار الجناح بالتمدد والاستطالة. وفي المرحلة الأخيرة، يبدأ انقسام نشط للخلايا وخاصةً فوق العروق مما يؤدي لاستطالة الخلايا في هذه المنطقة مع بقائها منبسطة في أماكن أخرى. أخيراً يفرز الجناح المكتمل النمو كيوتيكل جناح الحشرة الكاملة Adult cuticle (الشكل 13.13h).

ويختلف مدى استبدال الخلايا اليرقية بخلايا الحشرة الكاملة خلال التطور حسب نوع الحشرة، فلا يكون الاستبدال شاملاً عند Coeloptera، على عكس Hymenoptera التي تستبدل فيها كامل خلايا البشرة ابتداءً من أقراص البلوغ، حيث تتشكل خلايا بشرة الرأس والصدر من نمو أقراص البلوغ هناك، بينما تتشكل الخلايا المبطنة للبطن عن طريق مجموعات من خلايا الحشرة الكاملة تسمى Histoblasts. فعند حشرة Drosophila تحتوي كل حلقة بطنية على زوج بطني وظهري وتتفسي من خلايا Histoblasts (الشكل 13.10b,c)، ويتراوح عددها خلال تطور اليرقة ما بين ٥-١٥ خلية، ثم لا تلبث أن تنشط وتنقسم خلال التعذر بحيث تستبدل الخلايا اليرقية تدريجياً، وتمتد لتدخل ما بين الكيوتيكل والبشرة اليرقية ومن ثم تتحد مع بعضها بعضاً. أما الخلايا اليرقية فإنها تهضم وترمى في التجويف العام لجسم الحشرة ليتم بلعمتها فيما بعد.



الشكل ١٣، ١٣ رسم تخطيطي لمقاطع عرضية في الجناح الأمامي لحشرة *Drosophila*. أ وب- المراحل المتتالية في البرقة قبل التعذر. أما المقاطع الأخرى فتبين المراحل المتتالية للعذراء وصولاً إلى ما قبل الحشرة الكاملة (Waddington, 1941)

ب- العضلات Muscles:

يكون تحول العضلات في طور العذراء كثير التعقيد ويمكن تمييز ٣ حالات لهذا التحول تبعاً لنوعها.

١- الاحتفاظ بالعضلات اليرقية خلال طور الحشرة الكاملة ولكن بعد إعادة بنائها بإحدى الطريقتين التاليتين: ١- عند Coleoptera, Neuroptera وبعض Lepidoptera تحتوي العضلات اليرقية على نوعين من الأنوية: إحداهما فعالة والأخرى صغيرة ومنتشرة في السيتوبلازما، تتضاعف هذه الأنوية عند التحول وتحاط بسيتوبلازما لتشكل خلايا عضلية Myocytes والتي تهجر بدورها إلى جسم العضلات وتترابط على هيئة خطوط لتشكل لييفات عضلية جديدة.

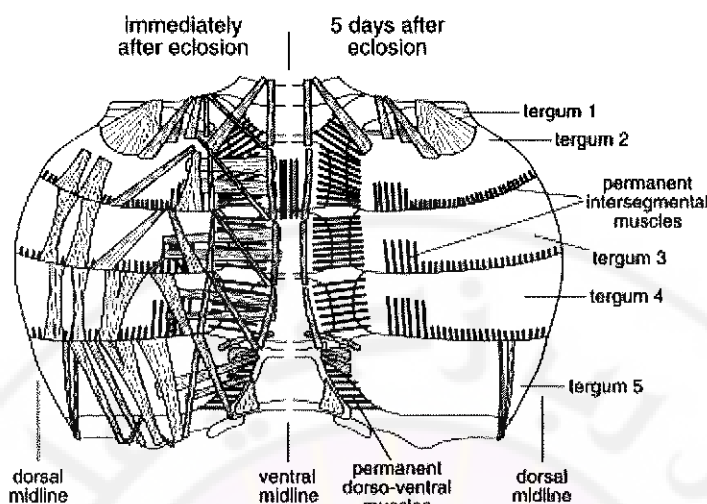
٢- أما في Hymenoptera, Diptera وبعض Lepidoptera تتشكل خلايا مولدة للعضلات Myoblasts خارج العضلات اليرقية وبالقرب من الألياف غير المتميزة، ثم لا تلبث أن تخرق غشائها العضلي Sarcolemma، وتشكل نوى Myoblasts نوى الألياف العضلية للحشرة الكاملة فيما بعد، فهناك مساهمة حقيقية للميوبلاست أثناء مرحلة التمايز الجديدة وبعاد استخدام المواد السيتوبلاسمية التي مصدرها العضلات اليرقية.

٣- اختفاء عضلات يرقية نهائياً : حيث يتم الانحلال الذاتي لها قبل أن تبدأ ظاهرة البلعمة باستخدام خلايا الدم Phagocytes. وتحصل هذه العملية في أوقات مختلفة من طور العذراء وذلك حسب نوع الحشرة ونوع العضلة (يكون لبعض العضلات اليرقية دور محدد خلال تطور العذراء وانبثاق الحشرة الكاملة ومن ثم يتم تحللها بوقت متأخر بالنسبة للعضلات الأخرى). فعند حشرات Lucilia و Galleria يكون تدخل خلايا الدم

متأخراً إذ لا تهاجم العضلات إلا بعد أن تتجزأ هذه الأخيرة إلى قطع صغيرة، بينما عند حشرة Calliphora يتم ذلك بوقت أبكر وقبل أن تبدأ ظاهرة الانحلال الذاتي. عند Drosophilla تبدأ معظم عضلات الرأس والصدر بالانحلال قبل تشكل غلاف العذراء، بينما تبقى العضلات الموسعة للبلعوم Dilator muscles كما هي إلى ما بعد مرحلة التعذر (يمكن أن يكون لهذه العضلات دور في انغماد منطقة الرأس خلال التعذر).

يبدأ الانحلال الذاتي للعضلات ابتداءً من المناطق المحيطة في الألياف، يتبعه انفصال اللييفات عن بعضها بعضاً، لا تلبث خلايا الدم أن تخترق الغشاء العضلي ومنه إلى الشبكة السيركوبلاسمية الداخلية وجهاز T. وتُهدم هذه المنتجات بمساعدة الأجسام الحالة بوجود أنزيم فوسفوتاز أسيد، وبالنتيجة تتراكم كميات كبيرة من المخزون الدهني والغليكوجين في خلايا البلعمة التي تتمزق فيما بعد وتحرر محتوياتها في الدم.

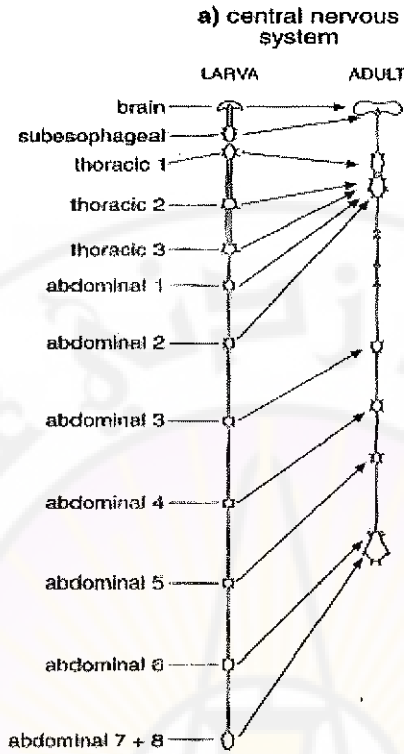
و تتكون عضلات جديدة خاصة بالحشرة الكاملة أثناء فترة التحول، مثل العضلات المحركة للأرجل عند الحشرات التي تكون برفاتها عديمة الأرجل، وكذلك عضلات الأعضاء التناسلية، والعضلات الخاصة بانبثاق الحشرة الكاملة (الشكل ١٤، ١٣)، ويبدأ تشكل هذه العضلات ابتداءً من خلايا عضلية مولدة Myoblasts وأثناء مرحلة التحول، وبعد سلسلة من الانقسامات تتمدد هذه الخلايا العضلية وتتوضع بجانب بعضها بعضاً على هيئة خطوط لتشكل الليف العضلي المتمايز.



الشكل ١٣، ١٤ عضلات الانبثاق. العضلات البطنية لذبابة *Sarcophaga*، مباشرة بعد الانبثاق (إلى اليسار)، وبعد ٥ أيام منه (إلى اليمين). تم تقسيم منطقة البطن على طول الخط الظهرى وعرضه من الداخل.

ج- الجهاز العصبي Nervous system (الشكل ١٣، ١٥):

يتم إعادة بناء كاملة للجهاز العصبي المركزي عند الحشرات كاملة التطور، حيث يتضخم المخ نتيجة لتطور الفصوص البصرية وقرون الاستشعار وذلك بسبب كبر حجم هذه الأخيرة وظهور العيون المركبة في الحشرة الكاملة. ويتم اندماج بعض العقد العصبية البطنية خلال التحول عند الحشرات كاملة التطور، فيوجد عند يرقة *Manduca* بالإضافة إلى عقد الرأس، ٣ عقد عصبية صدرية، و ٧ عقد عصبية بطنية. ولكن عند الحشرة الكاملة يلاحظ اندماج العقد الصدرية الثانية والثالثة مع العقد البطنية الأولى والثانية لتشكيل معاً عقدة بطنية مركبة قريبة من العقدة الصدرية الأمامية، بينما تبقى العقد البطنية الثالثة والرابعة والخامسة منفصلة، وتندمج العقد البطنية السادسة والسابعة والثامنة لتشكيل عقدة مركبة أخرى في نهاية جسم الحشرة الكاملة (الشكل ١٣، ١٥).



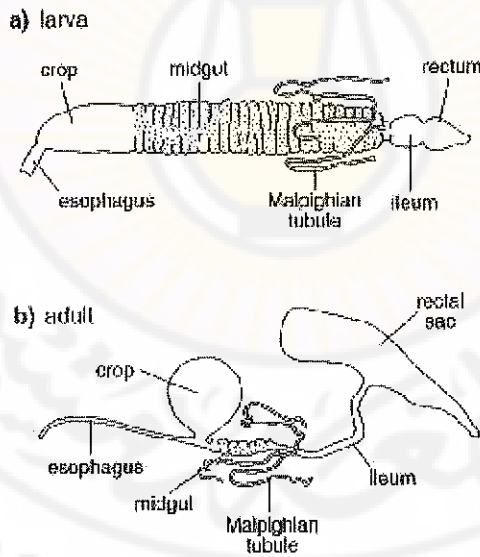
الشكل ١٣،١٥ رسم تخطيطي يبين المخ والحبل العصبي البطني لليرقة والحشرة الكاملة لـ *Manduca* مع توضيح لاندماج العقد العصبية المختلفة.

تتشكل ٩٠% من الخلايا العصبية Neurons في الحبل العصبي لحشرة *Drosophila* خلال الفترة اليرقية من مجموعات من الخلايا العصبية المولدة Neuroblasts والتي تدوم من مرحلة الجنين. أما مصير الخلايا العصبية المحركة الموجودة في العقد العصبية اليرقية: فإما أن تستمر هذه الخلايا المحركة لتعصب العضلات الجديدة وذلك بعد تحلل العضلات اليرقية وتكوين عضلات جديدة في الموقع نفسه وتسمى هذه الحالة بإعادة التخصيص Respecified، أو تتكون عضلات جديدة ويترافق معه موت الخلايا العصبية المحركة الخاصة بها.

أما بالنسبة للجهاز الحسي Sensory system فيتم تجديده بالكامل تقريباً خلال التحول خاصةً عند الحشرات كاملة التطور حيث لا تظهر قرون الاستشعار والعيون المركبة إلا في الحشرة الكاملة.

د- القناة الهضمية Aimentary cana:

تتجدد القناة الهضمية جذرياً خلال التحول خاصةً عند الأنواع التي تختلف فيها تغذية اليرقة عن الحشرة الكاملة. فتكون القناة الهضمية بسيطة التركيب عند Lepidoptera وتحمل الأمعاء الوسطى معظم التجويف العام (الشكل 13.16a)، أما عند الحشرة الكاملة فتتضخم الحوصلة Crop والمستقيم الذي يصبح على شكل كيس Rectal sac وينقلص حجم الأمعاء الوسطى (الشكل 13.16b). وتترافق هذه التبدلات مع تغيير طبيعة الغذاء ما بين اليرقة (التغذية على الأوراق) والحشرة الكاملة (التغذية على الرحيق) والتي تحتاج لتخزين كمية كبيرة منه في الحوصلة وامتصاص السكر فقط.



الشكل ١٣،١٦ تحول الجهاز الهضمي عند حرشفية الأجنحة. أ- الجهاز الهضمي عند اليرقة، ب- عند الحشرة الكاملة.

ويتم تجديد الأمعاء الأمامية والوسطى عند Coleoptera ابتداءً من الخلايا اليرقية دون تحللها، أما عند Lepidoptera و Diptera فتتطور أجزاء جديدة من خلال تكاثر وتجديد ما يعرف بحلقات البلوغ Imaginal rings في النهايات الداخلية للأمعاء الأمامية والخلفية. أما تجدد الأمعاء الوسطى فيبدأ من تكاثر وتبرعم الخلايا المولدة Regenerative cells والتي تشكل طبقة من الخلايا المحيطة بالسطح الخارجي للخلايا اليرقية دافعة إياها نحو لمعة أنبوب الهضم.

أما بالنسبة لأنابيب مالبيكي، ففي بعض الحالات تحافظ أنابيب مالبيكي اليرقية على تركيبها نفسه أثناء مرحلة التحول، وتبقى نفسها في طور الحشرة الكاملة مثال ذلك حشرة كاليفورنا. أما عند حشرات حرشفية الأجنحة فتكون أنابيب مالبيكي عند اليرقة من نوع مستتر (Cryptonephridial arrangement)، وحيث يوجد ارتباط وثيق ما بين نهاية أنابيب مالبيكي والأمعاء الخلفية، وينحل هذا الارتباط أثناء مرحلة التحول، وتعطي الأجزاء القريبة أنابيب الحشرة الكاملة. وقد يتم هدم أنابيب مالبيكي اليرقية نهائياً ويستبدل بها أنابيب جديدة، والتي تنشأ من مقدمة الأمعاء الخلفية (حشرات غشائية الأجنحة). وهناك خلايا متخصصة في الأنابيب اليرقية تعطي أنابيب الحشرة الكاملة كما هو الحال عند حشرات غمدية الأجنحة.

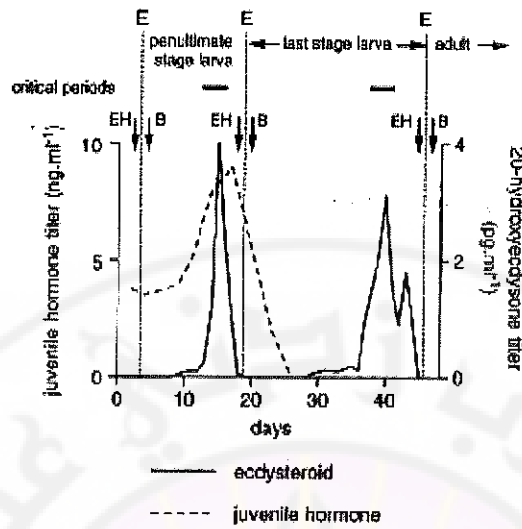
رابعاً- التحكم في التطور ما بعد الجنيني:

تحصل التغييرات الشكلية ونمو جدار الجسم خلال الانسلاخ، وتتحكم بهذه العملية كل من هرمونات الحداثة JH وهرمونات الانسلاخ Ecdysteroids (راجع فصل الغدد الصم). فحالما يرتفع تركيز هرمونات الانسلاخ في الدم، تبدي خلايا البشرة نشاطاً تصنيعياً عالياً لـ DNA و RNA وهذا ما يعرف بالطور التمهيدي Preparatory

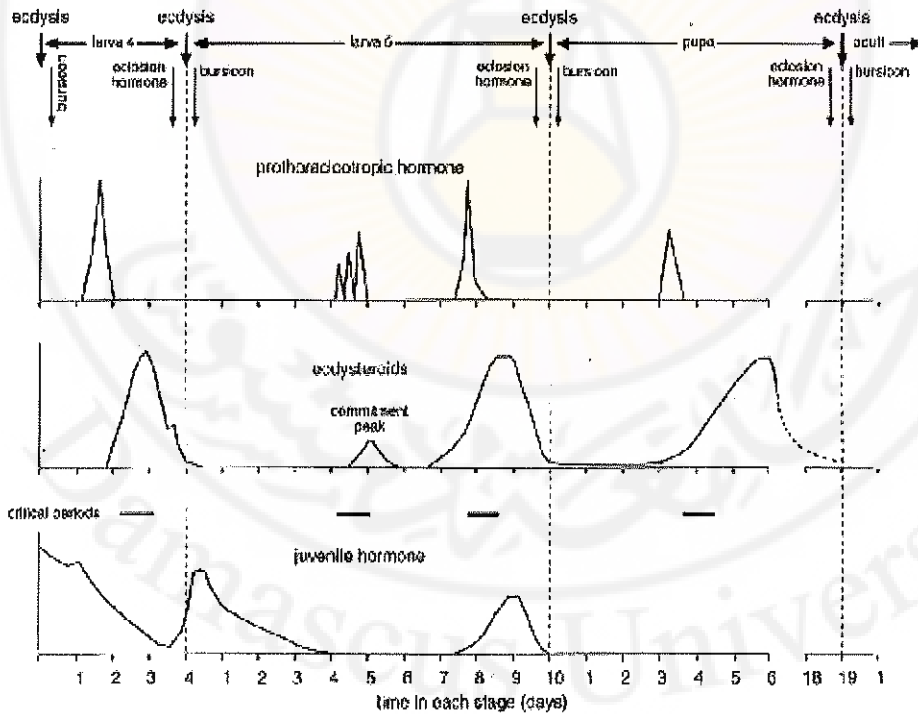
phase والذي ينتهي بانقسام خلايا البشرة وما يلي ذلك من مراحل الانسلاخ وتجديد طبقات الجسم (راجع فصل جدار الجسم).

ويعتمد نمط إنتاج جدار الجسم سواءً كان (Larva- Pupa) في الحشرات كاملة التطور أو (Larava- Adult) في الحشرات ناقصة التطور على وجود أو غياب هرمون الحداثة JH خلال فترة حرجة Critical period في كل مرحلة من مراحل التحول، وعادةً ما تحدث هذه الفترة الحرجة عندما تبدأ Ecdysteroid بالانسلاخ التالي. فتحافظ الحشرات ناقصة التطور على صفاتها اليرقية في حال وجود هرمون الحداثة JH، وتختفي هذه الصفات وتتحول الحورية إلى حشرة كاملة في حال غيابه (الشكل ١٣، ١٧).

أما عند الحشرات كاملة التطور فتظهر فترات حرجة مماثلة (الشكل ١٣، ١٨)، فعند حشرة Manduca يلاحظ قمة صغيرة ل Ecdysteroid (Commitment peak) في اليوم الرابع من الطور اليرقي الأخير يتبعه اختفاء كامل لهرمون الحداثة JH من الدم. وتظهر فترة حرجة أخرى خلال هذا الطور وذلك عند وجود JH مرة أخرى في الدم، والذي يمنع التطور المبكر لأقراص البلوغ.



الشكل ١٧، ١٣ التغييرات التي تطرأ على الهرمونات المنظمة للانسلاخ والتحول عند الحشرات ناقصة التطور. E: تشير إلى عملية الانسلاخ، EH: هرمون الانبثاق، B: هرمون البورسيكون.



الشكل ١٣,١٨ التغييرات التي تطرأ على الهرمونات المنظمة للانسلاخ والتحول عند الحشرات كاملة التطور.

ويلاحظ بعد التحول من طور اليرقة إلى العذراء، تبدأ خلايا البشرة بإنتاج كيتيكل الحشرة الكاملة مع ملاحظة غياب تام لهرمون الحداثة خلال هذا الطور، وعملية إدخال هرمون الحداثة مخبرياً في هذه المرحلة يؤدي إلى إعطاء عذراء مرة أخرى بدل التحول إلى حشرة كاملة.

وتتم عملية التحول هذه وفق مجموعة من الخطوات على الشكل التالي: بدء الانسلاخ- إنتاج Ecdysteroid- التحكم بعملية Ecdysis- وأخيراً عملية تصلب جدار الجسم. وسوف يتم تفصيل هذه المراحل وشرحها تخطيطياً في الشكل (١٣,١٩).

١- بدء الانسلاخ والتحول *Initiation of molting and metamorphosis*:

إن العوامل المؤثرة على بدء الانسلاخ غير مفهومة بشكل كلي حتى الآن ولكن تبدأ الحشرة بالانسلاخ عند بلوغها حجماً معيناً، ولكن كيف تقدر الحشرة حجمها أو كيف تتقل هذه المعلومات عبر جسمها هو أمر غير معروف. فعند حشرة Rhodnius يتعرض بدء الانسلاخ بعد وجبة كاملة من الدم مؤدية إلى تمددات بطنية، تعرض بدورها مستقبلات خاصة في جدار الجسم.

أما التحول فإنه يحدث عند إنتاج Ecdysteroids في غياب هرمون الحداثة، فيتعلق بدء التحول عند حشرة Manduca بحجم الرأس في بداية الطور اليرقي، فإذا كان عرض الرأس أقل من حجم في هذا الوقت يستمر إنتاج هرمون الحداثة وتتسلخ اليرقة لتعطي طوراً يرقياً جديداً، أما إذا تجاوز عرضه حجم فإن اليرقة تتحول إلى عذراء عند الانسلاخ التالي. كما أن لوزن الحشرة أهمية في بدء الانسلاخ فعند حشرة Manduca

يبدأ الانسلاخ عند وصول الجسم إلى وزن معين حيث تتحول اليرقة إلى عذراء ويتوقف إنتاج هرمون الحداثة عندما يصبح وزنها حوالي ٥ غ.

وحجم الحشرة الذي يبدأ عنده الانسلاخ ليس مطلقاً وإنما يعتمد على حجم الحشرة الابتدائي، فتتسلخ بعض الأنواع عند تجويعها، وهذه حالة يرقات حشرات المخازن التي تهاجم الطحين والحبوب.

٢- إنتاج هرمونات *Ecdysteroids* Production of

تتم هذه العملية وفق مجموعة خطوات موضحة في (الشكل ١٣، ١٩) من المرحلة ١ إلى ٤:

١- تحرض هرمونات الصدر الأول Prothoracicotropic hormones PTTH على إنتاج وتصنيع هرمون الانسلاخ Ecdysone، حيث يلاحظ ارتفاع تركيز PTTH مباشرة قبل إنتاج هرمون الإيكديزون (الشكل ١٣، ١٨)، ويتم تحرير هرمونات PTTH عن طرق غدد C.C.

٢- يتحرر هرمون الانسلاخ Ecdysone في الدم.

٣- وصول الهرمون إلى خلايا البشرة Epiderms.

٤- يتحول هرمون الانسلاخ إلى 20-Hydroxyecdysone الذي ينظم عمل المورثات الخاصة بإنتاج الكيوتيكل الجديد.

٣- التحكم بعملية الانسلاخ *Control of Ecdysis*:

هناك ثلاثة ببتيدات عصبية تتحكم بعملية الانبثاق Ecdysis (تخلص الحشرة الكاملة من كيوتيكل العذراء في حالة الحشرات كاملة التطور، أو من كيوتيكل الطور الحوري الأخير عند الحشرات ناقصة التطور) عند معظم الحشرات وهي مبينة في الجدول أدناه (راجع الفصل الخامس للتفاصيل) :

الهرمون	الغدد المفرزة له	الاسم العلمي للهرمون	الاختصار العلمي
الهرمون المنبه لـ Ecdysis	tracheal glands	Ecdysis triggering hormone	ETH
هرمون الانبثاق	الخلايا العصبية المفرزة في المخ	Eclosion hormone	EH
ببتيد كريستاسين المنشط للقلب	خلايا عصبية مفرزة الحبل العصبي البطني	Insect cardiotonic peptide	CCAP

حيث تتفاعل هذه الهرمونات العصبية مع بعضها بعضاً لإتمام عملية الانبثاق وفق المراحل ٥ إلى ٨ الموضحة في الشكل (١٣، ١٩):

٥- يتحرر هرمون ETH في الدم مؤدياً لتحرير هرمون الانبثاق EH.

5a- يؤدي تحرر هرمون ETH إلى التأثير مباشرةً على العقد العصبية البطنية Ventral ganglion الذي يؤدي لبدء ما يسمى بسلوك ما قبل الانبثاق Pre-eclosion behaviour. ويتمثل هذا السلوك بسلسلة من الالتفاتات البطنية والتي تنشأ عن انقباضات متعكسة لعضلات على كلا جانبي الحلقات البطنية (الشكل 13.20a)، ويساعد هذا السلوك على تحرير بطن الحشرة من كيوثيكل العذراء.

٦- تدخل دورة إفراز هرموني EH و ETH ضمن حلقة إفرازية متداخلة، حيث يشجع إفراز كل منهما إفراز الهرمون الآخر ليتزايد تركيزهما قبل عملية الانبثاق.

٧- إفراز هرمون EH ضمن الجهاز العصبي المركزي يؤدي لإفراز هرمون CCAP ضمن العقد العصبية البطنية.

7a- إفراز هرمون EH في ضمن الدم يؤدي إلى تليين طبقة الكيوتيكل في جدار الجسم.

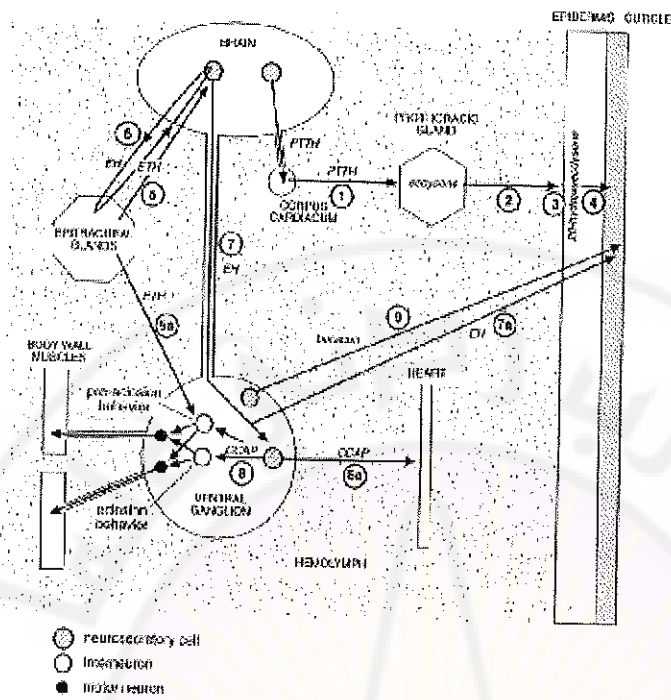
8- يؤدي وجود CCAP في العقد العصبية البطنية إلى إيقاف سلوك ما قبل الانبثاق Pre-eclosion وبدء سلوك الانبثاق Eclosion behavior. ويتمثل هذا الأخير بموجة من التقلصات البطنية واهتزازات في قاعدة الأجنحة إلى أن يتم التحرر الكامل للحشرة، وتتحقق هذه الحركات عبر توافق عمل العضلات الموجودة على جانبي الحلقات البطنية (الشكل 13.20b). ويقوم هرمون EH بتنظيم مرونة كيوتيكل الأجنحة وتحرير هرمون البورسيكون Bursicon وتفكيك عضلات الانبثاق عند Silk moths.

٤- التحكم بتوسع وتصلب جدار الجسم *Controlling expansion and sclerotization*

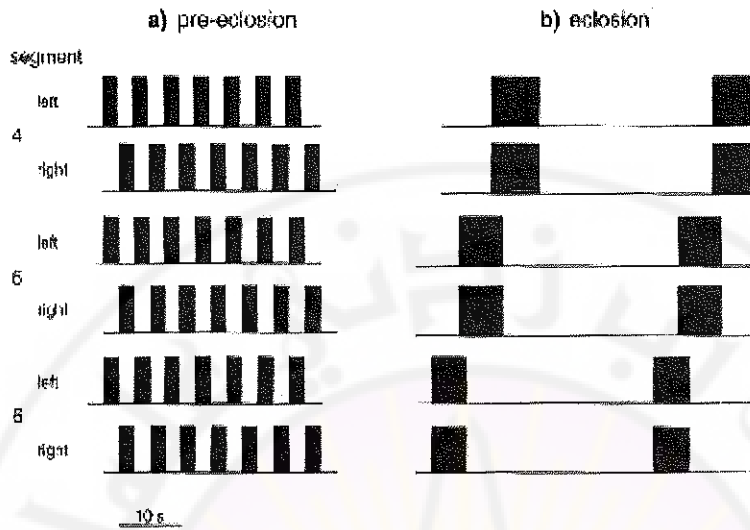
تتم هذه العملية وفق عدة مراحل موضحة بالمرحلة 8a إلى 9 في (الشكل ١٣، ١٩).

8a- تحرير هرمون CCAP ضمن الدم يؤدي إلى تسريع ضربات القلب وضخ الدم باتجاه الأجنحة لتبدأ عملية تمددها.

9- يتم إفراز هرمون البورسيكون Bursicon من العقد العصبية البطنية والذي يؤدي إلى زيادة مرونة كيوتيكل الأجنحة أولاً والبدء بعملية التلوين Tanning.



الشكل ١٣،١٩ رسم تخطيطي يشرح آلية عمل الهرمونات أثناء الانسلاخ (هرمون الحداثة JH غير موضح في الشكل واختصارات الهرمونات على الشكل موضحة ضمن سياق النص).



الشكل ١٣،٢٠ أنماط النشاط الحركي للأعصاب الخاصة بعضلات الحلقات البطنية التي تتعرض بالهرمونات خلال انبثاق فراشة *Manduca*. آ- خلال سلوك ما قبل الانبثاق، ب- خلال الانبثاق.

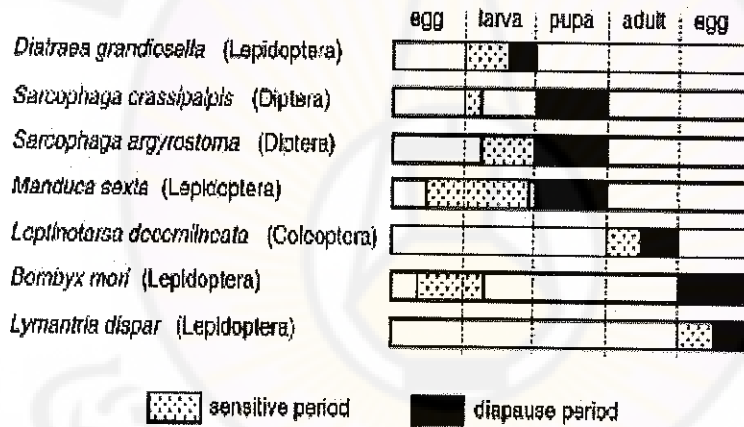
خامساً- السكون Diapause:

يُعرف السكون بأنه تأخير في التطور استجابةً لفترات متكررة ومنظمة من الشروط البيئية المعاكسة، فهو يختلف عن التأخير في تطور الحشرة والناتج عن الشروط البيئية المعاكسة المفاجئة (مثل انخفاض درجة الحرارة المفاجئ). ويساعد سكون الحشرات على تحقيق التناغم والتناسق ما بين انبثاقها وتحسين فرص لقائها مع الشريك أثناء التزاوج (خاصةً عند الحشرات ذات دورة الحياة الطويلة).

ويمكن أن يحصل السكون في أي مرحلة من مراحل تطور الحشرات ابتداءً من السكون الجنيني، وانتهاءً بالحشرات الكاملة، ولكن عادةً طور واحد فقط من أطوار الحشرة هو الذي يدخل في مرحلة السكون (الشكل ١٣،٢١). فالسكون في طور البيضة شائع عند النطاطات والجراد وحرشفية الأجنحة، أما الحشرات كاملة التطور فإن معظمها يدخل السكون في طور العذراء، ويرافق السكون في هذين الطورين انخفاضاً

ملحوظاً في استهلاك الأوكسجين. أما السكون في طور اليرقة فيترافق مع توقفها عن التغذية وانسلاخها مرات عدة ولكن دون أن يترافق ذلك مع نموها. ويترافق السكون في طور الحشرة الكاملة مع انخفاض في نضجها الجنسي.

ومن أهم العوامل التي تتدخل في دخول الحشرات في طور السكون هي: طول النهار Day length والفترة الضوئية Photoperiod بالإضافة إلى عوامل أقل أهمية هي: الحرارة وكمية الغذاء وعمر الأبوين. وعادة ما يسبق السكون بفترة حساسة Sensitive period تحفز عليه، وقد تكون هنالك حالات خاصة كما في دودة الحرير Bombyx mori، حيث أن السكون يتحفز بشكل أساسي بتعريض بيوض الجيل السابق للعوامل السابقة (الشكل ١٣، ٢١).



الشكل ١٣، ٢١ السكون عند حشرات مختلفة يبين الاختلاف ما بين المرحلة الحساسة Sensitive stage (المنطقة المنقطعة) ومرحلة السكون (المنطقة القائمة).

وقد تمت دراسة السكون الجنيني عند حشرة دودة الحرير B.mori بشكل معمق، فوجد لهذه الحشرة سلالات وحيدة الجيل Univoltine أو ثنائية الجيل Bivoltine أو متعددة الأجيال Multivoltine، وقد تكون درجات الحرارة والفترة الضوئية من العوامل المحددة للسكون عندها. فقد لوحظ أن تعريض بيوض السلالات ثنائية الجيل لنهار طويل

سيؤدي إلى دخول بيوض الجيل الثاني في سكون حتمي، أما الحشرات الكاملة الآتية من بيوض معرضة لفترة ضوئية أقل من ١٤ ساعة فإنها تضع بيوضاً لا تدخل في سكون في الجيل الثاني. ومن ثم فإن التدخل المبكر للعوامل الخارجية على حياة الأنثى، يضمن تجهيزها بمراقبة الغدد الصم في وقت محدد أثناء تكون البويضات، حيث إن البيوض التي تضعها الأنثى في نهاية الربيع تعطي بسرعة حشرات، تستفيد من الظروف الملائمة خلال فصل الصيف. بينما البيوض التي تضعها الأنثى خلال فصل الخريف، تدخل في سكون جنيني أثناء فصل الشتاء، لأن الأنثى كانت قد تعرضت إلى درجات حرارة عالية وفرة ضوئية طويلة أثناء فصل الشتاء، وحتى تتجنب هذه البيوض الظروف غير الملائمة في فصل الشتاء فإنها تدخل في سكون جنيني.

التحكم بالسكون:

يتم التحكم بالسكون في طور اليرقة والعذراء عن طريق نقص هرمون الإبيكديزون ومن ثم توقف النمو والانسلاخ، أما السكون الجنيني فينتج من إنتاج هرمون السكون في الأنثى الأم. فعند حشرة B.mori يؤثر هذا الهرمون فقط على البويضات التي يزيد وزنها عن ٥٠٠ ميكروغرام، بينما لا تتأثر البويضات الأخف أو الأثقل من ذلك. وينتج عن نشاط هذا الهرمون، تحول الغليكوجين في البويضات إلى غليسيرول وسربيتول التي لا تستخدم في إنتاج الطاقة مما يؤدي إلى خفض النشاط الفيزيولوجي فيها ودخولها مرحلة السكون. بالإضافة لذلك يؤدي هذا الهرمون إلى تغيير في تلون الغشاء المصلي Serosa في البويضة نتيجة (Hydroxyknurenine -3)، الذي يتحول فيما بعد إلى الأموكروم Ommochrome. ومن ثم يسهل تمييز البيوض الداخلة في سكون جنيني بسبب التلون الشديد للغشاء المصلي في تلك الأخيرة. أما السكون في طور الحشرة الكاملة فهو مرتبط بغياب هرمون الحداثة JH وعملية تصنيع بروتين المح Vitellogenin synthesis وامتصاصه.



سبؤدي إلى دخول بيوض الجيل الثاني في سكون حتمي، أما الحشرات الكاملة الآتية من بيوض معرضة لفترة ضوئية أقل من ١٤ ساعة فإنها تضع بيوضاً لا تدخل في سكون في الجيل الثاني. ومن ثم فإن التدخل المبكر للعوامل الخارجية على حياة الأنثى، يضمن تجهيزها بمراقبة الغدد الصم في وقت محدد أثناء تكون الببيضة، حيث إن البيوض التي تضعها الأنثى في نهاية الربيع تعطي بسرعة حشرات، تستفيد من الظروف الملائمة خلال فصل الصيف. بينما البيوض التي تضعها الأنثى خلال فصل الخريف، تدخل في سكون جنيني أثناء فصل الشتاء، لأن الأنثى كانت قد تعرضت إلى درجات حرارة عالية وفترة ضوئية طويلة أثناء فصل الشتاء، وحتى تتجنب هذه البيوض الظروف غير الملائمة في فصل الشتاء فإنها تدخل في سكون جنيني.

التحكم بالسكون:

يتم التحكم بالسكون في طور البرقة والعذراء عن طريق نقص هرمون الإبيديزون ومن ثم توقف النمو والانسلاخ، أما السكون الجنيني فينتج من إنتاج هرمون السكون في الأنثى الأم. فعند حشرة B.mori يؤثر هذا الهرمون فقط على البويضات التي يزيد وزنها عن ٥٠٠ ميكروغرام، بينما لا تتأثر البويضات الأخف أو الأثقل من ذلك. وينتج عن نشاط هذا الهرمون، تحول الغليكوجين في البويضات إلى غليسيرول وسربيتول التي لا تستخدم في إنتاج الطاقة مما يؤدي إلى خفض النشاط الفيزيولوجي فيها ودخولها مرحلة السكون. بالإضافة لذلك يؤدي هذا الهرمون إلى تغيير في تلون الغشاء المصلي Serosa في الببيضة نتيجة (Hydroxyknurenine -3)، الذي يتحول فيما بعد إلى الأموكروم Ommochrome. ومن ثم يسهل تمييز البيوض الداخلة في سكون جنيني بسبب التلون الشديد للغشاء المصلي في تلك الأخيرة. أما السكون في طور الحشرة الكاملة فهو مرتبط بغياب هرمون الحداثة JH وعملية تصنيع بروتينات المح Vitellogenin synthesis وامتصاصه.



المراجع العربية

١. الدكتور وجيه قسيس: الوجيه في فيزيولوجيا الحشرات- مطبوعات جامعة دمشق ١٩٨٥.
٢. الدكتور وجيه قسيس: الشكل الخارجي وتصنيف الحشرات (بالمشاركة)- مطبوعات جامعة دمشق- ١٩٨٦.
٣. الدكتور وجيه قسيس: مورفولوجيا وتصنيف الحشرات (الجزء العملي) بالمشاركة- مطبوعات جامعة دمشق ١٩٨٧.
٤. الدكتور وجيه قسيس: حشرات المحاصيل الحقلية والإرشادات العملية للتعرف عليها في البلاد العربية (نظري + عملي) بالمشاركة- مطبوعات جامعة دمشق ١٩٨٧.
٥. الدكتور وجيه قسيس: تقسيم المملكة الحيوانية مطبوعات الزيتونة للإعلام والنشر- باتنة الجزائر ١٩٨٩.
٦. الدكتور وجيه قسيس: علم الحيوان العام - مطبوعات الزيتونة للإعلام والنشر - باتنة الجزائر ١٩٩٠.
٧. الدكتور وجيه قسيس: علم الحشرات العام (بالمشاركة) مطبوعات جامعة دمشق- ١٩٩٦.
٨. الدكتور وجيه قسيس: أساسيات وقاية النبات (بالمشاركة) - مطبوعات جامعة دمشق- ١٩٩٧.
٩. الدكتور وجيه قسيس: حشرات المحاصيل الحقلية - منشورات جامعة دمشق ١٩٩٦.
١٠. الدكتور وجيه قسيس: مقدمة في فيزيولوجيا الحشرات - جامعة دمشق ١٩٩٣.

المراجع الأجنبية

- Albrecht, F. O. 1953. *The Anatomy of the Migratory locust*. Athlone Press, London.
- Anderson, D. S. 1960. The respiratory system of the egg-shell of *Calliphora erythrocephala*. *Journal of Insect Physiology*, **5**, 120-128.
- Anderson, D. T. 1962. The embryology of *Dacus tryoni* (Fogg) (Diptera: Tephritidae), the Queensland fruit fly. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, **10**, 248-292.
- Autrum, H. 1963. Anatomy and physiology of sound receptors in invertebrates. In: Busnel, R.G. *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsevier, Amsterdam.
- Beament, J. W. L. 1946. Waterproofing process in eggs of *Rhodnius prolixus* Stahl. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **133**, 407-418.
- Bernays, E. A. 1972. Changes in the first instar cuticle of *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, **20**, 81-90.
- Billen, J. P. J. 1970. Structure and function of the pheromone-producing brush-organs in males of *Phlogophora meticulosa* (L.). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **122**, 277-292.
- Bradley, T. J. and Phillips, J. E. 1977. The location and mechanism of hyperosmotic fluid secretion in the

rectum of the saline- water mosquito larva *Aedes taeniorhyncus*. *Journal of Experimental Biology*, **66**, 11-26.

- Buning, J. 1993. Germ cell cluster formation in insect ovaries. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, **22**, 237-253.
- Burrows, M. 1977. Flight mechanisms in the locust. In: Hoyle, G. *Identified Neuron and Behaviour of Arthropods*. Plenum Press, New York.
- Caveney, S. 1969. Muscle attachment related to cuticle architecture in Apterygota. *Journal of cell Science* **4**, 541-559.
- Cazal, P. 1948. Les glandes endocrines retro-cerebral des insectes (etude morphologique) *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, **32**, 227.
- Cheung, W. W. K. and Marshall, A. T. 1973. Studies on water and ion transport in homopteran insects: ultrastructure and cytochemistry of the cicadoid and cercopoid midgut. *Tissue & Cell*, **5**, 51-69.
- Chiang, A. S., Gupta, A. P. and Han, S. S. 1988. Arthropod immune system: I. Comparative light and electronic microscopic accounts of immunocytes and other hemocytes of *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of cell Morphology*, **198**, 257-267.
- Clare, S. and Tauber, O. E. 1942. Circulation of haemolymph in the wings of cockroach *Ballettlla germanica* L. III

Circulation in the articular membrane, the pteralia, and the wing folds as directive and speed controlling mechanisms in wing circulation. *IowaState College Journal of Science*, **16**, 349-356.

- Dailey, P. J., Gadzama, N. M. and Happ, G. M. 1980. Cytodifferentiation in the accessory glands of *Tenebrion molitor*. IV A congruent map of the cells and their secretions in the layered elastic product of the male bean-shaped gland. *Journal of Morphology*, **166**, 289-233.
- Dean, R. L., Locke, M. and Collins, J. V. 1985. Structure of the fat body. In: Kerkut, G.A. and Gilbert, L.I. *Comprehensive Insect Phyiology, Biochemistry and Pharmacology*. Pregamon Press, Oxford.
- Del Bene, G., Dallai, R. and Marchini, D. 1991. Ultrastucture of the midgut and adhering tubular salivary glands of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, **20**, 15-24.
- Fristrom, D. and Fristrom, J. W. 1993. The metamorphic development of the adult epidermis. In: Bate, M. and Arias, A.M. *The Development of Drosophila melanogaster*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New york 55-76.
- Gadot, M. and Applebaum, S. W. 1985. Rapid *in vitro* activation of coropra allata by extracted locust brain allatotropic factor. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **2**, 117-129.

- Goldsmith, T. H. 1962. Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey bee. *Journal of cell Biology*, **14**, 489-494.
- Goodchild, A. J. P. 1963. Studies on the functional anatomy of the intestines of Heteroptera. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **141**, 851-910.
- Gray, E. G. 1960. The fine structure of insect ear. *Philosophical Transactions of the Royal Socieity of London B*, **243**, 75-94.
- Gregory, G. E. 1965. The formation and the fate of the spermatophore in the African migratory locust, *Locusta migratoriamigratorioides* Reiche and Fairmaire. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **117**, 33-66.
- Hardie, J. and Lees, A. D. 1983. Photoperiodic regulation of the development of winged gynoparae in the aphid, *Aphis fabae*. *Physiological Entomology*, **8**, 385-391.
- Herman, W. S. and Gilbert, L. I. 1966. The neuroendocrine system of *Hyalophora cecropia*. *General and Comparative Endocrinology*, **7**, 75-91.
- Hinton, H. F. 1961. The structure and formation of the egg-shell in the Nepidae (Hemiptera). *Journal of Insect Physiology*, **7**, 224-257.
- Holldobler, B. and Wilson, E. O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Hopkins, C. R. and King, P. E. 1966. An electro-microscopical and histochemical study of the oocyte periphery in *Bombus terrestris* during vitellogenesis *Journal of cell Biology*, **1**, 201-216.
- Hopkins, T. L. and Kramer, K. J. 1992. Insect cuticle sclerotization. *Annual Review of Entomology*, **37**, 273-302.
- Horridge, G. A. 1965. The Arthropoda: General anatomy. In: Bullock, T.H. and Horridge, G.A. *Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates*. Freeman, San Francisco.
- Hoyle, G. 1974. Neural control of skeletal muscle. In: Rockstein, M. *The Physiology of Insecta*. Academic Press, New York.
- Huebner, E. 1981. Oocyte-follicle cell interactions during normal oogenesis and atresia in an insect. *Journal of Ultrastructure Research*, **74**, 95-104.
- Huebner, E. and Diehl-Jones, W. 1993. Nurse cell-oocyte interaction in the telotrophic ovary *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, **22**, 369-387.
- Ichikawa, T. and Tateda, H. 1980. Cellular patterns and spectral sensitivity of larval ocelli in the swallowtail butterfly, *Papilio*. *Journal of Comparative Physiology*, **139**, 191-199.
- Imms, A. D. 1947. *Insect Natural History*. Collins, London.

- Imms, A. D. 1957. *A General Textbook of Entomology*. Methuen, London.
- Irvine, B., Audsley, N., Lechleitner, R., Meredith, J., Thomson, B. and Phillips, J. E. 1988. Transport properties of locusta ileum *in vitro*: effects of cyclic AMP. *Journal of Experimental Biology*, **137**, 361-385.
- Jago, N. D. 1963. Some observations on the life cycle of *Eygrepocnemis plorans meridionalis* Uvarov, 1921, with a key for the separation of nymphs at any instar. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A*, **38**, 113-124.
- Johannsen, O. A. and Butt, F. H. 1941. *Embryology of Insect and Myriapods*. McGraw-Hill, New York.
- Jorgensen, W. K. and Rice, M. J. 1983. Superextension and supercontraction in locust ovipositor muscles. *Journal of Insect Physiology*, **29**, 437-448.
- Khalifa, A. 1950. Spermatophore production in *Blattella germanica* L (Orthoptera: Blattidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A*, **25**, 53-61.
- Kimmins, D. E. 1950. Ephemeroptera. *Handbooks for the identification of British Insects*, 1, Part 9.
- Kiselev, A. and Subramaniam, S. 1994. Activation and regeneration of rhodopsin in the insect visual cycle. *Science*, **266**, 1369-1373.

- Koenig, J. H. and Ikeda, K. 1990. Transformation process of the endosomal compartment nephrocytes of *Drosophila melanogaster*. *Cell and Tissue Research*, **262**, 33-44.
- Komnick, H. 1977. Chloride and chloride epithelia of aquatic insects. *International Review of Cytology*, **49**, 285-329.
- Langer, H., Hamann, B. and Meinecke, C. C. 1979. Tetrachromatic visual system in the moth, *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae). *Journal of Comparative Physiology*, **129**, 235-239.
- Lepier, A., Azuma, M., Harvey, W. R. and Wieczorek, H. 1994. K^+ / H^+ antiport in the tobacco hornworm midgut: the K^+ transporting component of the K^+ pump *Journal of Experimental Biology*, **196**, 361-373.
- Longo, G., Sottile, L., Viscuso, R., Giuffrida, A. and Provitera, R. 1993. Ultrastructural changes in sperm in *Eyprepocnemis plorans* (Charpentier) (Orthoptera: Acrididae) during storage of gametes in female genital tract. *Invertebrate Reproduction and Development*, **24**, 1-6.
- Macan, T. T. 1961. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. *Freshwater Biological Association Scientific Publication*, **20**, 63.
- Maddrell, S. H. P. and O'Donnell, M. J. 1992. Insect Malpighian tubules: V-ATPase action in ion and fluid transport. *Journal of Experimental Biology*, **172**, 17-29.

- Maxwell, D. J. 1978. Fine structure of axons associated with the salivary apparatus of the cockroach, *Nauphoeta cinerea*. *Tissue & Cell*, **10**, 699-706.
- Miller, H. K. and Fisk, F. W. 1971. Taxonomic implications of the comparative morphology of cockroach proventriculi *Annals of the Entomological Society of America*, **64**, 671-687.
- Miller, P. L. 1960. Respiration in the desert locust. III Ventilation and the spiracles during flight. *Journal of Experimental Biology*, **37**, 264-278.
- Muir, F. and Sharp, D. 1904. On the eggcases and early stages of some Cassidide. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, (1-23),
- Noirot, C. and Quennedy, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Reveiw of Entomology*, **19**, 61-80.
- Nothiger, R. 1972. The larval development of imaginal discs. In: Ursprung, H. and Nothiger, R. *The Biology of Imaginal Discs*. Springer-Verlag, New York. 1-34.
- Nutting, W. L. 1951. A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. *Journal of Morphology*, **89**, 501-597.
- O'Donnell, M. J. and Machin, J. 1991. Ion activities and electrochemical gradients in the mealworm rectal complex. *Journal of Experimental Biology*, **155**, 375-402.

- Okelo, O. 1979. Mechanisms of sperm release from the receptaculum seminis of *Schistocerca vaga* Scudder (Orthoptera: Acrididae). *International Journal of Invertebrate Reproduction*, **1**, 121-131.
- Osborne, M. P. 1970. Structure and function of neuromuscular junctions and stretch receptors. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **5**, 77-100.
- Oschman, J. J. and Berridge, M. J. 1970. Structural and functional aspects of salivary fluid secretion in *Calliphora*. *Tissue & Cell*, **2**, 281-310.
- Pass, G. 1985. Gross and fine structure of the antennal circulatory organ in cockroach (Blattodea, Insecta). *Journal of Morphology*, **185**, 255-268.
- Phillips, J. E. and Audsley, N. 1995. Neuropeptide control of ion and fluid transport across locust hindgut. *American Zoologist*, **35**, 503-514.
- Phillips, J. E., Audsley, N., Lechleitner, R., Thomson, B., Meredith, J. and Chamberlin, M. 1988. Some major transport mechanisms in insect absorptive epithelia. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **90A**, 643-650.
- Ratcliffe, N. A. and Gagen, S. J. 1977. Studies on the *in vivo* cellular reactions of insects: an ultrastructure analysis of nodule formation in *Galleria mellonella*. *Tissue & Cell*, **9**, 73-85.
- Richards, A. G. 1963. The ventral diaphragm of insects. *Journal of Morphology*, **113**, 17-47.

- Roeder, K. D. and Treat, A. E. 1957. Ultrasonic reception by tympanic organ of noctuid moths. *Journal of Experimental Zoology*, **134**, 127-157.
- Roonwal, M. L. 1954. The egg-wall of the African migratory locust, *Locusta migratoria* Reiche and Frm. (Orthoptera: Acrididae). *Proceedings of the National Institute of Sciences, India*, **20**, 361-370.
- Schmitz, M. and Komnick, H. 1976. Rectal Chloridepithelien und osmoregulatorische Salzaufnahme durch den Enddarm von Zygopteren und Anisopteren Libellenlarven. *Journal of Insect Physiology*, **22**, 875-883.
- Schwabe, J. 1906. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Zoologica, Stuttgart*, **50**, 154.
- Shaprio, J. P., Law, J. H. and Wells, M. J. 1988. Lipid transport in insects *Annual Review of Entomology*, **33**, 297-318.
- Slifer, E. H. and Sekhon, S. S. 1963. The fine structure of the membranes which cover the egg of the grasshopper, *Melanoplus differentialis*, with special reference to the hydropyle. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **104**, 321-334.
- Smith, D. S. 1972. *Muscle: A Monograph*. Academic Press, New York.

- Smith, D. S. and Treherne, J. E. 1963. Functional aspects of the organisation of the insect nervous system. *Advances in Insect Physiology*, **1**, 401-484.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill, New York.
- Snodgrass, R. E. 1956. *Anatomy of the Honey Bee*. Constable, London.
- Snyder, A. W. and Horridge, G. A. 1972. The optical function of changes in the medium surrounding the cockroach rhabdom. *Journal of Comparative Physiology*, **81**, 1-8.
- Southwood, T. R. E. 1956. The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **108**, 163-221.
- Southwood, T. R. E. and Leston, D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. Warne, London.
- Thorpe, W. H. and Crisp, D. J. 1949. Studies on plastron respiration. IV. Plastron respiration in Coleoptera. *Journal of Experimental Biology*, **26**, 219-260.
- Tillyard, R. J. 1917. *The Biology of Dragonflies*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Treherne, J. E. and Schofield, P. K. 1981. Mechanisms of ionic homeostasis in the central nervous system of an insect. *Journal of Experimental Biology*, **95**, 61-73.

- Truman, J. W. and Copenhaver, P. F. 1989. The larval eclosion hormone neurons in *Manduca sexta*: identification of the brain-proctodeal neurosecretory system. *Journal of Experimental Biology*, **147**, 57-70.
- Urquhart, F. A. 1960. *The Monarch Butterfly*. University of Toronto Press, Toronto.
- van Emden, F. I. 1946. Egg-bursters in some more families of polyphagous beetles and some general remarks on egg-bursters. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* **21**, 89-97.
- Vogt, R. G. 1995. Molecular genetics of moth olfaction: a model for cellular identity and temporal assembly of the nervous system. In: Goldsmith, M.R. and Wilkins, A.S. *Molecular Model Systems in the Lepidoptera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Waddington, C. H. 1941. The genetics control of wing development in *Drosophila*. *Journal of Genetics*, **41**, 75-139.
- Walcott, B. 1975. Anatomical changes during light adaptation in insect compound eyes. In: Horridge, G.A. *The Compound Eye and Vision of Insects*. Clarendon Press, Oxford.
- Wasserthal, L. T. 1980. Oscillating haemolymph "circulation" in the butterfly, *Papilio machaon*, L. revealed by contact thermography and photocell measurements. *Journal of Comparative Physiology*, **139**, 145-163.

- Webb, J. E. 1948. The origin of the atrial spines in the spiracles of sucking lice of the Genus *Haematopinus* Leach. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **118**, 582-607.
- Wells, M. J. 1954. The thoracic glands of Hemiptera Heteroptera. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **95**, 31-44.
- Wesserthal, L. T. 1996. Interaction of circulation and tracheal ventilation in holometabolous insects. *Advances in Insect Physiology*, **26**, 297-351.
- Wigglesworth, V. B. 1954. Growth and regeneration of the tracheal system of an insect. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **95**, 115-137.
- Wigglesworth, V. B. 1965. *The Principles of Insect Physiology* Methuen, London.
- Wilson, M. 1978. The functional organisation of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology*, **124**, 297-316.
- Yin, C. M., Zou, B. X., Li, M. F. and Stoffolano, J. G. 1990. Ecdysteroid activity during oogenesis in the black blowfly, *Phormia regina* (Meigen). *Journal of Insect Physiology*, **36**, 375-382.

اللجنة العلمية

أ.د. حمزة بلال

أ.د. زهير محملجي

أ.د. هشام الرز

المدقق اللغوي

أ.د. منى طعمة

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات الجامعية

