



فيزيولوجيا الحشرات الجزء النظري





منشورات جامعة دمشق
كلية الزراعة

فيزيولوجيا الحشرات

الدكتورة
نسرين قطيش
مدرس في كلية الزراعة
الثانية السويداء

الدكتور
وجيه قسيس
أستاذ في قسم وقاية النبات

١٤٣٦ - ١٤٣٥
م ٢٠١٤-٢٠١٣

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 او سلوكيات أو تغيرات مورفولوجية وغيرها في الحشرات.

زاد الاهتمام حديثاً بدراسة فيزيولوجيا الحشرات نظراً لاشغال 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 والحرير، ولكي يتم ذلك بصورة مجذية 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 تحكم في طرق تكاثرها ونموها (وصف العمليات الأساسية للأنشطة الحيوية والتغيرات الطبيعية والكيميائية المترابطة والتي تضمن دوام واستمرار حياتها).

وبما أن الحشرات تعد من أكبر مجموعات الكائنات الحية المنتشرة على سطح الكرة فمن الصعب وضع قاعدة عامة تتطبق 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 بالحداثة والبساطة والوضوح، كي يكون مثيراً لاهتمام الطلبة، وكافة العاملين في مجال الحشرات ومكافحتها.

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

أ.د. وجيه قسيس

د. نسرین قطيش

الفصل الأول

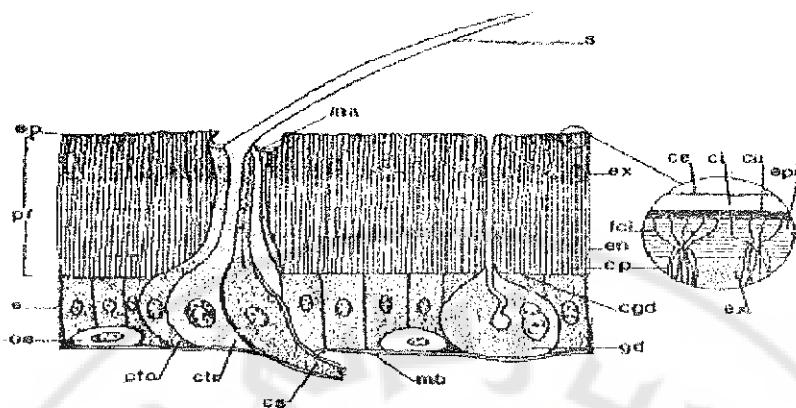
جدار الجسم Integument

يحدد جدار الجسم الصفات الرئيسية للحشرات على الرغم من بساطة تركيبه أثناء فترة النمو الجنيني، وتلعب الأدمة الخارجية دوراً مهماً في التشكيل المورفولوجي، ويعتمد شكل جسم الحشرة بشكل أساسى على البشرة التي تفرز طبقة الكيوتيكل، إذ إنه أثناء ملامسة 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 يسهم بتشكيل أعضاء داخلية كثيرة، مثل: القصبات الهوائية التي تتشكل من انغمادات جدار الجسم وكذلك تفرعاتها النهاية التي يبلغ عددها الملايين، ومهمة الجهاز القصبي (الرغامي) هو تزويد كل خلية بالأكسجين وكذلك التخلص من غاز ثاني أوكسيد الكربون، ونذكر من الأعضاء الداخلية ذات الأصل الأدمي الخارجي الأمعاء الأمامية، الأمعاء الخلفية - الغدد اللعابية... الخ

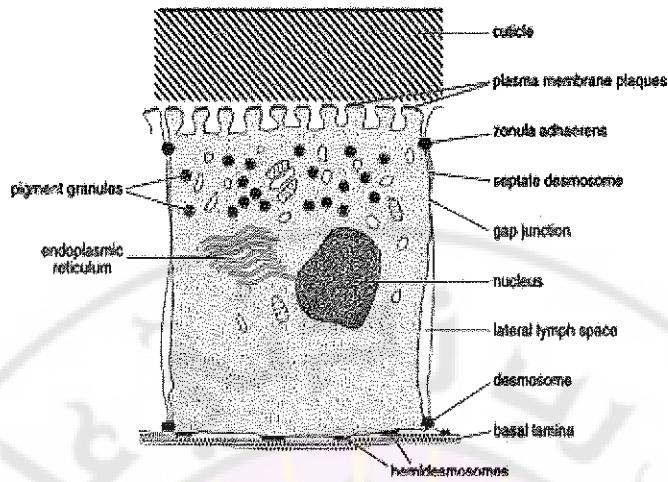


الشكل 1.1 رسم تخطيطي لجدار الجسم يبين طبقاته المختلفة

خلايا الإنبوسيت	Oe	الإيبيكويتيكل	Ep	الطبقة السمنية	Ce
البروكويتيكل	Pr	الإيبيكويتيكل الداخلية	Epi	قناة غدة البشرة	Cgd
الشعرة	S	الكيوتينيكل الخارجية	Ex	الطبقة الشمعية	Ci
خلية التريكوحبين	CTR	غدة البشرة	Gd	قناة النقب (قناة نقبية)	Cp
الكيوتينيكلين	Cu	غشاء التمفصل	Ma	الخلية الحسية	Cs
البشرة	E	الغشاء القاعدي	Mb	خلية التورموجين	CTo
أولاً - البشرة وملحقاتها					
1 - خلايا البشرة :<i>Epidermal cells</i>					

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

يختلف كثيراً شكل خلية البشرة والأهمية النسبية لمختلف مكتنفاتها الخلوية (جهاز غولجي - الجسيمات الكوندرية - الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية) أثناء فترة الانسلاخ، وتحتوي 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 متغيرة الطول (Plasma membrane) (plaques) ويسهل وجود هذه الزغيبات دون شك عبور المواد أثناء تشكيل طبقة الكيوتيكل إضافة إلى ذلك ترسل الخلية استطالات سيتوبلاسمية داخل فنوات ثقوب الكيوتيكل (Pore canales). 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 المجاورة مع بعضها البعض من الأعلى بروابط خلوية من النوع (zonulae adhaerens) (zono لا إلى الأسفل بواسطة روابط خلوية من نوع (septate desmosome)، وتكون هذه الخلايا غير مرتبطة مع بعضها البعض 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 وت تكون 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 تخصيص بعض خلايا البشرة، فمثلاً تشكل الشعيرات المتركبة مجموعة من الخلايا (ثلاث خلايا) العضو الحسي، تفرز هذه الشعيرات من قبل خلية متخصصة هي خلية التريوكجين (Trichogen)، أما غشاء التمفصل فتفرزه خلية التورموجين (Tormogen)، إضافة إلى الخلتين السابقتين يوجد الخلية الحسية (Sense cell) والتي تنتج المحور العصبي (الشكل ١,١).

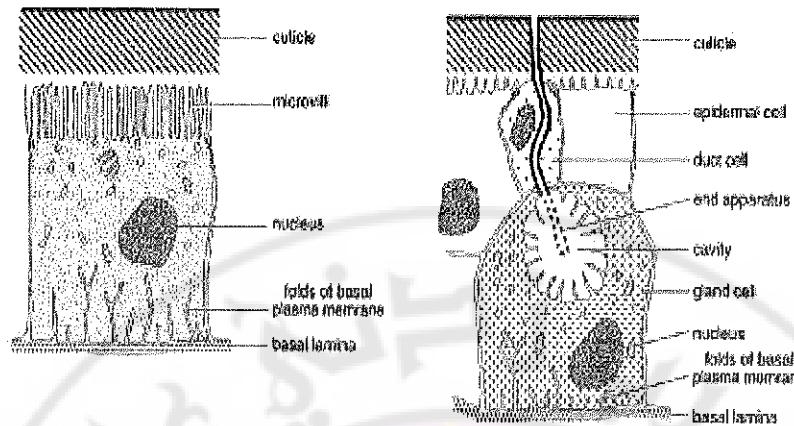
تعد خلايا البشرة كلها خلايا مفرزة، لأنها تقوم بإفراز الطبقة الكيتوينية والأنزيمات المتعلقة بإنتاج وهضم هذه الطبقة عند الأنسلاخ، وتتدخل في عملية التئام الجروح. ومع ذلك هناك بعض خلايا البشرة ذات وظيفة إفرازية متخصصة، ويمكن تقسيمها إلى ثلاثة أنماط: النمط الأول تتوضع فيه هذه الخلايا تحت طبقة الكيتوكل ولكنها لا تتصل معها أو مع سطح الجسم بقناة متخصصة، ولكنها تشكل زغيارات قمية (Microvilli) تكون فراغ بينها وبين طبقة الكيتوكل تترافق 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 الكيتوكل، 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) تترافق فيه نواتج الإفراز، تشكل خلية أو خليتين قناة الإفراز (Gland duct) التي تجتاز طبقة الكيوبتيكل 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 الكيوبتيكل الخارجية (الشكل ١,٣).

٢ - خلايا الإينوسبيت *Oenocytes* :

تتوسط خلايا الإينوسبيت بين خلايا البشرة والغضاء القاعدي (الشكل ١,١) وهذه الخلايا ذات منشأ أدمي خارجي (Ectoderme). وقد تفصل هذه الخلايا عن البشرة، وتشكل كثلة بجانب التغور التنفسية (Stigmata) كما هو الحال عند حشرات حرشفية الأجنحة وبعض حشرات ذات الجناحين وبعض عمديات الأجنحة، وقد تحاط بالجسم الدهني عند بعض الحشرات الأخرى.

تعرض خلايا الإينوسبيت إلى تغيرات مورفولوجية وفيزيولوجية تتعلق بدورة الانسلاخ أو مراحله : إذ يزداد حجمها وتزداد كمية الفجوات قبل إفراز الكيوبتيكل الجديد بوقت قصير وتقوم بتصنيع البروتينات الدهنية والعائدة لطبقة الكيوبتيكل الخارجية وتسهم هذه الخلايا بإفراز الكيوبتيكيلين (Lacuticuline) وذلك عند حشرات *Rhodnius* *Calliphora* خلايا البشرة بالمواد الضرورية لصنع الشمع.



الشكل ٣، خلايا البشرة المفرزة من النمط الأول والنمط الثالث.

ثانياً - الكيوتيل cuticle

الكيوتيل هي الطبقة الخارجية لغطاء الجسم تقرزها خلايا البشرة وتعطي الكيوتيل المظهر الخارجي للحشرة إضافة إلى الشعيرات المتحركة والأعضاء الحسية التي تغطي سطح الجسم. أما لون الحشرة فهو ناتج عن وجود بعض الصبغات داخل طبقة الكيوتيل أو في خلايا البشرة ولكن بعض الحشرات تبدي ألواناً تركيبية منها ما يكون مستناً ويتغير حسب زاوية الرؤية وتعد هذه الألوان لاختلافات الناتجة عن البنية الطلقية الدقيقة الموجودة على الحرشف أو على طبقة الكيوتيل.

١ - البنية والتركيب الكيميائي للكيوتيل :

تختلف سماكة طبقة الكيوتيل والخصائص الميكانيكية والفيزيائية حسب أجزاء الجسم ويمكن تمييز طبقتين رئيسيتين في كيوتيل الحشرات وذلك حسب تركيبهما الكيميائي مما :

- طبقة الكيوتيل الخارجية Epicuticle وهي طبقة خارجية رقيقة غير كيتينية.
- طبقة البروكويتيل الداخلية (طبقة الكيوتيل الأولى) Procuticule وهي أكثر سماكة وكيتينية.

آ- الكيوتيكل السطحي Epicuticle

هي طبقة رقيقة جداً تتراوح سماكتها بين ٣٠٠ ميكرونًا عند يرقات البعوض و٤ ميكرونات عند يرقات *Sarcophaga* وعلى الرغم من رقتها فإنها تميّز بتركيبتها المعقد، وتحتوي من الخارج إلى الداخل على الطبقات التالية (الشكل ٤، ١):

- الطبقة السمنية 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:

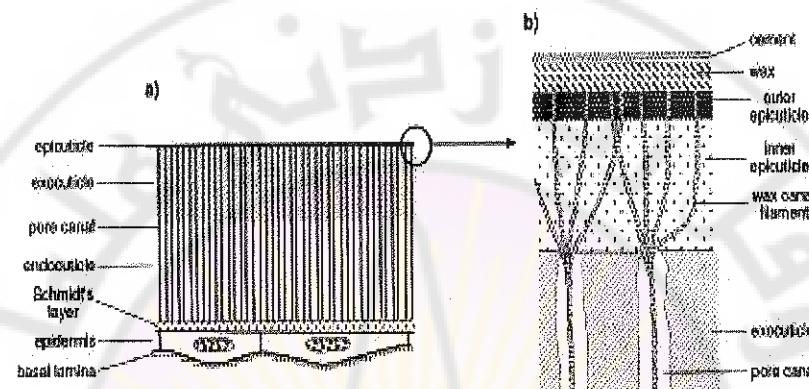
تتألف هذه الطبقة من خليط من شمع البارافين مع إسترات الأحماض الدهنية والكحولات الأولية. تتوضع جزيئات الشمع في نقطة التقائهما بطبقة الكيوتيكلين على هيئة طبقة منتظمة متراصة وترى بمساعدة المجهر الإلكتروني (الشكل ١، ٥). أما الجزيئات الأخرى الخارجية فتشكل طبقة سميكة أقل انتظاماً من ساقتها وقد تمتزج بالطبقة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

- الكيوتيكلين أو الإبيكويتيكل الخارجي Cuticulin Outer epicuticle:

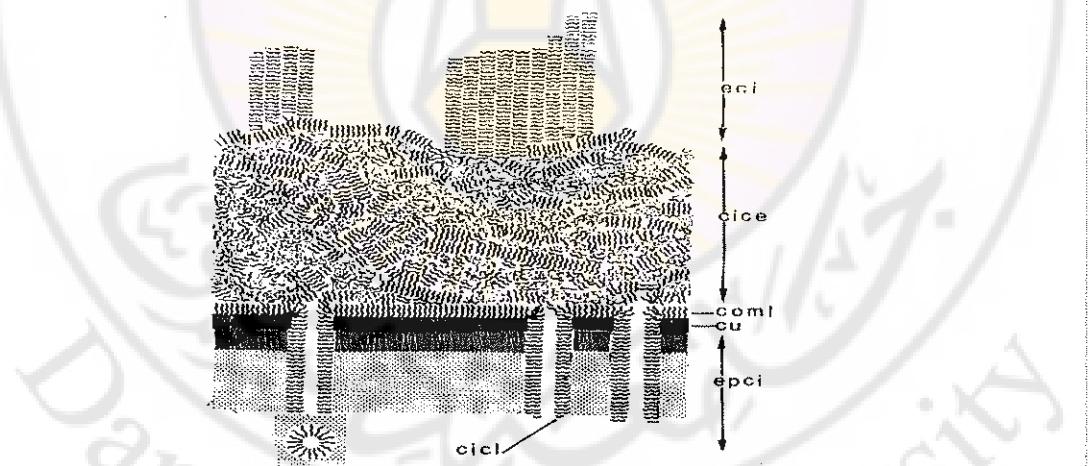
طبقة رقيقة جداً تتكون من الدهون المتوضعة عمودياً على السطح وتعطي طبقة الإبيكويتيكل الداخلية، وهي الطبقة الأولى التي تتشكل بعد كل انسلاخ، وبذلك فإنها تحمي طبقة البروكوتيل الجديدة من أنزيمات الانسلاخ. وهناك تراكيب ليفية يتراوح قطرها بين ٦٠ - ١٣٠ إنغسترومًا داخل قنوات التقوب الخارجية وتجاذب هذه التراكيب طبقة الإبيكويتيكل 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.

- الإبيكويتيل الداخلي :Inner epicuticle

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



الشكل ٤، آ- رسم تخطيطي لمقطع في منطقة الإبيكويتيل. ب- تفصيل لمنطقة الكيوتيل السطحي.



الشكل ٥، اتركيب الطبقات الخارجية للكيوتيل الكيوتيلين.
الشماعي والطبقة السمعية.
زوائد سطحية من الشمع.

Cice

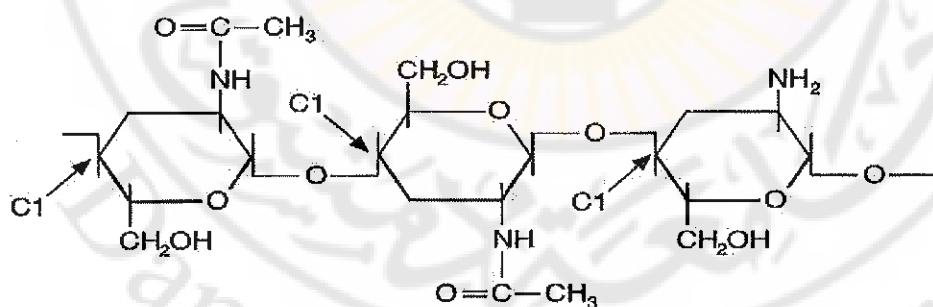
Cicl

الشماعي والطبقة السمعية.

الشماعي على هيئة بلورات سائلة.

بـ- البروكويتيك الداخلي (طبقة الكيوتيك الأولية Procuticule

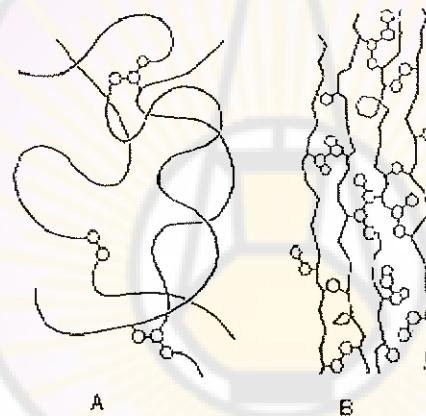
وهي طبقة سميكة (حتى 200μm) تحتوي هذه الطبقة على الكيتيين والبروتين، ويمتاز الكيتيين بأنه مادة طرية، مرنّة، نفودة، وغير ملونة، وتشكل ٢٠ - ٥٠٪ من الوزن الجاف للكيوتيك وهو مادة آزوتية عديدة السكريات، ذات وزن جزيئي مرتفع، حدته الأساسية هي الأسيتيل غلوكونامين N-Acetyl Glucosamine ترتبط مئات من هذه الوحدات بسلسلة طويلة (الشكل ٦). والكيتيين جزيء حلقي غير متشعب، وله صفات عدة مشتركة مع السيلولوز وتجمع بعض السلالس ببعضها الآخر بوساطة جسور متعددة على شكل حرف H. ويمتاز الكيتيين بأنه غير قابل للذوبان في الماء والمذيبات العضوية المختلفة أو القواعد أو الأحماض المخففة، لكنه يذوب في الأحماض المعدنية المركزية، فهو يتحلل إلى سكريات وغلوكونات أمينية وحمض الخل (انظر الجزء العملي). ويرتبط الكيتيين بالبروتينات على هيئة معقد غليكوبروتين (Glycoprotein). وتشكل هذه البروتينات ٣٧ - ٤٥٪ من الوزن الجاف للكيوتيك. ومن بين هذه البروتينات، استخرج الأرثروبودين Arthropodine وهو خليط من عدة من أنواع البروتينات، ولكنه الأكثر انتشاراً ويعطي الكيوتيك البنية الليفية.



شكل ٦ التركيب الكيميائي الجزيئي للكيتيين

يبدأ الكيوتيكل بالتصلب بعد الانسلاخ مباشرة وذلك نتيجة لتأتون البروتين (Tanning) بالكينونات. إذ تتحدد جزيئات الكينون مع المجموعات (الأمينية) الحرة للجزئيات البروتينية وتشكل بذلك اتصالات عرضية ما بين السلسل المختلطة (شكل ٧). ويسمم هذا البروتين الملون والذي يدعى السكلروتين (Sclerotonin) مع نواتج الميلانين في تلوين طبقة الكيوتيكل.

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



الشكل ٧ تركيب البروتينات الكيتينية

A : الريزيلين B : السكلروتين

وهذا الجزيء العملاق غير محدد لا بالشكل ولا بالحجم، ويؤدي خصائص الكلوتشوك 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 :

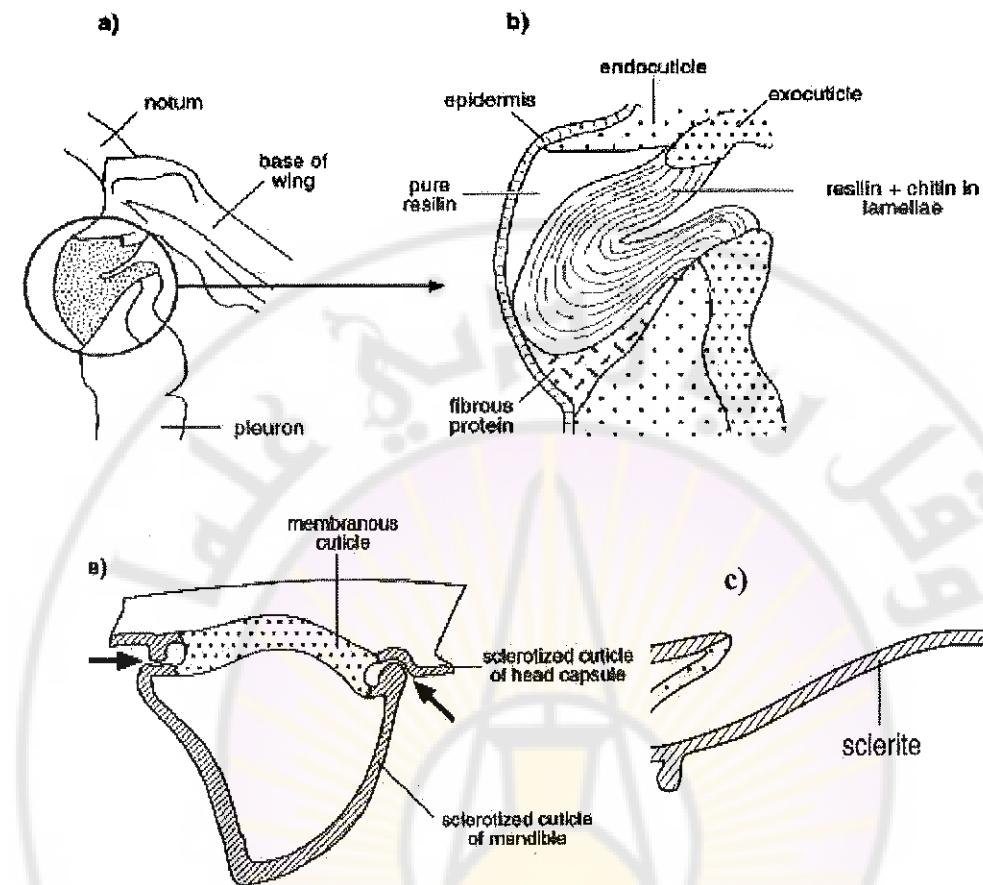
طبقة داخلية Exocuticule وطبقة خارجية Endocuticule

- طبقة الكيوتيكل الداخلية : Endocuticule

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.

تبعد 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 متناهٍ متداخلة، والتي لوحظت أثناء عمل مقاطع هستيولوجية مائلة في جدار الجسم ويمكن أن توجد هاتان الوضعيتان بآن واحد كما هو الحال لدى حشرات الجراد حيث توجد دورة لتوضع الكيوتيكل الداخلي : تتميز الصفائح المتشكلة أثناء النهار بآن لها ليفات ذات اتجاه محدد بينما تمتاز الصفائح التي تتوضع أثناء الليل بآن ليفاتها ذات توضع مروحي. يصبح في المناطق المرنة بروتين الريزيلين من أكثر البروتينات انتشاراً، إذ يشكل طبقات مستقلة ومستمرة تتفصل عن بعضها البعض بوساطة صفائح رقيقة من الكيتين. أما بمستوى أغشية التمفصل (تمفصل الأجنحة) فيتواجد الريزيلين

بشكل نقي (الشكل ١,٨)



الشكل ١.٨ أنماط الكيوتيل المختلفة (Sondgrass, 1935)

a- b تفصيل الجناح الأمامي عند الجراد الذي يوضح وجود الريزيلين النقفي.

c- الغشاء ما بين الحلقى لدى حشرة *Tenebrio*

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

- الكيوتيل الخارجي :Exocuticle

تمتاز هذه الطبقة بوجود السكليروتين وهذا ما يسبب قساوتها وتبلغ سمكها القصوى بمستوى الصفائح، والسكليروتين هو المسؤول عن قساوة الفكين العلويين ولا

يوجد بمستوى أغشية التمفصل، فهو إما أن يكون غائباً أو مجزءاً كما هو الحال عند حشرة (*Tenebrio*) إذ يوجد على شكل قطع متفرقة ليس معه بمروره كبيرة (الشكل ١,٨).

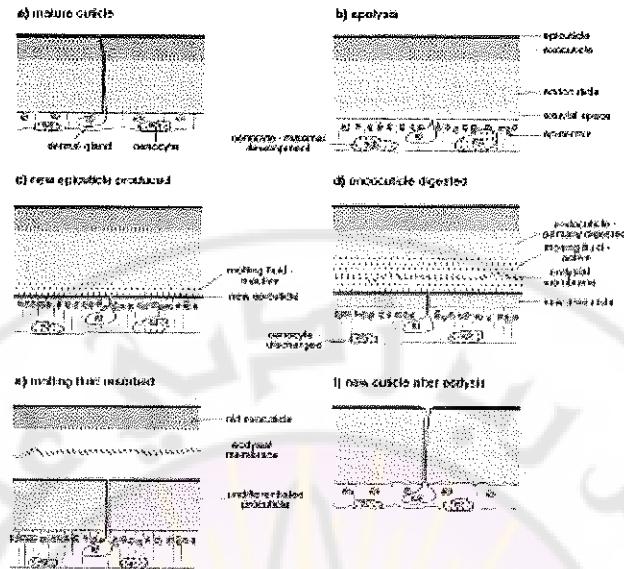
تخترق الكيوتيل الأولية (البروكويتيل) وعلى امتداد سماكتها فنوات ناعمة من الغدد الأدبية إضافة إلى فنوات ثقبية (pore canals) عمودية على جدار الجسم (الشكل ١,٤) ويكون عدد هذه الفنوات الثقبية كبيراً جداً، إذ قد يصل عددها لدى جدار جسم يرقات ذبابة *Sarcophaga* إلى ١٥,٠٠٠ فناء في المليمتر المربع الواحد، أما عند الصرصار فقد يصل عددها إلى ١,٢٠٠,٠٠٠ على الأقل في البداية على زوائد سينوبلاسمية لخلايا البشرة، ويجتاز هذه الفنوات الكيوتنيكل بين الليفافات الكيتينية ويكون جزؤها السفلي مستقيماً، أما الجزء الأوسط فيكون حزاونياً.

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

ثالثاً - الانسلاخ Molting

إن نمو الحشرة محدد بطبقة الكيوتيكل، ولكن هذه الطبقة غير قابلة للتمدد مع نمو الجسم، ومن ثم 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 LH (تفرزه غدد A). ويحدد التوازن الهرموني نوعية الانسلاخ وكذلك إظهار صفات اليرقة أو الحشرة الكاملة. وتقوم الخلايا العصبية المفرزة للمخ الأول بمراقبة إنتاج هرمون الانسلاخ، معتمدة على التحفيضات 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 الخطي Mirosis لخلايا البشرة، إضافة لذلك تمتلك هذه الخلايا بعض الصفات البنوية التي تتلاءم والنشاطات المختلفة أثناء مرحلة إفراز الكيويتيل، مثل زيادة كثافة هذه الخلايا أو تغيير في شكلها، وترتبط هذه الخلايا بروابط خلوية متصالبة ومتشعبه. 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 الغليوكجين. ويشير وجود الزغبيات 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 الكيويتيل عن البشرة :*Apolysis*

تنفصل طبقة البشرة عن الكيويتิกل بفعل بعض الظواهر الميكانيكية الناتجة عن تغير أشكال خلاياها، إذ إن اتصالها بالكيويتيكل ينقطع بمستوى قنوات القوب وقوات غدد البشرة وكذلك بمستوى الكيويتيكل 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 Chitionase وكيبوبياز Chitobiase وبروتياز Protease، ولا تكون هذه الأنزيمات نشطة في هذه المرحلة molting fluid inactive. ويسمى الفراغ المتشكل ما بين خلايا البشرة والكيويتيكل المفصول Exuvial space (الشكل ١,٩b)

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

لتغطى خلايا البشرة بأي طبقة وذلك خلال فترة قصيرة لأن الكيويتيكل السطحي Epicuticle سرعان ما تتكون على النحو التالي: تمثل الزيغيات القيمية بمواد محببة، تنفصل هذه الكتل وتتووضع على شكل صفائح متبادلة غامقة وأخرى فاتحة، ومن ثم تلقي فيما بعد لتشكل صفيحة واحدة مستمرة، بعد ذلك تتوضّع طبقة البروكويتيكل الجديدة والتي تتتألف بشكل رئيس من الكيويتيكل والكتينين والبروتينات. أما ترتيب الليفبات الميكرونية (Microfibres) على شكل صفائح فيتم تبعاً لدورة إفرازية يومية. وتغمر المنطقة الكيتينية والتي ستكون ملونة فيما بعد بأنزيم ديفينول أوكسيداز Diphenoloxdydase والذي تصنّعه خلايا البشرة وجهاز كوليجي بالذات (الشكل .١,٩c,d).

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

تترافق هذه المرحلة مع تشيط سائل الانسلاخ (molting fluid active) وتشكيل طبقة البروكويتيكل الجديدة، ويقوم هذا السائل بتحطيم الكيوتيكل الداخلية القديمة *endocuticle* باستثناء الطبقة الداخلية منها التي تتغير وتبقى كغشاء *Exocuticle*. أما طبقة الكيوتيكل الخارجية القديمة *Ecdysial membrane* فلا تتأثر أبداً، وتستفيد الحشرة الثانية 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).

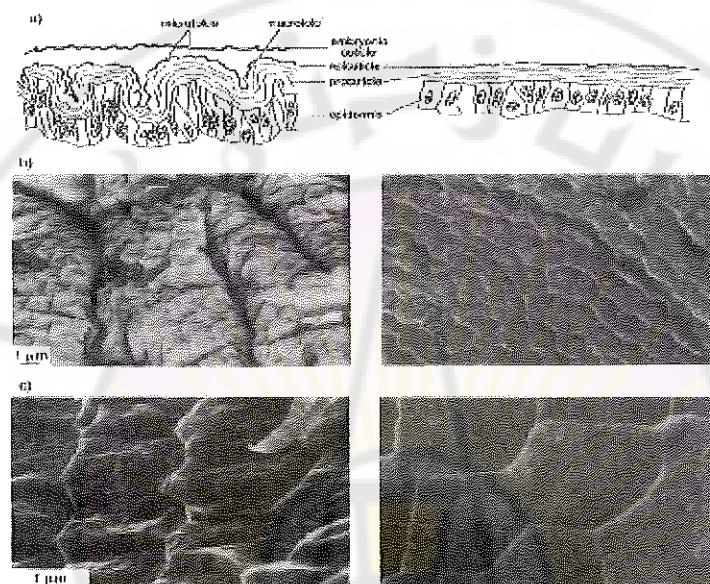
٥- التخلص من الكيوتيكل القديم :

لا يُبقي سائل الانسلاخ من الكيوتيكل القديم إلا الإبيكويتيكل 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 تفصل 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 أنابيبها الهضمي الذي يشكل ضغطاً إضافياً 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 وزواينه، ويسمى الكيوتيكل المنسلخ ب: *Exuviae*.

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

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

بابتلاء الهواء ويزيد ذلك من ضغط الدم الذي يؤدي إلى بسط جدار الجسم وتمدده (الشكل ١,١٠)، ومن ثم يبدأ تصلب الكيويتيل وتلونه الذي يؤدي إلى قساوة جدار الجسم ومن ثم عدم تمدده، ويبدأ تلون جدار الجسم ابتداءً من الطبقات الخارجية للكيويتيل، ويمتد بالتدريج نحو الداخل.

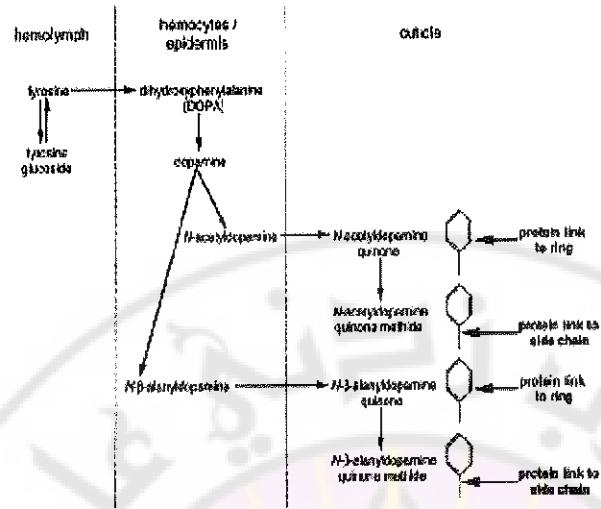


الشكل ١,١٠ تمدد الكيويتيل الجديد عند حشرة الجراد بعد الإسلامخ (Bernays, 1972)

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

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

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



(Hopkins & Kramer, 1992) الشكل ١١١ استقلاب التيروزين وعلاقته بتصليب جدار الجسم

وتم عملية التصليب في جدار الجسم على النحو التالي :

يؤثر إنزيم التيروزيناز Tyrosinase في التيروزين Tyrosine ويعطي دهيدروكسيفينيل الألين (DOPA), ويزال المركب الأخير الكربوكسيل وذلك بتحول DOPA إلى دوبامين Dopamine الذي يفكك إلى N-Acetyldopamine، وتحت تأثير إنزيم O-Diphenoloxidase الموجود في طبقات الكيوتيكل يعطي المركب الأخير مادة N-Acetyl dopamine Quinones وهي المادة المسئولة عن تلون جدار الجسم وقساوته. ويكون تشكل مركب N-Acetyl dopamine Quinones خاصعاً 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 الإبيكوتينيك الخارجي أو لا يليها الإبيكوتينيك الداخلي، ثم يتم صنع الشمع في طبقة خلية البشرة وينتقل عبر قنوات التقوب عند الحشرات التي تحتوي على قنوات وأخيراً تفرز

الطبقات السمنتية والتي تشكل الغطاء الخارجي الأخير من قبل غدد البشرة. ومن ثم تتشكل طبقة الكيوتيكل الأولى *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 كتمانة (عدم نفوذية) الكيوتيكل كبيرة عند الحشرات إذ تقوم بقليل 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:

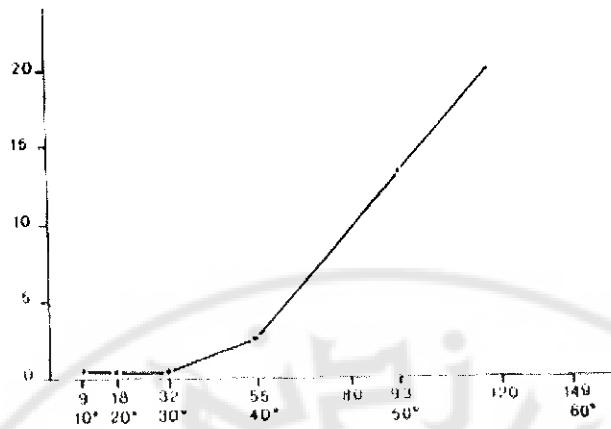
ت تكون طبقة الكيوتيكل بشكل رئيس من معدن (كيتين - بروتين) محب للماء، ويحتوي على كمية كبيرة من الماء. يؤدي تصلب السكريروتين المصطحب بفقد الماء إلى خفض نفوذية الكيوتيكل. لذلك تبقى النفوذية مرتفعة بمستوى أغشية التفصيل والأعضاء الحسية والاستطارات السيتوبلازمية التي تخترق الكيوتيكل وتعود الفنوات المختلفة مرات لنقل الماء. تعد طبقة الإيبكيوتيكل 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 حرجة خاصة بكل نوع، ففي حال تجاوز درجة الحرارة هذه يرتفع معدل التبخر وبسرعة (الشكل ١,١٢). تبلغ درجة الحرارة الحرجة 30° 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 الكيويتيلين له دور رئيس، فقد تصبح السلسل الطويلة مائلاً ونهايتها الكحولية متوجهة للخارج، ويؤمن هذا الميل التماس الواسع ما بين السلسل المجاورة 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 السلسل عن بعضها بمسافات كبيرة وهذا يسمح بمرور الماء أو قد يتم تغير في توضع الجزيئات بمستوى ليفات الشمع التي تتمثل مرات 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 يترب على خلايا البشرة عمل إضافي فقد تكون هذه الخلايا قادرة على التحكم بكمية ماء الكيويتيلين إذ يكفي خفض هذه الكمية بنسبة ١ % حتى يبدأ امتصاص الماء من الجو ذي الرطوبة النسبية المرتفعة.



درجة الحرارة (م) ونقص الإشباع المرافق (مم زبقة)

كمية التبخر مغ / سم ٢ / سا

الشكل ١.١٢ منحنى بياني يبين فقد الماء تبعاً لدرجة الحرارة عند صرصار وضع خلال ساعة في جو جاف (عن Edney)

٢ - نفوذية المبيدات الحشرية :

نقل 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 فعندما لا توجد علاقة ما بين سماكة طبقة الكيوتيكل ونفوذيتها للمبيدات الحشرية.

تعد الطبقة الدهنية للإيكويوتيل عند غالبية الحشرات المانع الرئيس لدخول المحاليل المائية وبعض المواد المحبة للدهون. وتسمح طبقة البروكيوتيل بعبور المواد الدهنية والمواد السائلة أيضاً وتعتمد أهمية هذه الطبقة على خصائصها البنوية (سماكتها، تصلب السكريوتين، وجود القنوات والتقويب وكذلك قنوات غدد البشرة). إضافة لذلك تخضع التفودية العامة للكيوتيل بالنسبة لمادة ما لعدة عوامل فيزيائية وكيميائية من بينها درجة انحلالها.

إن غالبية المبيدات الحشرية التي تؤثر باللاماسة هي مواد تحلل في الدهون. وهذا ما يفسر قدرة بعض المبيدات على اختراق طبقة الكيوتيل عندما تلامسها وهي على هيئة بلورات، لأنها تستطيع أن تتبع المعابر الدهنية، وذلك بعملية انحلال بسيطة. وتبدو المرحلة الأولى لدخول مبيد ما وكأنها انحلال لها المبيد في الشمع الموجود داخل طبقة الإيكويوتيل، وعادةً يكون الانحلال أكثر في الشمع الطرير 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 الكيوتيل. إن مبيد DDT والمادة القريبة منه كيميائياً تحل بسرعة في الدهون، وتتراكم في طبقة الكيوتيل لحشرة *Phormia* ولا تستطيع هذه المواد الانتشار في الدم في حال دخولها بسرعة إلى طبقة الكيوتيل العائد 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 للكيوتيل ومثال ذلك (المالاثيون) الذي يخزن جزئياً في كيوتيل الصرصار الأمريكي ويمكن استخلاصه بوساطة الماء الساخن وليس بوساطة منبيات الشمع.

أخيراً يجب ألا تعد طبقة الكيوتيكل وكأنها حاجز بسيط لمنع عبور المواد لأنها قد يتم فيها تحلل 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 المalaثيون 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 حققت الحشرة بالمalaثيون.

الفصل الثاني

التغذية والهضم Feeding and Digestion

يختلف النظام الغذائي كثيراً عند الحشرات و تستطيع هذه الأخيرة أن تتغذى على سائر المواد العضوية تقريباً الجافة منها: كالحبوب أو السائلة مثل الدم وعصارة النبات أو رحيق الازهار، 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 يتغذى على الإنسان والحيوانات الأليفة، وببعضها 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 المكافحة الحيوية ضد الحشرات الضارة. تتألف 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 حرشفية الأجنحة. وغالباً ما

نجد له رتب غشائية الأجنحة وبخاصة Symphyta، وهدية الأجنحة، ومتساوية الأجنحة وبعض من ذوات الجناحين، وعائلات : Cerambycidae, Curculionidae, Chrysomelidae.

وتتغذى غالبية الحشرات آنفة الذكر على النباتات الخضراء الراقية. ومن الحشرات التي تتغذى على الطحالب ذكر 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 همية الأجنحة. وما تجدر الإشارة إليه هو أن الكثير من الحشرات الأخرى تشكل الفطريات على الأقل جزءاً من غذائها.

تحتاج الحشرات أكلات النباتات الخضراء باختيارها للعائل النباتي إذ يمكن أن نميز الحالات التالية :

حشرات وحيدة العائل *Monophagous* :

تفصل هذه الحشرات نوعاً معيناً من النباتات مثل ذلك حشرة *Coccus fagi* التي تتغذى على شجرة الزان الحرافية فقط، أما برقات الذباب المنشاري فإنها تتغذى على شجرة الصنوبر *Pinus cylvistris* 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، غالباً ما تكون هذه النباتات قريبة من بعضها بعضاً تصنيفياً، وتحتوي على مواد كيميائية حيوية مشابهة ومن الحشرات التي تتبع هذه المجموعة ذكر : 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 مثل ذلك الجراد الصحراوي، ولكن حتى هذه الحشرات تبدي تفضيلاً لأنواع معينة من النباتات. ويتؤدي عوامل عدّة إلى هذا التخصص العوائي، وبخاصة علاقات الترابط التطوري بين النباتات والحشرات (إذ يوجد تناقض ما بين تطور النباتات وتطور الحشرات)، وقد تمت دراسات كثيرة لتحديد هذه العوامل في بعضها يُؤيد فكرة أن اختيار العائل (الغذاء) تتحكم به عوامل غذائية متوافرة في النبات العائلي فقد لاحظ الباحث Thorsteinon عام ١٩٦٠ أن السكريات والأحماض الأمينية الموجودة في النبات العائلي لحشرة *Cammula* تتبه الحشرة على تناول الطعام. أما النظرية الأخرى فمفadها أن اختيار الطعام تحكمه عوامل غير غذائية، غالباً ما يعتمد الاختبار بشكل أساسي على العوامل الفيزيولوجية وعلى المواد الكيميائية كعوامل ثانوية : كالغليكوسيدات، وأشباه القلوبيات، 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 البيوض 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 تغنى التربة وينتصها النبات. كما تتغذى بعض هذه الحشرات على المواد الحية أو المتحللة، ولذلك يصعب تحديد فوائل الرمية في كثير من الأحيان.

تبغ الحشرات الرمية والتي تتغذى على المواد النباتية لغمدية الأجنحة (اليرقات) وكذلك يرقات ذات الجناحين. أما الحشرات الكاملة لفصيلة Scarabaeidae 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، غالباً ما تكون الفريسة حشرة أخرى رمية أو آكلة نبات، ونادرًا ما تكون تابعة لمجموعة أخرى من اللافقاريات. توجد الحشرات المفترسة في معظم الرتب الحشرية، فالرعاشات وفرس النبي Mantidae من المفترسات متعددة العوائل وغالباً ما تخترق الفريسة بعأ لحجمها. وهناك بعض المفترسات التابعة لرتب متخصصة تهاجم نوعاً واحداً مميزاً. ويبعدوا أن ظاهرة الافتراس ظهرت في بداية تاريخ تطور حشرات غمدية الأجنحة إذ للاحظ أن الحشرات التابعة للـ Adephages (وهي حشرات أولية ضمن هذه الرتبة) تعد من المفترسات. كما يميز الافتراس أيضاً يرقات حشرات Lampyridae والتي تتغذى على الحلزون (القواقع) وليرقات الحشرات التابعة لفصيلة Coccinellidae

وحيث أنها الكاملة دور مهم جداً، لأنها من المفترسات المفيدة جداً فهي تهاجم حشرات المن Aphidoidea والحشرات الفشرية Cocoidea، وظهرت أهميتها الفعلية عندما تم إدخال حشرة *Rodolia cardinalis* إلى الولايات المتحدة الأمريكية للحد من انتشار البق الدقيقي الأسترالي، وإنقاذ زراعة الحمضيات. وذكر من المفترسات يرقات بعض غشائيات الأجنحة التي تتغذى على الفرائس التي تصطادها لها أمهاها. وكذلك بعض الحشرات التابعة لرتبة ذات الجناحين (عائلة Empididae) التي تهاجم الكثير من الحشرات الصغيرة. وتميز حشرات Asilidae وبخاصة الحشرة الكاملة بقدرتها على اصطياد حشرات أكبر منها حجماً.

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

٤- المتطفلات الطفيليات : *Parasites*

لا تمثل هذه الحشرات الطفيليية مجموعة طبيعية، كما أن ظاهرة التطفل ظهرت بالتأكيد أثناء تطور هذه الحشرات، وغالباً لدى الحشرات ذات الأصل المفترس، وذكر من هذه الحشرات تلك التابعة لرتبة نصفية الأجنحة (عائلة Redouviidae) 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 وتتنمي الحشرات خارجية التغذى إلى الرتب التالية : القمل الماصل - القمل القارض - البراغيث والكثير من Caratopogonidae , Simulidae (عائلات : Tabanidae ،) وكذلك البعوض وبعض الحشرات التابعة لنصفية الأجنحة (بق الفراش *Cimex lectralis*)، وتمثل هذه المجموعة غالبية الحشرات الطفيلية، غالباً ما تكون من آكلات الدم *Hematophagous* كما يمكنها أن تنقل الكثير من المسببات المرضية الطفيلية للإنسان (مثل البالوديسيم - تريبيانوزوما..). وكذلك للحيوانات الأليفة وقد يمتص كلا الجنسين الذكر والأثني دم الفقاريات، كما هو الحال بالنسبة للبراغيث، ذبابة تسي - نسي ، 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 الماصل والقمل القارض، وبشكل عام فإن تطور هذه الطفيليات قد وافق تطور العائل. ويوجد بعض الحشرات الطفيلية الأخرى والتي تهاجم عدداً كبيراً من العوائل مثل حشرة *Anopheles maculipennis*

ب - الطفيليات الداخلية : Endoparasites

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

أما الحشرات التي تتغذى على اللافقاريات باستثناء الحشرات فهي قليلة جداً نذكر منها حشرة *Pollenia Rudis* التي تتغذى على ديدان الأرض. بينما الحشرات التي تتغذى على الحشرات والتي تدعى *Entomophages* فهي كثيرة جداً، ولا يتم التغذى إلا في طور اليرقة والتي توجد إما على الحشرة أو بداخلها وتكون الحشرة الكاملة للطفيل حرة. تبدأ يرقة الطفيلي بالالتغذي 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 ذكر فصائل غشائية

الأجنحة التالية :

Chalcidoidea – Ichneumonoidea – Strepsiptera – Proctotrupoidea

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

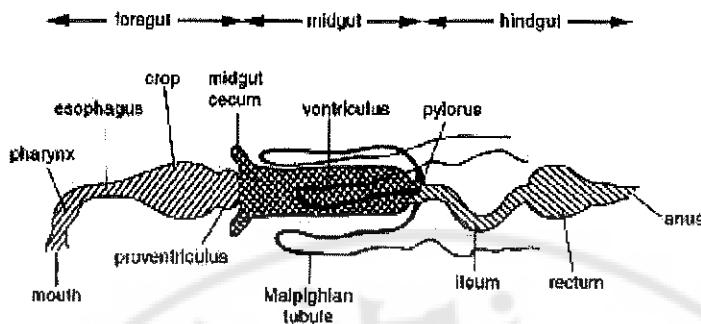
ثانياً - تركيب الأنابيب الهضمي الوظيفي *Alimentary Canal*

يتتألف الأنابيب 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 الورقة الخارجية (*Ectodermal*) وتحتوي على غطاء كيتيكي داخلي يتم تجديده بعد كل انسلاخ، أما

الأمعاء الوسطى فيمكن عدها على الأقل في بعض الحالات بأنها ذات منشأ داخلي من الورقة الداخلية (Endodermal) وتختلف عند بعض الحشرات بغشاء داخلي رقيق يدعى الغشاء البيريتروفي (Peritrophic Membrane) ويعتبر الأمعاء الوسطى من الكتل الغذائية. يحاط الأنبوب الهضمي بطبقة من العضلات الطولية وأخرى دائرية يختلف توضعها حسب أجزاء الأمعاء، كما تربطه بجدار الجسم عضلات هيكيلية تت蔓延 في الجزء الأمامي للأمعاء الأمامية وبالقرب من الشرج. يغذي الجهاز العصبي المعاوي الأمعاء الأمامية بالأعصاب الضرورية، وقد يزود الأمعاء الوسطى في بعض الأحيان بشبكة من الأعصاب. أما الأمعاء الخلفية فترتؤدها العقدة العصبية البطينية الخفية 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 العلوبيين والفكين السفلبيين والشفة السفلية ويوجد اللسان الذي يقسم تجويف الفم إلى حجرتين : سبياريوم Cibarium، ساليفاريوم Salivarium. ويتم ترطيب المواد الغذائية بالألعاب داخل تجويف الفم، ومن ثم يدفع إلى الخلف (الفم) بمساعدة أجزاء الفم وذلك بفضل توافق عضلات الشفة العليا وعضلات السبياريوم واللسان.



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

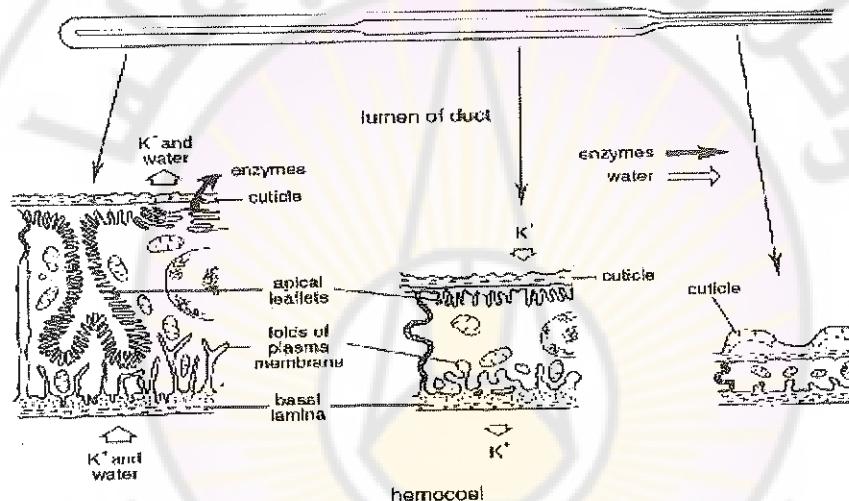
تصب الغدد اللعابية داخل التجويف الفم في منطقة الساليفاريوم، ويختلف الأصل الجنيني لهذه الغدد، فعند غالبية الحشرات يكون أصلها الشفة السفلية، أما عند يرقات حرشفيات الأجنحة فإن أصلها هو الفكان العلويان.

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، ويتتألفان من نوع واحد من الخلايا المفرزة (الشكل ٢,٢). وتبيّن الدراسات التركيبية لهذا النوع من الخلايا أنها تتتألف من: غشاء سيلوبلازمي قاعدي، ينغمد داخل الخلية ويشكل عدة طيات تحتوي على عدد كبير من الجسيمات الكوندرية ويشير وجود هذه الأخيرة إلى النقل الفعال. أما من الناحية ال volumic فيشكل الغشاء السيلوبلازمي عدداً كبيراً من الزغبيات *Microvilli* كما ينغمد هذا الغشاء على هيئة قنوات طويلة وضيقة. تقوم هذه الخلايا بإفراز سائل ذي ضغط إسموزي مساوٍ للضغط الأسموزي للدم وهو غني بالبوتاسيوم K^+ كما يحتوي على إنزيم الإيميلاز Amylase، ويتغير التركيب الإيوني لهذا السائل أثناء سريانه داخل لumen القناة اللعابية (lumen of duct) إذ يحصل امتصاص لإيونات البوتاسيوم في

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

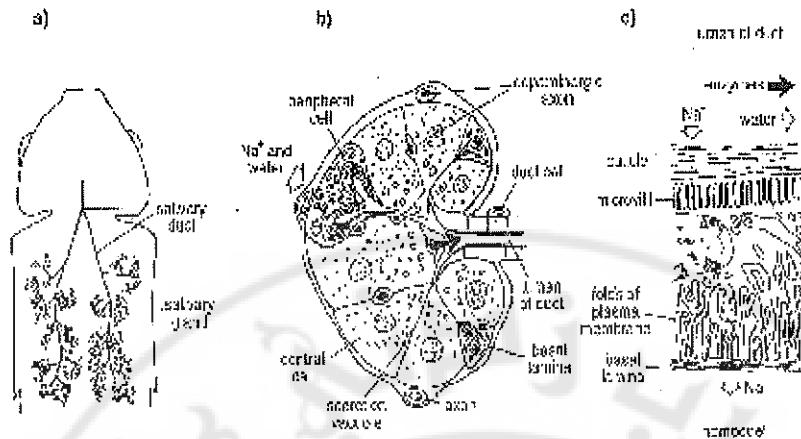
أما النوع الآخر من الغدد اللعابية فنجده عند حشرات مستقيمات الأجنحة وهي من النوع الكافي (Acinous) وتتألف من نوعين من الخلايا (الشكل ٢,٣) :

- خلية 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 الغدد اللعابية الكأسية عند الجراد.a: التوزع العام للغدد 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 سيتوبلازمية داخلية متطرفة جداً وجهاز غولجي والتي قد تنتج الأنزيمات، وتقوم خلايا القناة اللعابية بامتصاص بعض عناصر السائل الأولي وتغير بذلك تركيز السائل.
يتتألف 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 الطعام، إذ يسهل اللعاب دخول أجزاء الفم في الأنسجة النباتية كما هو الحال عند المنس، إذ أن إنزيم البكتينيستيراز 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 إنزيم خاص هو هيدالورونيداز Hyaluronidase كما هو الحال عند حشرة Platynemesis التي تقوم بحقن اللعاب داخل الفريسة. ويحطم إنزيم الهيدالورونيداز

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 الحصولة.

١ - الأمعاء الأمامية :*Stomodeum*

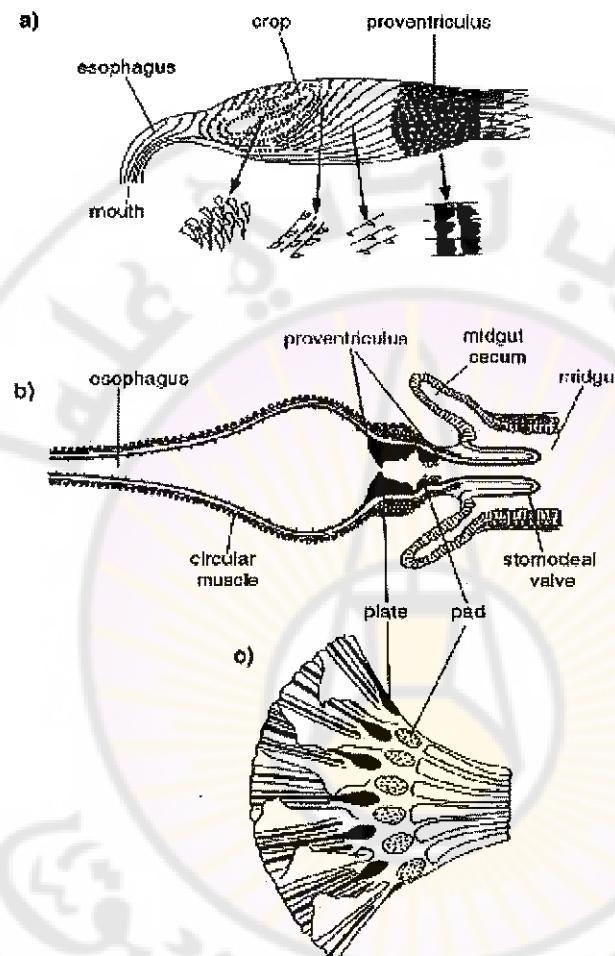
تتألف الأمعاء الأمامية عند الحشرات الأولية وبعض اليرقات من أنبوب بسيط يمتد من الفم إلى الأمعاء الوسطى. ويتتألف من طبقة من الخلايا الطلائية المسطحة والتي تغطي طبقة كيتينية من الناحية الداخلية ، أما من الناحية الخارجية فتحاط هذه الأمعاء بطبقة من الألياف العضلية الطولية الداخلية تليها طبقة من الألياف العضلية الدائرية الخارجية (circular muscles) وتسهم هذه العضلات بالحركة الدويبة 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. ويهتمي البلعوم على سلسلة من العضلات الموسعة التي تغمد فيه وتخرج من الناحية البطينية من فوق خيمة المخ، أما من الناحية الظهرية فتخرج من الجبهة. وتكون هذه العضلات متقدمة جداً لدى بعض الحشرات : الثاقبة الماصة للسوائل ، ولدى حشرات حرشفية الأجنحة وغضانية الأجنحة وذلك نظراً لوجود مضخة البلعوم التي تقوم بامتصاص السائل وسحبه إلى داخل الأنوب 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 الكيtinية المختلفة لها.
- ب - مقطع طولي في الأمعاء الأمامية للصرصور تظهر تطور القونصة
- ج - تكبير لمنطقة الأسنان في القونصة 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 إنزيم، 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.

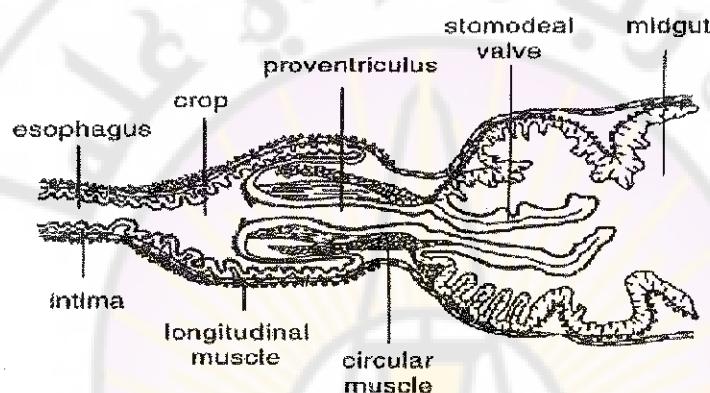
أما المصدر الثاني للأنزيمات فهو الأمعاء الوسطى والتي يمكنها أن تصعد إلى الحوصلة عبر الصمام الفؤادي (Stomodeal valve) ونجد هذه الحالة عند رتبة مستقيمات الأجنحة وتكون بذلك الحوصلة المكان الرئيس للهضم. وإذا كان جزء كبير من عمليات الهضم يتم داخل الحوصلة ولو جزئياً فإن عمليات الامتصاص لا تتم داخل هذا الجزء.

- القونصة : *Proventriculus*

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

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

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

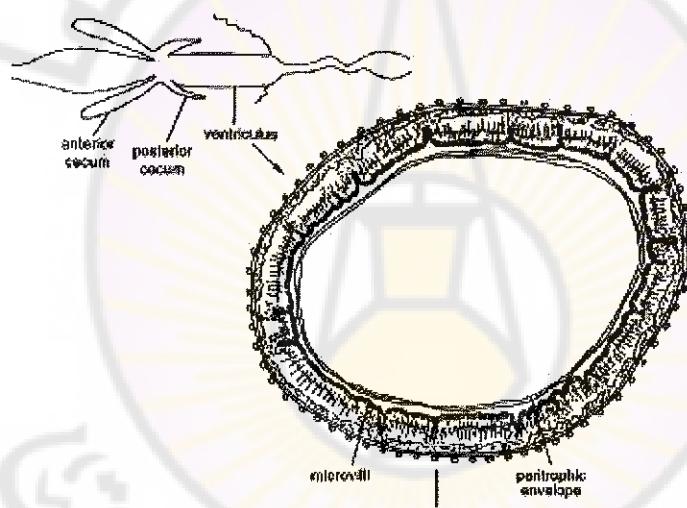


الشكل ٢,٥ مقطع في الأمعاء الأمامية للنحل تظهر تطور القونصة وجود الأشعار في (Snodgrass, 1956) مقدمتها

٢ - الأمعاء الوسطى : Mesenteron

تكون الأمعاء الوسطى الجزء الحقيقي للهضم من الأنابيب الهضمي، وهي أنابيب متجلانس 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 الأعوية Cecum يزيد من سطح الامتصاص، وتفتح هذه الزوائد بالقرب من الصمام الفؤادي Stomodaean valve.

وتتألف الأمعاء الوسطى من طبقة من الخلايا الطلائية المتطرفة ترتكز 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 فتختلف الخلايا الطلائية بغضائِب بيروتروفية (Peritrophic envelope) يفصلها عن الغذاء (الشكل ٢,٦). وقد تتألف الخلايا الطلائية من نوع أو أكثر من الخلايا موزعة بشكل منتظم على امتداد الأمعاء ويتختلف ذلك بحسب نوع الحشرات.



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

آ-الخلايا الرئيسية Principal cell

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

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

إن تحرير الأنزيمات التي تصنعها الخلية يتم بعدة طرائق :
Secretion Eccrine-
(إيكروسيتوز 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 المفرزة

ب - الخلايا المولدة (القاعدية) Regenerative cell

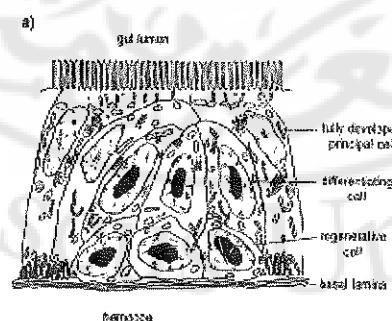
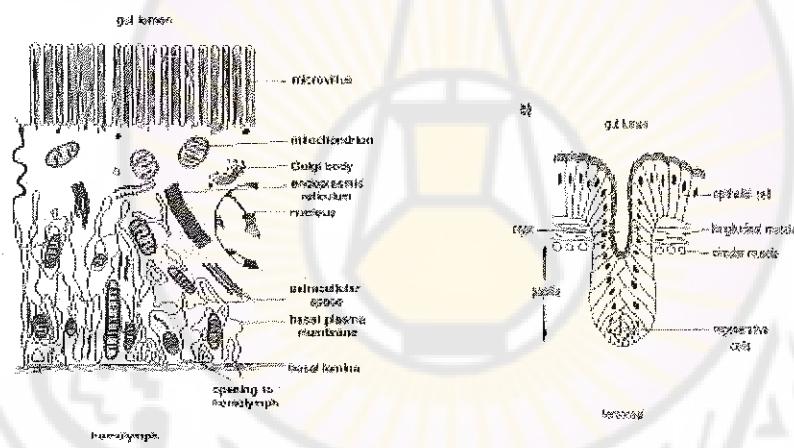
يطلق عليها أيضاً اسم الخلايا المعاوضة غير المتمايزة لأنها تقوم بتعويض الخلايا الرئيسية التالفة القصيرة العمر، وعادة ما تكون هذه الخلايا مجتمعة على امتداد قاعدة الأمعاء الوسطى، إما على شكل عش Nidus أو بشكل انخماصات مخفية (Crypt) تظهر بشكل حلقات (papilla) من الناحية الخارجية (الشكل ٢,٧).

ويبرز نشاط هذه الخلايا عند غالبية الحشرات أثناء فترة الانسلاخ إذ إنها تقوم بتجديد الخلايا الطلائية كافة أما عند الحشرات ذات التطور الكامل فتشتبدل 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 *Ephemeroptera* والـ *Palecoptera* وتكون هذه الخلايا متوضعة بجوار الخلايا الرئيسية، تمتاز هذه الخلايا بأنها تحتوي على تجاويف (cavity) عميقه مشكلة ما يشبه الكأس، وهذه التجاويف تحتوي على زغبيات طويلة تحتوي كل منها على ميتوكوندري واحدة. تتدخل هذه الخلايا بالتنظيم الأيوني للحشرات إذ تقوم بطرح أيونات البوتاسيوم K^+ من الدم وباتجاه الأنوب الهضمي، ولذلك نجد هذه الخلايا لدى بيرقات حرشفيات الأجنحة التي تتغذى على نباتات غنية بالبوتاسيوم (الشكل ٢.٨).

يمتاز الغشاء البيروتروفي الذي يغلف الخلايا الطلائية من الداخل بأنه رقيق وشفاف، يختلف منشأ هذا الغلاف حسب نوع الحشرات، ويتميز هذا الغشاء بأنه نفوذ للأنزيمات المختلفة والمواد المهمضومة (الشكل ٢.٦).



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

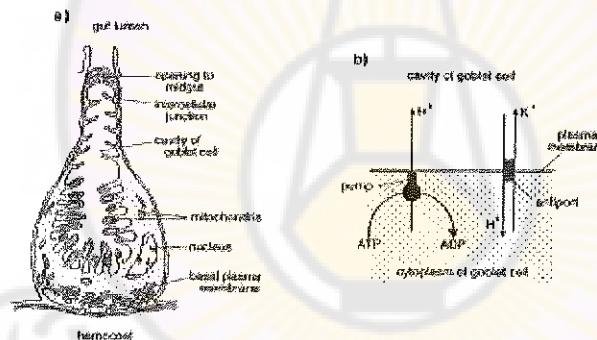
(Marchini, 1991

a : الخلايا المولدة بشكل عش في قاعدة الخلايا الرئيسية.

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

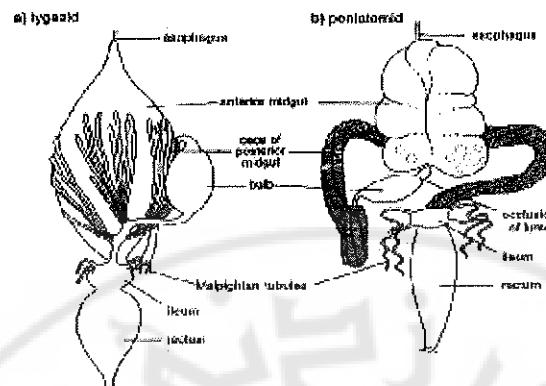
٣ - الأمعاء الخلفية :*Proctodeum*

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



الشكل ٢,٨ رسم تخطيطي لخلية كأسية في الأمعاء الوسطى تبين حركة شوارد البوتاسيوم

(Lepier et al , 1994)

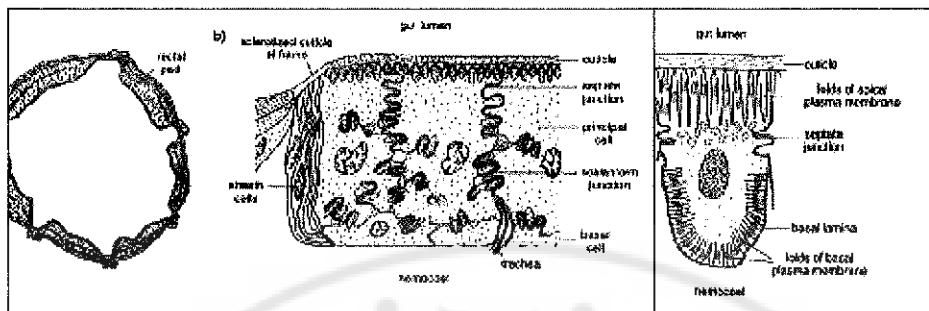


الشكل ٢.٩ الأمعاء الخلفية عند بعض الحشرات وارتباطها المختلف بالأمعاء الوسطى

(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 السيلولوز، وتقوم الأمعاء الخلفية بامتصاص نواتج الاستقلاب. ولكن الدور الرئيسي للأمعاء الخلفية هو طرد الفضلات ونواتج الإطراح القادمة من أنابيب مالبيكي. كما تلعب الأمعاء الخلفية دوراً مهماً في التعادل الأسموزي وتتجتمع الخلايا المسؤولة عن عملية الامتصاص هذه على شكل حلمات تدعى حلمات المستقيم Papilles أو غدد المستقيم.

وتمتاز هذه الخلايا بأنها كبيرة الحجم، وهي من النوع قادر على الامتصاص إذ تحتوي على زغبيات يتضمن كل منها ميتوكوندرياً. إضافة إلى أن الغشاء السيتوبلازمي يكون عدداً من الانغمادات (الشكل ٢.١٠). تحتوي الأمعاء الخلفية على عضلات متقدمة جداً، ويكون لها الترتيب نفسه لعضلات الأمعاء الأمامية، أما من الناحية الداخلية فتحاط الخلايا الطلائية بطبقة كيتينية تكون فيها الإبيكيريونتيكل رقيقة ونفوذاً أيضاً.



الشكل ٢،١٠ تركيب حلمات المعدة (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 الوسطي، ويختلف الوقت الذي يستغرقه مرور الغذاء عبر الأنوب الهضمي بكماله حسب نوع الحشرة. وهناك عوامل عدة تؤثر في سير عمليات الهضم عند الحشرات مثل درجة الحموضة، آلية محلول المنظم، وجهد الأكسدة والإرجاع للوسط المعوي.

١- هضم المواد الغذائية وامتصاصها:

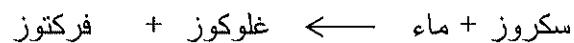
يتافق المخزون الأنزيمي للحشرات غالباً وطبيعة المواد الغذائية المتوفرة لها، فعند الحشرات القارضة (Omnivore) كالصرصار نجد مجموعة من الأنزيمات التي تستطيع هضم المواد الغذائية كافة أما بالنسبة للحشرات التي تتغذى على الدم Hematophagae فلا تحتوي إلا على الأنزيمات التي تحل البروتينات. أما الحشرات التي تتغذى على رحيق الأزهار فلا تحتوي إلا على إنزيم الإنفرتاز (Invertase). وتبعد 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 إنزيم الإنفرتاز وفي بعض الأحيان لا تحتوي الحشرة على أي إنزيم 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 لامتصاص 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 والسكروز والتربيهالوز بواسطة إنزيم إنفرتاز (ألفا - غلوكونسيداز) الذي يهاجم الرابطة ألفا التي تربط جزيء الغلوكوز. أما عند الحشرات التي تتغذى على نباتات غضة وتحتوي على بيتا - غلوكونسيدات (مثل الميلوببيوز - أربوتين - ساليسين) فإنها تحتوي على إنزيم بيتا - غلوكونسيداز الذي يحلل الغلوكوسيدات.

يعد الماء المستقبل المثالي لجزئيات السكر وذلك أثناء تحلل الكربوهيدرات.



يتم تحلل السكريات المعقدة المخزونة عند النبات (النشا) إلى مالتوز بينما يتحلل الغليكوجين (النشاء الحيوياني) إلى غلوكوز ويتم هذا التحلل بفعل أنزيم الأميلاز الذي يحفز حلمة الروابط الغلوكوسيدية ألفا - 1 - 4 في السكريات المعقدة، ويوجد نوعان من الأميلاز يعملان بطريق مختلف:

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 بطئ في تركيز المالتوز. ويتم فيما بعد هضم النواتج بالطريقة العاديّة 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 بروقات Cerambycidae, anobiidae، أما الأنواع الأخرى فإنها تحصل على هذا الأنزيم من الكائنات الدقيقة الموجودة في أمعائهما، مثل ذلك بروقات شغالات النمل الأبيض وجندوها، 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 Chitinase 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 تُمتص 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، وبالتالي 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 الأنابيب. وتنتمي عملية امتصاص سكري المانوز والفركتوز بطريقة امتصاص الغلوكوز نفسها ولكن بدرجة أقل نظراً لأن تحويل هذين السكريين إلى تريهالوز يكون بطبيعة الحال، ومن ثم فإن تركيزهما عبر جدار الأمعاء الوسطى يكون أقل أهمية.

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

ب - هضم المواد الدهنية وامتصاصها :

- الهضم :

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

- الامتصاص :

نامتص المواد الدهنية بمستوى الزوائد الأعورية داخل الجزء الأمامي للأمعاء الوسطى. وتعد الخلايا التي تجمع المواد الدهنية مراكز رئيسية لامتصاص المواد الدهنية

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

بـ- هضم المواد البروتينية وامتصاصها :

- الهضم :

تنشط معظم الأنزيمات التي تحل البروتينات والتي نجدها داخل الأتبوب الهضمي للحشرات على درجة حموضة معتدلة أو قلوية. وقد وجد عند الحشرات *Musca domestica* , *Calliphora vomitoria* نوعان من الأنزيمات المحلة للبروتين:

النوع الأول : Protenase ينشط في وسط قلوي درجة حموضته الدنيا $\text{PH} = 8$ وهو من نوع التريبيسين (Trypsine)

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

- أنزيم كربوكسيبيبيدين : الذي يهاجم السلسلة البيبيدية من نهاية مجموعة الكربوكسيل

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

- أنزيم أمينوبوليبيتيداز : الذي يهاجم السلسلة من نهاية مجموعة الامين (-NH₂)
- أنزيم ثائي الببتيداز : الذي يحل الببتيدات الثائية كافة.

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

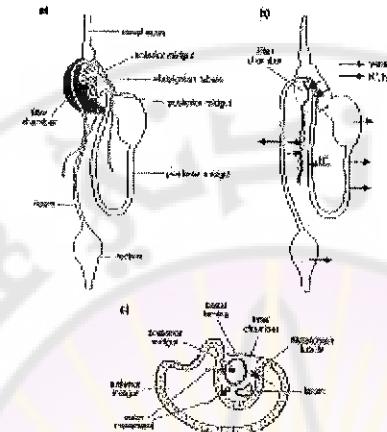
وهناك بعض الحشرات التي تتغذى على مواد تحتوي على الكيراتين (مثل العنة) فإنها تنتج أنزيم الكيراتيناز داخل الأمعاء الوسطى وتمتص الأمعاء الوسطى عند هذه الحشرات بأن جهد الإرجاع لديها يكون سليباً، وهذا ضروري لعمل أنزيم الكيراتيناز.

الامتصاص :

إن امتصاص الأحماض الأمينية يكون سريعاً جداً بمستوى الزوائد الأوربية والأمعاء الوسطى وذلك عند الصرصار الأمريكي والجراد الصحراوي. ويقترب 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 الأنابيب الهضمي في التنظيم الأسموزي : تخلص 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 تقاضي

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 طريقين :



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

- آ- الترتيب العام للأنبوب الهضمي بين 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 متوجباً 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 والزواائد الأعورية وكذلك داخل الأمعاء الخلفية.

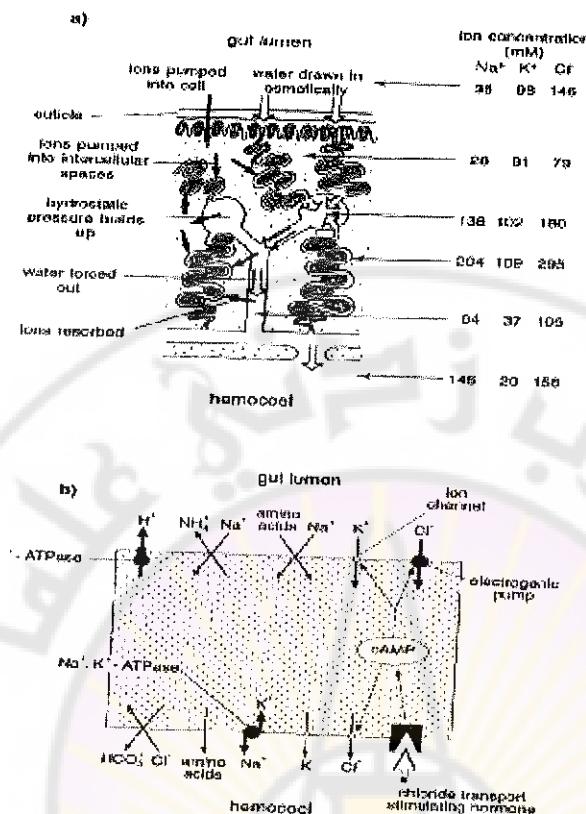
أما عند الصرصار الأمريكي فيرتبط عبور الماء داخل الخلايا الطلائية المعوية بالنقل الفعال لأيونات الصوديوم Na^+ . فتشكل الغمامات الغشاء السيتوبلازمي القاعدي عدداً من قنوات تتصل بالدم، وترتبط هذه القنوات بعدد كبير من الجسيمات الكوندرية. يضخ الصوديوم من الخلية، ويتركز داخل هذه القنوات ومن ثم يصب في الدم.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

إن وجود مضخة البوتاسيوم⁺ كداخل الأمعاء الوسطى ليرقات *Hyolophora* يمكن أن يرتبط بالتركيب الأيوني لغذاء الحشرات التي تتغذى على النبات (الشكل ٢,١٢). 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* ثلاثة مناطق متميزة في الأمعاء الوسطى :

المنطقة الأولى : لامتصاص الماء الموجود بالدم الذي تأخذه الحشرة.

المنطقة الثانية : متخصصة بظهور الهضم المختلفة.

المنطقة الثالثة : للامتصاص.



(Phillips & Audsley, 1995) الشكل ١٢، آ-٢- امتصاص الماء من المستقيم عند الصرصور

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 المفرزة للمخ عند الحشرة الكاملة. وفي حال غياب الهرمونات العصبية عند حشرات Calliphoridae فإن الخلايا المعاوية لا تفرز إلا كمية قليلة من البروتيناز Protenase ولذلك فإن استئصال الخلايا العصبية المفرزة في المخ يحرض على حجز البروتينات داخل الأنابيب 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 استراتيجية متقدمة لمكافحة الحشرات، لذلك يجب أن يحقق الطعام الذي تتناوله الحشرة وتهضمها الاحتياجات الغذائية اللازمة لنموها وتطورها وتکاثرها 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 تترافق 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 الرئيسية لجميع الحشرات لأن عمليات الاستقلاب الأساسية فيها تكون متشابهة، ومع ذلك فهناك اختلافات في هذه الاحتياجات لأنواع الحشرات المختلفة، وقد تردد هذه الاختلافات نتيجة الاختلافات الحقيقية في الاستقلاب فيما بينها أو نتيجة لترافق 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 وإنما إنتاج الإنزيمات، وتعتمد القيمة الغذائية لبروتين ما على تركيبه الكمي والنوعي من الأحماض الأمينية، ومن بين الواحد والعشرين حمضًا أمينياً موجودة في النباتات والحيوانات توجد عشرة أحماض أمينية ضرورية للفقاريات والكثير من الحشرات هي :

- الأرجينين Arginine - الاهيس تدين Histidine - ليوسين Leucine
- التربوفيلin Treptophane - ايزوليوسين Isolucine - فينيل انين Phenylalanine
- ميثونين Thereonine - فالين Valine - ليزين Lysine - التريونين Methionine

هذا وقد لوحظ وجود نمو أفضل للحشرات عندما أضيف إلى غذائهما واحد أو أكثر من بعض المركبات مثل الأنالين الذي يعد ضرورياً للصرصار الألماني، والجلisinين 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 التخلص عن البروتينات لإنتاج الحيوانات المنوية.

السكريات (الكريوهيدرات):

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 الرافينوز، والسكريات الثانية كالسكروز والمالتوز، إضافة إلى السكريات الأحادية كالغلوکوز 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 اللينوليك 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 للاستروولات Sterols من أجل الحصول على نمو وتكاثر طبيعيين، وذلك لعدم قدرة هذه الحشرات على صنع نواة الستيرول.

وتنلعب الستيرولات دوراً بنائياً هاماً إضافة لذلك فهي مهمة من أجل تخليل الإيكديزون، وبشكل عام يجب أن تكون الستيرولات المستخدمة من قبل الحشرات قريبة في تركيبها إلى الكوليسترول ذي مجموعة الهيدروكسيل في الوضع (٣) (٣).

تستطيع الحشرات أكلات النبات استعمال الاسترولات الموجودة في النبات وتحولها إلى كوليسترول أو إلى Dihydrocholestrol - 7. أما الحشرات التي تتغذى على الأغذية الحيوانية فإنها تجد ما تحتاجه من الكوليسترول وكذلك Dihydrocholestrol - 7 في طعامها، مثل 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 : Riboflavin (B2) - ثيامين (B1) - Acide Vine Nicotinique Acide Pantothenique - حمض النيكوتينيك فوسفات البيريودوكسال Phosphate Pyriodoxal (B6) - حمض الفوليك - والكوليدين. 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 صنعه داخل جسمها. ومع ذلك فإن غياب فيتامين (C) يؤدي إلى انسلاخ غير طبيعي لدى بعض الحشرات، وقد تتحقق 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، إضافةً إلى أنها تعمل كعوامل مساعدة لبعض الأنظمة الأنزيمية، ومع ذلك فإن المعطيات حول أهمية الأملاح المعدنية لا تزال متواضعة، وقد بيّنت إحدى التجارب أن الجراد ينمو على طعام يحتوي على : الصوديوم - الكالسيوم - بوتاسيوم - مغنيسيوم - كلور - فوسفور إضافةً لبعض العناصر الأخرى. ومن العناصر الصغرى التي تحتاجها الحشرة بكميات قليلة نذكر :

الحديد - النحاس - اليود - الزنك - المanganese - النيكل.

الماء :

تحصل الحشرة على الماء اللازم لها إما بالشرب مباشرةً، 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 تمتلك 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 تناول الحشرات. تعدد بعض المواد الغذائية ضرورية للنمو، فالاستروولات مثلاً ضرورية للحشرات كافة، وهي تحتاجها في طعامها حتى يتسع لها النمو الجيد وفي حال غياب

الاستروال المناسب لحشرة ما فإنها تموت، وكذلك الحال بالنسبة للأحماض الأمينية والفيتامينات، أما غياب المواد الغذائية الأخرى فإنه يقود إلى ضعف النمو في فرقات الدروسوفيلا يمكن أن تعيش دون حمض الريبيونوكليك 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 الأنيوسينول، في يرقات دودة الذرة الأوروبيه تستطيع البرقة النمو إلى الطور البرقي 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 الإسكوربيك، فلا تستطيع الحشرة الانسلاخ في الوقت المناسب، أما حشرة *Ephestia* فقد لوحظ أن حمض اللينوليك يجب أن يتتوفر بكمية كافية في الطعام حتى يتم الانسلاخ النهائي بشكل طبيعي ،أما في حالة وجود كمية قليلة من هذا الحمض فتخرج الحشرة الكاملة ولكن أجنبتها تكون خالية من الحرشف، 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 تشكيل 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 تتمو بشكل طبيعي ولكن عندما تقدم إلى هذه الحشرة كميات أقل من الدقيق حتى وإن وصلت إلى ٤٠٠ غراماً فقط فإن الحشرة الكاملة تخرج من طور العذراء، ولكن أصغر حجماً من الحالة الطبيعية.

تضمن 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، ينبع 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 تحل 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 الليسيثين، تضع الإناث ٣٠ - ٥٠ بيضة في اللطعة، وقد يؤدي نقص التغذية إلى حدوث اضطرابات في عملية تشكيل المح، فلا يتشكل المح عند إناث *Rhodius* 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 الأمفيوض 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 تمتلك نسخ النبات الغني بالغلوسيدات ولكنه فقير بالبروتينات، ومثال ذلك الحشرات التابعة لفصائل:

آكلات النبات *Aleurodinae, Cicada, Psyllidae* وأما حشرات *Pentatomidae* وبخاصة الأنواع المفترسة على هذه الكائنات الدقيقة، وكذلك الحشرات التي تتغذى على الدم طوال فترة حياتها فإنها تحتوي على كائنات دقيقة متعايشة معها، بينما لا تحتوي الأنواع لأطوارها الفتية 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 المنظورة جداً عند الحشرات آكلات السيلولوز وآكلات الحبوب.

١- الكائنات الحية الدقيقة، توزعها وارتباطها :

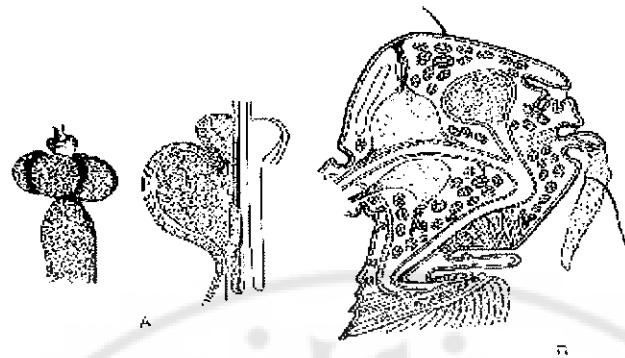
تعد البكتيريا من أكثر الكائنات الحية الدقيقة انتشاراً عند الحشرات حيث نجدتها لدى حشرة *Rhodnius*- الصراصير المنزلية، ولدى الحشرات التابعة لرتبة متجانسة الأجنحة، والقمل الماصل والقارض، ومتسانوية الأجنحة، وذات الجناحين، وتوجد الفطريات والخمائر لدى الحشرات التابعة لرتب : متجانسة الأجنحة، غمدية الأجنحة، أما عند الحشرات آكلات الخشب والنمل الأبيض فتوجد الأوليات والسوطيات. وقد توجد استقلالية تشريحية ما بين المتعابسين 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 الزوايا الأعوية للأمعاء الوسطى، مثال ذلك البكتيريا الموجودة لدى الحشرات الماصة للعصارة النباتية والتابعة لرتبة مختلفة الأجنحة، أما عند حشرة *Rhodnius* فتعيش البكتيريا 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 تجتمع 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 ماليكي (بعض عمديات الأجنحة) أما عند القمل الماص ودبابة نسي نسي، فتشا الأجسام الفطرية في جدار الأنابيب الهضمي أثناء فترة التحول، ويمكن للكائنات الحية الدقيقة أن تهاجر، حيث نلاحظ أنها تغادر الجيوب الموجودة داخل الأمعاء الوسطى لتسقّر في أحد الأعضاء الفموية (الشكل ٢.١٣)



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

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

B - توضع الأجسام الفطرية *Mycetocyte* بين خلايا الأمعاء الوسطى لدى عناء 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 بطبيأً جداً ومن ثم تموت، بينما اليرقات الطبيعية تقترن من مرحلة التعذر، ولوحظ أن هذه الكائنات الدقيقة تزود الحشرة بفيتامينات B، والاسترولات وتفرزها ضمن الأنوب الهضمي، وقد تكون هذه المركبات نواتج عمليات الهضم التي تقوم بها هذه الكائنات الدقيقة. إن استعمال العناصر المنشورة 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، وبالببتيدات الغلائية وفيتامينات B. ويختلف تأثير فقد الكائنات الدقيقة باختلاف الحشرات ويعتمد أيضاً على الغذاء المتوفر للحشرة، ففي حال غياب هذه الكائنات تصبح حشرة Calandra أصغر حجماً وأقل وزناً ونادراً ما تصطاد حشرة Rhodnius إلى طور الحشرة الكاملة في حال حرمانها من الكائنات الدقيقة الموجودة في أمعائها. وأنثبتت التجارب أن الكائنات الدقيقة الموجودة لدى الحشرات متشابهة للأجنحة، ومختلفة للأجنحة، تختص بالاستقلاب الأزوتوي. وقد يتيح ذلك من تثبيت النتروجين الحر، أو تحليل مخلفات نواتج الاستقلاب في الحشرة مثل البيريا، 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 تتنج عن تحمل 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 والنسيج الأخرى.

أولاً - أعضاء الإطراح :

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

١ - أنابيب مالبيكي :*Malpighian tubules*

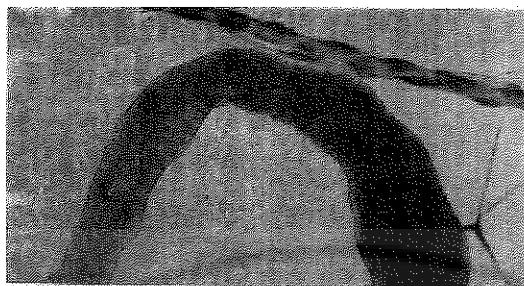
أشير إلى وجود أنابيب مالبيكي لأول مرة في عام ١٦٦٩ من قبل العالم مالبيكي وذلك أثناء دراسته التشريحية لدودة الحرير، وقد أعطاها اسم (Vasa)

(Varricosa) إلا أن العالم ميكيل Meckel أعطاها الاسم الحالي وذلك في عام ١٨٢٦ وقد أثبتت العديد من العلماء دور أنابيب مالبيكي في الإطراح منذ فترة طويلة. وقد قارنها العالم رينجير Renger عام ١٨١٧ بالكليتين عند الفقاريات.

بيّنت الدراسات التشريحية الكثيرة وجود أنابيب مالبيكي عند الغالبية العظمى من الحشرات، باستثناء الحشرات غير المجنحة مثل: الكولومبيولا Callembola 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 ٢٥، عند الجراد الصحراوي، ونستنتج من ذلك أن طول أنابيب مالبيكي يقصر كلما زاد عدد الأنابيب، ويكون بالنتيجة سطح الترشيح بالميلغرام الواحد للحشرة ثابتًا إذ يبلغ ٤١٢ مم / مع عند الصرصار الذي يحتوي على ٦٠ أنابيباً ويصل إلى ٥٠٠ مم / مع عند برقات Castrophaga والتي تحتوي على ٦ أنابيب.

ترتبط أنابيب مالبيكي بالقناة الهضمية بوساطة قناة صغيرة أو حالب Ureter يصب عادة في المنطقة الفاصلة ما بين الأمعاء الوسطى والخلفية، وأنابيب مالبيكي هي أنابيب عميماء دقيقة تعم داخلاً 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 تلتتصق بجدار المستقيم ويطلق على هذه الحالة اسم (Cryptonephridial arrangement).

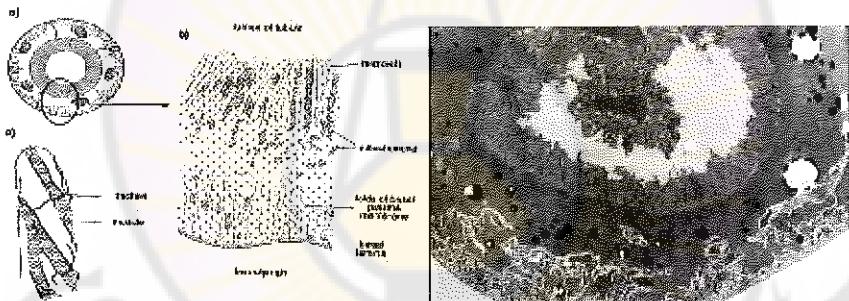
تظهر أنابيب مالبيكي عند بعض الحشرات اختلافات مورفولوجية سواءً بالطول وبالشكل وحتى باللون. وحتى ضمن الأنابيب الواحد غالباً ما نجد تمائزاً إلى عدة أجزاء ونجد على الأقل منطقتين متميزتين : الجزء الطرفي البعيد Distal والجزء القريب Proximal ويظهر هذا التمايز تخصصاً وظيفياً (الشكل ١، ٣).



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

لقد أسهمت الدراسات التشريحية وفوق التركيبية في معرفة صفات الخلايا التي تشكل أنابيب مالبيكي. فتحتوي الخلية الماليبيكية 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. آ- مقطع عرضي في الأنوب. ب- الخلية الرئيسية الماليبيكية. ج- نهاية أنوب مالبيكي عند حشرة النحل تبين ارتباطه بالعصبونات والقصبات
الهوائية (Wigglesworth, 1965)

صورة مأخوذة بمساعدة المجهر الإلكتروني، تبين التركيب فوق البنوي للخلية الرئيسية الماليبيكية: (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 من ناحية Trachea .

ينغمد الغشاء السبيتو بلاسمي القاعدي انغمادات طويلة مشكلاً طيات عدة مختلفة العمق، أو ما يدعى بالحجيرات السيتو بلاسمية القاعدية والتي تحتوي على جسيمات كوندرية.

ب- المنطقة الوسطية وتحتوي على التواه وعلى الشبكة السيتو بلاسمية الداخلية المحببة R.E.G وتحتوي على الكثير من الفجوات مختلفة الحجم والشكل والمحتوى.

ج- المنطقة القمية ، وتحوي على الزغيبات القمية Microvilli التي تحتوي بين طياتها الجسيمات الكوندرية.

تقوم أنابيب مالبيكي بعملية الإطراح بشكل أساسى، 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 كوندررياً أو في الجزء القريب، ومن ثم تنتهي عملية الامتصاص في منطقة المستقيم. وهناك بعض الحالات التي لا يتم الامتصاص فيها إلا في خلايا المستقيم.

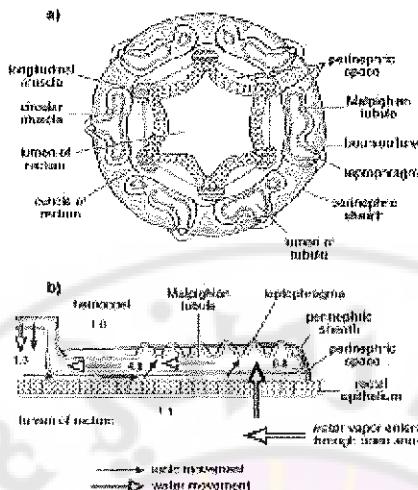
وتتميز خلايا حلمات المستقيم والخلايا المجاورة والتي تقوم بالامتصاص بأنها مغطاة بطبقة كيوتيل رقيقة، ولها أغشية جانبية تشكل طيات عدة متراصة، وتحتوي هذه الأخيرة على جسيمات كوندرية ولها نشاط أنزيمي كبير، وبخاصة أنزيم الـ ATP (septate desmosome). لا تسمح الروابط الخلوية والتي هي من نوع (ase) باتصال الفراغات ما بين الخلايا بالدم إلا في بعض النقاط القليلة، نظراً لأن هذه الروابط موجودة بالقرب من السطح العلوي والقاعدى 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 تتطابق 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 التماส 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* وـ *Thysanura* بمهمة الإطراح، وتحتوي هذه الغدد على حوصلة نهائية *Saccule* تتكون من طبقة من الخلايا السطحية وتحتوي أيضاً على *Labyrinth* وعلى أنبوب طويل ملتف، تمتاز خلاياه بأن لها المواصفات نفسها الموجودة عند خلايا أنابيب مالبيكي (الشكل ٣,٤) و تستطيع هذه الغدد امتصاص الملونات من الدم.



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



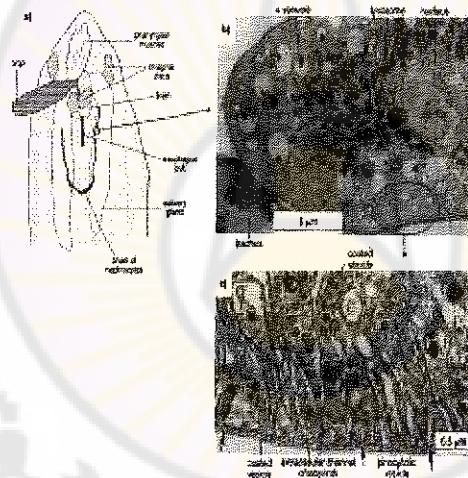
الشكل ٣,٤ رسم توضيحي يبين الغدد الشفوية لدى حشرة الكولومبو لا.

٣ - *Nephrocytes*

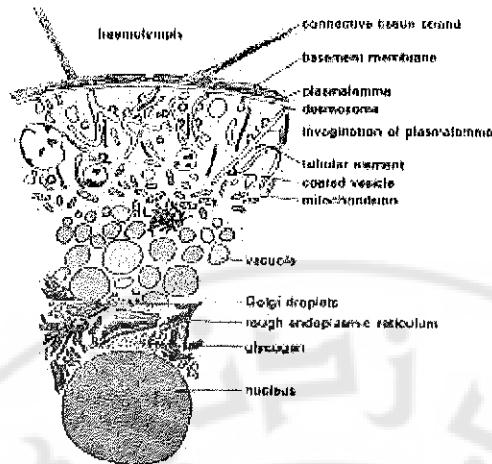
خلايا تقوم بتخليص الدم من الشوائب الكيميائية ذات الوزن الجزيئي الكبير، والتي لا تستطيع أنابيب مالبيكي طرحها. ونستطيع هذه الخلايا التخلص من الملوثات والأجزاء الغروية الأخرى باستثناء البكتيريا. توجد بعض خلايا النفروسيت بالقرب من القلب ولذلك تدعى بالخلايا الجارقلبية Pericardial cells وبعضها الآخر يرتبط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

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

تتميز خلايا التفروسيت عند يرقات كاليفورا بأنها كبيرة الحجم يصل قطرها من ١٤٠ - ٢٠٠ ميكرون، ويمكن تمييز عدة من مناطق داخل الخلية نفسها. ينتمي الغشاء السيتوبلاسي القاعدي ويشكل Labyrinth وقد نلاحظ بعض الأجرية التي تنشأ عن انغمادات الغشاء السيتوبلاسي 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 السيتوبلاسمية الداخلية والغликوجين وأجسام غولجي ومن ثم نلاحظ النواة (الشكل ٣,٥ و ٣,٦).



الشكل ٣,٥ آ- خلايا التفروسيت على شكل سلسلة بين الغدد اللعابية عند يرقات Cyclorrhapha
ب- صورة مجهرية لخلية التفروسيت عند يرقات الكاليفورا
ج- صورة مجهرية لمنطقة Labyrinth في خلية التفروسيت عند يرقات الكاليفورا (Koenig & Ikeda, 1990)



الشكل ٦، رسم تخطيطي لجزء من خلية التيفروسبيت ليرقة كاليفورابين مناطق الخلية المختلفة.

٢- فيزيولوجيا الإطراح :

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

آ - نواتج الإطراح :

تعد الأمونيا أولى المنتجات النهائية لاستقلاب الأزوت ولكن هذه المادة سامة جداً إلا في حال وجودها ممددة كثيراً، ولذلك لا يمكن التخلص منها إلا بوساطة البولية الغزيرة والممددة، ولذلك نجد الحشرات المائية وبعض يرقات الذباب هي الوحيدة التي تقوم بطرح الأزوت 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 للأمونياك لم يعرف بالضبط، وهل هو ناتج مباشرة عن تحلل الأحماض الأمينية أم أن الأمونياك تنتج عن التحلل الثانوي لبعض منتجات الإطراح؟ وقد وجد عند بيرقات الذباب، أن الأمونياك ناتج عن الـadenosine وذلك بفضل إنزيم Desminase، وهذا يدعو لافتراض بأن مصدر الأمونياك هو التحورات الثانوية للإطراح الآزوتى بدءاً من تحلل الأحماض الأمينية للبورين Purine. ولكن بشكل عام عند غالبية الحشرات يطرح القسم الأكبر من الآزوت على هيئة حمض البولة uric acid الذي ينبع جزء منه عن تحلل الأحماض النووية، ويشكل داخل الجسم بدءاً من مجموعات أمينية ناتجة عن تحلل المواد البروتينية.

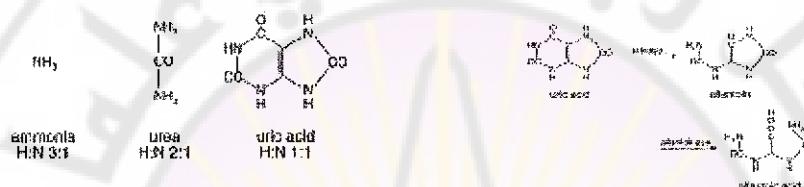
قد تتشكل اليورات وحمض البولة على هيئة حبيبات (Spherules) داخل أنسجة مختلفة، ولكن توجد بشكل رئيس داخل الجسم الدهني. غالباً ما تكون هذه التجمعات مؤقتة لأن اليورات تنتقل إلى الدم قبل أن تطرح من قبل أنابيب مالبيكي. ولذلك يكون تركيز حمض البولة في الدم مختلفاً جداً.

- (Allantoin, Allantoic acid) وتحتوي أنابيب مالبيكي على الإنزيمات الضرورية لمثل هذا التحلل مثل إنزيمات اليوريكار Uricase والأنتوئاز Allantoinase، وذكر من هذه الحشرات الكاليفورنا، وصرصار الحقل ذات البقعتين. أما عند الكثير من الحشرات حرشفيات الأجنحة فتتم أكسدة حمض البولة في الجسم الدهني.

تستطيع بعض الحشرات الأخرى أن تطرح الآزوت على شكل يوريا urea ولكن هذه الكمية تكون قليلة، أما الإنزيمات اللازمة للحصول على اليوريا فتتعدد في دم بعض الحشرات مثل Acheta إذ يحتوي دم هذه الحشرة على إنزيم الأنتوئيكاز Allantoicase الذي يحول حمض الأنتوئيك إلى حمض غليوكسيليک Glyoxylique Acide ومن ثم يوريا. ويمكن تلخيص مختلف المراحل للحصول على اليوريا كما في (الشكل ٣,٧):

إلا أنه يوجد مصادر أخرى للبيوريا فقد تنتج عن تحلل الأرجينين Arginine أو عن تحلل الفوسفورأرجينين Phosphoarginine.

وهناك تراكم لبعض الصبغات التي قد تعد نواتج إطراح وأصبحت، وبصورة ثانوية، لها دلائل بيولوجية مثل مادة البترین Petrides التي تراكم داخل حراف أجنبة الفراشات (فصيلة Pieridae) وتتراكم بعض الملونات الأخرى داخل الأنسجة الحسية أو داخل أنابيب مالبيكي مثل الأموکروم Ommochromes والفلافون Flavone.

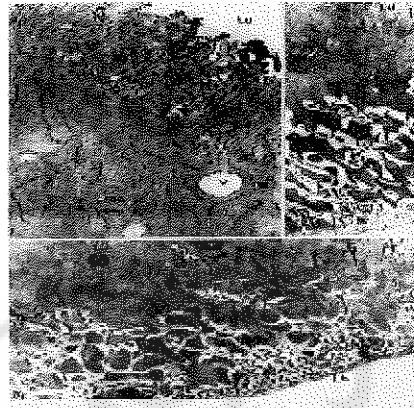


الشكل ٢,٣ استقلاب حمض البولة.

٢ - تشکیل البولہ :

آ- تشکیل البولہ الأولیہ داخل أنابیب مالبیکی :

نطرح نواتج النتروجين عند غالبية الحشرات من الدم عن طريق أنابيب مالبيكي. ويتضمن تشكيل البوله الأوليه على عدة مراحل نشطة لأن بعض الجزيئات الصغيرة والسكر والبيوريا قد تنتشر بصورة خاملة. ويتطابق النقل الفعال أو التشيط الطاقة ، والتي يتم الحصول عليها عن طريق تحلل جزيئات الـ ATP، ويوجد أنزيم الـ ase (ATPase) في المنطقة القاعدية والعلوية للخلية الماليبيكية وذلك عند حشرة Calliphora (فسيس ١٩٨٣) (الشكل ٣,٨).



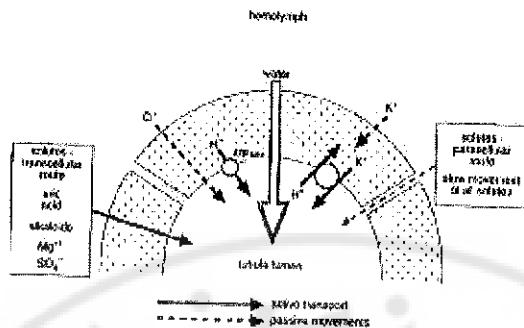
الشكل ٣,٨ صورة مأخوذة بمساعدة المجهر الإلكتروني لإحدى الخلايا الرئيسية لأنابيب مالبيكي تبين ن مركز أنزيم ATPase على الغشاء

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

الفراغات التي تشكلها انغمادات الغشاء	MV	الرغبات القيمية	EX
السيتو بلاسمي القاعدي			
الشبكة السيتو بلاسمية القاعدية	reg	الصفحة القاعدية	Lb
فجوات خلوية	V	لمعة الأنابيب	LU

وتشتخدم هذه الطاقة لضخ أيونات البوتاسيوم K^+ من الدم وباتجاه الخلية، وهذه الأخيرة تضخها باتجاه التجويف العام لأنابيب مالبيكي، 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 المالبيكية وخروجها من الخلية فرقاً بالتركيز داخل القنوات المتشكلة عن انغمادات الغشاء السيتو بلاسمي القاعدي، وداخل الرغبات القيمية، 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 ماليبيكي:

تدل الأسهوم القائمة على النقل الفعال للمواد الذائبة، الأسهوم المتقطعة تدل على النقل الخامل للمواد الذائبة

(Maddrell & O'Donnell, 1992) أما السهم الفاتح فتدل على النقل الخامل للماء

وتحتاج أنابيب ماليبيكي ان تطرح حمض البولة على شكل أملاح بوتاسيوم

وأملاح صوديوم أكثر ذوباناً في الماء. ويكون الضغط الأسموزي للبولة الأولية مساوياً

الضغط الأسموزي للدم ولكن تركيبه الايوني 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 :

تبداً ظاهرة الامتصاص عند الكثير من الحشرات *Calliphora, Drosophila*.

Rhodnius, Calpodes في الجزء القريب من أنابيب ماليبيكي وتتابع ظاهرة

الامتصاص هذه في منطقة المستقيم، أما عند بعض الحشرات الأخرى فيتم الامتصاص

داخل حلمات المستقيم. وقد يرتبط امتصاص الماء داخل حلمات المستقيم بالنقل الفعال

للأيونات باتجاه الفجوات بين الخلويه وذلك بفضل جهاز الضخ الميتوكوندري. ويؤدي

هذا النقل الفعال إلى ارتفاع الضغط الأسموزي داخل الفراغات بين الخلويه مما يؤدي

إلى انسياب الماء من التجويف المستقيم. وتستبدل بالأيونات المأخوذة من سيتوبلاسم

الخلايا أيونات أخرى مصدرها لمعة الأنابيب أو من الدم وذلك لإعادة استخدامها. كما

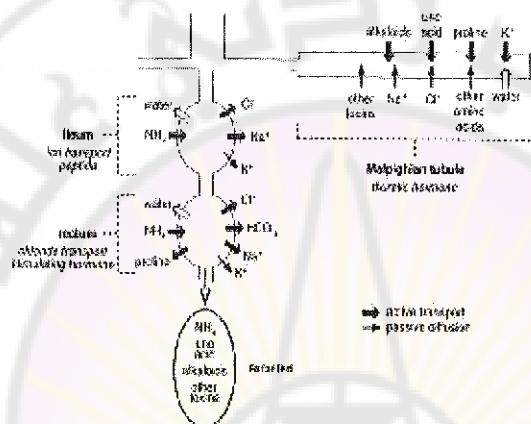
تمتص داخل حلمات المستقيم أيونات مختلفة وبخاصة القلوية منها بالإضافة إلى سائر الأحماض الأمينية تقريباً (الشكل ٣,١١).

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 *Crylloitalpa*, أو داخل جزء فقط من أنابيب مالبيكي (حشرة *Rhodnius*).

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

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

وقد لا نجد أي نوع من الفضلات الصلبة عند بعض الحشرات مثل الحشرات التابعة لفصائل الأجنحة وعدة *Siphonoptera*. وهناك اختلافات كبيرة في الضغط الأسموزي ما بين البولة الأولية والبولة الثانية، إذ إن الأخيرة تكون أكثر تركيزاً. ويعتمد الاختلاف في التركيب الأيوني وتركيب البولة الثانية على الوسط الذي تعيش فيه الحشرة وعلى كمية الماء المتوفّرة بالغذاء.



الشكل ١١،^٣شكل 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 لفصائل الأجنحة وعدة *Siphonoptera*. وهناك اختلافات كبيرة في الضغط الأسموزي ما بين البولة الأولية والبولة الثانية ، إذ إن الأخيرة تكون أكثر تركيزاً. ويعتمد الاختلاف في التركيب الأيوني وتركيب البولة الثانية على الوسط الذي تعيش فيه الحشرة وعلى كمية الماء المتوفّرة 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 الموجودة 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 تدخل 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 مالبيكي من جهة، ويثبط ظواهر الامتصاص داخل المستقيم من جهة أخرى، إلا أن استجابة المستقيم تكون أكبر من استجابة أنابيب مالبيكي.

تعد أنابيب مالبيكي لحشرة كاليفورا CarusiusAMP cyclique حساسة لـ ، إذ إن هذه المادة تنشط هرمون البولة وذلك عند وصول هذه المادة أو تحررها داخل خلايا أنابيب مالبيكي.

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، فإذا 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.

فقد 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 حرجة لكل نوع من الحشرات حيث أن أي ارتفاع فوق درجة الحرارة هذه يؤدي إلى نفودية الكيويتكل وبسرعة وذلك نظراً للتغير وضعبيات جزيئات الشمع.

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

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

وتوجد آلية أخرى فعالة لمكافحة فقد الماء تتمثل بقدرة المستقيم على امتصاص الاختياري للماء والمواد المفيدة للحشرة بدءاً من البولة وفضلات الهضم وكذلك طرحة لمخلفات جافة مع حمض البولة الذي يمثل المركب الأزوتني الأساسي. فلدى الحشرات التي تمتلك جهاز إطراح من نوع Cryptonephridial نلاحظ أن فعالية الإطراح لأنابيب ماليبيكي تضاف لقدرة الخلايا الطلائية للمسقiem لإنتاج آلية تركيز ذات مردودية عالية (راجع الشكل ٣, ١١ أو ٣). تحافظ على التوازن الأيوني في حال تعويض فقد 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 نقاً فعالاً، أما عند حشرة Lepisme فإن الأمعاء الخلفية تنتهي بكيس شرجي عادة مليء 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 طريق 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 *Tenebrio* وكذلك لدى بيرقات *Tineola* التي تتغذى على مواد جافة.

٢- حشرات المياه العذبة :

تكون مشكلات التنظيم الأسموزي التي تتعرض 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 التمييم وقد الأملاح.

قدرت نفاذية جدار الجسم إما بقياس درجة فقد الماء لحشرة وضعت بهواء جاف وإما بقياس درجة انسياب الماء باستخدام D_{20} . ومع أن نفاذية جدار الجسم قليلة إلا أنها تختلف من نوع لأخر 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 الكيويتيل أو جزء منه، إن كيويتيل الخياشم التنساوية وبطن الأطوار الفتية لحشرات *Sialis, Ephemera* يكون أكثر نفوذية من كيويتيل الصدر، أما لدى بيرقات البعوض *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 بالليوم. إضافة إلى ذلك فإن بعض الحشرات كالأطوار الفتية لحشرة *Sialis* تستطيع أن تبتلع الماء أثناء تناولها الغذاء.

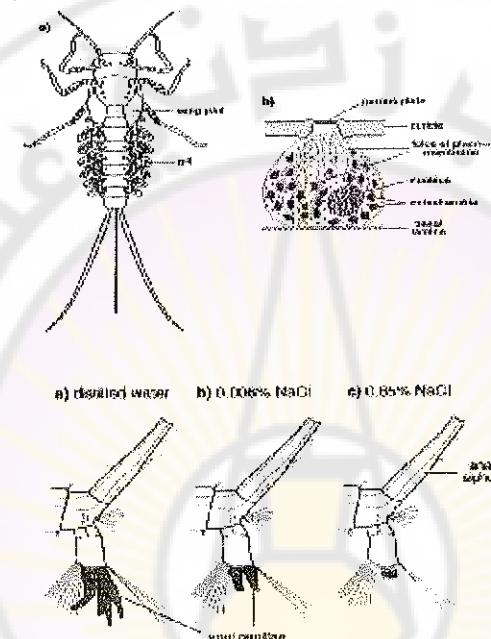
يتطلب دخول الماء بهذه الكميات الكبيرة إلى داخل جسم الحشرة إنتاج بولة غزيرة مرتفعة التركيز مقارنة بالدم. وتكون إعادة امتصاص الماء بمستوى المستقيم قليلة بينما يكون امتصاص الأيونات : أيونات البوتاسيوم والصوديوم والكلور مرتفعاً جداً. ويكون نقل أيونات الكلور والصوديوم فعالاً مع تنظيم تركيب الدم. ومع إعادةأخذ هذه الأملاح فإن الضغط الأسموزي للبولة يكون مرتفعاً نظراً لوجود الأمونياك أو كربونات الأمونيوم (انظر الشكل ١٣، ١٤).

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 فقد 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 ١٢). تغطي الخلايا الطلائية لهذه الحلمات طبقة 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 يتعدي ٢ ميلي مولاً، ويختلف حجم هذه الحلمات تبعاً لتمدد (تركيز) الوسط فيكون حجمها كبيراً عند اليرقات التي تعيش في ماء ملوحته 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 (Gills) (الشكل ٣, ١٢).



الشكل ٣, ١٢- توزع الخلايا المسئولة عن امتصاص وطرح الأيونات عند يرقات ذبابة أيلار.

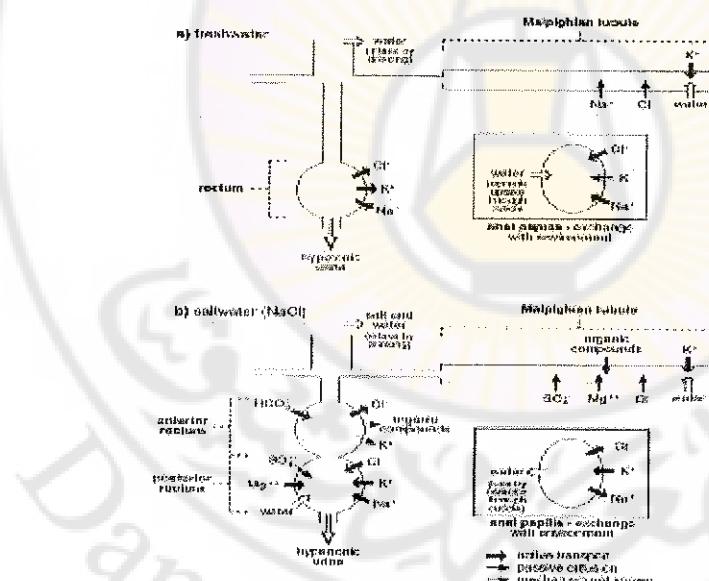
ب- التركيب البييري للخلية الطلائذية الموجدة في الخياشم (Komnick, 1977)

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

(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. وبعوض 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 المعيوي يكون مرتفع الضغط الأسموزي مقارنة بالدم عند هذه الحشرات (الشكل ٣,١٣). أن بيرقات *Sialis* غير قادرة على امتصاص الماء عند ابتلاعها لمحلول متوازن الضغط الأسموزي من المانيتول ولكنها قادرة على الامتصاص عندما يكون محلول من كلور الصوديوم. وبذلك فإنه من المحتمل أن يكون عبور الماء لخلايا الأمعاء مفروناً بهذه الأملاح.



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

إن حشرات المياه المالحة والملوحة غالباً ما تغلبت على تغير الملوحة، و تستطيع 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 لتركيز الدم والتي قد تصل إلى ٣٠٠٪ من القيمة الطبيعية والتي تسمح لبعض الأنواع بالعيش مثل : *Limephilus affinus*, *Chironomus aprilinus* وقد تستطيع بعض الأنواع أن تحتمل تغيرات من الملوحة الزائدة في الوسط الخاص بها فإذا فهي تمتاز بقدرها على الخيار في التنظيم الأسموزي المتطور جداً.

الفصل الرابع

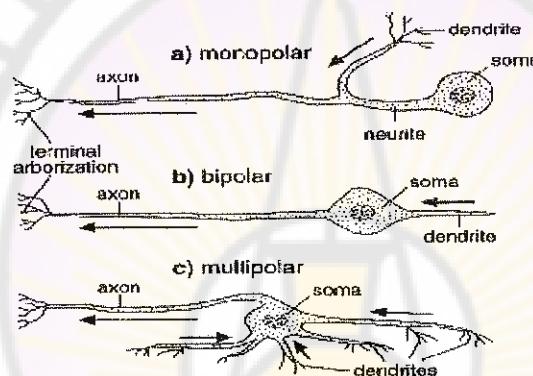
الجهاز العصبي Nervous System

يضم الجهاز العصبي العمل السريون، الـ المواقفة ما بين الأعضاء الحسية وذلك اعتماداً على المعلومات التي تم الحصول عليها من المستقبلات المختلفة. ويكون الجهاز العصبي من عدد كبير من الخلايا العصبية (nerve cell) والتي تسمى أيضاً العصبون (Neuron) والتي تتكون على زوائد سينوبلاسمية طويلة تدعى بالمحاور العصبية (Axon) وتتضمن هذه الأخيرة تزايد التحريض العصبي. ويكون الجهاز العصبي المركزي من المخ، وهو موجود في الرأس من الجهة العلوية، ومن سلسلة من العقد العصبية البطنية، حيث تتوزع فيها الأعصاب التي تم الأعضاء الحسية السطحية ولوامس كما يرتبط الجهاز العصبي المركزي بالجهاز العصبي السمبتاوي.

أولاً - التركيب العام للجهاز العصبي :

إن الوحدة البنائية الوظيفية في الجهاز العصبي هي الخلية العصبية والتي تتألف من جسم الخلية (Soma) أو (Perikaryon) ويتصرّ 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 الاستطارات السينوبلاسمية والتي تقسم إلى نوعين: الأولى وهي المحاور العصبية (Axon)، والثانية وهي التفرعات العصبية الجانبيّة (dendrite) أو النهاية (Terminal arborization) تكون غالباً غالبية الخلايا العصبية وحيدة القطب (monopolar) أي يكون لها استطالة سينوبلاسمية وحيدة تدعى (Neurite) يتفرع منها محوران: المحور الأول وينتهي بالتشعبات العصبية، أما

المحور الثاني فينتهي بـ **بتلوزنات شجرية** (الشكل ١،٤) وتكون **الخلايا العصبية الحسية السطحية ثنائية القطب** (Bipolar) حيث تكون منطقة التفرعات العصبية قصيرة، وتنسب إلى التحولات 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 لتشكل الجهاز العصبي والذى يتضمن **الجهاز العصبي المركزي وأعصابه المحيطية أو السطحية**، وكذلك **الجهاز العصبي المعاوى**



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

١ - الجهاز العصبي المركزي *Central nervous system*

آ - أجزاء الجهاز العصبي المركزي :

يتتألف **الجهاز العصبي المركزي** من **المخ** الذي يستقبل التحولات المحرضة من **الأعصاب الحسية الرأسية** وكذلك من **الخلايا العصبية الواسطة** للسلسلة العصبية البطنية،

ويكون بذلك المركز الرئيس للارتباطات، وإضافة للمخ توجد السلسلة العصبية البطينية 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 الرؤوية (الأعين البسيطة والمركبة). ويمكن تمييز كتل عصبية شعرية متعددة والتي تمثل مراكز ارتباطات مهمة (شكل ٤,٣) ذكر منها :

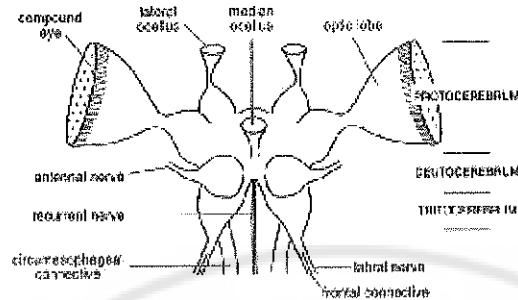
- **الفصين البصريين Optic lobes**: يungan من أكثر أجزاء المخ تعقيداً، ويتألف كل فص بصري من ثلاثة مناطق تشابكية هي من الخارج إلى الداخل :

- الصفيحة العقدية *Lamina ganglionaris*

- النسيج المخي الخارجي *Medula*

- النسيج المخي الداخلي *Lobula*

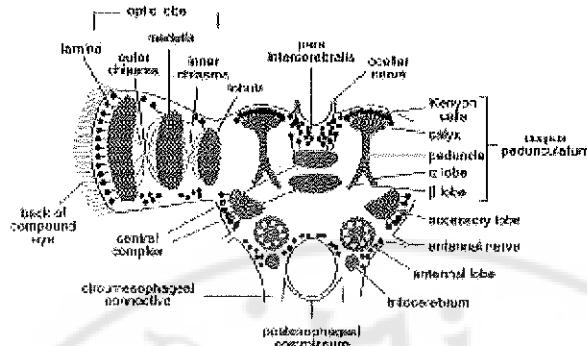
تنتهي الألياف القصيرة للخلايا الشبكية داخل الصفيحة العقدية حيث تكون هناك تشابكات عصبية مع الخلايا العصبية الواسعة. أما الألياف العصبية الطويلة لخلايا الشبكية فإنها تخترق الصفيحة العقدية لتصل إلى النسيج المخي، حيث تتشابك الألياف العصبية ما بين الصفيحة العقدية والنسيج المخي الخارجي من جهة وبين النسيج المخي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



الشكل ٢، منظر أمامي لمخ حشرة الجراد (Albecht, 1953) Locusta

- الأجسام ذات الساق المعلقة Corpus pedunculatum

بعد 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 الوابصلة الصغيرة، ويتمركز محورها العصبي فقط داخل الجسم ذي الساق المعلقة والفصين. تدخل هذه الخلايا العصبية الوابصلة داخل الكأس والفص a وتشكل تشابكًا عصبياً مع الألياف العصبية القادمة من المراكز الحسية للمخ (المراكز البصرية، ومراكز قرون الاستشعار). كما تشكل داخل الفص B تشابكًا عصبياً مع الألياف العصبية الواردة إلى المراكز المحركة. وبذلك يعد الجسم ذا الساق المعلقة كمستقبل للمعلومات الحسية الأكثر تعقيداً وكمراز لترجمتها.



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

- الجسم المركزي :Central complex

يعد الجسم المركزي أحد المراكز الواعضة المهمة، وله عدة اتصالات مع المراكز المختلفة، مثل: الفصين البصريين، مركز قرون الاستشعار، الأجسام ذات الساق المعلقة والـ Parsintercerebralis. وتنشأ عن الجسم المركزي ألياف عصبية ينطلق منها سلسلة عصبية طنية.

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

المخ الثاني - Deutocerebrum

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

- المخ الثالث : Tritocerebrum

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

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

تتحد الأزواج الثلاثة للعقد العصبية التابعة لحلقات الرأس الثالث (حلقة الفكين العلويين والسفليين وحلقة الشفة السفلية) في كتلة واحدة يطلق عليها اسم الكتلة العصبية تحت المري (Subesophageal Ganglion) وتوجد هذه العقدة داخل الرأس من الجهة البطنية، وتترعرع 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

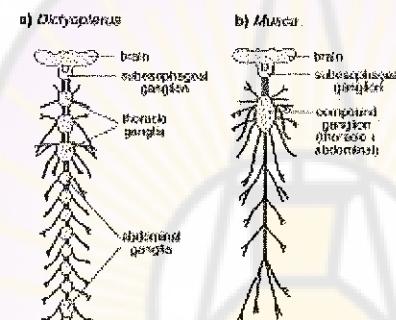
تتألف السلسلة العصبية البطنية من عدد من العقد العصبية المزدوجة تتوزع

على النحو التالي :

يوجد بشكل عام زوج من العقد العصبية في كل حلقة من الحلقات الصدرية الثلاث، وكذلك في كل حلقة من الحلقات البطنية الثمانية الأول. ولكن غالباً أثناء مراحل تطور الحشرة، تصبح العقدتان العصبيتان التابعتان للزوج نفسه مرتبطتين بعضهما البعض حيث تبدوان وكأنهما عقدة واحدة. وتتصل العقد العصبية الواحدة بالأخرى بواسطة حبل عصبي مزدوج (الشكل ٤,٤). وتمثل كل عقدة مركزاً حسياً ومحركاً بأن واحد الحلقة التابعة لها، وقد تمتد تشعبات العقدة العصبية الواحدة لتصل إلى عضلات الحقة 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 لاتحام الحلقات البطنية الأخيرة. ونجد العدد الأعظمي للعقد العصبية البطنية عند حشرات *Thysanura* وبعض الحشرات المجنحة الأولية وكذلك عند الكثير من البرقات.

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 برقات 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
آ عند برقات الذباب. ب عند الخناfers
(Horridge, 1965)

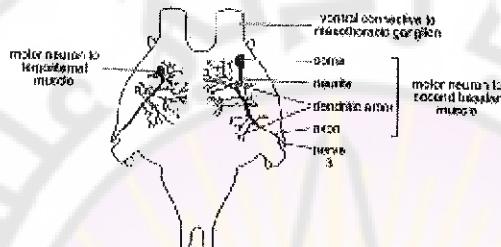
ب - أنواع الخلايا العصبية :

يمكن تقسيم الخلايا العصبية عند الحشرات إلى أربعة أنواع:

١ - الخلايا العصبية المحركة Motomeurons

يقع جسم هذه الخلايا تحت طبقة الخلايا المغلفة مشكلًا 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 تقاسم عدداً من الألياف العضلية.



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

٢ - الخلايا العصبية الواسطة: Inter neurons

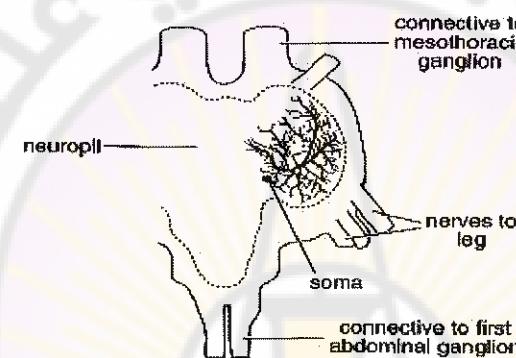
يوجد جسم هذه الخلايا بشكل عام داخل الطبقة الفشرية للعقدة العصبية (الشكل ٤,٦) مشكلاً كريات (**Globuli**) المعروفة بغنى نواتها بالكريوماتين، وتوجد هذه الخلايا بكاملها داخل الجهاز العصبي وهي تصل ما بين الخلايا العصبية المحركة والحسية، توجد بعض هذه الخلايا داخل الحلقة وتشكل عدة تشابكات داخل العقدة العصبية 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 ميكرون، وتتنفس 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، وتتوفر هذه الألياف العصبية العملاقة التدفق السريع للسائلة العصبية. ونجد مثل هذه الألياف عند الصرصار، والكثير من مستقيمات الأجنحة، وذبابة 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، الخلايا العصبية الواسطة في العقدة العصبية الصدرية عند الجراد (Siegrist & Burrows, 1979)

٤ - الخلايا العصبية الحسية Sensory cells

تتميز هذه الخلايا بأن جسمها موجود على سطح جسم الحشرة، وهي خلية ثنائية القطب، وترتبط زواجتها 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 السمبتواني :

يتتألف الجهاز العصبي السمبتواني من جزأين منفصلين هما :

آ - الجهاز العصبي المعاوي Stom odeal Nervous System

يبعد الجهاز العصبي المعاوي عند الجنين كانغمادات لقسم العلوى للأمعاء الأمامية، وتأخذ هذه الانغمادات فيما بعد اتصالات مع المخ. هذا الجهاز كثير التعقيد ويهد الجهاز الهضمي بالأعصاب، ويحتوى على عقدة عصبية جبهية (Frontal Ganglion) فردية ووسطى، وتنصل بالمخ الثالث من كل جهة بوساطة رابط جبهي (ganglion) فردي وسطى، يتفرع من العقدة العصبية الجبهية عصب يتبع الخط الوسطى (Frontal connective) الظهرى للمرى، يصل إلى العقدة العصبية تحت الدماغية (Hypocerebral Ganglion) الموجودة 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 أوثنان من أعصاب الفونصنة والتي تنصل بعقد الفونصنة الموجودة عادة بمستوى الفونصنة. كما يوجد تشعبات عصبية تربط هذه العقدة العصبية بالغدد الصم (C.C) الموجودة بقربها.

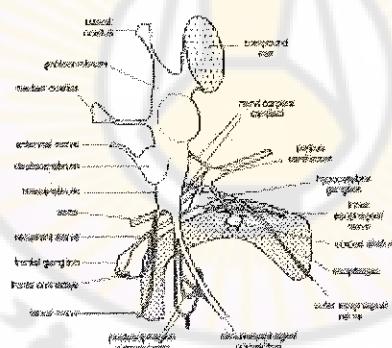
تشبه هذه العقد العصبية في تركيبها، تلك التابعة للجهاز العصبي المركزي. تختلف هذه العقد العصبية، بصفحة عصبية غير خلوية، ويوجد جسم الخلايا العصبية المحركة، تحت طبقة الخلايا الجانبية المغلفة Perineurium كما نجد أيضاً الخلايا العصبية الواسلة. وبما أن هذه العقد العصبية مختلفة بطبقة من الخلايا الغروية فإن التشابكات 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

الفيزيولوجية، بأن العقد العصبية الجبهية، يمكن أن تضمن تحويل التنبية العصبي الوارد من مراكز التوتر إلى المخ، ومن المحتمل أيضاً إصالها إلى الغدد الصماء (C.C)

ب - الجهاز العصبي السمباطي البطيني

يتكون هذا الجهاز من العصب الوسطي الناتج من الجهة الخلفية لكل عقدة عصبية، والذي يتفرع إلى فرعين يغذيان التغور التنفسية للحلقة الموافقة. وقد يمتد أحياناً هذا العصب الوسطي إلى أن يصل إلى العقد العصبية التالية. تكون العقدة العصبية الأخيرة معقدة التركيب وتنشأ عنها أعصاب باتجاه المنطقة الخلفية للجهاز الهضمي وإلى الجهاز التناسلي. وتكون الأعصاب مختلطة وتحتوي على محاور عصبية ناجمة عن الخلايا العصبية المحركة والموجودة داخل المنطقة الظهرية للعقدة العصبية وأيضاً على محاور عصبية حسية. تسير المحاور العصبية للخلايا العصبية المفرزة والموجودة داخل السلسلة العصبية البطينية بمحاذاة الأعصاب الوسطى وتجتازها للنهاية داخل أعضاء

صغريرة تدعى (Perisynaptic organs)



الشكل ٧، منظر جانبي للمخ والجهاز العصبي المعاوي لدى الجراد

ثانياً - تشريح مكونات الجهاز العصبي :

نلاحظ المكونات الأساسية نفسها للجهاز العصبي ولذلك سنحاول إعطاء وصف شامل لإحدى العقد العصبية (الشكل ٨،٤) والذي يفي بالغرض لكل الجهاز العصبي .

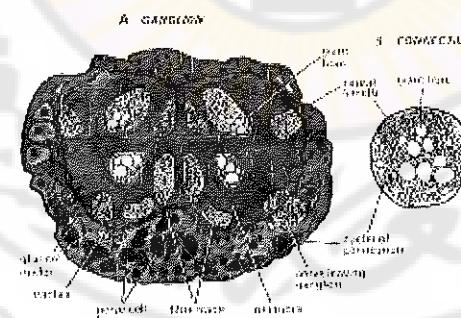
١ - غمد العصب :Nerve sheath

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

تقوم الصفيحة العصبية بدور ميكانيكي أساسى ألا وهو الحفاظ على ارتباط الجهاز العصبي المركزي وشكله. وتفرز هذه الصفيحة ولو جزئياً من قبل طبقة الخلايا المغلفة Perineurium إلا أن بعض الخلايا الأخرى قد تسهم بتكوينها.

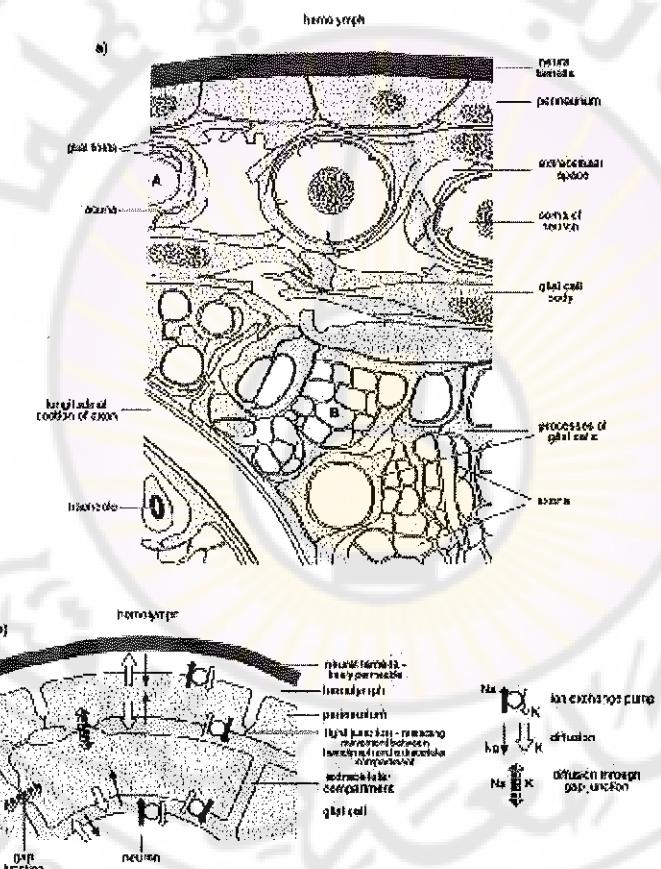
٢ - طبقة الخلايا المغلفة Perineurium (الشكل ٤، ٩):

تتوسط 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 الغликوجين وعلى جسيمات دهنية كروية .



الشكل ٨،٩: مقطع عرضي (A) في العقدة العصبية البطنية (B) في منطقة ارتباط العقد العصبية البطنية لدى الصرصار الأمريكي

تقوم الخلايا المغلفة بدور مخذ إذ تسمح بمرور الغذاء من الدم وإلى الأنسجة العصبية. وقد أثبتت الدراسات بأن الصفيحة العصبية تسمح للجزئيات 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 غلاباً بعمارة 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 وال مختلف عن الدم بنقل طبيعي على امتداد المحور العصبي. إلى جانب هذا التنظيم الفعال، تقوم طبقة الخلايا المغلفة بمنع مرور بعض الجزيئات و تعمل كسد في طريق الدم، وباستخدام الجزيئات العاكسة للإلكترونات، والتي تستخدم لتبني مسیر 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 يغلق النهايات الداخلية لفراغات بين الخلوية.

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 عدّة أو حجيرات تكون غنية بالجسيمات الكوندرية والشبكة السيتوبلازمية الداخلية المحببة (R.E.G.). وتختلف الخلايا الغروية الأفرع الجانبيّة 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 بواسطة رابط من نوع (Tight junction). ويوجد نوع من خلايا غليال بمحاذاة الطبقة القشرية والكومة العصبية .Neuropile

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

و قد توجد فراغات ما بين خلايا غليال في المنطقة المحيطية من العقدة العصبية (Extracellular space) و تصبح هذه الفراغات أضيق في منطقة الكومة العصبية (Lacuna)، و تمتلك 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، فترصل المواد الغذائية من الخلايا المغلفة وإلى الخلية العصبية.

٤ - الخلايا العصبية *Neuron*

يتوضع جسم الخلايا العصبية المحركة والخلايا العصبية الواعضة بالقرب من محيط العقدة العصبية وتحت طبقة الخلايا المغلفة، وتشكل بتوضيعها هذا سطحاً يطلق عليه اسم السطح القشرى

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

كما نلاحظ وجود منطقة أخرى واضحة المعالم هي السطح المركزي أو الكومة العصبية *Neuropile* ويتتألف هذا الأخير من كثلة 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 داخلة 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 غليل (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 غليل 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 المعلقة، 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 أجهزة (حوبيصلات) يتراوح قطرها ما بين ٢٥٠ - ٤٥٠ إنغستروم، تطرح هذه الحوبيصلات من الحيز التشابكي، وذلك عند وصول جهد العمل.

ثالثاً - فيزيولوجيا الجهاز العصبي :

١ - استقبال المحفزات وتحولها :

يمكن للمنبهات أن تدرك بطرق عدّة وتتوقف على طبيعة المنبه وعلى خصائص الأعضاء الحسية.

آ- تتحول الإشارة المستقبلة والتي قد تكون بصرية أو ميكانيكية أو كيميائية نتيجة التبيه إلى طاقة كهربائية (سوف يتم استعراض هذه المرحلة بالتفصيل في فصل الأعضاء الحسية). ويؤثر المنبه في نفودية الغشاء السيتوبلasmي لتشعبات الخلية العصبية

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

بـ-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.

جـ- 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 الواسطة، وتستمر عبر المحور العصبي العائد للخلايا العصبية المحركة إلى أن تصلك إلى العضو أو الأعضاء المستحببة 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 المتقدمة، 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 ٤، ١٠).

آ - جهد الراحة Resting potential

يختلف تركيز الشوارد داخل المحور العصبي عن تلك الموجودة على سطحه الخارجي على الرغم من أن الغشاء الخلوي يتمتع بالنفوذية الحرية. وتكون شوارد الصوديوم Na^+ خارج الخلية العصبية أكثر تركيزاً من داخلها، وذلك لأن الصوديوم يضخ وينشط من داخل الخلية إلى خارجها. ويرتبط هذا التحرك بحركة شوارد البوتاسيوم إلى الداخل والتي يكون تركيزها أعلى داخل الخلية من خارجها. وتتأثر الحركة الشاردية بوساطة 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. وينتشر هذا التوازن ليصبح السطح الداخلي للمحور العصبي مشحوناً بالشحنة السالبة والسطح الخارجي بالشحنة الموجبة، والجهد الناتج بهذه الطريقة يدعى بجهد الراحة أو جهد الغشاء. وأنشاء قياس هذا الجهد وجد أن قيمته تبلغ نحو (- ٧٠ ميلي فولطاً)، ووضعت إشارة سالبة قبل الرقم للدلالة على أن سطح الخلية الداخلية سالب بالنسبة لخارجها.

ب - جهد العمل Action Potential

خلاف الجهد المولد الذي قد تختلف سعته، فإن جهد العمل، أو جهد القمة (الجهد الشوكي) Spike Potential يكون ذا سعة ثابتة. ينتج جهد العمل عن لا قطبية غشاء المحور العصبي والذي يرافقه تغير في نفوذية الغشاء العصبي. ويحدث التغير في النفوذية عند بدء النبضة العصبية بوساطة 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^+ ، وتندفق بالنتيجة شوارد الصوديوم عبر غشاء المحور العصبي وفقاً لمنحي التركيز نحو الأقل، وهذا ما يسبب تمواجاً 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 نفودية شوارد الصوديوم Na^+ وتميل شحنة السطح الداخلي للمحور العصبي نحو الموجب.

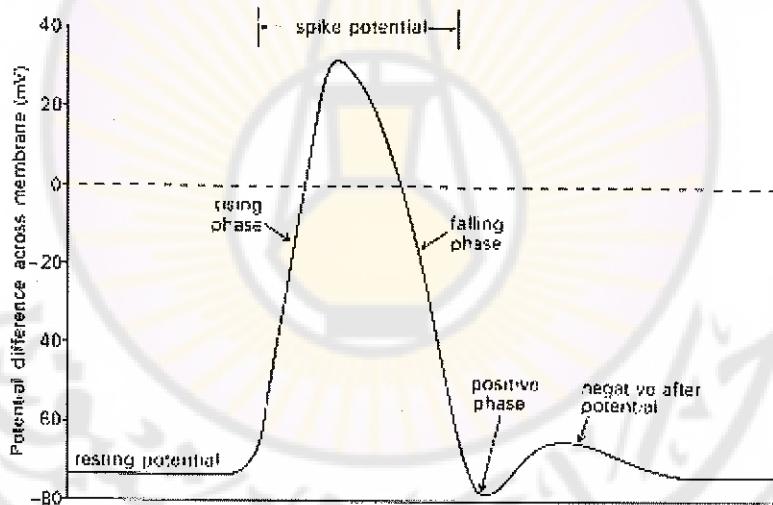
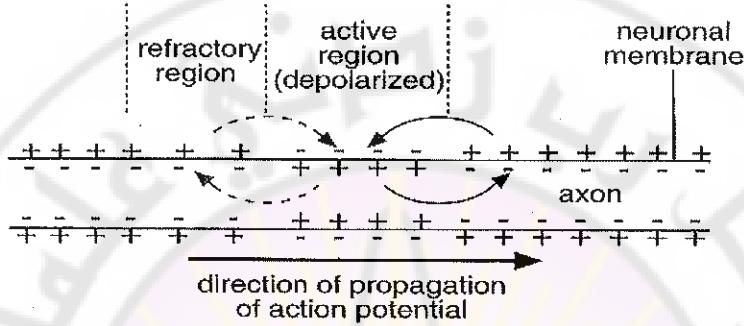
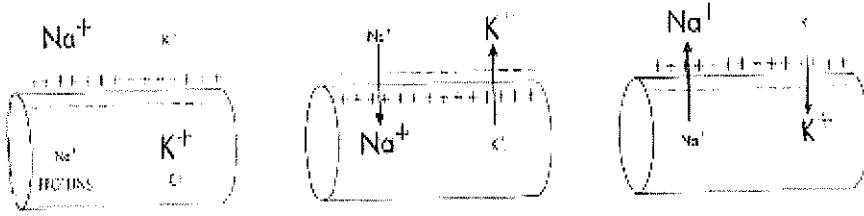
وبهذه الطريقة فإن موجة زيادة النفودية ومنه النبضة العصبية تنتشر (تنقل) على امتداد المحور العصبي دون تناقص. تكون فترة النفودية لشوارد الصوديوم Na^+ قصيرة جداً، تليها فترة تزايد النفودية لشوارد البوتاسيوم K^+ وبذلك فإن شوارد البوتاسيوم تتدفق إلى خارج المحور العصبي والذي يصبح سطحه الداخلي مشحوناً بالشحنة 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 النفودية 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 المولـد.

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 ماندر عند الحشرات، فقد وجد من أجل روابط معدية داخل الجسم ذي الساق المعلقة، وداخل العقدة العصبية الصدرية الأمامية لحشرة Formica Bugubris ((Formica Bugubris)), ويكون، وبشكل استثنائي، الغلاف الذي شكله الخلايا الغروية، غير مستمر (مقطعاً) بحيث يشكل فتحات تدعى بالنواخذة الغروية، وهي التي تسمح بهذا النوع من الرابط. كما يوجد هذا النوع من التشابك الكهربائي عند الألياف (المحدر) الدقيقة جداً للخلايا العصبية الواسلة داخل الجسم ذي الساق المعلقة، وبذلك يمكن أن تؤمن توافقاً ما بين نشاط الألياف المجاورة.



الشكل ٤,١٠

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

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

أما النقل الكيميائي (الشكل ٤، ١١)، والذي يbedo 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. وهناك وسيط كيميائي Transmitter يصنع ويخزن ضمن أجربة خاصة Synaptic vesicle موجودة في منطقة ما قبل التشابك، ويتم تحريره في منطقة الحيز المشبك Synaptic cleft وذلك عند وصول النبضات العصبية (السائلة)، ويثبت على مستقبلات أو مأخذ الغشاء بعد التشابكي مؤدياً إلى حدوث تغير في الفاصلية الأيونية، ويتم بذلك تغير بيكهربي 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، وإنما أن يؤدي إلى تغير تام للقطبية ويدعى في هذه الحال، الجهد بعد التشابكي المثبط

Inhibitory postsynaptic potential

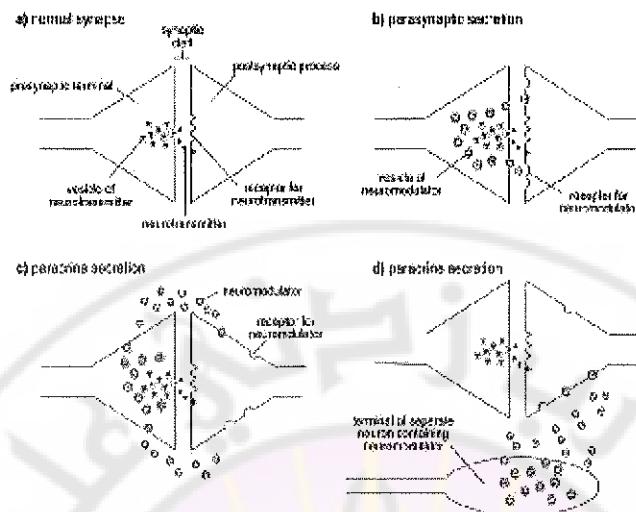
إن الوسيط الكيميائي في منطقة التشابكات العصبية المحرضة هو الأستيل كولين Acetylcholine، ولكن عند الاتصال العضلي - العصبي يكون L. Glutamat يتحطط الأستيل كولين في منطقة ما بعد التشابك بوساطة إنزيم أستيل كولين إستيراز Acetylcholine esterase، الذي يصنع في المحور العصبي في منطقة ما قبل التشابك، ويتم ذلك على مرحلتين، تتضمن الثانية حادثة (Acetylation) للكولين من (Choline acetylase) يوجد إنزيم كولين استيلاز (Acetyl coenzyme A) أما الوسيط الذي يكون موجوداً في منطقة التشابكات العصبية المثبطة فمن المحتمل أن يكون حمض γ . aminobutyric acid (GABA) وهو الذي يؤدي إلى فرط القطبية في منطقة ما بعد التشابك.

ويوجد مواد أخرى لها تأثير في الجهاز العصبي عند الحشرات مثل أدرينالين Noradrenaline و كذلك Dopamine والنورادرینالین Serotonin.

يُدرج الجهد بعد التشابكي وذلك بالاعتماد على كثافة المحرضات إذ ينتج التحرير العصبي عندما يصل مجموع الجهد المحرض إلى حد ما، أي عندما يصل انعدام القطبية مرحلة كافية، وت تكون النبضات العصبية متزداد على امتداد المحور العصبي بعد منطقة التشابك. يمكن لظواهر الإنذار أن تكون ذات طبيعة مؤقتة ناتجة عن وصول دفعه 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 التشابك ذا قيمة كبيرة كافية لتشكيل السيالة العصبية. ولكن بإمكان ظواهر الإنذار أن تكون ذات طبيعة حيزية نتيجة للتوجّه بنقطة واحدة لعدة تشابكات عصبية ما بين الأعصاب الواردة ومحاور الخلايا العصبية الوالصلة، والمثال على ذلك تشابك الألياف العصبية العملاقة عند الصرصار مع أعصاب القرون الشرجية.

ترتكز الأهمية الرئيسية 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).

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



الشكل ١١،٤ رسم تخطيطي يبين الأشكال المختلفة للنقل المنشكي 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 التحرير المتكرر لأحد المستقبلات الميكانيكية الطورية للفرون الشرجية.

أما في حالة التعود، فإن المحرض يصبح أقل فاعلية عندما يتكرر عدة مرات إضافة إلى أن الجواب السلوكي يضعف بالتدريج، 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 للفرون 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 توافق 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 الوابلة، مما يؤدي إلى إمكانات ارتباط أقوى. وقد
تمت دراسة هذه الارتباطات العصبية وتحليلها في السلسلة العصبية البطنية للصرصار،
وذلك لأنها تحتوي على أعصاب عملاقة وقد درست عند هذه الحشرة ظاهرة الهروب،
أو حركات الهرب الناتجة عن التحريض الميكانيكي لقرون الشرجية، فقد لوحظ أن
حركة قرون الاستشعار تسبق الحركة الفجائية للأرجل الخلفية والسبب في ذلك أن
تحريض القرون الشرجية ينتقل إلى الألياف العصبية العملاقة، وإلى عدة محاور عصبية
صغريرة، 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 عده على الخلايا العصبية الوابلة، والمتعلقة بمستقبلات
الرؤية أو الشم، ووُجد بأنه يمكن للتفاعلات ما بين الخلايا العصبية الحسية والوابلة،
أن تكون محرضة، أو بالعكس مثبطة. فلدي الحشرات التابعة لعائلة Tettigenidae

وَجِدَ أَنَّ النَّبِضَاتِ الْعُصِيبِيَّةِ الْوَارِدَةِ وَالنَّاتِجَةِ عَنِ الْأَعْضَاءِ السَّمْعِيَّةِ، تَحْوِلُ إِلَى الْخَلَائِيَّةِ الْوَاصِلَةِ بِشَكْلِ حُرْفٍ T دَاخِلَ الْعَقْدَةِ الْعُصِيبِيَّةِ الصُّدُرِيَّةِ. تَتَكَوَّنُ هَذِهِ الشَّبَكَةُ، بِحِيثِ أَنَّ كُلَّ نَبْضَةً قَادِمَةً مِنْ كُلِّ عَضْوٍ سَمْعِيٍّ، تَتَبَعُ الْخَلَائِيَّةَ الْعُصِيبِيَّةَ الْوَاصِلَةَ وَالْمُوْجَودَةِ جَانِبًاً وَلَكِنَّهَا تَنْبَطُ وَبِقُوَّةِ الْخَلَائِيَّةِ الْعُصِيبِيَّةِ الْمُوْجَودَةِ فَوْقَ الْجَانِبِيَّةِ. وَيُزَدَّادُ ذَلِكُ الْاِخْتِلَافُ مَا بَيْنَ جَانِبِيِّ الْجَسْمِ، وَالَّذِي يُسْمِحُ لِلْحَشَرَةِ بِأَنْ تَحْدُدَ مَرْكُزَ الصَّوْتِ.

٥ - المراكز المولدة ومراقبة نشاطها :

تَكُونُ كُلُّ حَلْقَةٍ مِنْ حَلَقَاتِ الْجَسْمِ مُسْتَقْلَةً اسْتِقْلَالًا تَامًا نَتْيَاجَةً لِوْجُودِ الْعَقْدَةِ الْعُصِيبِيَّةِ الَّتِي تَزُورُهَا بِالْأَعْصَابِ الضرُورِيَّةِ. فَمِثْلًا تَحْتَوي الْعَقْدَةُ الْعُصِيبِيَّةُ الصُّدُرِيَّةُ عَلَى أَقْوَاسِ الْانْعِكَاسِاتِ الضرُورِيَّةِ لِلْحَرْكَةِ، وَيُتَمُ التَّحْكُمُ بِحَرْكَةِ الْأَرْجُلِ عَنْ طَرِيقِ الْمُعْلَوَمَاتِ الْمُزَوَّدَةِ مِنْ قَبْلِ الْمُسْتَقْبِلَاتِ الْمِيكَانِيَّكِيَّةِ كَالشَّعِيرَاتِ الْحَسِيَّةِ وَالْأَعْضَاءِ الْمُسْتَقْبِلَةِ لِلَاهْتِزاَتِ الصَّوْتِيَّةِ. وَقَدْ أَظَهَرَتْ رَجُلُ الْصَّرَصَارِ الْمُفْصُولَةِ مَعَ عَقْدَتِهَا الْعُصِيبِيَّةِ رَدُودَ فَعْلٍ لِلْمَشِيِّ وَذَلِكُ عِنْدَمَا تَمَّ تَحْرِيْضُ الرَّسْغِ بِوْسَاطَةِ السَّحْبِ، أَمَّا عِنْدَ النَّحْلَةِ فَيُوجَدُ مَرْكُزٌ لِلنَّعْكَاسِ إِذْخَالُ إِبْرَةِ اللَّسْعِ وَسَحْبُهَا فِي الْعَقْدَةِ الْعُصِيبِيَّةِ الْبَطَنِيَّةِ الْآخِيرَةِ. وَلَكِنَّ غَالِبًا لَا تَعْمَلُ الْمُعْلَوَمَاتِ الْحَسِيَّةِ إِلَّا عَلَى تَعْدِيلِ النَّشَاطِ لِأَحَدِ الْمَرَاكِزِ الْمُولَدَةِ.

يُكَوِّنُ الْمَرَاكِزُ الْمُولَدَةُ الْمُوْجَدَةُ فِي الْمَخِ وَدَاخِلَ السَّلِسَلَةِ الْعُصِيبِيَّةِ الْبَطَنِيَّةِ نَشَاطَاتٍ غَرِيزِيَّةً، قَدْ تَحْتَوِي بَعْضُ الْخَلَائِيَّاتِ الْعُصِيبِيَّةِ عَلَى مَنَاطِقٍ غَشَائِيَّةٍ مُتَخَصِّصةٍ وَالَّتِي تَقْوِي بِإِرْسَالِ النَّبِضَاتِ بِشَكْلٍ مُنْتَظَمٍ، وَهَذَا فِي حَالِ غِيَابِ الْمُعْلَوَمَاتِ الْحَسِيَّةِ فَإِنَّ الْجَهَازِ الْعُصِيبِيِّ يُمْكِنُ أَنْ يُرْسِلَ نَفَحَاتَ (Bouffé) مُنْقَطَعَةً، فَعِنْدَ الصَّرَصَارِ الْأَمْرِيَّكِيِّ وَخَلَالِ الْحَرْكَاتِ الْمُنْتَظَمَةِ لِلرَّجُلِ فَإِنَّ الْمَحاَوِرِ الْعُصِيبِيَّةِ الْمُحَرَّكَةِ لِلْعَضَلَاتِ الْرَافِعَةِ لِلْفَخْذِ تَبْدِي نَفَحَاتٍ لِلنَّشَاطِ تَنَتَّاوِبُ مَعَ تَلَكَ النَّاتِجَةِ عَنِ الْمَحاَوِرِ الْعُصِيبِيَّةِ الَّتِي تَغْذِي

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

والنشاط الداخلي للجهاز العصبي هو نفسه مراقب، وذلك لتحاشي النشاط السلوكي المستمر، ولسيير عدة نشاطات مختلفة بآن واحد. وقد تتم المراقبة والسيطرة من قبل المعلومات الحسية، فمثلاً عند الجراد لا يستطيع المركز المولود 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، وترتدي بذلك إمكانات التنسيق والتواافق 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 أكسيد 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 معادماً. فمثلاً عند حشرة (*Gomphocriippus rufus*) التابعة لرتبة مستقيمات الأجنحة، يلعب الجسم ذو الساق المعلقة عندها دوراً مرتبطاً على المراكز المولدة الصدرية، فعند وصل هذه الأجسام بعضها ببعض فإن ذلك يؤدي إلى ظهور نشاطات مركبة قوية ومتزايدة إذ تقفز هذه الحشرة دون توقف ساعات عدة، كما أن أي تحريض كهربائي للجسم ذي الساق المعلقة 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 ويرضى بذلك المراكز العصبية الصدرية التي بدورها تراقب السير. أما الجسم ذو الساق المعلقة فإنه يقوم بعمل مثبط إذ يقوم بتقنية المعلومات المتوفرة لديه ويدخل على المراكز المحركة للمشي.

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

رابعاً - تأثير المبيدات في الجهاز العصبي :

يمكن أن توصف طريقة عمل المبيد من وجهة نظر تشريحية، فيزيولوجية 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 الأولى لأنها ليست بالضرورة هي المسبب لموت الحشرة. ويمكن أن نميز الحالات التالية :

مبيدات تؤثر في الجهاز العصبي.

مبيدات تؤثر في التركيب البيولوجي للكيدين، ونضم لهذه المبيدات هرمون الحداة (JH) وهرمون الأنسلاخ (الإيكديزون) هذه الهرمونات التي تراقب عملية الأنسلاخ. الوسائل الكيميائية، جزيئات الاتصال ما بين الحشرات أو ما بين الحشرات والنبات. مبيدات تؤثر في تحطيل الغليكوز أو في السلسلة الناقلة للإلكترونات المعقّمات. 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 تحريرض القطبية التي تشكل النبضة (السائلة) العصبية يحرض تحرير وسيط كيميائي في الحيز التشابكي، الذي يرتبط مع مستقبل في الغشاء ما بعد التشابكي. وبهذه الطريقة ينشأ نقل السائلة العصبية في الخلية العصبية التالية. وهناك بعض الأنزيمات التي يكون لها القدرة على تحطيم هذا الوسيط الناقل بحيث توقف تحريرض 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 الأستيل كولين، بينما عند بعض التشابكات الأخرى فقد يكون نورأدرينالين (Noradrenaline)، كما وجد عند الحشرات وسيط كيميائي آخر هو الأوكتوبرامين (Octopamine) في الجهاز العصبي المركزي، أما في التشابكات العصبية العضلية فالوسيط هو حمض الغلوتاميك. إن أنزيم الأستيل كولين إستيراز يؤدي إلى تحلل الأستيل كولين، أما أنزيم المونو أمين أوكسيداز Monoamine Oxydase فيحطم النورأدرينالين Noradrenaline من بين المبيدات التي تؤثر في الجهاز العصبي ذكر :

- بعض المبيدات تؤدي إلى حدوث اضطرابات في نقل السائلة العصبية، على امتداد المحور العصبي : مثل المبيدات الكلورية العضوية، والبيرثروبيدات.
- مبيدات تثبيط مونوأمين أوكسيداز : مبيدات فورماميدين، والكلور ديميفورم (Chlopiheforme)

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

- مبيدات تثبيط أنزيم الأستيل كولين إستيراز : مثل الكاربامات والمبيدات الفوسفورية العضوية

من المعروف أن المركبات الفوسفورية العضوية والكاربامات مميتة لأنها تثبيط أنزيم الأستيل كولين إستيراز. فيؤدي إلى تجمع الأستيل 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 الأستيل كولين إلى حدوث خلل وظيفي في منطقة التشابكات العصبية، مما يؤدي إلى زيادة التنبية، نتيجة تخريب مناطق التشابكات العصبية ليؤدي ذلك إلى الشلل فالموت.

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

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

كما درس تأثير تراكم الأستيل كولين في النقل العصبي بوساطة التجارب الفيزيائية الكهربائية، فوجد أن تطبيق المركبات الفوسفورية العضوية، والكاربامات على الحبل العصبي للصرصار يحد فترة الجهد ما بعد التشكي 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، ويكمّل 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 تتجه إليها الخلايا العصبية المفرزة إلى العضو المقصود عن طريق محاور الخلايا العصبية. وتؤدي التحرضات 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.

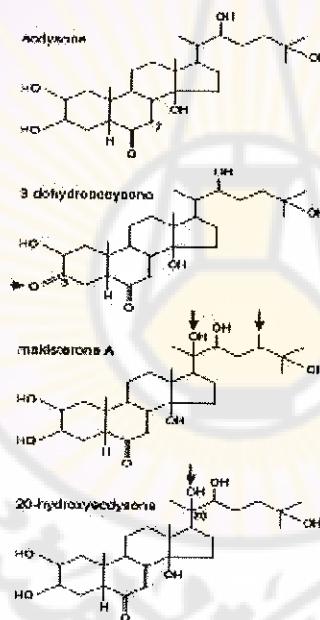
أولاً - التركيب الكيميائي للهرمونات Chemical structure of hormones

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

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

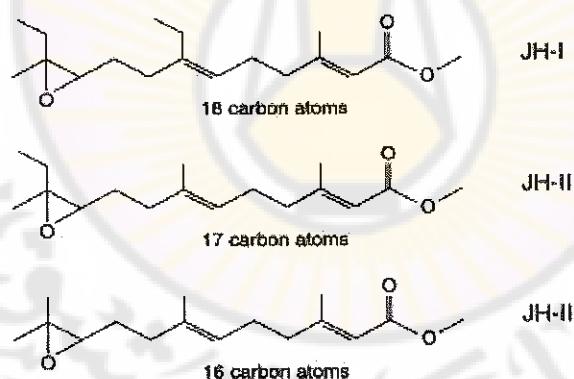
عند بعض بروقات حرشفية الأجنحة فإنها تفرز 3-dehydroecdysone الذي يتحول إلى هرمون Ecdysone بواسطة أنزيمات خاصة موجودة في الدم. ويتحول هرمون Ecdysone (طبيعة هرمون) في الجسم الدهني أو خلايا البشرة إلى هرمون فعال هو Cytochrome P-450 بمساعدة أنزيم 20-hydroxyecdysone.

العسل وإن الإيكديستروئيد الرئيسي هو Makisterone A. في Heteroptera إن التحليق الحيوى (تصنيع) للإيكدوستيرونيدات عند الحشرات يعتمد على المعدل الذى تأخذه الحشرة من الستيرونيدات فى الطعام وذلك لأن الحشرة لا تستطيع تصنيع هذه المواد. ومن المؤكد تماماً الآن أن الحشرات تستطيع تحويل الكوليسترونول إلى مركبات الإيكدوستيرونيدات.



الشكل ١٥، إيكديستروئيدات. بنية هرمون الإيكديزون والإيكديستروئيدات المرتبطة به والتي تنتجهما الحشرات. (تشير الأسهم إلى الاختلافات عن الإيكديزون، والأعداد تشير إلى موقع ذرات الكربون).

- هرمون الحداثة: تتجه غدد Corpora allata، وتحتوي الحشرات على ثلاثة أشكال من هرمونات الحداثة ذات أعمال فيزيولوجية مختلفة تعرف بأسماء (JH , JHII , JHIII) وتحتوي على 16 - 17 - 18 ذرة كربون على التوالي (الشكل ٥,٢).
 فقد تم عزل الهرمونات JHII وJH عند حشرة *Hyalophora* أما الهرمون III JH فقد وجد عند الصرصار والجراد و *Manduca*. وبشكل عام تم إثبات أن الهرمونات JHII وJH الثالث تفعّل أثناء طور اليرقة، أما بعد مرحلة التحول فإن الغدد الصم تنتج هرمون III JH 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 البيتيدية Peptide hormones: تحتوي الحشرات على عديد من الهرمونات البيتيدية المختلفة والتي تنتجه خلايا مفردة يوجد معظمها في الجهاز

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

١- البيتيدات المسئولة عن الانسلاخ		
الاختصار العلمي	الاسم العلمي	اسم الهرمون
PTTH	Prothoracicotropic hormone	هرمون الصدر الأول
ETH	Ecdysis triggering hormone	الهرمون المنبه للانسلاخ
CCAP	Gastacean cardioactive peptide	ببتيد كريستاسين المنشط للقلب
EH	Eclosion hormone	هرمون الانثاق

٢- البيتيدات المسئولة عن تصنيع هرمون الحداة		
—	Allatotropin	الأنتوتروبين
—	Allatostatins	الأنتوستاتين

٣- البيتيدات المسئولة عن تنظيم الماء والأملاح		
—	Diuretic hormone	الهرمونات المدرة للبول

وتختلف الهرمونات البيتيدية عن بعضها بعضاً بعدد الأحماض الأمينية التي توجد فيها، فعلى سبيل المثال: يحوي البتيد العصبي المحرض على تصنيع الفرمون Pheromone biosynthesis activating neuropeptidePBAN أمينياً، بينما يحوي هرمون الانثاق EH على ٦٢ حمضأً أمينياً.

ثانياً - التركيب العام للجهاز الصمي :

يتتألف الجهاز الصمي من الخلايا العصبية المفرزة المتمرکزة بشكل أساسی في الجهاز العصبي المركزي ومن عدد صم متخصصة مثل (C.C) Corpora Cardiaca

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

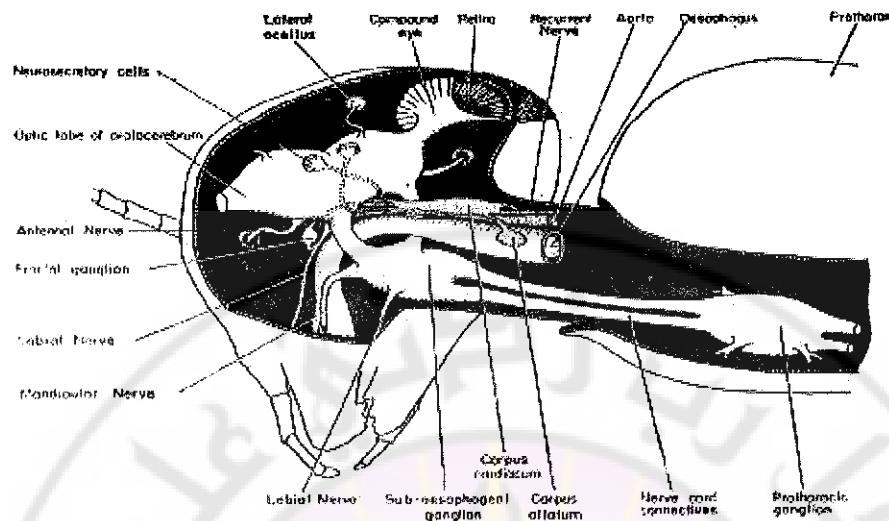
١ - الخلايا العصبية المفرزة :*Neurosecretory cells*

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 الدهيد Fucfsin Paraldahyde() وتبدي إفرازات هذه الخلايا بالمجهر الإلكتروني على هيئة حبيبات (حويصلات) بقطر ١٠٠٠ - ٣٠٠٠ انغشتروم، ذات محتوى عاكس للإلكترونات وتحاطب بغضائبل. 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 رسم توضيحي يبين توزع الغدد الصم

يتم صنع المفرزات العصبية ونضجها داخل جسم الخلية العصبية (Perikaryon) وبالتحديد داخل الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية (R.E.G) وتتكلف إلى حبيبات (Vesicles) عن طريق جهاز غولجي. تنقل هذه الحبيبات على امتداد المحور العصبي وتتراكم في نهايته المشعبة والمنتفخة. ويرتبط تحرر هذه المفرزات بالنشاط الكهربائي للخلية العصبية. وتسقبل هذه الخلايا العصبية المعلومات الواردة المحرضة أو المثبطة، وتستطيع أن تنقل السائلة العصبية على امتداد محورها العصبي ومع ذلك فإن مدة جهد العمل عند هذه الخلايا يكون أطول مما هو عليه عند الخلايا العصبية العاديّة. ويحرض دخول أيونات الكالسيوم Ca^{++} واللاقطية في نهاية المحور العصبي لهذه الخلايا والذي سببه جهد العمل، و يؤدي إلى اتحاد حبيبات الخلايا العصبية المفرزة مع الغشاء البلاسمي، ومن ثم تحرر هذه الحبيبات بوساطة ظاهرة الاقطاع (Exocytose) (الشكل ٤)

آ - الخلايا العصبية المفرزة في المخ (المخيه) :

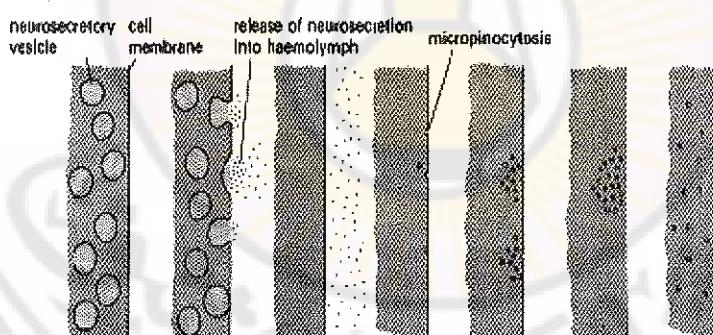
توجد مجموعتان من الخلايا العصبية المفرزة على كل جانب من جانبي المخ :

المجموعة الأولى : توجد هذه الخلايا في مقدمة المخ في منطقة Parsintercerebralis وتعود 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 (A)

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

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

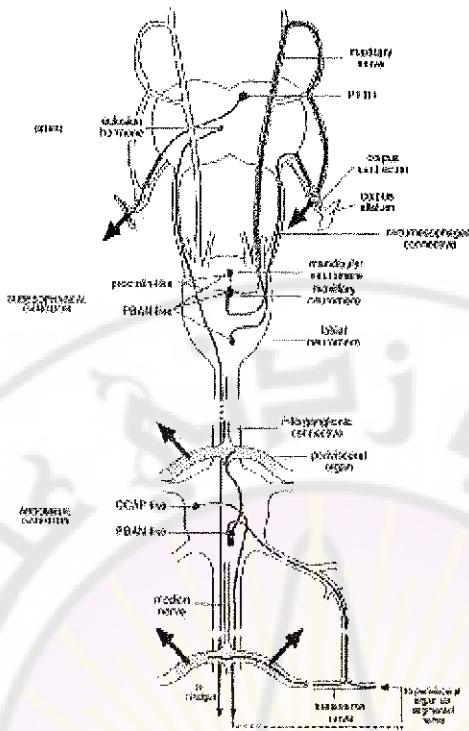


الشكل ٤,٥ رسم تخطيطي يوضح آلية تحرير الهرمونات من نهاية المحور العصبي إلى الدم.

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 المريئية تحتوي على خلايا عصبية مفرزة وبخاصة النوع A والتي تجتاز محاورها العصبية الدماغ لتصل إلى (C.C).

تضمن العقد العصبية البطنية خلايا عصبية مفرزة خاصة بها ويمكن لمحاور بعض هذه الخلايا أن تجتاز الأعصاب الواسطة ما بين العقد العصبية Interganglionic 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،٥ رسم تخطيطي بين 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 центральный، والتي تكون أجسامها على بعض الأعصاب المحيطية. فعند حشرة *Carausius* وجد ٢٢ خلية عصبية مفرزة محيطية داخل كل حلقة بطانية، وهذه الخلايا تختلف عن الخلايا العصبية المفرزة المخية، وهي متعددة الأقطاب.

٢ - الغدد الصم = *C. C. Cardiaca* :

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

تتوسط العقدة العصبية تحت الدماغية (Hypocerebral ganglion) تحت هاتين الغديتين وفوق السطح العلوي للمرى، وتالتصق الغدة تحت الدماغية بالغديتين السابقتين بواسطة أنسجة دهنية كما هو الحال عند الجراد.

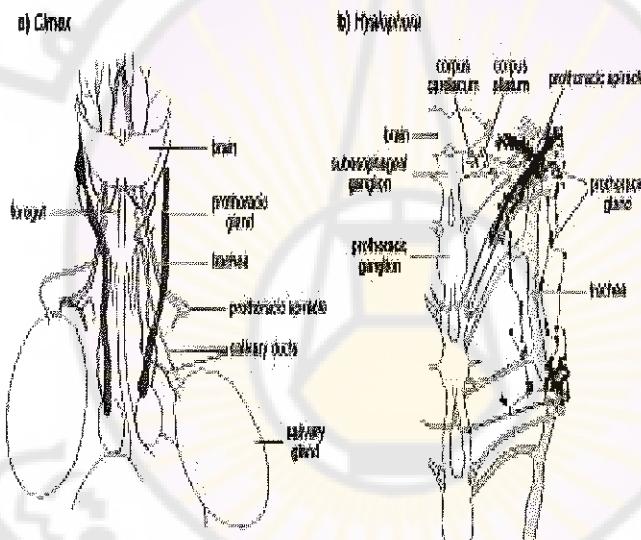
تنصل الغدد الصم بالمخ بواسطة ثلاثة أزواج عصبية كما أنها تقوم بتخزين الهرمونات القادمة من الخلايا العصبية المفرزة الدماغية وطرحها. إضافة إلى ذلك فإن خلايا الغدد الصم C.C المفرزة الحقيقة، تقوم بإفراز الهرمونات المسؤولة عن تنظيم ضربات القلب، إضافة لبعض التأثيرات الفيزيولوجية المختلفة. قد تكون الخلايا المفرزة والخلايا المسؤولة عن التخزين الموجودة 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 - الغد الصم :C.A = Corpora Allata

تتألف الغدد الصم من غديتين، تتوسط كل منهما على جانب من جنبي المرى (الشكل ٥,٣)، أو قد نجدهما خلف الغدد الصم C.C مباشرة. تنصل هذه الغدد مع C.A بواسطة عصب يدعى Nerf allto-Cardiaque من جهة وبالمخ الثالث والعقدة العصبية تحت مرئية بواسطة 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) فترداد النسبة بين الحجم النووي إلى الحجم السيتوبلازمي. والهرمون الذي تفرزه الغدد الصم C.A هو هرمون (الحداثة) الطفولية JH الذي ينظم التشكل في الحشرات وتكوين مح البيض، إضافة للكثير من الوظائف الأخرى.

٤ - غد الصدر الأول :Prothoracic glands

وتدعى أيضاً بالغدد الصدرية أو (غدد الانسلاخ) وت تكون 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 وتنتووضع هذه الغدد في مؤخرة الرأس الحشرات الأولية، أو قد نجدها داخل الصدر كما هو الحال عند حشرات حرشفيات الأجنحة ونصفيات الأجنحة (الشكل ٥,٦).
وتنزود هذه الغدد بالقصبات الهوائية وببعض 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.



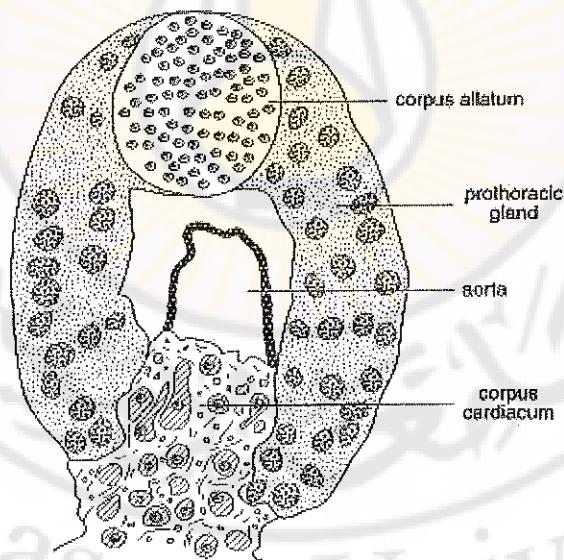
الشكل ٦ آ- الغدد الصدرية في الرأس عند بيرقات *Cimex* (Wells, 1954) ب- الغدد الصدرية في الصدر عند عذراء *Hyalophora* (الغدد الصدرية تظهر مظللة) (Herman & Gilbert, 1966).

وقد تتشكل الغدد الصدرية بمخالف أنواعها عند بعض الحشرات حلقة كاملة حول الأورطة، والمثال على ذلك حلقة وايزمان Weismann عند بيرقات الذباب

Cyclorrhaphous، إذ تتألف هذه الحلقة من الغدد الصم C.C و C.A و غدد الصدر الأولى (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 حرشفيية الأجنحة مع أنها يمكن أن تلاحظ عند الحشرات الأخرى. عند حشرة *Manduca* تلاحظ هذه الغدد على شكل مجموعات مكونة من ثلاثة أو أربع خلايا مفرزة ملتصقة بالقصبة الهوائية بقرب الشعور التنفسية، إحدى هذه الخلايا يتزايد حجمها قبل الانسلاخ (يصل قطرها حتى ٢٥٠ ميكرون)، ولكنها تعود للانكمash مرة أخرى بعد الانسلاخ. هذه الغدد مسؤولة عن إفراز الهرمون المنبه للانسلاخ (Ecdysis triggering hormone (ETH).



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 العشائيرية، كما تستطيع أن تؤثر أيضاً في المكونات الوراثية إذ تقوم بتشجيع تشكيل RNA، وتتدخل الهرمونات العصبية إذاً بتنشيط الأنزيمات التي تحرض بدورها النشاطات الاستقلابية.

ونقسم الهرمونات إلى الأنواع التالية:

١ - هرمون المخ :*Barin hormone = BH*

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 بوليبپتيدات Polypeptides نشطة، ويتراوح الوزن الجزيئي لها من ٩٠٠ - ٣١,٠٠٠ .

٢ - هرمون السكون :*Diapause hormone*

يحرض هذا الهرمون عند حشرة (*Bombyx mori*) السكون الجنسي وهو موجود في العقدة العصبية تحت المري، وهو ذو طبيعة بروتينية أو قد تكون بروتينية دهنية أما وزنه الجزيئي فيتراوح من ٢٠٠٠ - ٤٠٠٠

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

٤ - هرمون الهيبيرغليسيميك *Hyperglycemic hormone*

يوجد عند الصرصار والجراد وهو ذو طبيعة بيتيدية، وقد تم اكتشاف وسيطين عند الجراد، الأول هو أقل نشاطاً، يصنع داخل الخلايا العصبية المفرزة 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 الغلوكوجين .

٥ - الهرمونات المدرة للبول *Diuretic hormone*

توجد الهرمونات المدرة للبول أيضاً والمثبتة 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

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

رابعاً - هرمونات الغدد الصم : أنواعها ووظائفها:

١ - هرمون الأسلاخ *Ecdysone*

تقوم غدد الأسلاخ (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. وتنتمي نشاطاتها الإفرازية حسب دورة متوافقة ودورة الأسلاخ. وتكون نوى هذه الغدد أثناء فترة الراحة صغيرة الحجم، بيضاوية 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 المسئولة عن تصنيع هرمون الانسلاخ. وفي نهاية دورة نشاطها فإن حجم النوى يعود إلى ما كان عليه سابقاً.

وتنلاشى عادة، غدد الصدر الأولى بعد الانسلاخ الأخير للحشرة، وخروج الحشرة الكاملة، باستثناء بعض الحشرات التي تتبع الانسلاخ في طور الحشرة الكاملة مثل حشرة *Thysanura* وكذلك الجراد الانفرادي.

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

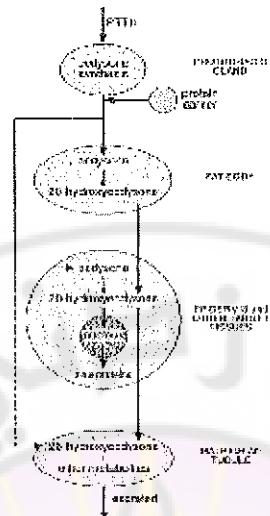
إيكديزون Ecdysone و 20-Hydroxyecdysone وقد يوجد مركب ثالث هو 26-Hydroxyecdysone تم اكتشافه عند حشرة *Manduca* (الشكل ٥,٨).
يصنع هذا الهرمون (إيكديزون) داخل غدد الانسلاخ ومن ثم يسير في الدم وذلك بعد صنعه مباشرةً مرتبطةً بأحد البروتينات Protein carrier ويتحول إلى 20-Hydroxyecdysone أكثر نشاطاً داخل الجسم الدهني ومن ثم ينتقل إلى الأنسجة الأخرى حيث يؤدي إلى المساهمة في تصنيع بروتينات جديدة في الخلية الهدف. ثم يتتحول هذا الهرمون النشط بعد الانتهاء من وظيفته إلى 26-hydroxyecdysone ويطرح عن طريق أنابيب مالبيكي خارج الجسم.

إن الاكتشاف الأصلي للإيكديزونات النباتية أدى للتعرف على أكثر من ٤٠ مركباً نباتياً مشهوراً للأكديزون. ويوجد الإيكديزون و 20 هيدروكسي إيكديزون في أكثر من ٨٠ زمرة نباتية يتركز ويصل إلى ١ % من الوزن الجاف للنبات وبالمقابل فإن الوزن الجاف من الحشرات يحوي ٥-١٠ - ٩-١٠ % إكديستروئيدات.

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

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

وفي جميع الأحوال، فإنه لابد أن يكون للحشرة آلية للتخلص من الإيكدوستيروئيدات بعد إتمام عمل الهرمون. ولقد وجد عند بعض الحشرات أن نصف عمر الإيكدوستيروئيدات التي تم حقنها في جسم الحشرة، هو ثلاثة ساعات كحد أدنى. ويبعدو الآن جلياً أن الإيكديزون، و(20-Hydroxyecdysone) لا تفرز بشكل نقي، ولكنها ترتبط في البداية مع الغلوكوز أو مع حمض الغليسريك أو السلفات (الكربيريات). كما يمكن إيقاف نشاط الإيكدوستيروئيدات بأكسدتها إلى مواد استقلالية مختلفة.



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

٢ - هرمونات الفتوة (الحادثة) :*Juvenile hormones*

تقوم الغدد الصم C.A بإنتاج هرمون الحادثة JH أو نيوتينين Neotenine وذلك خلال طور اليرقة، وهذا يؤدي للمحافظة على الصفات اليرقية، ويكون الإنتاج الهرموني دورياً وبلغ 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 استوصلت منها سابقاً الغدد

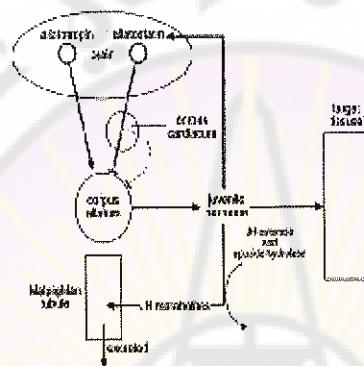
الصم C.A قد أدى إلى تكون البيوض وتشكلها. وقد بينت الدراسات الحديثة أن منتجات الغدد الصماء C.A تكون مختلفة قليلاً ما بين طور اليرقة وطور الحشرة الكاملة. إن عملية تصنيع هذا الهرمون وتفككه تنظمها مجموعة من البيبيಡات التي تنتجه الخلايا المفرزة في المخ وهذه البيبيಡات هي: allatotropin والذي يحرض على تصنيع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

خامساً- استخدام هرمونات الحادثة JH الصناعية كمبيدات حشرية :

يوجد الكثير من المركبات الطبيعية المشابهة لهرمون الحادثة JH والتي لها تأثير الهرمون نفسه الذي تفرزه الحشرة. إن مادة Juvabion والتي هي أستر الميثيلي لحمض تودوماتويك Todomatuique والذي ينتجه نوع الصنوبريات *Abies*، وهذه المادة لها تأثير كبير في حشرة Pyrrhocoris *Balsamea*، وبكميات 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 بآن 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 البنور بهذا الهرمون، لكن ثبات هرمون الحادثة وغالبية الهرمونات المشابهة ضعفت جداً، وبخاصة عند استخدامها في الهواء الطلق. كما أجريت أبحاث عددة لاستخدام هذه المشابهات ضد الحشرات التي تهاجم النباتات المزروعة، وذلك بقصد إنتاج ذكور عقيمة، فقد وجد أن مركب (DMF) (Dihydrochlorure de Methyl)

بؤثر 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 ٩٥ رسم تخطيطي يوضح التوازن ما بين تصنيع وطرح هرمون الحادثة HL والعوامل المساهمة في هذا التوازن.

الفصل السادس

أعضاء الحس Sensory organs

تمتلك الحشرات تراكيب حسية أو مستقبلات Receptors خاصة تستجيب للتحريضات المختلفة، والمعلومات المستقبلة تترجم من قبل الجهاز العصبي وتخلق عندئذ السيالات العصبية المحركة التي تدعى 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، ويتووضع 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 عدّة منها :

أولاً - الأعضاء الحسية الميكانيكية Mechanoreceptor

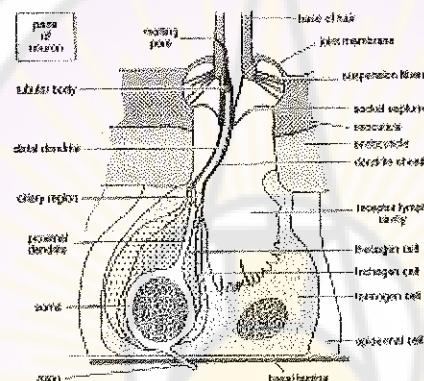
وهي تراكيب حساسة للتغيرات الميكانيكية التي تعرّي جسم الحشرة. وقد تكون هذه الأعضاء تراكيب كيتينية بسيطة مثل الشعيرات أو القباب المنعزلة أو المتجمعة، أو قد تكون مستقبلات داخلية ولكنها ترتبط بالكيوتيل وتشكل بذلك عضواً حسياً معقداً كما هو الحال بالنسبة لعضو جونستون Johnstone. وتقسم الأعضاء الحسية الميكانيكية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

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

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

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

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



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

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

- المنطقة الهدبية (Ciliary region): وتكون بالقرب من الكيوبتيكل، 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 والكامبانiform Campaniform وتدعى بالجسم الأنبوبي (Tubular body).

يرتبط الجزء القمي للشعبات العصبية بسطح الكيويتيل، ويحاط بغلاف (يتألف من مواد شبيهة بالكيويتيل) يدعى Dendrite sheath) ويخترق هذا الأخير التجويف الحسي (Receptor cavity) الذي تحده خلية الترموجين والتي تحتوي على زغيبات قمية Microvilli من الناحية الداخلية، بينما يرتبط الهاشم الخارجي لهذه الخلية مع تجويف الشعيرة الحسية. وترتبط خلية الترموجين بالخلايا المجاورة بوساطة روابط خلوية (desmosomes) وبذلك تفصل الدم عن السائل الحسي (lymph Receptor) 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*

تنصل الشعيرة الحسية بجدار الجسم بوساطة غشاء تفصل (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 التبعثرات المختلفة وينقلها إلى منطقة التشعبات العصبية حيث تتحول من طاقة ميكانيكية إلى طاقة كهربائية.

تفرز الشعيرة الحسية من قبل خلية التريكووجين (Trichogen) أما غشاء التmfصل فتفرزه خلية التورموجين (Tormogen)، إضافة إلى الخلتين 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 تتبّيّهاً 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 بطريقتين مختلفتين، لكن غالباً ما يكون الجواب (متدرجاً) طورياً (Phasic) وفي هذه الحالة لا يتتطور جهد العمل إلا عند انحناء الشعرة وخلال وقت قصير بعد تحريكها ولكن الاستجابة تنتهي عند هذه المرحلة. وهذه الشعيرات التي لها القدرة على نقل التبيّه باللامسة تدعى أيضاً أعضاء حس لمسية (Tactile hair)، وتوجد بخاصة على فرون 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 اليرقات، حيث أن شعيرات بعض اليرقات تستجيب للأصوات التي تحدث حولها ويؤدي ذلك إلى اقباض العضلات الطولية لهذه اليرقات ومن ثم تقوم اليرقة 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 للتبيّه شعيرات القرون الشرجية للجراد.

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

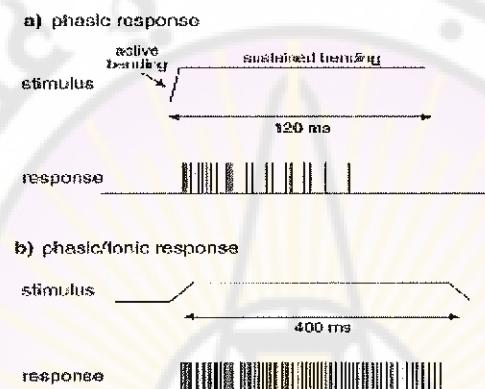
وقد تقوم كل مجموعة من الشعيرات بأداء وظائف أخرى مختلفة وذلك حسب موقعها (منطقة اتصال الملams الشفوية، منطقة اتصال الحرفة بالصدر .).

٢ - الأعضاء الحسية الجرسية :*Campaniform Sensilla*

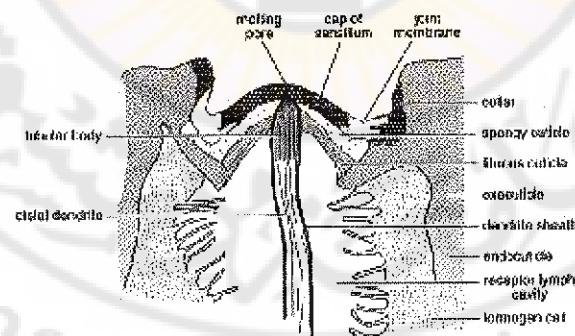
تشبه هذه الأعضاء في تركيبها أعضاء الحس تريوكونيد، إذ تتضم الخلية الحسية إلى ثلاث خلايا إضافية تشكل تجويفاً، وتحاط التشعبات العصبية بخلاف يدعى Dendrite sheath أما نقطة الخلاف المهمة فهي أن الشعيرة الحسية الخارجية تستبدل طبقة كيتينية على شكل قبة (Dome)، ويكون شكل هذه القبة دائرياً أو بيضاوياً، ويتتألف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

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

أماكن التمفصل كقاعدة الأجنحة، كما توجد أيضاً على الأجنحة الأمامية للجراد بمستوى العرق تحت الصليبي، 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 تخاططي يبين الاستجابة الطورية والقرارية بعد تحريض مستقبل ميكانيكي.



الشكل ٦,٣ رسم تخطيطي للعناصر الكيبيتية 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 - توترى بداية التحرير، ويتبع ذلك تفريغ مستمر ولكن ذبذبة أقل إذا كان التحرير ثابتاً (راجع الشكل ٦,٣).

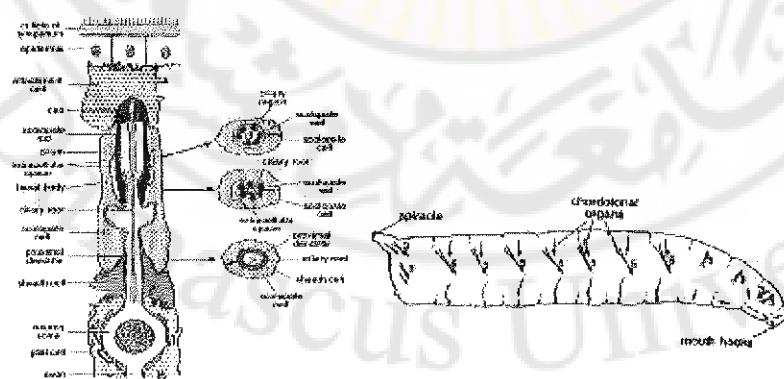
٣ - أعضاء الحس ذات القطبان الحساسة (*Scolopophorous*) أو أعضاء الحس الورتية (*chordotonal organs*)

تدل الدراسات فوق البنوية على أن هذه الأعضاء شعيرات حسية متحورة على الرغم من عدم وجود أي تركيب كيبيتي خاص من الناحية الخارجية. يحتوي العضو الحسي (Scolopidium) على ثلاثة خلايا وهي الخلية الحسية (Neuron) ويعاط 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) وتتوسط كافية هذه الخلايا على شكل خط ما بين نقطتين من جدار الجسم (من هنا أتت تسميتها بالقطبان الورتية). نجد هذا النوع من الأعضاء الحسية على جميع أجزاء جسم الحشرة (الأرجل - قرون الاستشعار - الملمس - قاعدة الأجنحة). فعند برقه ذباب الخل يوجد ٩٠ عضواً يحتوي كل منها على ١ - ٥ قطبان حسي مرتبة ترتيباً حلقياً، ومعلقة ما بين نقاط على جدار الجسم، وتعمل هذه الأعضاء كأعضاء حسي بالملامسة (الشكل ٦,٤).

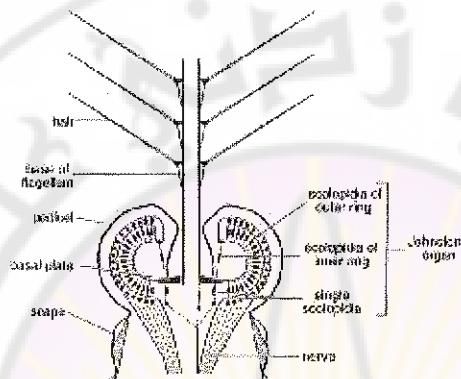
وقد تكون هذه الأعضاء معقدة جداً كما هو الحال عند عضو جونستون (Johnston's organs)، الذي يقع في منطقة العنق من قرن الاستشعار، ويمتد طرفه بعيداً في منطقة ارتباط العنق مع الشمروخ.

ويوجد العضو الأكثر تطوراً عند رتبة Diptera، حيث تتحول قاعدة الشمروخ عند البعوض إلى صفيحة تمتد فيها الزوائد التي تحضن 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).

يقوم عضو جونسون بوظائف عدّة وذلك حسب نوع الحشرة: حيث يعمل كمؤشر لسرعة الطيران عند النطاطات والنحل والفراسات، وينظم سرعة الطيران عند حشرة كاليفوريا، ولكن استعماله كعضو سمعي معروف لدى ذكور البعوض، حيث يستخدمه الذكر لتمييز الإناث من طنين الطيران عند التزاوج، ولكي يجد الذكر الذي حدث له التبيه الأنثى لا بد من أن يكون له القدرة على تمييز جهة الصوت. ويُعتقد أن الموجات الصوتية تكون متوافقة مع حركة الصفيحة القاعدية (Basal plate) للداخل والخارج (الشكل ٦,٥). وتنسجيب الشعيرات الحسية للحقة الداخلية لعضو جونسون عندما تتحرك، وذلك عند ضغط الصفيحة القاعدية للداخل، وبذلك يرتبط التردد الناتج بقدرة المنبه نفسها.



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 الورتية على أحد جانبي جسم يرقة ذبابة الخل (Horridge, 1965)

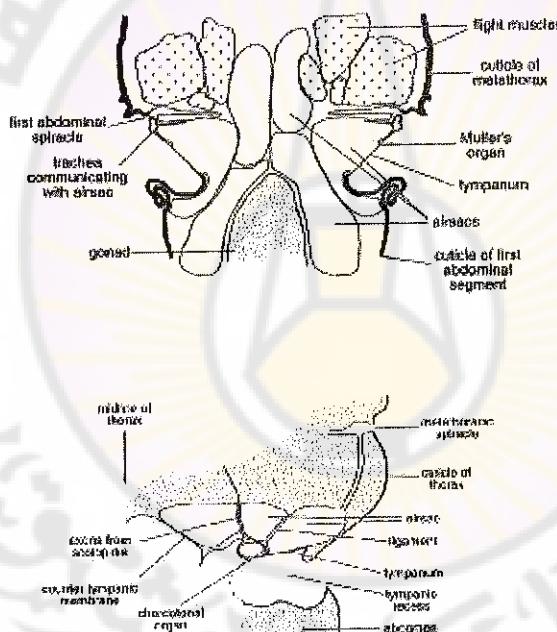


الشكل ٦,٥ رسم تخطيطي لقرن الاستشعار لدى ذكر البعوض بيبين عضو جونستون (Autrum, 1963)

ومن الأعضاء الحسية الورتية نذكر أيضاً، الأعضاء الطبلية السمعية (عند الجراد والفراسات 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 الكيوبتيكيل 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، ويتتألف 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 الحق (الشكل ٦,٧).

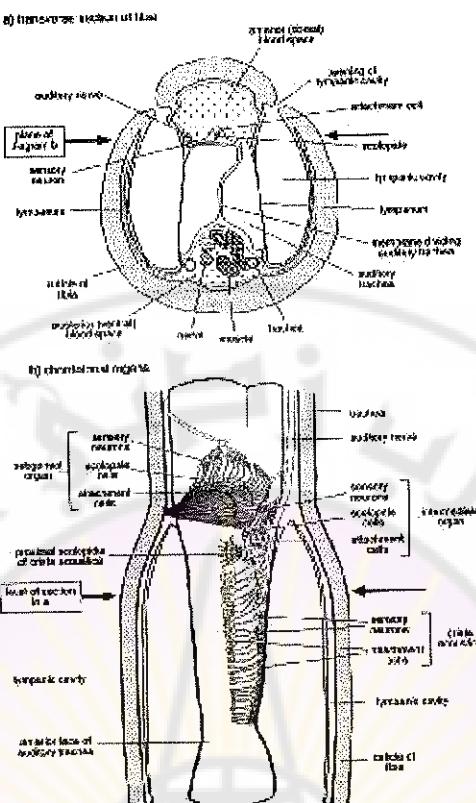
تلعب الأعضاء الطبلية دوراً مهماً في سلوك التزاوج لدى الحشرات، وبخاصة تلك التي يكون فيها التبيي بالاحتكاك أو سمعياً، حيث يساعد ذلك على تحديد اتجاه الجنس الآخر، كما أنها مهمة في تجميع حشرات Cicadidae. أما عند حشرات حرشفية الأجنحة، فيقوم العضو الطبلي في تميز الأصوات التي تنتج عن الخفافيش وبذلك تتجنبها،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



الشكل ٦,٦ رسم تخطيطي لعشاء الطبل وملحقاته

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



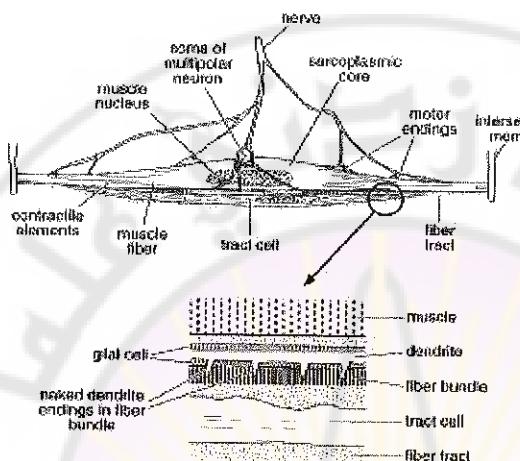


الشكل ٧، رسم تخطيطي لغشاء الطليل في الأرجل الأمامية عند صر صور الحقن مع تكبير لمعد
القضبان الورتية في الرجل (Schwabe, 1906).

٤ - مستقبلات التوتر *Strand or stretch receptor*

تنتألف هذه المستقبلات من شريط من الأنسجة الضامّة (Tract cell)، وخلية عصبية متعددة الأقطاب، وقد ترتكز على العضلات (العضلات الطولية الظهرية لدى حشرات Acrididae) أو قد ترتبط مع عضلة مستقبلة (الشكل ٦,٨). تمتد التفريعات العصبية للخلية العصبية لدى حشرة *Antheraea* على امتداد ليف عضلي متغير وتختلف هذه التفريعات بالنسيج الضام، ويزود هذا الليف العضلي بنهائيات عصبية محركة مميزة *Motor endings*.

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 بالكبيوتيكل.



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

توجد مستقبلات التوتر في وضعيات طولية أو ظهرية لدى الحشرات، وتوجد بشكل زوجي على الحلقات البطنية، كما لوحظت أيضاً على صدر بعض اليرقات، ولدى حشرة *Carausius* وعادةً ما تكون هذه المستقبلات معلقة ما بين طبقتين بين حلقتين متاليتين، أو بين طبقة حلقية والمنطقة الترجيبة لحلقة ما. كما توجد مستقبلات عمودية، تتتألف فقط من نسيج ضام وخليه عصبية، ولكن تمثل غالبيتها لأن تخفي 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 يظهر من خلال تمدد العضلة المستقبلة، 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 المستقبلة لدى حرشفي 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 : Chemoreceptor

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 باللمس (الذوق).

- وأخيراً، قد تنتشر هذه المحرضات في الهواء وبتركيز خفيف وتأثر 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 التريكوئيد :*Trichoid Sensilla*

شعيرات شمية طويلة قد يصل طولها إلى ٣٠٠ ميكرون عند حشرات *Saturnidae* متطرفة جداً عند الفراشات الليلية والغجرية، وهي متخصصة غالباً لاستقبال الفرمونات الجنسية التي تفرزها الأنثى، وترتبط بهذه الشعيرات ٢ - ٥ خلايا حسية شمية، ولا تختلف هذه الشعيرات عن شعيرات التريكوئيد (المستقبلات الميكانيكية) في تركيبها العام ولكنها تختلف عنها بأن كيوتيكل الشعيرة الحسية الشمية يحتوي على فنوات ثقبية *Pore tubule* تسمح بعبور المواد الكيميائية وتكون على تماส مع النهايات العصبية (الشكل ٦.٩).

٢ - الشعيرات الحسية القصيرة :*Basiconic pegs*

وهي شعيرات شمية قصيرة على شكل مخروط، وتحتوي على ثقب علوي لاستقبال المحرضات الكيميائية على هيئة محلول من ثم تعد من المستقبلات الذوقية وتتركز في أجزاء الفم (الشكل ٦.٩).

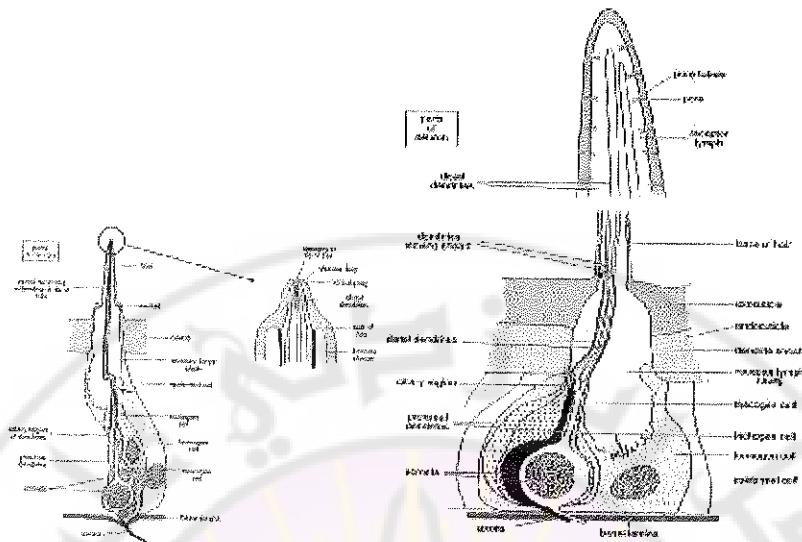
٣ - الصفائح الحسية المثلثة :*sensilla:Placoid*

يكون التركيب الكيتيني على هيئة صفيحة متقبة 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 الكيتياني 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 سميكًا للمستقبلات الكيميائية باللمس والتى تكون حساسة للروائح القوية، وتحتوي في نهايتها على فتحة Pore، ويمتد عادة الغمد الكيتياني الداخلي على امتداد الشعيرة أو المخروط وقد يلتصلق في بعض الحالات على أحد الجانبين وعلى الجدار الكيتياني للعضو الحسي، وبذلك نجد أن تجويف هذا العضو الحسي مقسم إلى حجرتين تحتوي إحداهما على تشعبات الخلية الحسية (الشكل ٦,١٠). أما الجدار الكيتياني للمستقبلات عن بعد (المستقبلات الشمية) فيكون رقيقاً ومتقدماً إلى عدد من التقوب يبلغ قطرها نحو ١٠٠ أنغستروم، وقد نجد غمداً كيتيانياً 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 التجدد تتخلص خلية التريكوجين وكذلك خلية أو خلائياً التورموجين مخالفة تجويفاً مليئاً بسائل أفرزته هي نفسها، يتصل هذا التجويف بالغمد الكيتياني وأيضاً بتجويف الشعيرة الحسية. وتحتوي هذه الخلائيا من الناحية القياسية على زغيبيات تزيد من سطح التبادل بينها وبين التجويف.

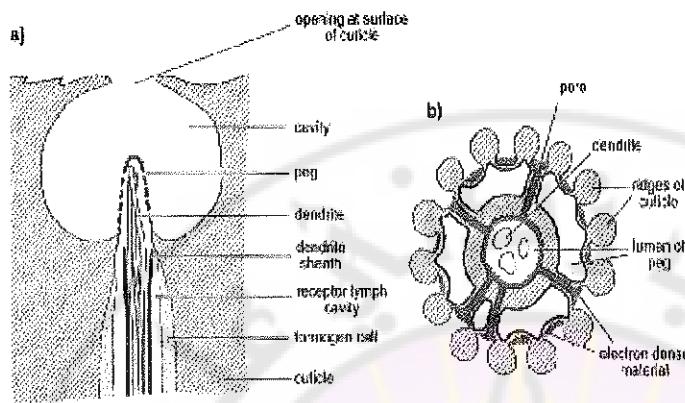


الشكل ٦.٩ الشعيرات الحسية الطويلة (الأعلى) والشعيرات الحسية القصيرة (الأسفل).

يختلف عدد الخلايا الحسية عند المستقبلات الكيميائية، فقد يبلغ عددها اثنتان عند المستقبلات ذات الجدار السميكي المتخصصة باستقبال الفرمونات عند الفراشات، أما عند المستقبلات ذات الجدار الريفيق فقد توجد خلية حسية واحدة وقد يصل عدد الخلايا الحسية أكثر من ٢٠ عند النطاطات.

تكون الخلايا الحسية ثنائية القطب، وبلغ قطر محورها العصبي أقل من ١،٠ ميكرونًا حيث تنتهي هذه المحاور في مركزي قرون الاستشعار Antennal lobe في المخ الثاني، أما منطقة التشعبات العصبية (Dendrites) وخاصة المنطقة القريبة من التشعب العصبي والمنطقة الهدبية ف تكون مشابهة في تركيبها للمستقبلات الميكانيكية. ولكن الاختلاف بينهما يكون في منطقة بعيدة للتشعبات العصبية (Distal dendrites) فعندما يكون المستقبل الكيميائي ذا جدار سميكي فإن التشعبات العصبية تخترق الغمد الكيتييني Dendrite sheath دون تشعبات وتنتهي بالفتحة القمية. أما عندما يكون المستقبل الكيميائي ذا جدار رقيق وله غمد أو عدة أغmede كيتيينية فإن التشعبات العصبية تجتاز هذا الغمد وتخترق تجويف الشعيرة الحسية أو المخروط، ومن ثم تنفرع إلى عدة

تشعبات رقيقة تخرج منها ليفات تنتهي بثقوب صغيرة تعود للشعيرات الحسية. أما في حال غياب الغمد الكيتيكي فتخترق التشعبات العصبية تجذيف الشعيرة مباشرة أو



المخروط (الشكل ٦,٩).

الشكل ٦,١٠ آ- 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 في الحشرة واللسان، وسفاق الحلق، ولكنها توجد أيضاً على قرون الاستشعار والرسع. وتبيّن 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 تتكون من خلية مستقبلة ميكانيكية، ترتبط تشعباتها العصبية بالقرب من قاعدة الشعيرات الحسية، إضافة لذلك يوجد أربع خلايا مستقبلة كيميائية : الخلية الأولى حساسة للكاتيونات الأحادية.

الخلية الثانية حساسة بشكل رئيس للأيونات.

ال الخلية الثالثة حساسة للسكريات ذات الاشكال الخاصة مثل البنتوز Pentose - هكسوز

D. Glucopyranosib Hexose

ال الخلية الرابعة حساسة للماء.

إن آلية عمل هذه الأعضاء الحسية تتم على النحو التالي : تجتاز الجزيئات الكيميائية التقوب 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 كالغلوکوز هو الآتي :

يعد الشكل الجزيئي لسكر ما هو الصفة الأكثر أهمية لقدرته على التحريرض، ولذلك يفترض أن هذا السكر يتحدد وبشكل قابل للعكس مع أحد سوائل أو أحد مواقع المستقبل، ويشكل بذلك مركباً يفقد الغشاء الخلوي قطبته، ويخلق أيضاً جهداً اسقلاياً بطيئاً ومدرجاً في موقع المستقبل، والذي بدوره ينتج جهداً مولداً بطيئاً ومدرجاً وذلك بمستوى التشعبات العصبية.

يتنااسب عدد السيلات العصبية الناتجة وتركيز المواد المحرضة، أما عندما يكون التحريرض مستمراً فإن النشاط المورد (المتجه نحو المركز) يصبح أكبر خلال الثاني الأولى للتحريرض، وذلك نتيجة لتأقام مستقبلات الكاتيونات والسكريات، ولذلك تزود المعلومات خلال هذه الفترة القصيرة.

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

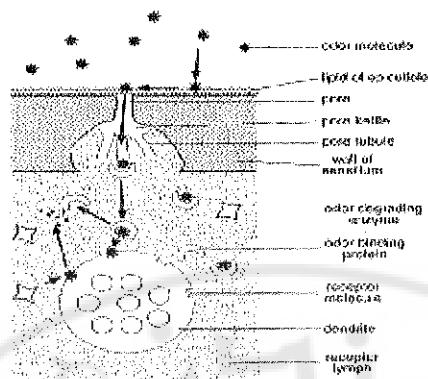
لا تكون استجابة الحشرة لمادة ما ثابتة، ولكنها تعتمد على الحالة الفيزيولوجية وبخاصة الحالة الغذائية لأن عتبات التحرير تكون أقل بعد فترة الانقطاع عن الطعام.

ب - المستقبلات عن بعد (حواس الشم) :factory 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 المستقبلة أن تحتوي على أجهزة استقبال خاصة جداً لاستقبال الجزيئات المحمولة بالهواء وترجمة المعلومات الكيميائية المستقبلة.

تتوسط أعضاء الشم عند غالبية الحشرات على قرون الاستشعار ولذلك تعدد قرون الاستشعار مصفاة للروائح نظراً لاحتواها على المستقبلات الشمية، ولا تستجيب الحشرة لأي تحريض شمي عند قطع قرون الاستشعار بحيث تكون معرضة بأكبر قدر ممكن للتغيرات الهوائية.

لقد بيّنت 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) للتبديل 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 لالتقاط جزيء إحدى الروائح واستقباله من قبل أحد المستقبلات
الشممية (Vogt, 1995)

تصل جزيئات الرائحة Odor molecules (الفرمون) وتتمتص على سطح الشعيرية الحسية ومن ثم تنتشر باتجاه الأنابيب التقبية للشعيرية وتعبر من خلاها 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 بوساطة موقع استقبال نوعية Receptor molecule ذات طبيعة بروتينية موجودة 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 شيئاًً أيضاً ويؤدي إلى تغيير في نفاذية الغشاء للايونات 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 المعدقات المتشكلة غير فعالة وذلك بفضل تفككها 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 التبيه 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 تجذب 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، فيرقات الذباب الأزرق، تتجذب لرائحة الأمونيا أثناء فترة التغذية، ولكن عندما تنهي البرقة تطورها في الطور الثالث وتتوقف عن التغذية، فتصبح الاستجابة للأمونيا عكسية.

تختلف الاستجابة حسب تركيز رائحة المنه، وبشكل عام تزيد قوة الاستجابة، سواء 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 بتركيبتها 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- الفرمونات والإفرازات الدافعية Pherom ones:

تشبه الفرمونات الهرمونات من حيث أنها تنتج من قبل غدد متخصصة وترتؤثر 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.

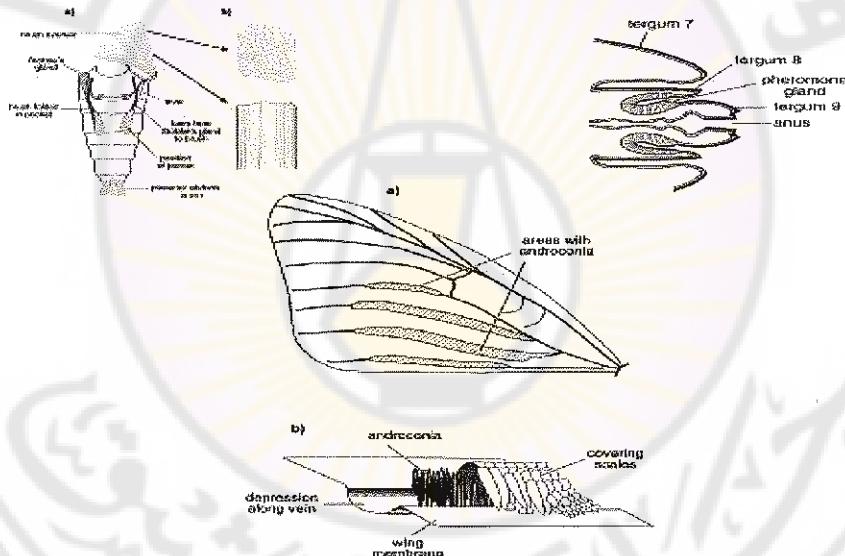
تستقبل غالبية الفرمونات عن طريق الشم إلا أنه يوجد بعض الفرمونات التي تؤثر عن طريق الفم. تفرز الفرمونات بكميات ضئيلة جداً عند الحشرات بحدود ميكروغرام أو نانو غرام.

تنتج غالبية الفرمونات من قبل غدد متخصصة، تأخذ وضعيات مختلفة على جسم الحشرة، إلا أن هناك بعض الحالات الخاصة لإنتاج الفرمونات، مثل ذلك الفرمونات الحادة على النضج لدى الجراد الصحراوي، وينتج هذا الفرمون من خلايا البشرة، تتوضع غدد الفرمونات لدى حرشفيه الأجنة، إما على الناحية البطنية أو الظهرية، أو بشكل حلقي حول بطن الحشرة، وتتألف الغدد المفرزة للفرمون من طبقة من الخلايا المفرزة، ولا تحتوي على مخزن لتخزين المنتجات، فينشر الفرمون على سطح جدار الجسم أثناء فترة الدعوة (الشكل ٦,١٢)

إن إفراز الفرمونات لا يقتصر على الإناث فحسب، فعند الفراشات الليلية نجد أن الذكور تطلق الفرمونات المهيجة Aphrodisiac pheromone من غدد خاصة تسمى Stobbe's glands تتوضع على الحلقة البطنية الثانية. وتبدى 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 حرشفة الأجنحة، رواح عطرية، جاذبة وحاثة على التزاوج، وتقوم بإفراز هذه المواد غدد مرتبطة بالحرافش وتدعى هذه التراكيب المعقدة بالمشبقات (Androconia) وتكون هذه الحرافش مبعثرة على أجنحة الفراشات التابعة لفصيلة Pieridae، أو قد تكون مجتمعة، وتأخذ شكلاً ممتدًا طولياً 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).

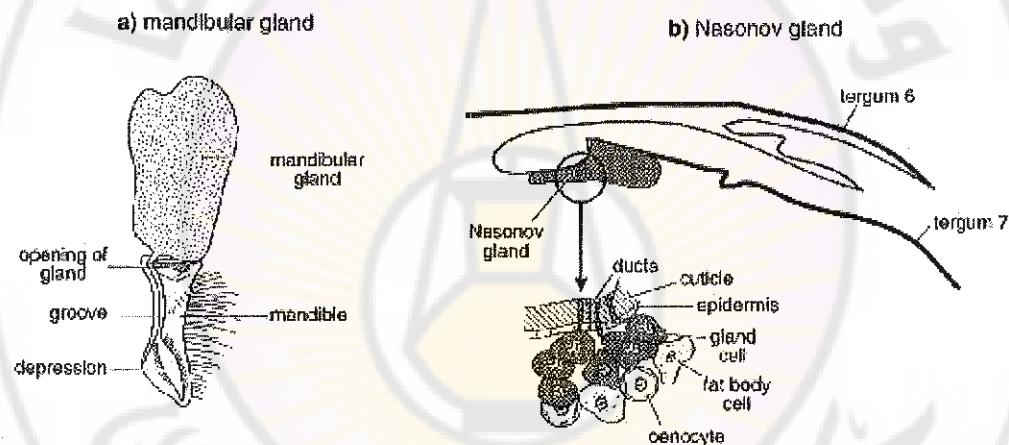


الشكل ٦,١٢، مقطع طولي في مؤخرة بطن فراشة ليلية يبين توضع العدد المفرزة للفرمونات الجنسية (أعلى) (Birch, 1970).

توضع غدد الفرمونات المهيجة والفرشاة المساعدة في نشر الفرمونات (الوسط).

توضع المشبقات على حرافش أجنحة بعض حرشفيات الأجنحة (الأسفل)

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



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

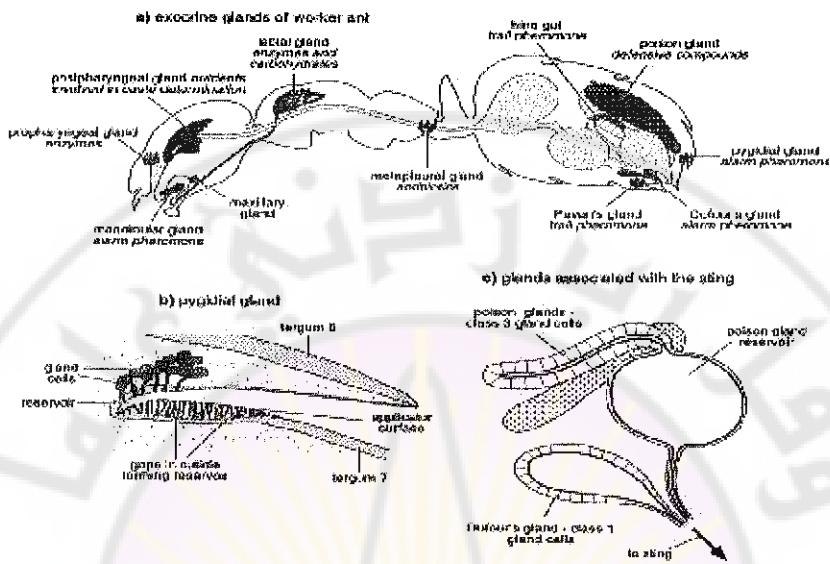
ويوجد لدى النمل، غدة فكية، إضافة للغدد السامة وغدة دفور Duffour وتحدد هاتان الغدتان بإبرة اللسع وكذلك غدد أخرى في منطقة نهاية البطن وهي غدد Pygidial Pavan، (الشكل ٦,١٤).

وهناك طرائق عدّة لدراسة تأثير الفرمونات (وبخاصة الجنسية منها) في الذكور، نذكر منها طريقة الكتروانتينوغرام Electroantennogram : 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 أولى ومن ثم على مضخم ومن ثم على جهاز تسجيل. ويمكننا مشاهدة استجابة قرن الاستشعار على شاشة هذا الجهاز وذلك بعد كل تحريض شمسي (فرمون جنسي) يقاس هذا الجواب بالمليي 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 تركيز متساوية يكون المحرض ذو التركيب الكيميائي المشابه لفرمون 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، غالباً 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 ويطير بعكس اتجاه الريح قاصداً الأنثى، ويكون طيرانه متعرجاً إذ إنه يدور إلى الخلف وإلى الإمام 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، وتنثر مراحل الغزل والتزاوج بوسائل المخاطبة عن

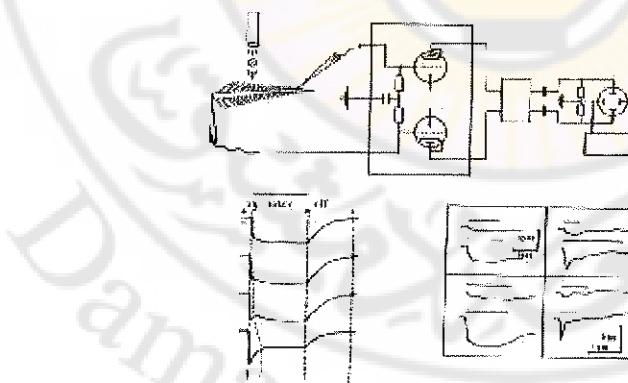
قرب حيث تشمل الإشارات البصرية (الغمز) أو اللمسية أو الحسية، وحدها أو مع الفرمونات، وقد يبقى الفرمون الجنسي بعيد المدى والذي أطلقته الأنثى أكثر استجابة.



الشكل ٦,١٤ غدد الفرمونات عند شغالة النمل

أ- مقطع طولي في الجسم بين الغدد الرئيسية مظللة باللون الأسود (Holldobler & Wilson, 1990)

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



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

أما عند حشرات قلف الصنوبريات، فإن هذه الحشرات تقوم بإفراز فرمونات التجميع Aggregation pheromones الخاصة بال النوع، أو خليط من الفرمونات الخاصة بال النوع، من الأمعاء الخلفية ويخرج مع البراز، والمعروف أن أشجار الصنوبر تقاوم هجوم حشرات القلف بطرد الحشرات الثاقبة أو إغراقها بعصارتها الكثيفة، ولكي تغلب حشرات القلف على هذه الظاهرة فإنها تهاجم الأشجار بأعداد كبيرة بآن واحد، وتدخل فطراً يؤدي إلى حدوث خلل في الجهاز الوعائي للشجرة المصابة. ولكي تجمع الأفراد بشكل جماعي (بأعداد كبيرة) يغادر أحد الجنسين العائل القديم، ويطير 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 أثقباً، كنتيجة مباشرة لمؤثرات كيميائية في الغذاء، وتفرز الحشرة أثناء التقب، كما ذكرنا سابقاً مع البراز الفرمونات. كما تساعد بعض المركبات الطيارة من النبات العائل نفسه على جذب هذه الحشرات مثل الميرسين الذي يجذب حشرات BrevicomisDentroctonus 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 الخطورة ونجدها عند الكثير من الحشرات مثل: المن والنحل والنمل.

و تستخدم الطفيلييات 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 لنوع 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 فرmonات التعليم الخاصة بحشرات أبو العيد وذلك كآلية للحفاظ على نسلها الذي يمكن أن يتطور داخل حشرات المن ولكن يتم التهامه من قبل المفترسات.

رابعاً - العيون والرؤبة :

تدرك الحشرات الضوء بوساطة عدد من الأعضاء الحسية المختلفة، من أهمها العيون المركبة والعيون البسيطة بنوعيها الظهرية 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 وتمر 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 والجلب العصبي البطني.

تمتاز عين الحشرة بقدرتها على تمييز الحركة، وكذلك احتمال تميزها 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 الظهرية *Ocelli* فنجدتها إلى جانب العيون المركبة لدى الحشرات الكاملة وحوريات الحشرات ذات التطور الناقص ويكون عددها ثلاثة عيون بسيطة أما يرقات الحشرات ذات التطور الكامل والتي لا تحتوي على عيون مركبة فإن لديها العيون البسيطة الجانبية *Stemmata* على جنبي الرأس.

لا تزال وظيفة العيون البسيطة الظهرية Ocelli غير واضحة تماماً ولكن من المحتل أن يكون لها تأثير منه 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 النطوير وتشغل حجماً مختلفاً على جانبي الرأس وتتضمن بذلك حلاً واسعاً للرؤية وفي جميع الاتجاهات. تمتد العيون المركبة عند بعض الحشرات من الناحية الظهرية وتلتامس على طول الخط الوسطي مثل رتبة Syrphidae وتدعى في هذه الحالة باسم الرؤية الشاملة Holoptic.

قد تكون العيون المركبة مختلفة عند بعض الحشرات أو غير موجودة عند الحشرات المتطرفة 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 متلاصلاً وتأخذ شكلاً سداً (الشكل ٦,١٦).

آ - تركيب الوحدة البصرية Ommatidia:

تتألف الوحدة البصرية بشكل رئيسي من جزأين أساسين 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 الكيوتيكل وتشكل عدسة محدبة الطرفين ناتجة عن تبالي طبقات موازية للسطح ومعامل الانكسار عندها يكون مختلفاً. تتعدد القرنية بعد كل انسلاخ وتفرز من قبل خلويتين من خلايا البشرة مولدين للقرنية Corneagen و من ثم تتراجع هاتان الخليتان إلى جانبي القرنية لتشكلان خلايا تحتوي ملونات cells عند غالبية الحشرات ولذلك تدعى 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 حقيقة المخروط Eucone فتحتوي هذه الخلايا على سائل شفاف.

- الخلايا الشبكية Retinual cells

تحتوي الوحدة البصرية عادة على ثمانية خلايا شبكية، وقد يختلف هذا العدد في بعض الأحيان. وتشكل هذه الخلايا شبكة أسطوانية تتدخل بين قاعدة المخروط البلوري Rhabdomere والغشاء القاعدي Basal lamina وترسل كل خلية شبكية محوراً (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 الاولية Primary pigment cell وعددتها اثنان تمتدان من القرنية وحتى قمة الخلايا الشبكية، والنوع الآخر هو الخلايا الملونة الثانوية Secondary pigment cell والتي يكون عددها مختلفاً (من 18-12 حسب نوع الحشرة) وتحيط هذه الخلايا بالشبكة.

تجتاز القصبات الهوائية عند غالبية الحشرات الغشاء المتقب وتشعب داخل الشبكة 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 الواسعة وحيدة القطب. أما الخلايا الشبكية الأخرى فلها محاور عصبية طويلة تصل إلى النسيج المخي الخارجي Medulla (انظر الجهاز العصبي).

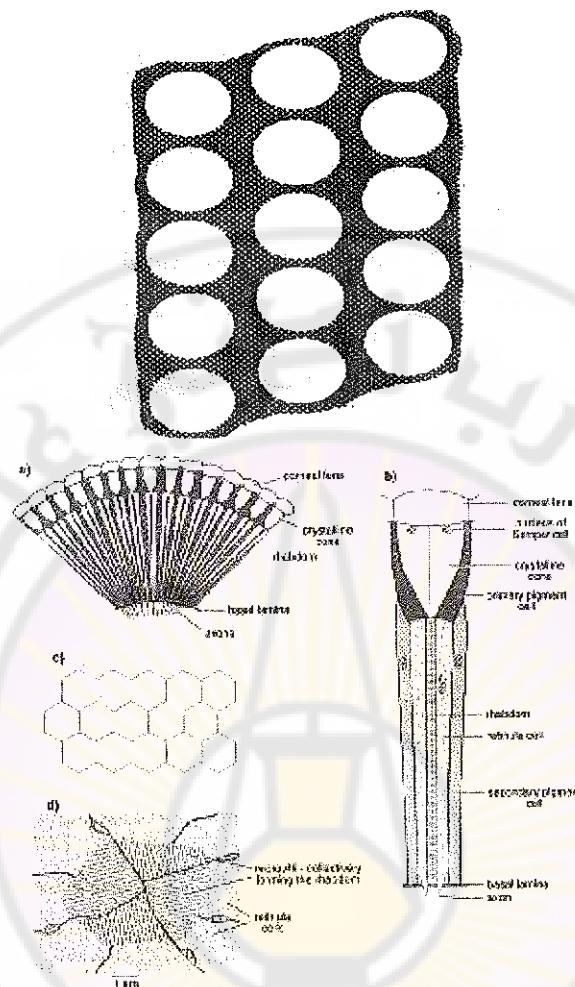
ب - تحورات الوحدات البصرية :

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 غمية الأجنحة ونصفية الأجنحة وثنائية الأجنحة لا تشكل خلايا سيمبر المخروط البلوري المعروف، ولكنها تصبح شفافة ولا تحتوي 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 سمبر مخروط بلوري يحوي سائل شفاف وتسمى بهذه الحالة وحدات مخروطية حقيقية المخروط **Eucone** (الشكل ١,١٧) .





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

آ- 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 Crystalline tract سيمبر. وتشكل هذه الخلايا مسطحاً عاكساً (الشكل Exocone 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 فلدي 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 والفراسات 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 كافةً وحوريات الحشرات ناقصة التطور. وقد لا توجد هذه العيون عند بعض أنواع الحشرات. ويبلغ عدد هذه العيون بشكل عام ثلاثة عيون، موزعة على شكل مثلث في رأس الحشرة.

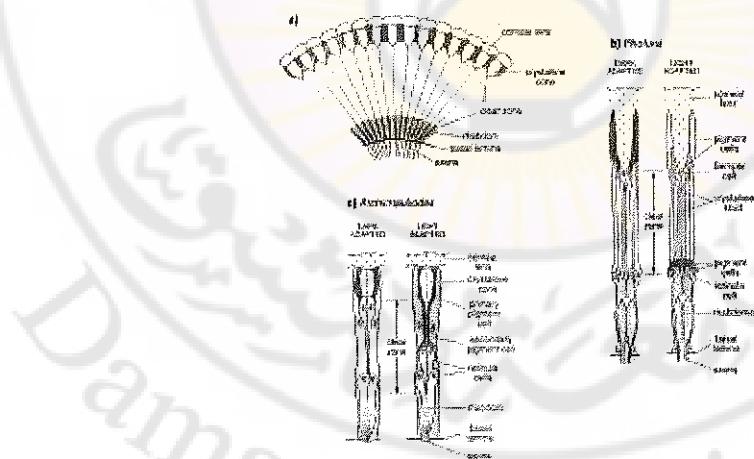
تتألف العين البسيطة من الأجزاء التالية (الشكل ٦,١٩) :

القرنية Corneal lens: تكون طبقة الكيوبتيكل 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. تتضم هذه الخلايا على هيئة مجموعات لتشكل الشبكية أما وحدات المحاور البصرية فتتجمع وتشكل المحور البصري Rhabdome

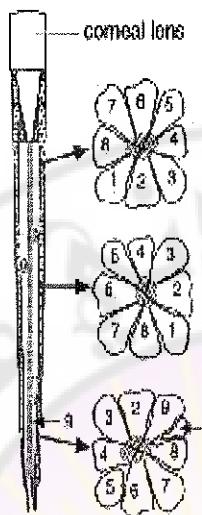
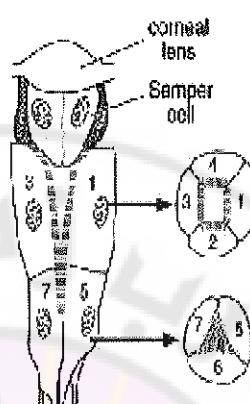
الخلايا الملونة (المحببة) Pigment cell: تتوضع عند بعض الحشرات بين خلايا الشبكية وفي بعض الأحيان تحتضن خلايا الرؤية المواد الملونة.



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

- بـ- عين مركبة خارجية المخروط في الضوء والظلمة.
- جـ- عين مركبة حقيقة المخروط في الضوء والظلمة.



a) *Apis*b) *Lepisma*

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

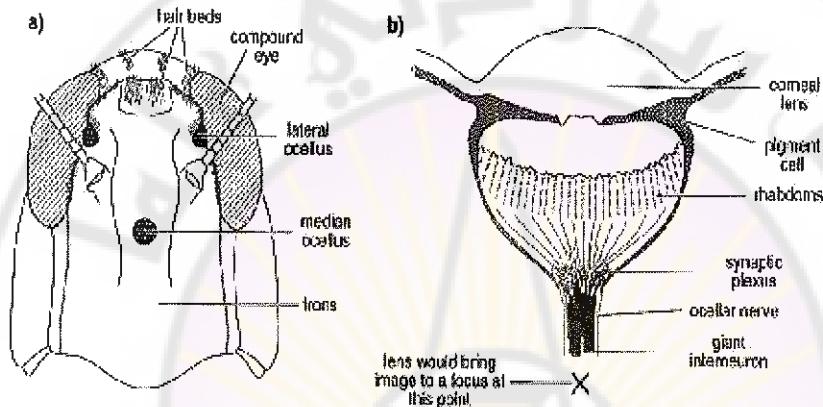
(Hamann & Meinecke, 1979)

شكل المحاور العصبية لخلايا الرؤية والتي تترك العين البسيطة شبكات عصبية مع عصب العين البسيطة وذلك بمساعدة الخلايا العصبية الواسعة 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 بروية الأشكال إلا أنها تعطي معلومات حول تغيرات الإنارة وحول الوضوح التام وذلك كما يلي: إن العصب البصري الوارد من العيون البسيطة يولد تفريغاً 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 لذبابة *Boettcherisca Peregrina* يزداد فيها معدل النبضات الغريزي وأخرى ينخفض.

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



الشكل ۱۶.۱۹- منظر أمامي لرأس ناطاط يبين توضع العيون البسيطة الظهرية عليه

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

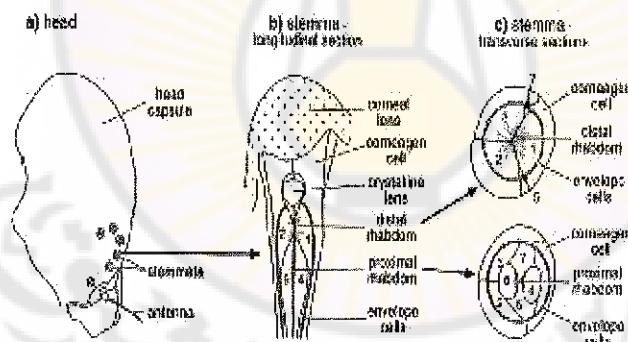
٣ - العيون البسيطة الجانبية :*Stemmata*

تعد العيون البسيطة الجانبية هي أعضاء الرؤية عند يرقات الحشرات كاملة التطور وتتوسط على جانبي رأس الحشرة ويختلف عددها حسب نوع الحشرات (من ۱ - ۷ عيون على كل جانب من الرأس). وترتبط هذه العيون بالفصوص البصرية للمخ الأولى كما هو الحال في العيون المركبة.

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

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

ت تكون العيون البسيطة الجانبية عند برقة فراشات من ثلاث خلايا تشكل عدسة مثلثية الشكل ومنشأ هذه الخلايا هو البشرة. ويوجد أسفل الكيويتيل العدسة البلورية التي تتكون من ثلاث خلايا ويتصل بكل جهاز عدسي سبع خلايا حسية ذات صبغات كثيفة: تشكل ثلاث خلايا من الأعلى المحور البصري القريب *Proximal Rhabdom* وأربع خلايا مركزية تشكل المحور البصري القريب *Distal Rhabdom*. وتحاط الخلايا الحسية بغشاء خلوي رقيق تعده طبقة من الخلايا المولدة لقرنية. وتنصل الألياف العصبية (المحاور العصبية) من الخلايا العصبية إلى الفص البصري للمخ الأول.



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

ب- مقطع طولي في العين البسيطة بين أجزاءها المختلفة.

ج- مقطع عرضي بين 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 تختفي إلا على محور بصري واحد لذلك لا تستطيع أن تدرك كامل الشكل.

ترى اليرقة عدداً من النقاط الضوئية متساويةاً عدد العيون البسيطة الجانبية ١٢ بالنسبة ليرقات حرشفية الأجنحة، ٦ من كل جهة من جانبي الرأس. وأنثناء 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 :

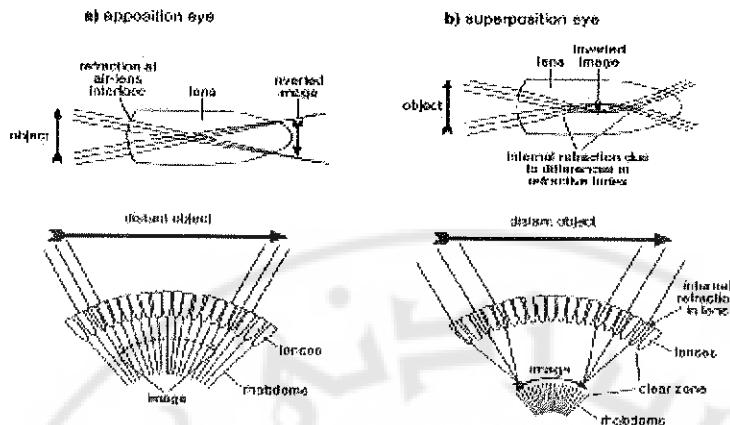
يتم تشكيل الصورة عند الحشرات النهارية والتي لها عيون ذات رؤية منفصلة (Apposition) على النحو التالي (وذلك حسب نظرية الرؤية على شكل موزاييك): تشكل كل وحدة بصرية صورة لجزء محدد من حقل الرؤية ولكل صورة درجة من التركيز تختلف من وحدة بصرية إلى أخرى، ويعتمد ذلك على كمية الضوء المنعكسة من الجسم وتحقق بذلك مجموع الوحدات البصرية للعين المركبة سلسلة من النقط الضوئية على درجة مختلفة من الكثافة (شكل موزاييك) تتحقق 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 تتدخل مجالات الرؤية للوحدات البصرية المجاورة، أما كمية الضوء التي تنتقل خلال العدسة فإنها تنتقل بقوة كلما زادت زاوية سقوط الضوء.

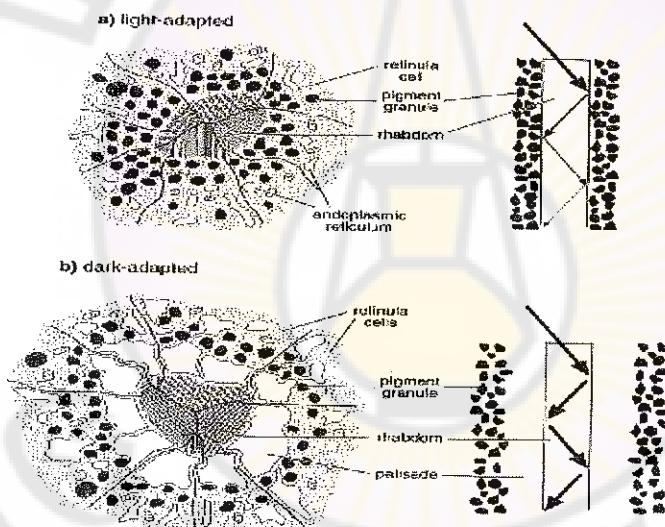
وبما أن الوحدات البصرية منفصل بعضها عن بعضها الآخر بوساطة الخلايا الملونة، فإن محورها البصري لا يستقبل إلا الضوء الوارد من القرنية المطابقة للوحدة البصرية (الشكل ٦,٢١). يتركز الضوء الساقط على القرنية عند النحل داخل المخروط البلوري، وبعد هذا المستوى تبتعد الأشعة الضوئية، وتمتص الأشعة الجانبية من قبل الخلايا 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 والعادة 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 يتمتص، 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 المتراكبة SuperPosition، وتستخدم الحشرة بهذه الطريقة أكبر كمية من الضوء، لأن جزءاً بسيطاً منه يتمتص عن طريق الصبغات، ومن ثم تتأقلم الحشرة مع الرؤية في الضوء الضعيف أو الليل.



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

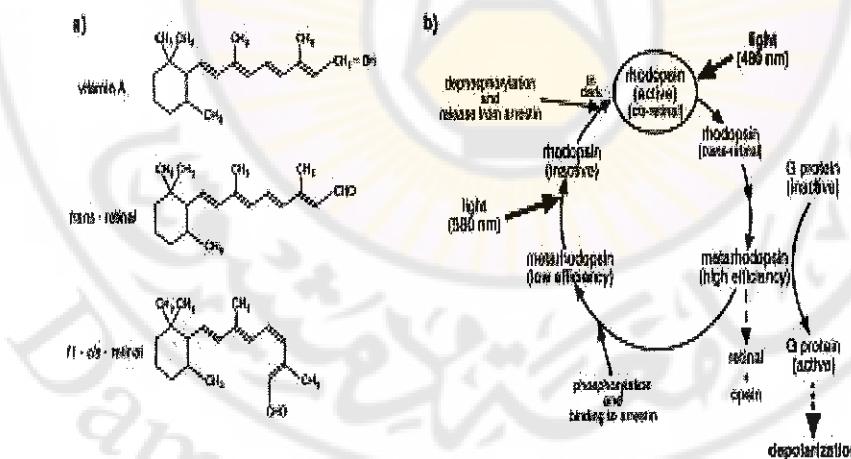


الشكل ٦,٢٢ التأقلم مع تغييرات شدة الضوء وحركة الخلايا الملونة وانعكاسات الضوء الوارد ضمن المحور البصري (Snyder & Horridge, 1972)

بـ- استقبال الضوء والنشاط الكهربائي :

بعد 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 كلباً على السطح الداخلي، وكما هو الحال بالنسبة لأفراد المملكة الحيوانية كافة، عند الحشرات أيضاً تتدخل الصبغات المستقبلة للضوء، لتحويل الضوء إلى تنبيه عصبي، وهذه الصبغات هي :

الرادوبسين (Rhadopsine) التي تتكون من بروتين (Opsin) والريتينال (C₁₉H₁₇Cho) الناتج عن فيتامين A وينتج الرادوبسين باستمرار، ولكن يزال أيضاً باستمرار وذلك بوجود الضوء، أما في الظلام فلا تحدث إزالة للرادوبسين وبذلك يترافق، إن انطلاق الريتينين مع تغير في ترتيب الجزيئات يؤدي إلى إزالة قطبية المحور العصبي Depolarization مؤدية للتتنبيه العصبي (الشكل ٦,٢٣).



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

تملك خلية الرؤية في العين المركبة جهداً كهربائياً يتراوح ما بين : - ٢٥ و- ٧٥ ميللي فولطا أثناء الراحة، وتدل الإشارة السالبة على أن السطح الداخلي للخلية سالب. وبخضص الضوء الساقط على هذه الخلايا الجهد (كما هو الحال في شغاله 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 الناقليات الغشائية، وهذا الجهد الضعيف يحافظ عليه طوال فترة التحرير، وهو يمثل الجهد المستقبلي، ويزداد بازدياد شدة الإضاءة، وينتقل كهربائياً إلى جسم الخلية، وعلى امتداد المحور العصبي.

أما بمستوى التشابكات العصبية للخلايا الوابلة، وحيدة القطب للصيغة العقدية، فإن الجهد المستقبلي يحرض جهداً ما بعد تشابكيها، مفرطاً في القطبية ومدرجاً وينتقل هذا الجهد الأخير دون تزايد على امتداد المحور العصبي للخلايا العصبية الوابلة.

ج- شدة البصر وحساسية العيون المركبة :

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

ولقد بيّنت 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 كاليفوريا، والجراد أن تمييز الأجسام بزاوية فصل قدرها ٣٠ درجة. وتكون شدة البصر أقل جودة في الضوء المنخفض وقد يرجع ذلك لخلايا

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

وتعتمد الحساسية على الاتصالات العصبية خلف العيون، وعلى صفات الرؤيا، وكذلك على مدى تكيف العين مع ظروف الضوء السائدة، حتى تستجيب العين يجب أن تقوم الصبغات البصرية بامتصاص قدر كافٍ من الضوء، حتى تولد جهداً في المحاور العصبية خلف الخلايا الشبكية. كما تختلف الحساسية باختلاف طول الموجات الضوئية، غالبية الحشرات تستجيب إلى مدى من الموجات الضوئية يمتد من ۳۰۰ - ۶۵۰ ميلي ميكروناً.

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 (۳۱۰) لدى العيون Apposition وترداد بنسبة (۶۱۰) لدى العيون Superposition.

يكون هذا التكيف سريعاً بالنور، ويحصل نتيجة لمراحل عدّة هي :

- التحكم بكمية الضوء التي تصل إلى التراكيب الحساسة للضوء والتي يمكن أن تتم بطرق عدّة 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 السيالة الضوئية التي تصل إلى المحور البصري بشكل واضح (راجع الشكل ۶,۲۲).

- يوجد تكيف للخلايا الشبكية نفسها، ويرتبط هذا التكيف بدورة الرودوبيسين Rhodopsin (الملونات البروتينية) والتي أصلها فيتامين A، إذ إن الإثارة تؤدي إلى

تفكك جزيء الروذوبسين، ويقل بذلك عدد جزيئات الملونات وبالعكس يزداد عدد الجزيئات الصبغية بالظلمة وذلك بتجددها.

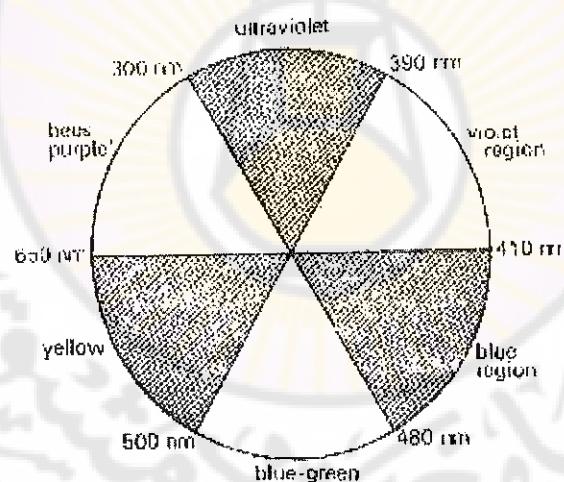
وبما أن حساسية الخلايا المستقبلة للضوء تعتمد على كمية الملونات، فإن هذه الأخيرة تزداد عندما تكون الحشرة في وسط مظلم وتقصى عندما تكون في وسط مضيء.

٥- 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 مختلفاً) بأنه يوجد نوعان مميزان من المستقبلات: المستقبلات الأولى حساسيتها بحدود الأشعة فوق البنفسجية أي ٣٦٠ نانو متر، والمستقبلات الأخرى فهي بحدود ٥١٠ نانو مترأً أي في اللون الأخضر، أما بالنسبة للنحلة فإنها تستطيع تميز 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، بنفسجي وقرمزي، ولكنها لا ترى اللون الأحمر (الشكل ٦٢٤). ولدى بعض الحشرات، مثل ذبابة كاليفوريا 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 شبكيّة 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 عادة اللون الأزرق أو الأصفر، أو الأحمر، ومرد ذلك يعود لأن زهرة الخشاش تعكس كمية كبيرة من الأشعة فوق البنفسجية. ومن

الملاحظ أن هناك توافقاً ما بين ألوان الأزهار وملحقاتها، 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 الملحقات فإن لون الأزهار الشائع يكون الأحمر.

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



الشكل ٦,٢٤ دائرة اللون تبين الألوان المميزة من قبل النحل تشكل المساحات المطللة الألوان الأساسية).

و- صفات خاصة :

تستطيع الحشرات الفصل ما بين الأجسام، كما ذكرنا سابقاً، إذا كانت درجة الفصل فيها درجة واحدة، ولذلك تكون الأجسام الكبيرة مرئية لغالبية الحشرات. وقد لوحظ أن الجراد يتأثر بالأشرطة السوداء، على أرضية بيضاء، فتتجذب الحشرة إلى حافة الأشرطة التي يلقي فيها الأسود مع الأبيض، كما أنها تفضل الأشرطة الرأسية عن الحواف المستديرة، أو المتموجة، كذلك الأشكال الطويلة عن القصيرة، وقد تكون مثل هذه السلوكيات 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 التبييه الناتج من الحركات البسيطة سواء للعين أو للجسم.

كما تستطيع أغلب الحشرات أن تقدر المسافة وبدقّة 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 التبييه 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 بعادتها 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 تفздفه الحشرة من الفتحة الشرجية، أو باستعمال حركات الجسم، وبعضها الآخر من هذه الحشرات المائية يمشي أو يتزلق على سطح الماء معتمدًا على أرجلها المت拗رة لهذا الغرض، أو على بعض المواد الكيميائية التي تسبب تماسك سطح الماء. تعد الحشرات اللافقارات الوحيدة، إضافة لبعض العناكب التي تستطيع الطيران بنشاط، وتحكم في اتجاه الطيران ومدته، ولها القدرة على قطع مسافات واضحة.

إن هذه الحركات الفعالة والنشطة تتطلب، ليس فقط جهاز تحريك مناسب دائمًا، وإنما أيضاً تخصصات متساوية الأهمية في المظاهر المورفولوجية والفيزيولوجية والكيمياء الحيوية، للتزويد بالأكسجين اللازم، والطاقة الضرورية لحفظه 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 مولفة 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 فيزيولوجيا 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 :

تشعب 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 توضيعها إلى ما يلي :

١ - العضلات الحشوية : *Visceral muscles*

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

٢ - العضلات الهيكليّة :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 يرقات حرشفيّة الأجنحة) ويختلف ترتيبها من مجموعة إلى أخرى. تتوزع العضلات الهيكليّة، وبخاصة في منطقة البطن والحلقات ما قبل التناسلية، إلى ثلاثة مجموعات هي :

- العضلات الظهرية Dorsal muscles
- العضلات البطنية Ventral muscles
- العضلات الجانبية Lateral muscles

ونقسم العضلات البطنية والظهرية إلى عضلات طولية (Longitudinal muscles) وعضلات عرضية (Transversal muscles). تمتد العضلات الطولية على طول الحلقة البطنية وترتبط بالطيات بين الحلقة أو ترتبط بمنطقة (Antecosta) لحلقتين بطينيتين متاليتين وذلك عندما تتصالب طبقة الكيويتيل.

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

تعد العضلات العرضية وهي عضلات داخلية مقارنة بسابقتها، عضلات الحاجزين الحاجزين الظاهري والبطني. أما العضلات الجانبية فهي عضلات ما بين حلقة وترتبط بالترجمة والأستerna. وتعد العضلات الجانبية عضلات ضاغطة فعند تقلصها تقرب الترجمة من الأستerna.

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) فتصل بالفك العلوي عند الحشرات القارضة عضلات قوية وسميكه تماماً أغلب تجويف الفم، ولا توجد عضلات داخل الفك نفسه، بينما توجد عند الزوائد المقسمة عضلات داخل الأجزاء نفسها، كالفكين السفليين مثلًا إضافة للعضلات التي تتصل بقاعدة الفك السفلي والتي منشؤها الهيكل الداخلي للجسم. فتحرك 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 وخاصة عند العضلات الحشوية. تتوضع الليفيات Myofibrils والتي تمثل عنصر التقلص الرئيس داخل الليف العضلي بشكل متواز وتتجمع على هيئة شبكة تدعى (Filaments).

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

يحتوي الليف العضلي ذو الشكل الأسطواني على عدد من النوى ويحاط بالغشاء العضلي (Sarcolemma) ويكون هذا الغشاء من الصفيحة القاعدية (أو الغشاء القاعدي) (Basal lamina) والغشاء الساركوبلاسمي (Sarcoplasmic membrane) وتحتوي الساركوبلاسم العضلية (Sarcoplasm) على المكتنفات الخلوية

المعتادة جهاز غولجي - الشبكة الساركوبلاسمية الداخلية (Sarcoplasmic reticulum) وجسيمات كوندرية، إضافة لاحتوائها على جزيئات الغليكوجين المترابطة. يعد وجود الليف العضلي (Myofibrils) من أهم مميزات الخلية العضلية، وتتوسط الليف Filaments على هيئة ساركومير Sarcomere والتي تتوافق حدود الخط (Z) (الشكل ١). وقد تكون هذه الوحدات العضلية (ساركومير) طويلة كما هو الحال عند العضلات الحشوية (٧ - ٨ ميكرون) 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 الليف في الليف العضلي (الشكل ٢) :

- **الليف الكبير** (Thick filament) : والتي يبلغ قطرها حوالي ١٥٠ أنغستروم، ويتكون من بروتين الميوzin Myosin الذي يمتد عبر كامل الشريط (A) ضمن الساركومير .

- **الليف الدقيق** (Thin filament) : يبلغ قطرها عند العضلة في حالة الراحة نحو ٥٠ أنغستروم، ويتكون من بروتين الأكتين (Actin) الذي ينضم له التروبونين (Tropomyosine) وكذلك التروبوميوzin (Troponine , A, B) . نلاحظ ضمن الشريط الغامق (A)، حيث تغيب ليفات الأكتين، شريط آخر فاتح اللون هو الشريط (H) حيث تمتد ليفات الأكتين من الخط (Z) وإلى حافة الشريط (H). ونلاحظ منطقة فاتحة أخرى على حدود الخط Z حيث تغيب ليفات الميوzin تسمى الشريط (I) .

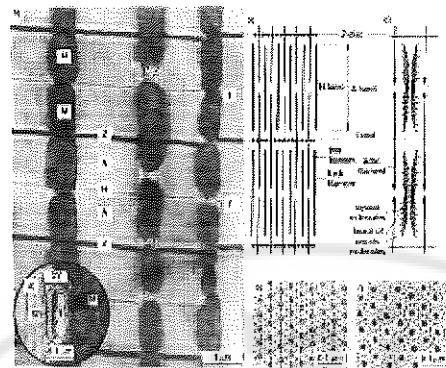
تنضم الليف الكبير والصغير إلى بعضها بعضاً بوساطة جسور عرضية بمستوى الشريط (A) ويختلف توزيع هذه الليف حسب نوع العضلات (عضلات حشوية - عضلات طيران) (الشكل ١). ويشكل عام تتميز العضلات ذات العمل البطيء بأن نسبة الليف الدقيق فيها أكبر من الليف الكبير، حيث نلاحظ في العضلات الحشوية

أن ليف الميوزين الواحد يحاط ب ١٢ ليفاً 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 system) أو ما يسمى بجهاز 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 التحريرض داخلياً بسرعة كبيرة، ويلاحظ ارتباطوثيق ما بين هذا الجهاز والشبكة الساركوبلاسمية الداخلية (الشكل ٧,٢).

تنتوذ 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 كاليفوريا تكون الجسيمات الكوندرية لعضلات الطيران مزودة بخنادق متراصة وفيها نقوب نفادية مع القناطر الداخلية، وهذا ما يشجع الحركات الاستقلالية بداخل الجسيمات الكوندرية، وتمثل هذه الجسيمات الكوندرية نحو ٤٠ % من الحجم الكلي للخلية وهي متوضعة بين الليفبات، وذلك حسب علاقة طبغرافية محددة مقارنة بالساكوميرات.

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 شعبات دقيقة للقصبات الهوائية تعبر إلى داخل انغمادات الساركوليم Sarcolemma وتنعمق داخل الخلية العضلية وخاصة في منطقة الجهاز الأنبوبي T-system، ولها علاقة وثيقة بالجسيمات الكوندرية، وتكون هذه الشبكة من القصبات منظورة جداً عند عضلات الطيران. أما عند العضلات الحشوية فتقاسم القصبات الهوائية مع الأعضاء التي تحيط بها.



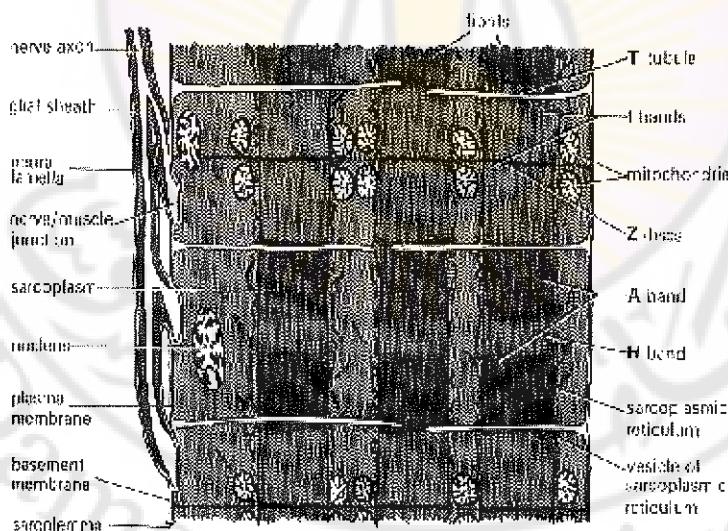
الشكل ٧,١ الترکیب العام للیف العضلي

A-صورة بالمجهر الإلكتروني لقطع طولي في عضلة طيران (جيسيمات كوندرية M، جهاز الساركومير الأنبوبي T، الشبكة الساركوميرية الداخلية SR) (Smith, 1972)

b,c: الشراطط المختلفة في منطقة الساركومير العضلي.

e: توزع الليفبات العضلية في عضلات الطيران.

f: توزع الليفبات العضلية في العضلات الحشوية.



الشكل ٧,٢ رسم تخطيطي لمنظر جانبي لجزء من الیف العضلي بین ترتیب مكوناته المختلفة

٢ - أنواع العضلات :

توجد الليففات متمايزة بشكل واضح عند غالبية العضلات الهيكالية، أما عند العضلات الحشوية فلا تكون منعزلة، ويمكن تمييز أنواع متعددة من العضلات، وذلك حسب شكل ليفاتها وتوزعها (الشكل ٧,٣).

آ - العضلات الأنبوية : *Tubular muscles*

تمتاز هذه العضلات بأن لأليافها قطرًا صغيراً نسبياً، وأنشاء إجراء مقطع عرضي في هذه العضلات تبدو الألياف العضلية أنبوية لأن النوى تتوضع داخل عمودentral من السيتوبلاسم، وتتوسط الليففات على هيئة صفائح حول هذا العمود. ونجد هذه العضلات عند غالبية عضلات جسم الحشرة وعند عضلات الطيران لحشرات (Odonata , Blattodea).

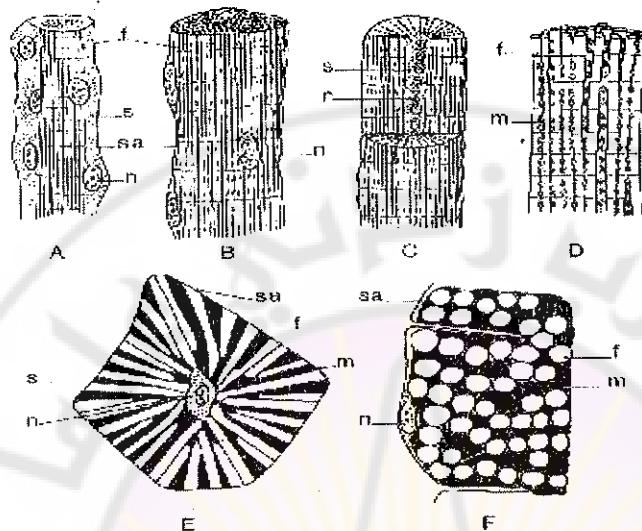
ب-العضلات ذات الليففات الميكرونية : *Cloise-packed muscles*

لا تتجاوز قطر الليففات (*Fibrils*) عند هذه العضلات الميكرونون (٠,٥ - ١ ميكروناً)، وتُضم هذه الليففات وبقوّة 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 مستقيمات الأجنحة وحرشفيات الأجنحة وكذلك *Trichoptera*.

ج - العضلات الليفية : *Fibrillar muscles*

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

هذه العضلات عند عضلات الطيران غير المباشرة للذباب، وغمدات الأجنحة، وشبكة المجنحة ونصفية الأجنحة.

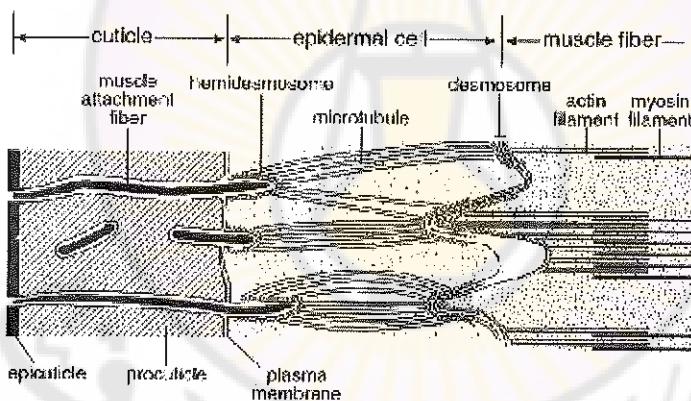


الشكل ٧.٣ أنواع الألياف العضلية الهيكلية لدى الحشرات.
A: عضلات ذات الليفبات الميكرونية، B: عضلات ذات الليفبات الميكرونية، C: عضلات أليبية، D: عضلات ليفية، E: مقطع عرضي في عضلة أليبية، F: مقطع عرضي في عضلة ليفية.
M: الجسيمات الكوندرية، N: العشاء العضلي، S: التواة، Sa: السيتوبلاسما العضلية

٣- ارتباط العضلات وارتكازها *Muscle insertion*

تتكون العضلات من ألياف طويلة قابلة للنقل، 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 الترجمة)، ونقطة الارتكاز وهو الطرف الآخر الذي يتصل بالجزء المتحرك، وغالباً ما تكون نقطة الارتكاز هي الأبوديم (Apodeme) وهو انغماد الكيويتيل إلى داخل جسم الحشرة (انظر كتاب مورفولوجيا الحشرات).

ترتبط العضلات الهيكيلية بجدار الجسم الخارجي أو الداخلي، وما تجدر الإشارة إليه هو أنه عند نقطة اتصال الليف العضلي بالبشرة تتدخل الأغشية البلاسمية بشكل أصبع وتنماسخ 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، وتمر من النقطة الأخيرة حزمة ليفية (Muscle attachment fiber) إلى الكيويتكيл الخارجي عبر القنوات الثقبية. ونظراً لأن الأبحاث الأولية لم تكتشف الفرق ما بين الأنابيب الميكرونية والاتصالات الليفية فإنها عدتها بنية واحدة وأطلق عليها اسم الأوتار العضلية Tonofibrillae. تصل فقط ليفات الأكتين للغشاء البلاسمي وتدخل ضمن المادة الكثيفة للروابط الخلوية المختلفة (الشكل ٤).



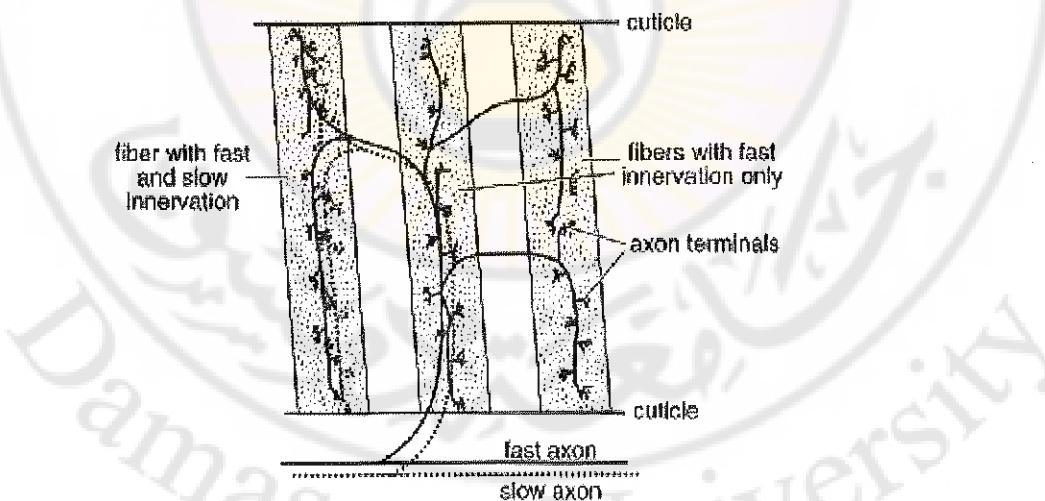
الشكل ٤، رسم توضيحي يبين ارتباط الليف العضلي بجدار الجسم (Caveney, 1969)

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

بين الكيوبتيكل القديم والحديث، ولهذا السبب تستطيع الحشرة متابعة حركتها ونشاطها أثناء التخلص من الكوتنيكل القديم . Ecdysis

٤ - الارتباط العضلي العصبي :

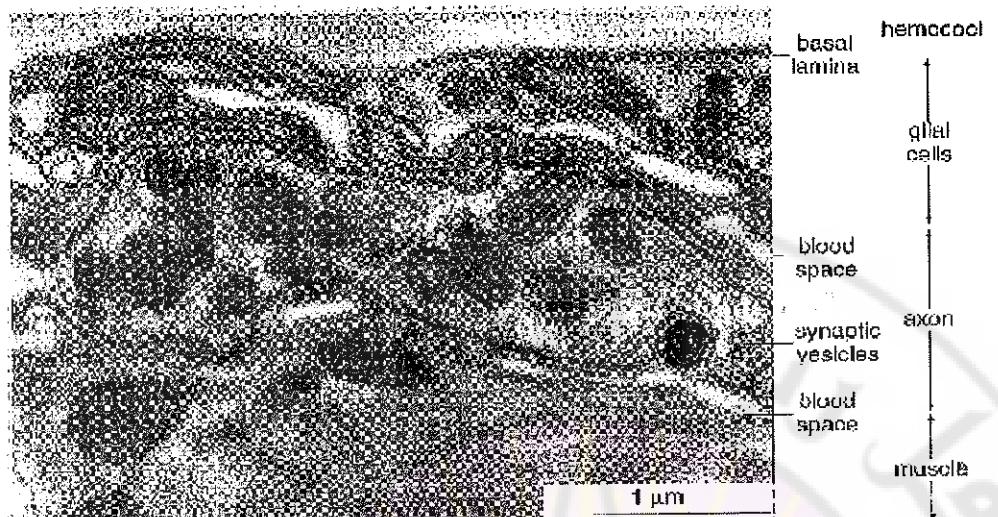
يقتصر تزويد عضلة ما على عدد من المحاور العصبية المحركة، وفي بعض الحالات قد يزود المحور العصبي أكثر من عضلة. ويتصل عادة بكل عضلة محور عصبي سريع Fast axon ومotor عصبي بطيء Slow axon، ويوجد أحياناً محور عصبي مثبط Inhibitory axon. يستقبل ضمن الوحدة العضلية كل ليف عضلي نهايات عصبية من محور عصبي سريع، وبعضها 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 تغذى الألياف كافة، بينما أفرع المحور البطيء تغذى 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 غلiliales، أو أن يدخل إلى عمق الخالية العضلية وذلك بمساعدة انغمادات الغشاء الساركوبلاسمي 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 قطرها بحدود ٤٠٠ - ٢٠٠ آنغوستروم بالقرب من المواقع النشطة (الشكل ٧,٦)، ولا يتجاوز عرض الحيز التشابكي إلى ١٠٠ آنغوستروم وذلك بسبب غياب الصفيحة القاعدية. أما الغشاء بعد التشابك فيكون غير مثني ولا توجد هناك اختلافات تركيبية تسمح بتمييز التشابكات المثبتة عن التشابكات المحرضة، أما الوسيط الكيميائي للتشابكات المحرضة 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 الأعصاب المحركة البطيئة والسريعة عن الاختلافات الكمية في تمرير الوسيط المرتبط بالسائلة العصبية. أما الوسيط الكيميائي المثبت فهو γ(Amino Butyric Acid) GABA.

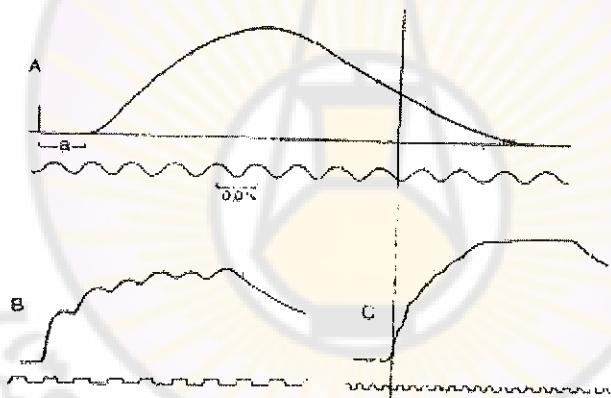


الشكل ٧,٦ رسم تخطيطي يبين الارتباط العصبي العضلي (Smith & Treherne, 1963)
 (تشير الأسهم إلى النقاط التي تغيب فيها خلايا غليل مفسحة المجال إلى ارتباط أكبر ما بين النهايات
 العصبية والغشاء العضلي)

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 (نقطة الارتكاز، والشبكة الساركوبلاسمية) تتدخل لتحديد شكل التقلص العضلي. فعندما تكون نقطة ارتكاز أحد أطراف العضلة أو كليهما متحركة، فإن التقلص يكون متساوي التركيز (Isotonique) وتؤدي إلى قصر العضلة. أما إذا كانت نقطتا الارتكاز ثابتتين فيكون التقلص متساوي الأبعاد

(Isometrique) وفي هذه الحال لا يقصر طول العضلة ولكنها تشتت، 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 تحرر العضلة بمنبهات متتالية فإمكانية وجود جمع للهزمات الأولية وارد، 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 متوج 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 (تكزز كاملاً). (الشكل ٧,٧).



الشكل ٧,٧ تقلص العضلات

A - الخط البياني ل twinking عضلات الرجل الخلفية لحشرة *Tettigonia*.

B - الخط البياني ل twinking غير كامل لعضلات ساق رجل حشرة *Decticus*.

C - الخط البياني ل twinking 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 داخل الليف العضلي، خاصةً في المكان الذي يلتقي فيه الجهاز T مع الشبكة الساركوبلاسمية الداخلية حيث يكونان موقعين مهمتين 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 (ATPase)، ويؤدي نشاط هذا الأنزيم إلى تنشيط تحليل جزيئات الـ ATP (الشكل ٧,٨). وتؤدي الطاقة الناتجة عن تحليل جزيئات الـ ATP إلى تغيرات دورية في المعقد أكتين - ميوزين من خلال تكسير الحسور العرضية التي تتشكل من ليفات الميوزين وترتبط بواسطتها ليفات الأكتين مما يؤدي إلى تداخل مجموعتي الليفات فيما بينهما. ومن ثما ينتج قصر ساركومير العضلات وطوله عن تغير في طول الليفات (filaments) ولكنه ناتج عن تداخل مجموعات الليفات فيما بينها، قابل للانعكاس. فعندما يقصر الساركومير فإن ليفات الأكتين تقترب من المركز وبالوقت نفسه تصل نهايتها ليفات الميوزين (الليفات الكبيرة) إلى الخط (Z). وتبدى بعض العضلات (العضلات الحشوية، والعضلات بين الحلقية ليرقات الذباب) تقلصاً شديداً يطلق عليه اسم فرط التقلص Supercontraction وفي هذه الحال تجذب الليفات الكبيرة الخط (Z) الذي يكون متقدماً(الشكل ٧,٩). وتُتبع الحركات نفسها أثناء الراحة، ولكن بشكل

عكسى، ففي نهاية التحرير ينبع 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 الليفوف ومن ثم استرخاء الليف العضلي.

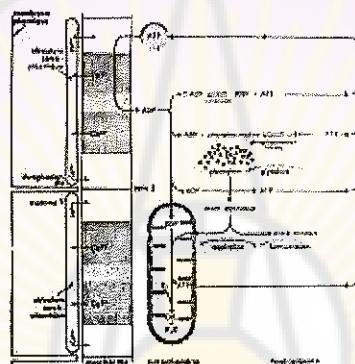
يمتاز تثبيه الألياف العضلية عند الفقاريات بأنه خاضع إلى قانون الكل أو لا شيء، أي أنه أثناء تثبيه أحد الألياف العضلية تثبيهاً كهربائياً كافياً، فإن الاستجابة تكون كاملة، أما عندما يكون التثبيه أقل من الحد الأدنى، (وهو أقل تثبيه يؤدي إلى استجابة الليف العضلي) فنلاحظ أن الليف العضلي لا ينقبض إطلاقاً، وهذا 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 المتنبه، فإذا ابتعدت إحدى العضلات تثبيهاً كهربائياً وفي هذه الأقصى فإن المتنبه ينتقل عن طريق الشبكة الساركوبلاسمية، وبفضل تعدد نقاط التشابك العصبي العضلي، ينتقل التثبيه إلى جميع الألياف التي تشكل العضلة وتقلص هذه الألياف بشدة تنازيلية. أي إن تقلص أول ليف عضلي يصله التثبيه الكهربائي يكون في هذه الأعلى ومن ثم تقل شدة تقلص الألياف العضلية الأخرى كلما ابتعدت عن المصدر المتنبه.

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

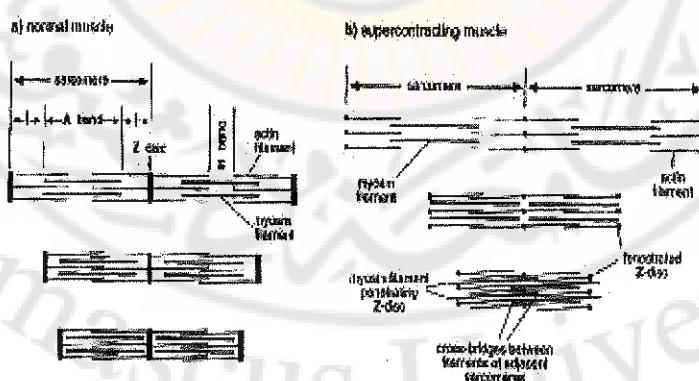
٢ - آلية العمل العصبي العضلي :

يكون معدل التقلص العضلي في الحالة العاديّة مساوياً للسائلات العصبية المستقبلة. ويوجد عند العضلات المتواقة Synchronous muscles توافق واضح ما بين تطور الشبكة الساركوبلاسمية وسرعة التقلص لأن النشاط العضلي يعتمد على

تحرير أيونات الكالسيوم (Ca^{++}) الذي يتبع التحرير. تعمل العضلات الهيكيلية بشكل عام على هيئة أزواج متضادة (عضلات مقربة - عضلات مبعدة، عضلات للطي - عضلات باسطة). ولقد تم تحديد مراقبة الجهاز العصبي المركزي للنطاق المتداوب 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 مقارنة بالجسم، والقوة اللازمة للتقدم متطرفة جداً خلال طور الوقفة.



الشكل ٨,٧,٨ الطرائق الاستقلالية لتجدد الـ ATP وحملاته أثناء النطاق العضلي.

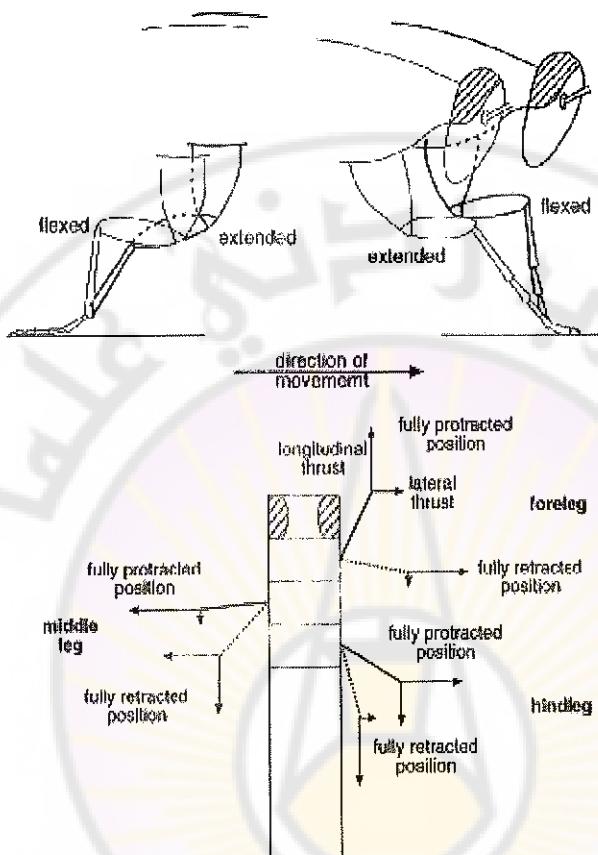


الشكل ٧,٩ آ- تمدد ونقصان العضلات. ب- فرط التقلص في العضلات (Jorgensen & Rice, 1983)

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

c) hind leg pushing

d) foreleg pulling



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 الواسعة لكل رجل من الأرجل، ويوجد داخل العقدة العصبية الصدرية ويعرض نشاط هذا المركز الخلايا العصبية القابضة (عضلات الطyi) وينتبط في الوقت نفسه العضلات الممددة والتي يكون لها عادةً نشاط غريزى، 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 محرضة، فإنها تمارس ثبيطاً 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 التمفصل. إن توافق حركات أزواج الأرجل الثلاثة (الشكل ٧,١٠)، يرتكز على التشبيط الذي تمارسه فيما بينها المراكز المولدة المختلفة. وتقسم العضلات الهيكلية عند الحشرات إلى نوعين، وذلك حسب آلية العمل العضلي هما:

آ- العضلات المترافقـة *Synchronous muscles*

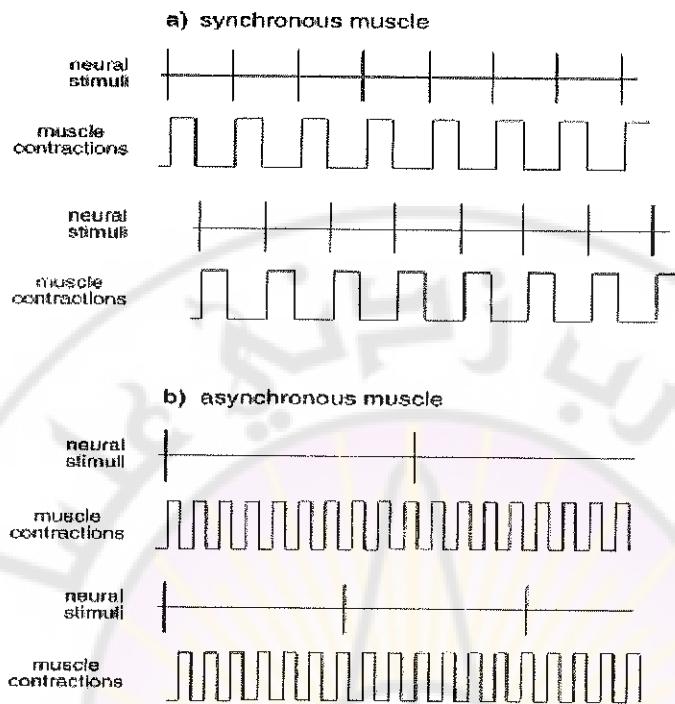
نجد هذا النوع عند عضلات الطيران للرعاشـات ومستقيمات الأجنحة وحرشـيات الأجنحة، حيث يكون إيقاع ضربات الأجنحة خفيفاً ١٨ - ٢٠ ضربة/ثانية عند الجراد، وقد يصل إلى ٥٠ - ٧٠ ضربة / ثانية عند حشرات فصيلة (Sphingidae)، و تستطيع الأجهزة المولدة (Pacemakers) الموجودة داخل العقدة العصبية الصدرية الثانية والثالثة أن ترسل سيالة عصبية متباينة إلى كل مجموعة من العضلات المتضادة ومتـارفة مع ضربات الأجنحة، و نستنتج من ذلك أن هناك توافقاً أكيداً بين السـيـالـات العصـبـية المستـقـيـلة من قـبـل العـضـلـة و حرـكة الأـجـنـحة (مـعـدـلـ التـقـلـصـ العـضـليـ فيـ العـضـلـاتـ المـتـارـفـةـ مـساـوـيـاـ السـيـالـاتـ العـصـبـيةـ المـسـتـقـيـلةـ) (الشكل ٧,١١).

بـ- العضـلـاتـ غـيرـ المـتـارـفـةـ *Asynchronous muscles*

ونجدها عند العضـلـاتـ التيـ تـتـقـلـصـ بـقـوـةـ بـعـدـ وـصـولـ السـيـالـةـ العـصـبـيةـ،ـ والمـثالـ علىـ ذـكـ عـضـلـاتـ الطـيـرانـ عـنـ حـشـرـاتـ ذاتـ الجـناـحـينـ وـخـشـائـيـاتـ الأـجـنـحةـ،ـ تكونـ ضـربـاتـ الأـجـنـحةـ عـنـ هـذـهـ حـشـرـاتـ كـبـيرـةـ جـداـ إـذـ تـصلـ إـلـىـ ١٠٠٠ـ هـزـةـ (ضـربـةـ)ـ /ـ

ثانية كما هو الحال عند حشرة *Forcipomyia*. 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. وتنسجيب هذه العضلات مع ذلك إلى التحريرضات ذات الذبذبة المرتفعة وذلك بتقلص ثابت.

وقد يتم النشاط غير المتوقف مع عدة تقلصات عضلية بوساطة السيالة العصبية وذلك بفضل الخواص الميكانيكية للعضلات والهيكل 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 ١١.٧ يوضح التقلصات العضلية المترافقه مع التبيه العصبي
آ- في العضلات المترافقه. ب- في العضلات غير المترافقه.

من بين العضلات غير المترافقه نذكر أيضاً عضلات الغشاء الطلبي عند وزواز الكروم والذي يصدر أصواتاً قد تصل إلى عدة كيلو هرتزات، وتقلص عضلات هذا الغشاء بذبذبة : ٣٨٠ هزة / ثانية. إن تقلص العضلة يؤدي بالغشاء الطلبي 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، وغضاء وزواز الكروم مركب من الضربات (الطرقات) التي تترافق مع كل تغيير بشكل الغشاء الطلبي.

٣ - التمثيل العضلي : Metabolism

لا تمثل القوة المطلقة لعضلات الحشرات، اختلافات حقيقية مقارنة بعضاً لـ "القوه" (القدرة) المطلقة هي الوزن الأعظمي الذي يمكن أن ترفعه العضلة بالسنتيمتر المربع الواحد في مقطع عرضي " تتراوح القوة المطلقة للكوك العلوي عند الحشرات ما بين ٦,٩ - ٣,٦ كغ، وتبلغ ٥,٩ كغ بالنسبة لـ "العضلات الباسطة لساقي حشرة Decticus، بينما تتراوح القوة المطلقة لـ "العضلات الإنسانية" بين ٦ - ١٠ كغ. وإذا كانت القوى الناتجة عن عضلات الطيران تحفظ بقيمة بسيطة، إلا أن الاستطاعة الكلية تكون مرتفعة نسبياً للذبذبات 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 تحمل جزئيات 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 ٠,١٪ من الثانية. لذلك يجدد الـ ATP بدءاً من Glucose وذلك عن طريق تمثيل بعض المواد. فيمكن أن تخزن الطاقة داخل الألياف العضلية على هيئة غликوجين ثلاثي الغليسيريد أو قد تصل إلى العضلات عن طريق الدم. وتحتاج 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 القفر في أرجل الجراد والتي تمتاز بقدرتها على العمل الوجيز 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

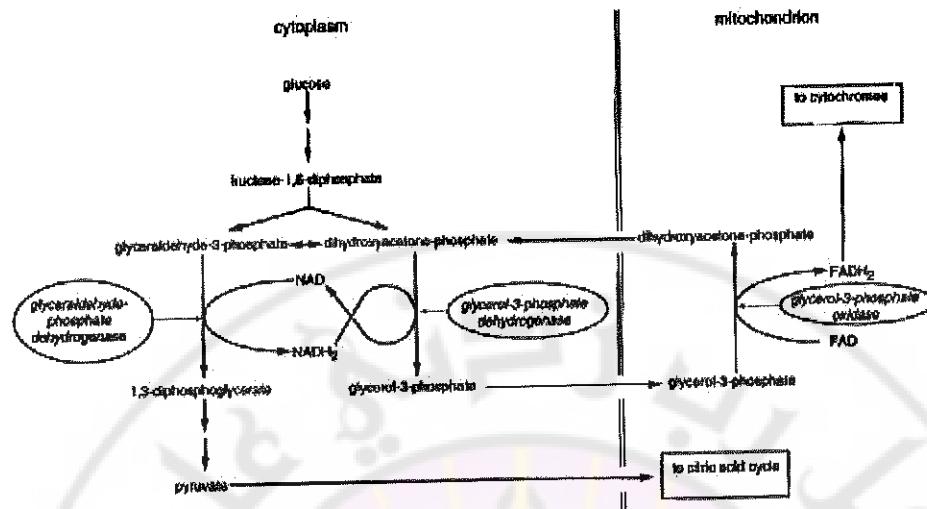
على تمثيل لا هوائي. إلا أنه عند الكثير من العضلات، تتأكسد السكريات بكمالها عن طريق تفاعلات الوساطة بفعل أنزيم البروفات دهيدروجيناز Pyruvate Dehydrogenase.

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

تعتمد العضلات في البدء على مخزونها الاستقلابي، إذ يتم استقلاب الغликوجين والغليوكسیدات الداخلية حسب الطرق المعتادة : غليكوز داخل الهيولى مع إنتاج البروفات 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 -3-Glyceraldehyde Phosphate (الشكل ٧,١٢).

بـ- الليبيّدات : Lipids

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



الشكل ٧,١٢ استقلاب السكريات.

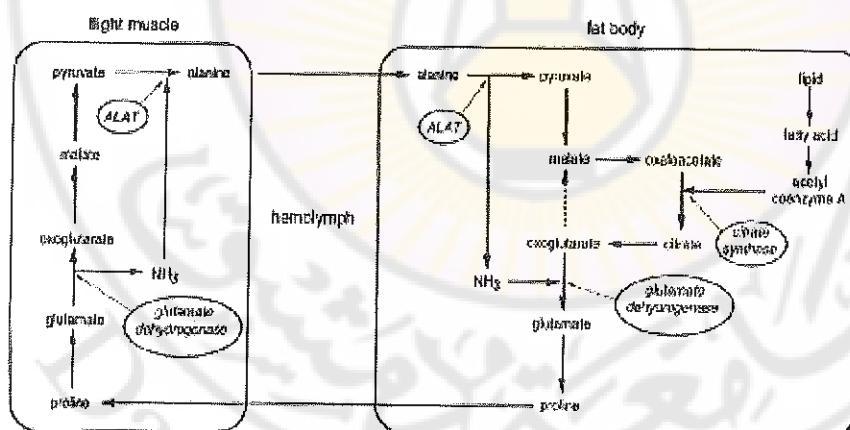
تخزن الليبيات داخل الجسم الدهني على هيئة غليسيريدات ثلاثية، ولكنها تتحول إلى غليسيريدات ثنائية داخل الدم وتنقل على هيئة بروتينات دهنية، ويظهر عند الجراد تحرر الغليسيريدات الثنائية في الدم خلال الدفائق الخمس الأولى من بدء الطيران، ويكون التركيز أذاك أكثر من الضعف. وتؤدي المعلومات الصادرة عن المخ إلى تحرر هرمون الأديبوكينيتك Adipokinetic من الغدد الصماء CC، ويسمح هذا الهرمون بتحرير الغليسيريدات الثنائية في الجسم الدهني والتي تنقل بدورها عن طريق الدم إلى العضلات. يكون استقلاب الليبيات هوائياً، ويستكمل نقل الأحماض الدهنية إلى داخل الجسيمات الكوندرية بإذ gamm الأحماض الدهنية مع الكارينتين، وتتأكسد الأحماض الدهنية داخل الجسيمات الكوندرية وذلك بدخولها ضمن دورة كريوس على هيئة أستيل كوازيم 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 لثناء 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 ثمان دقائق، ومن المحتمل أن هذه الحشرة تصنع البرولين ثناء طيرانها نظراً لأن الجسيمات الكوندرية غير متطورة فيها حيث لا تستطيع استخدام الكربوهيدرات والليبيات، والأحماض الأمينية الأخرى بشكل كامل.

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

.(٧,١٣)



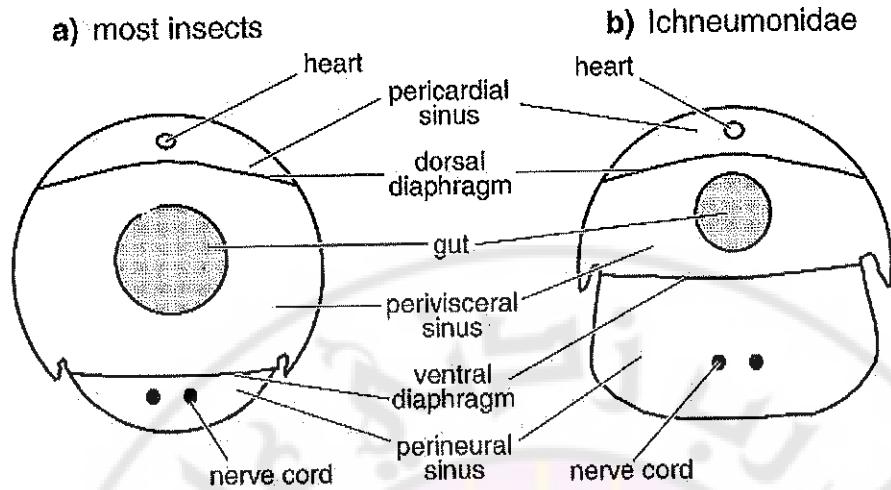
الشكل ٧,١٣ استقلاب الحمض الأميني البرولين



الفصل الثامن

Circulatory System جهاز الدوران

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 الظهري (Dorsal vessel) الذي يمتد ظهرياً على الخط الوسطي الطولي تحت الصفائح الترجمية للجسم مباشرةً إذ يعمل الوعاء الظهري على دفع الدم بداخله من مؤخرة الرأس إلى فراغ الرأس، ويغمر الدم الأنسجة والأعضاء الداخلية كلها. ويقسم التجويف العام للحشرة إلى ثلاثة أقسام: التجويف الجارقلي (Pericardial sinus) من الناحية الظهرية، والتجويف الحشوي (Perivisceral sinus)، والتجويف العصبي (Perineural sinus) من الناحية البطنية. ينفصل التجويف الجارقلي عن التجويف الحشوي بواسطة الحاجز الظهري (Dorsal diaphragm)، بينما ينفصل التجويف العصبي عن التجويف الحشوي بواسطة الحاجز البطني (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 بين تقسيمات التجويف العام (Richards, 1963)
أ- عند معظم الحشرات ب- عند دبابير Ichneumonidae

ويقوم الدم بدور رئيسي مهم وهو توزيع نواتج الاستقلاب ونقل الهرمونات، إضافة لذلك تقوم خلايا الدم بخلص الجسم من الأحياء الدقيقة والطفيليات والأجسام الغريبة والتئام 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 :

ينتقل الدم داخل الوعاء الظاهري بفضل تقلص عضله (Myocard) قبل أن يعود إلى تجويف الجسم، ويسهل وجود الأحبجة الحاجزة والقلب المساعدة جريان الدم وتنظيم دورانه أيضاً، ويعود الدم ثانية إلى الوعاء الظاهري بعد أن يغمر الأعضاء المختلفة ويزودها بحاجتها من مواد الاستقلاب. ويتكون جهاز الدوران من الأجزاء التالية :

١ - الوعاء الدموي الظاهري :*Dorsal vessel*

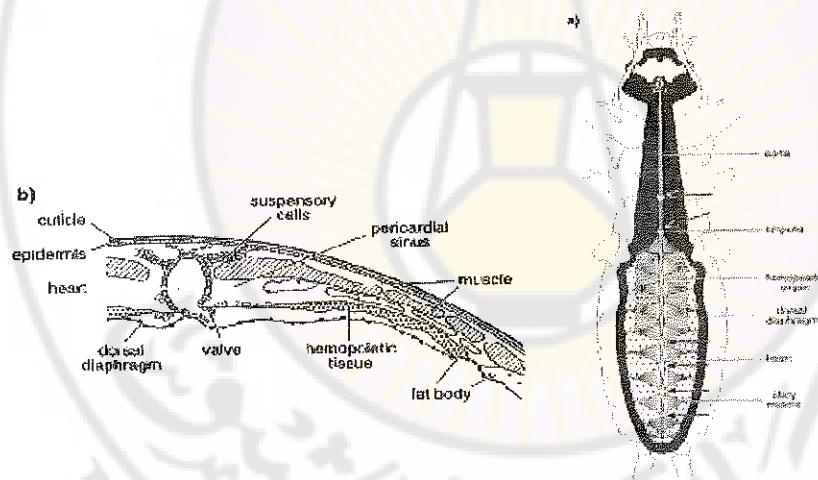
وهو من أهم الأعضاء المسئولة عن دوران الدم، ويمتد في المنطقة الوسطى الظاهرية تحت الصفائح الترجية، ويكون الوعاء الظاهري مفتوحاً من الأمام، ومقلاً من الخلف، باستثناء بعض الحشرات مثل حوريات ذبابية أيلار، حيث تتفرع من نهاية القلب، ثلاثة أو عية متشعبه تزود المنطقة الخلفية بالدم، ويكون الوعاء الظاهري من طبقة واحدة من الخلايا، مزودة بليفيات عضلية دائيرية وحلزونية (Spiral and circular)، أما لدى الحشرات التابعة لرتبة مختلفة الأجنحة فيوجد في منطقة الأورطة، ألياف عضلية طولية (Longitudinal muscles)، كما توجد شبكة من القصبات الهوائية خاصة في الجزء الخلفي من القلب، ويثبتت الوعاء الظاهري بمكانه بمساعدة خلايا تعليق (Suspensory cells) المرتبطة بالصفائح الترجية (الشكل ٨,٢) وبالحجاب الظاهري (Dorsal diaphragm). ويقسم الوعاء الدموي الظاهري إلى قسمين متميزين : **الجزء الخلفي** : ويدعى القلب (Heart) ويتميز بوجود حجرات مزودة بزوج 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 الظاهري في بعض حلقات الجسم ويشكل حبراً قلبياً (Ampulae) وتكون هذه الحبر أكثروضوحاً في منطقة الصدر. ويكون القلب مغلقاً في نهايةه الخلفية ولكنها مزود بعدة أزواج من الفتحات الأذينية (Ostioles) الجانبية والتي تسمح بدخول الدم إلى الحجرات القلبية، وينعمد جدار الوعاء الظاهري عند كل فتحة أذينية مشكلاً صماماً أذينياً (Osital valves) يمنع خروج الدم وعودته إلى الخلف، كما يوجد صمام بطيني

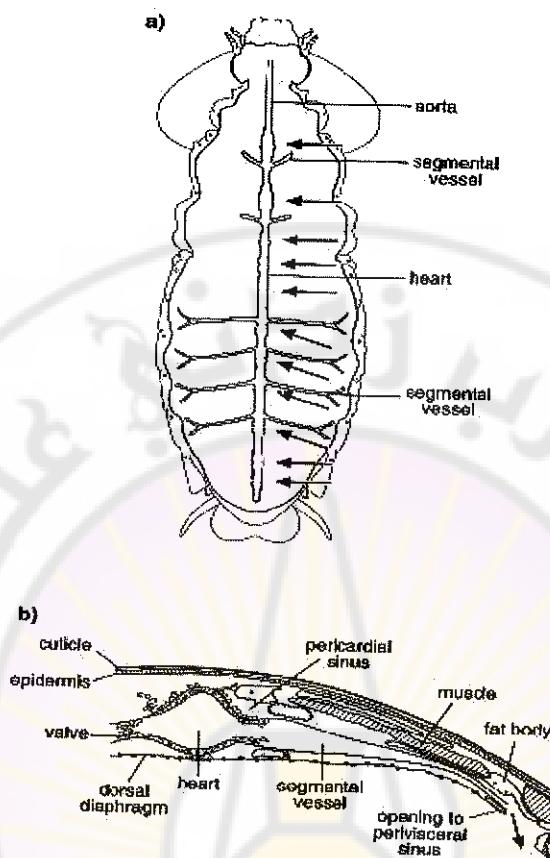
في الطرف الأمامي للحجرة القلبية يمنع الدم المدفوع إلى الأمام من العودة إلى الخلف أي من حجرة إلى الحجرة التي خلفها. وقد يستعاض عن هذه الصمامات بأوعية حلقية (Segmental vessel) مفتوحة كما عند الصرصور (الشكل ٨,٣).

يكون الحد الفاصل ما بين القلب والأذينية (الأورطة) مميزاً بوجود صمامات أذينية، ويكون شكل الأورطة أنبوبياً ولكن وجد عند حشرات رتبة حرشفيات الأجنحة أنها تتشكل تقوساً كبيراً، وتمتد الأذينية 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. وللأذينية علاقة وثيقة بالغدد الصماء (Corpora cardiaca) ويقوم جدارها بتخزين المولاد المفرزة العصبية وطرحها.



الشكل ٨,٢ آ - التسريح من الناحية البطانية لحشرة *Gryllotalpa* Nutting, 1951
وملحقاته

ب - مقطع عرضي في التجويف الجارقاني بين الحاجز الظاهري والقلب والصمامات.



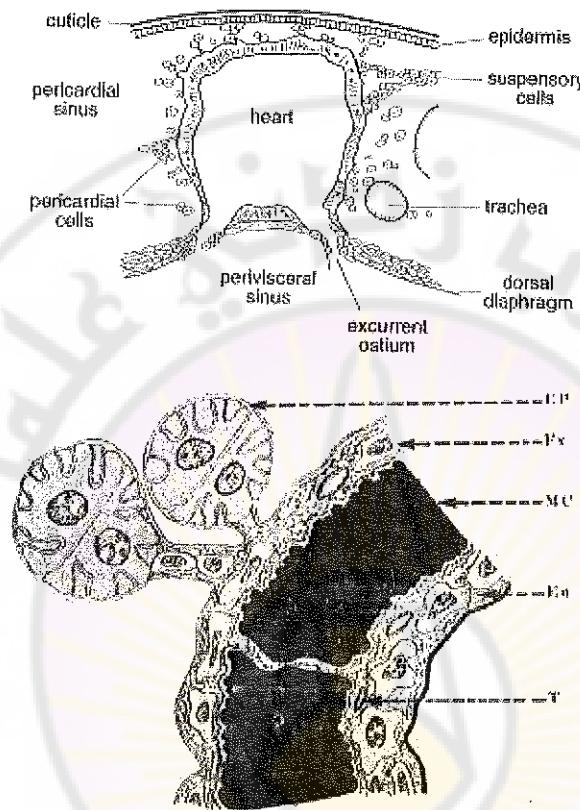
الشكل ٨,٣ - التشريح من الناحية البطانية لحشرة الصرصور يبين جهاز الدوران وملحقاته.

(Nutting, 1951)

ب - مقطع عرضي في التجويف الجارقليبي يبين الحاجب الحاجز الظاهري 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. ويُعطي النسيج العضلي القلبي من الخارج بطبقة من النسيج الضم تدعى (Exothelium) حيث يتم فيها اندماج الألياف العضلية من نوع كولاجين وإيلاستين بطبقة شفافة متعددة السكريات ويرتبط بها

أيضاً الخلايا الجارقلبية (Pericardial cells). وقد يُعطي القلب من الناحية الداخلية بطبيقة تدعى Endothelium (الشكل ٨.٤).



الشكل ٤، مقطع عرضي في التجويف الجارقليبي 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 القصبات الهوائية

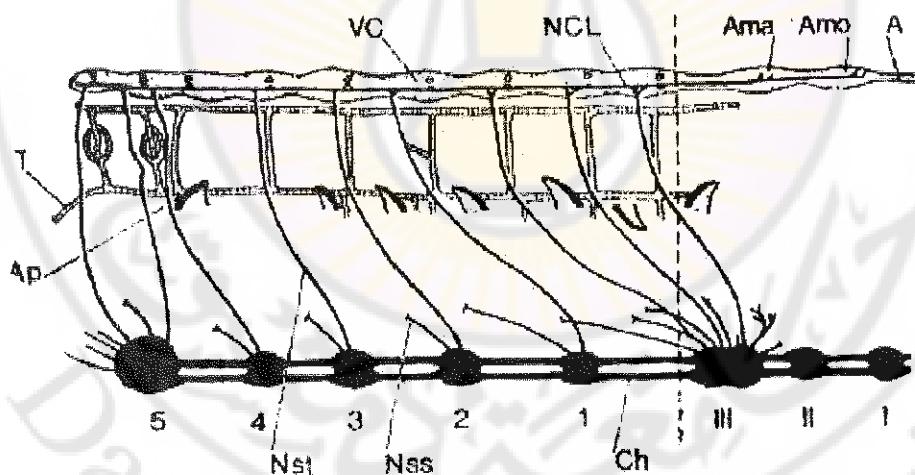
وتوجد ثلاث حالات لتزويد القلب بالأعصاب الضرورية داخل الحلقات الجسمية

وهي :

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

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

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



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

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

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

٢ - الحاجب الحاجز الظهي والبطني:

تنظم حركة الدم داخل تجويف الجسم بواسطة الحاجبين الحاجزين المتتطورين في البطن. ويتتألف الحاجب الحاجز من طبقة من الخلايا المسطحة والمحضورة بين طبقتين سميكتين من المواد الليفية، ويوجد الحاجب الحاجز الظهي تحت القلب وغالباً ما يلتصل به ويرتبط من الناحية الجانبية بالصفائح الترجية، ويشكل بذلك التجويف الجارقلي (Sinus Pericardial) (راجع الأشكال ٨,١ و ٨,٤ و ٤).

يتصل بالحاجب الحاجز الظهي Dorsal diaphragm عضلات تتوضع على شكل مروحة ولذلك تدعى العضلات المروحية (Alary muscles)، وتتشتت 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 ليف كبير بـ ١٠-١٢ ليف دقيق وتكون الألياف العضلية طويلة جداً ورقيقة ومتشعبه ولها ساركومير طويلة.

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

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

ويوجد عند بعض الحشرات (الرعاشات - مستقيمات الأجنحة - ذات الجناحين) حجاب حاجز بطني (Ventral diaphragm) له تركيب الحجاب الحاجز الظاهري نفسه وتمر 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 يساعد الدم إلى التجويف الحشوي والظاهري من جنبي الجسم.

٣- - الخلايا الجار قلبية :*Pericardial Cells*

تنتوذع هذه الخلايا على امتداد الوعاء الدموي الظاهري، على الحجاب الحاجز الظاهري أو على العضلات المرموحة (انظر الشكل ٤,٨). وقد تأخذ أوضاعاً مختلفة عند بنية الحشرات فهي تتجمع على هيئة إكيليل عند بيرقات الجناحين أو توجد داخل النسيج الدهني عند حوريات الرعاشات، ولا تتدخل هذه الخلايا في دوران الدم. تمتاز هذه الخلايا بغنائها بالفجوات والحببات العاكسة للإكترونات، وبشكل الغشاء السيتوبلازمي بأنغماده شبكة من القنوات.

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

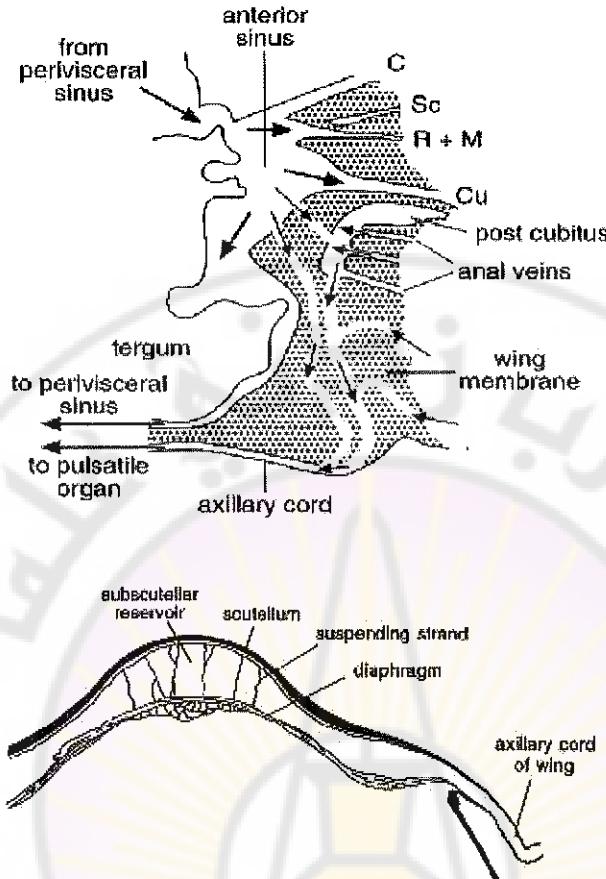
أخيراً أثبتت العلماء أن هذه الخلايا تقوم بوظيفة أخرى وهي إفراز بعض المواد المسربعة للقلب وذلك تحت تأثير بعض المواد الموجودة في مستخلص الغدد الصماء.

Corpora Cardiaca

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

: organs)

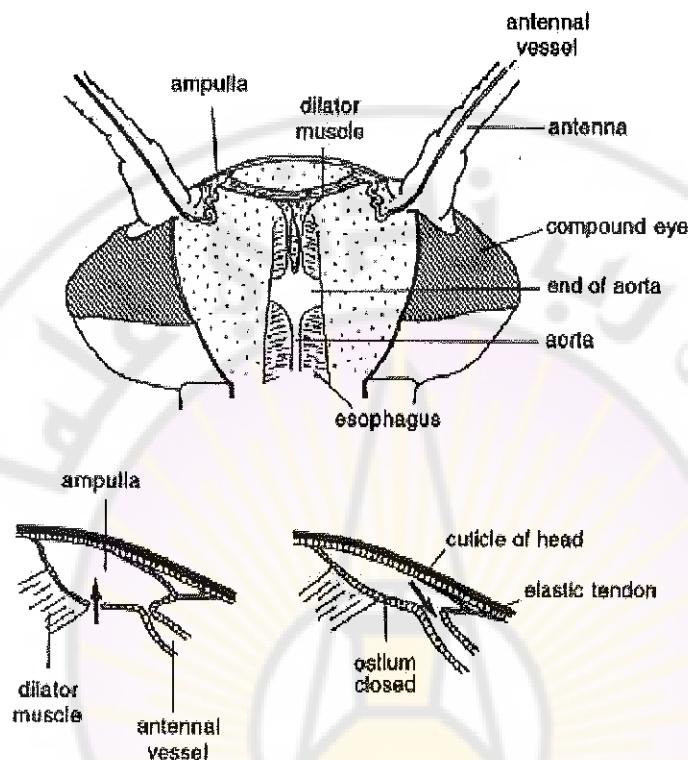
توجد إلى جانب الوعاء الظاهري الأعضاء النابضة المساعدة وهي حويصلات متقدبة في بعض الأحيان تعطي فتحات جانبية يشبه دورها دور الفتحات القلبية، وتعمل هذه الأعضاء باستقلال تام عن القلب، ويسهل عملها حركة الدم داخل الزواائد المختلفة والأجنحة وقرون الاستشعار حيث تقوم بالمحافظة على ضخ الدم في أطراف الحشرة المختلفة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



الشكل ٦,٨ 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 مرنّة Dilatormuscle، ويؤدي تقلص هذه العضلة إلى افتتاح 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.

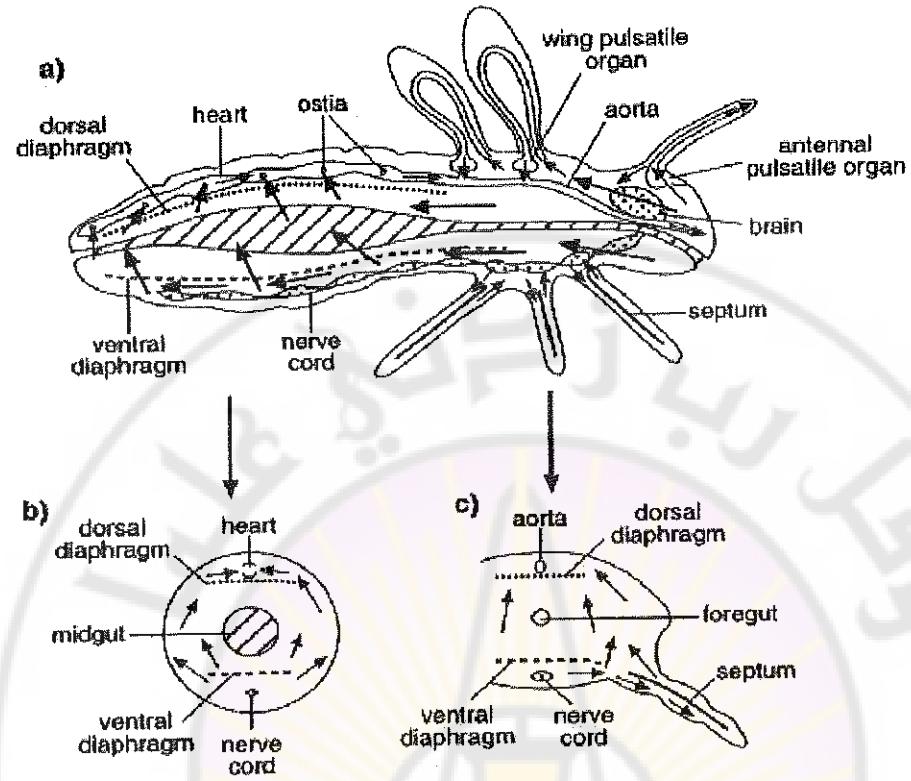


الشكل ٨,٧ القلوب المساعدة في قاعدة قرون الاستشعار مع توضيح لأآلية فتح الصمام وإغلاقه.

(Pass, 1985)

ثانياً - دوران الدم :

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



الشكل ٨,٨- رسم توضيحي يبين دوران الدم لدى إحدى الحشرات المجففة (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 ومرنة الألياف التي تثبت القلب إضافة لمرنة العضلات. وقد يتبع طور الانبساط بطور راحة Diastasis وخلال هذه الفترة يبقى القلب منبسطاً.

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

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

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

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

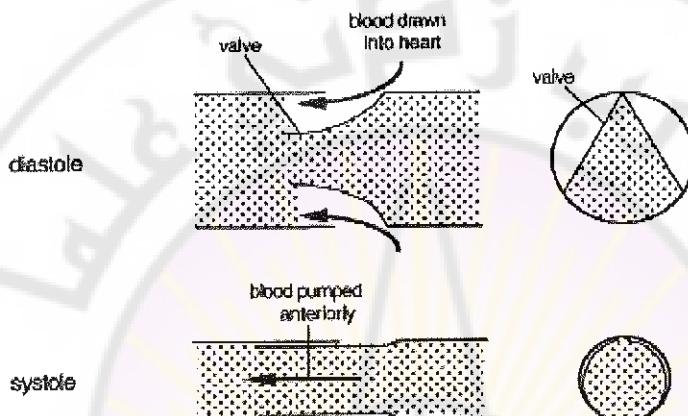
يسحب القلب الدم عبر الأذينات الجانبية وذلك خلال طور التمدد (Diastole)، وذلك لأن ضغط القلب يكون أقل من الضغط المحيط به (ضغط التجويف الجسم)، ويتبع ذلك طور الانقباض Systole حيث تقل الأذينات الجانبية نتيجة ارتفاع ضغط الدم داخل الحجرات القلبية ويدفع الدم بعد ذلك إلى الأمام بفضل موجات التقلص حتى يخرج من النهاية الأمامية للأورطة، حيث يتمتص 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 لترجمات الصدرتين 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 انتساب 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 فإنتقالص العضلات المروحية يؤدي إلى تسطح الحاجب الحاجز الظاهري والذي يكون محدباً، ويزداد بذلك حجم التجويف الجارقليبي الذي يمثل بالدم من جديد مما يؤدي إلى ارتفاع ضغط الدم فيه ليبدأ طور التمدد من جديد.



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

ثالثاً - الدم Hemolymph

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

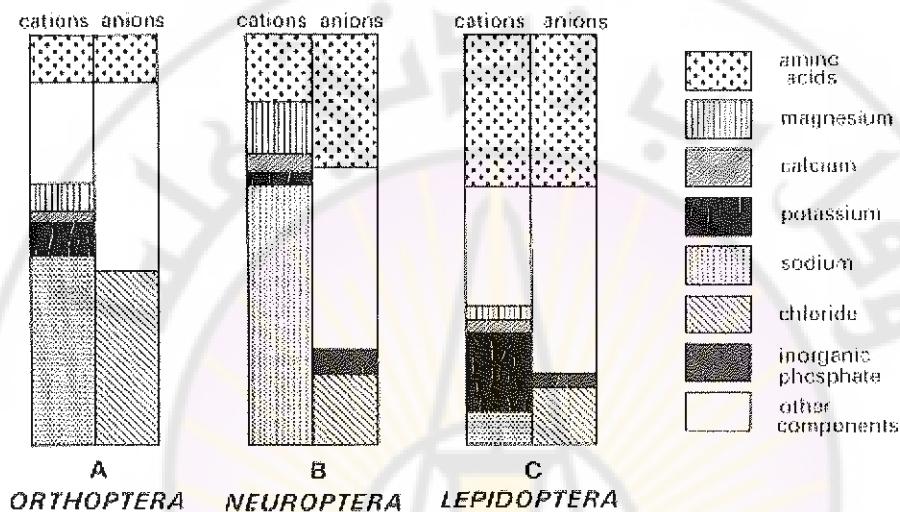
١ - التركيب الكيميائي للبلاسما :

تبدي 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 و يؤدي إلى انخفاض التجمد بـ $-0,5$ إلى $-1,1$ درجة مئوية، غالباً ما تكون الحشرات قادرة على تنظيم الضغط الأسموزي للدم وتعديلها 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. أثناء فترة البيات الشتوي لبعض الحشرات يلاحظ هناك ارتفاع بكمية الغليسروول ويسبب ذلك ارتفاع الضغط الأسموزي. وعند غالبية الحشرات يحافظ على الضغط الأسموزي عن طريق المكونات غير العضوية، ولكن تكون أيونات الصوديوم Na^+ والكلور Cl^- متقدمة، ونجد هذه الحالة عند الحشرات غير المجنحة، غالبية Exopterygota ، أما عند حشرات Endopterygota فتعوض المركبات غير العضوية بجزيئات عضوية، ويبقى الصوديوم Na^+ عند حشرات ذات الجناحين وشبكة 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 شبكة 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 مقارنة بالبوتاسيوم، والكالسيوم والمغزريوم.



الشكل ٨.١ 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 بروقات حشرات حرشفية الأجنحة، والكثير من غمديات الأجنحة تكون شوارد الصوديوم موجودة ولكن بكميات ضئيلة، وتعوض بشوارد المغزريوم والبوتاسيوم. وقد يبقى هذا التكون الشاردي أثناء فترة التحول، أو قد يعود إلى ما كان عليه، وسيطرة شوارد الصوديوم من جديد. وقد وضعت تفسيرات عده منها طبيعية الغذاء حيث أن الأنسجة النباتية تحتوي على كميات كبيرة من البوتاسيوم وبذلك يميز المحتوى المرتفع من البوتاسيوم للدم في الحشرات أكلات 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 يرتكز على الفيزيولوجيا العصبية - العضلية، حيث إن التركيز الكبير للبوتاسيوم K^+ والمغنيسيوم Mg^{+2} يعتمد على الصوديوم وقد يؤدي هذا التركيز إلى تقلييل النشاط الذاتي وسرعة الحركة، وينجم عن ذلك حياة ملزمة بالسكون، للأطوار اليرقية في وسط يحتوي على غذاء وغيره، مثل برقانات حرشفية الأجنحة وعشائير الأجنحة. أما الحشرات الكاملة، والتي تتميز بحياة نشطة، فإنها تحصل على تركيز كاتيونية أكثر تناسباً للفيزيولوجيا العصبية العضلية.

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

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 الغلوكوز ذي المنشأ الغذائي أو ابتداءً من الغليكوجين المخزن داخل الجسم الدهني. ويمكن أن يستخدم التريهالوز كاحتياطي حراري دائم، وتستخدمه أنسجة الجسم كافة، وتتضح كمية التريهالوز بالدم لمراقبة هرمون الهيبيرغليسミك Hyper Glycémique والذي تصنفه الغدد الصماء C.C.

يحتوي الدم أيضاً على مركبات آزوتية تذكر من بينها، حمض البولة والألانثوئين، وحمض الأنتوئين، 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 المفرزة للمخ الأول وللحد 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 الأنثوية التي توجد في دم الحشرات نذكر الأميلاز - الأستيراز - البروتينات المؤكسدة المرجعة.

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

٢ - خلايا الدم :*Hemocytes*

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

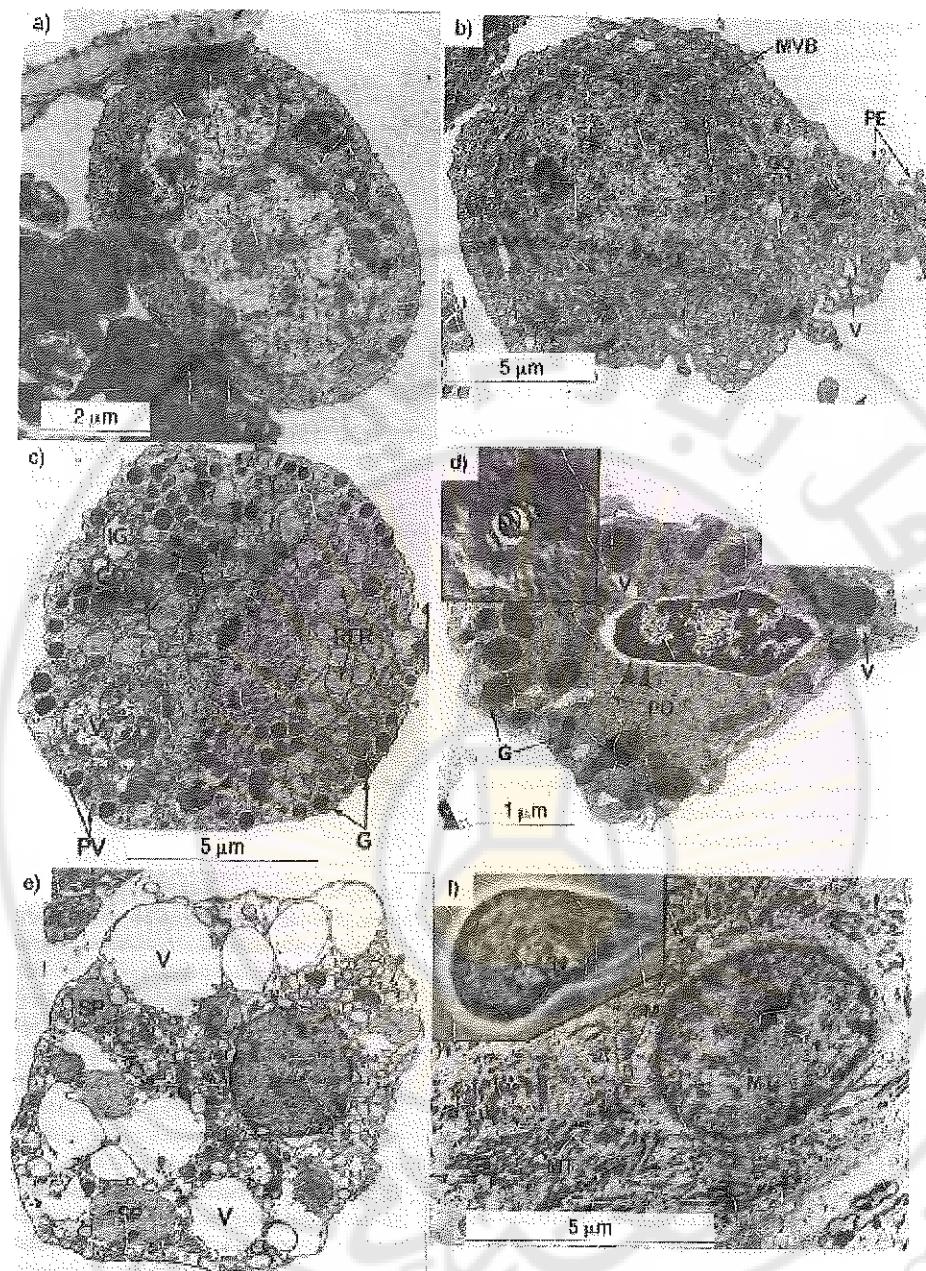
إن أصل خلايا الدم هو الوريقية الوسطى Mesoderm وقد تمايز خلايا الدم عند الكثير من الحشرات قبل الفقس. ويتم إنتاج هذه الخلايا ضمن أعضاء خاصة تدعى: Hemopoietic organ والتي تتواضع قرب القلب (انظر الشكل ٨,٢). ويُعد تصنيف الخلايا صعباً وذلك بسبب وجود اختلافات مورفولوجية كبيرة حسب نوع الحشرة وحسب ظروف المشاهدات (الشكل ٨,١١)، إلا أنه يمكن تمييز ثلاثة أنواع رئيسة عند غالبية الحشرات هي:

آ - الخلايا الأولية Prohemocytes (8.11a)

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 ف تكون موجودة بكثرة والشبكة السيتوبلازمية الداخلية متطرفة.

ب - الخلايا البلاسمية (Plasmacytes 8.11b)

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



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

ج - الخلايا الحبيبية Cystocytes أو خلايا التجلط (8.11c,d) هي خلايا متماسكة ذات أشكال عديدة ونواتها صغيرة نسبياً، وتحتوي السيتوبلازم على شبكة سيتوبلازمية كثيفة وعلى جهاز غولجي وعلى عدد كبير من الحبيبات Granules بالإضافة إلى الريبيوزمات. وبمساعدة المجهر الإلكتروني تظهر هذه الحبيبات وكأنها أجسام كثيفة محاطة بغشاء ولا تقوم هذه الخلايا بالبلعمة ولكنها تقوم بتقريب محتواها 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 تحل حوالي ٩٠٪ من السيتوبلاسم. وظيفة هذه الخلايا غير معروفة.

و - الخلايا النبيبية (8.11f) Oenocytoides وهي خلايا كبيرة الحجم، ذات سيتوبلازم كثيفة، تحتوي على عدد كبير من الأنابيب الميكرونية Microtubules، ونجد هذه الخلايا لدى حشرات حرشفية الأجنحة، وظيفتها غير معروفة.

ه - الخلايا الدهنية Adipohemocytes هي خلايا دائرية الشكل، أو بيضاوية ذات نواة صغيرة، وتحتوي على كمية كبيرة من السيتوبلازم، التي توجد فيها كميات كبيرة من الفجوات ذات المحتوى الدهني، بالإضافة 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 المتسلولة.

تضاعف خلايا الدم عند غالبية الحشرات وذلك في مرحلة التطور ما بعد الجنيني، وينتج هذا التضاعف إما عن انقسام خلايا الدم المتحركة أو الثابتة (المترسبة بالأنسجة). وتنقسم خلايا الأولية عند الكثير من الحشرات، وتشبه الخلايا الناتجة الخلية الأم، وتحتفظ إحدى هذه الخلايا بال特徵 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 وتطورها كما توجد اختلافات مرتبطة بدوره الانسلاخ، فهناك انخفاض بعدد خلايا الدم أثناء الانسلاخ، تتبعه زيادة بالعدد في الفترة الواقعة ما بين الانسلاخين فقد لوحظ لدى يرقات ذباب اللحم Sarcophaga أن عدد خلايا الدم، يكون بحدود $800 / \text{مم}^3$ بينما يصل هذا العدد إلى $34,000 / \text{مم}^3$ وذلك قبل التحول إلى طور العذراء مباشرة. وقد ينخفض هذا العدد إلى $12000 / \text{مم}^3$ 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 التزيف.

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، ويبداً بتحرير الأوكسجين فقط عندما يبلغ ضغط الأوكسجين أقل من ١٠١ ضغطاً جوياً فهو لا يلعب دور ناقل الأوكسجين إلا في ظروف خاصة.

- يقوم الدم بدور ميكانيكي مهم خاصة أثناء الانسلاخ، لأن ارتفاع الضغط الذي يسببه في منطقة محددة للجسم تؤدي إلى شق الكيتوتيل 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. وتعبر المواد الدهنية الناتجة عن الامتصاص المعوي إلى الدم لينقلها إلى الأنسجة الدهنية حيث يتم تخزينها على هيئة غليسيريدات ثلاثة . 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 الاحتياطي الطاقة، الذي يدور بالدم ويكون مهيئاً بسرعة وتستخدمه الحشرة في بداية الطيران. تمثل الأحماض الأمينية الحر، كمية كبيرة في البلاسما، ويمكن استعمالها في بعض الحالات بشكل مركز كما هو الحال أثناء فترة الانسلاخ. وتدور 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 يرققات فراشة *Deilephila* تستطيع أن تعيش بالاعتماد على البروتينات البلاسمية لفترة طويلة كما تستعمل هذه المدخرات من قبل بعض الحشرات أثناء طور العذراء، فتجعل بالإمكان تشكيل النسج 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 *Prodnia*، 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 الخل والـ

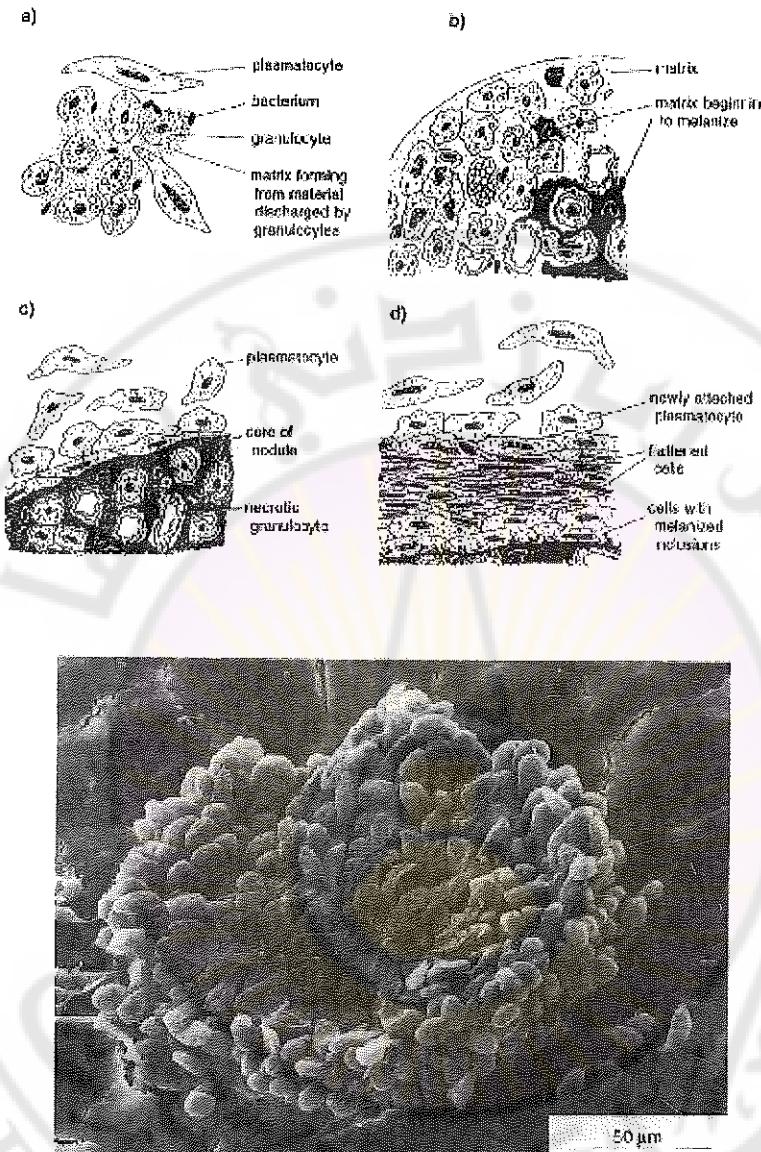
Sarcophaga، تحتوي خلايا الدم على التيروزين *Tyrosine* وأنزيم التيروزيناز *Tyrosinase* والتي تتدخل في عمليات استقلاب الفينولات وفي النهاية تتدخل في ظواهر تصلب الكيونيك وتلونه.

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

الداخلي. فتتم عملية تكيس الأجسام الغريبة (Encapsulation) بوساطة خلايا *Plasmacytes*، فتلتصق هذه الخلايا على سطح الطفيلي مشكلة غطاءً كثيفاً مما يؤدي إلى موت الطفيلي. وقد تقوم هذه الخلايا أيضاً بدور البلعمة كطريقة ثانية للدفاع وأيضاً من قبل خلايا الدم الأخرى مثل *Granulocytes*. وتنتمي 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 في بعض الحشرات كالنحل مثلاً لا يتخثر دمها، أما عند الحالوش وحشرات أخرى فإن التخثر الذي يتم بمستوى الجرح يطرح بعض المواد التي تؤدي إلى ظهور طبقة قرست رقيقة في البلاسما حيث يوجد عدد كبير من خلايا الدم التي تتضمن إلى هذه الكتلة المتخررة (الشكل ٨, ١٢).



الشكل ٨,١٢ رسم تخاططي يبين مراحل تكيس بكتيريا غريبة في دم الحشرة

(Ratcliffe & Gagen, 1977)

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



الفصل التاسع

Gaseous exchange التنفس

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. وتنتمي التبادلات الغازية لدى غالبية الحشرات عن طريق القصبات الهوائية، والتي توصل غاز الأوكسجين إلى قرب مكان الاستخدام (البعض ميكرونيات). أما الحشرات المائية فإنها مزودة بجهاز خاص يسمح لها بالحصول على الأوكسجين اللازم.

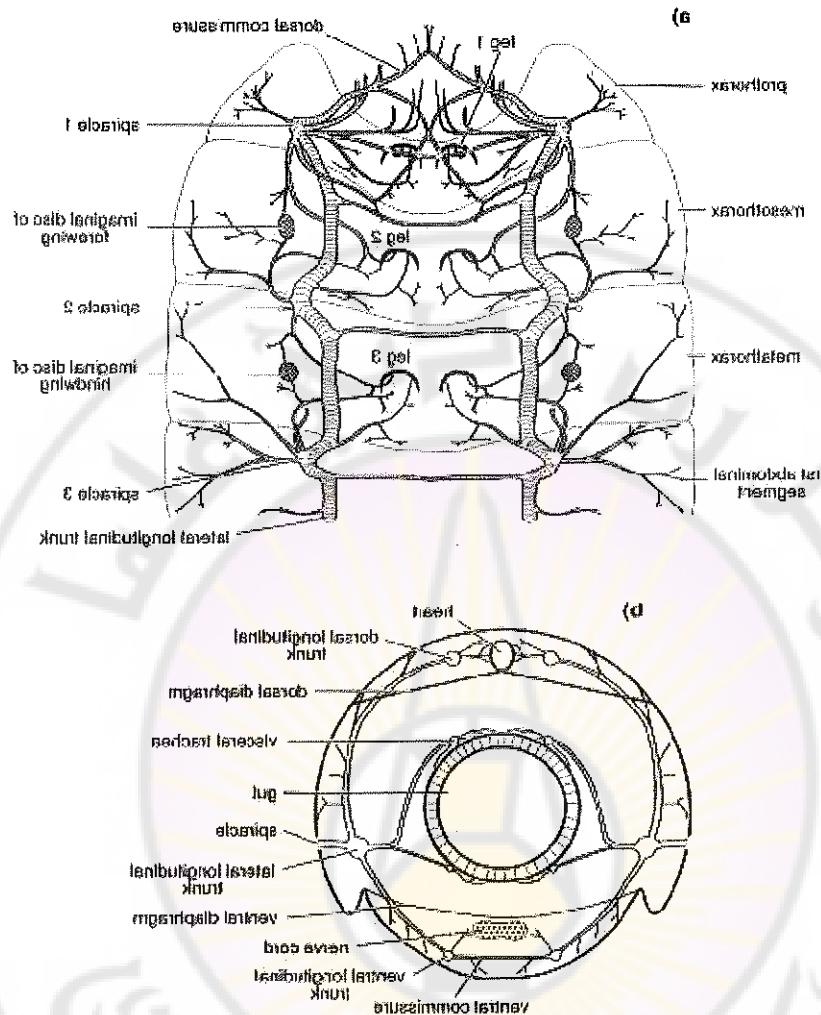
أولاً - التركيب العام للجهاز التنفسي :

لا تملك بعض الحشرات قصبات هوائية، مثل ذلك غالبية حشرات الكولومبو لا، وبعض البروتورا صغيرة الحجم، ولذلك فإن التبادل الغازي يتم عبر جدار الجسم، وهذا يكفي لمثل هذه الحشرات. كما أنها لا نجد الجهاز القصبي لدى اليرقات الداخلية للطفيل، كيرقات غشائية الأجنحة ذات الجناحين، ويتم نقل الأوكسجين في مثل هذه الحالات ونقل غاز ثاني أوكسيد الكربون، بالضرورة عن طريق الدم .

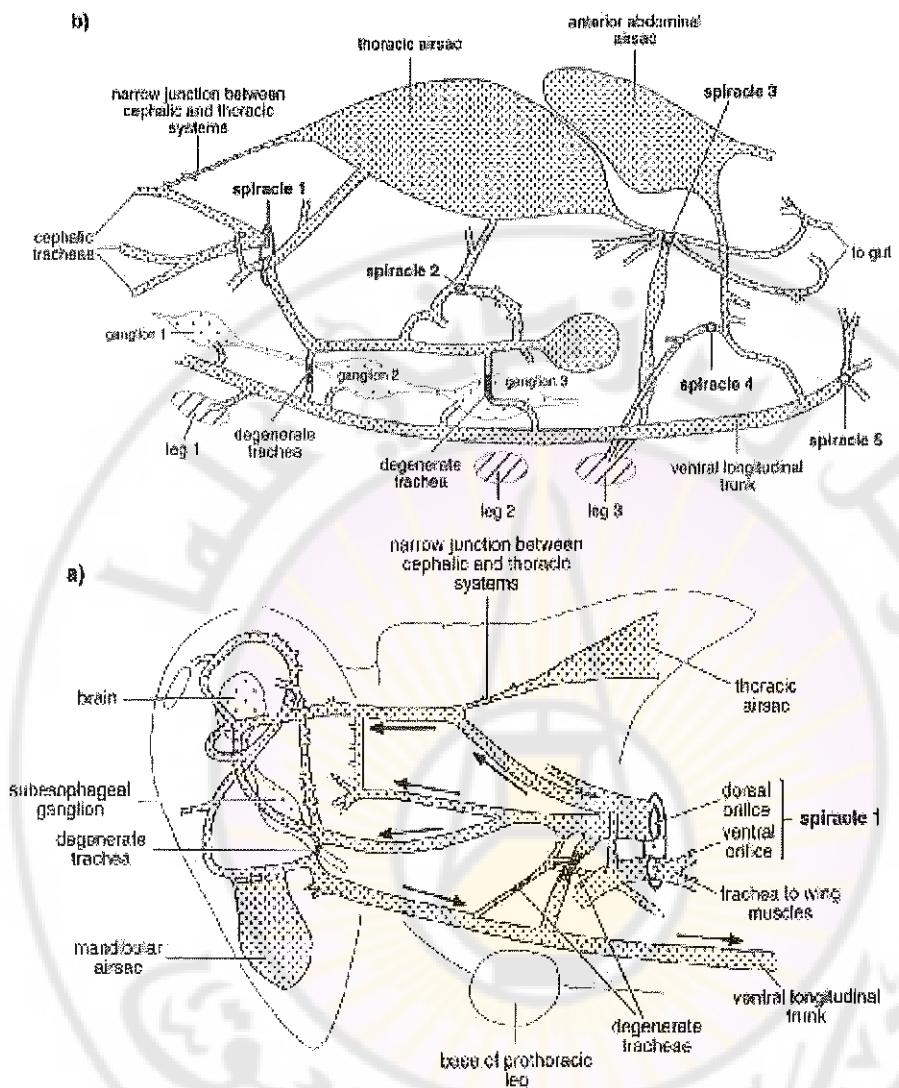
١ - القصبات الهوائية :*Treacheae*

تتطور القصبات الهوائية خلال مرحلة النمو الجنيني عن الانغمادات في الوريقية الخارجية Ectoderm والتي تتوضع على جانبي الحلقات الجسمية، وتصبح فتحات هذه الانغمادات فيما بعد ثغوراً تنفسية (Spiracles). وتشكل هذه الانغمادات باستطالاتها القصبة التنفسية التي تتفرع إلى ثلاثة أفرع : فرع ظهري، وآخر بطني والثالث

حشوی Ventral. وتنترع هذه الأفرع بدورها لتصل إلى الأعضاء والأنسجة الموجودة في الحلقة الموافقة. وقد تحفظ بعض الحشرات عديمة الأجنحة في كل ثغر تنفسى بجهاز قصبي مستقل والمثال على ذلك حشرات *Machilis*. إلا أنه تتحد القصبات الهوائية الثغرية المتناوبة عند الحشرات الأخرى لتشكل على كل جانب ساقاً (شعبة) قصبية طولية جانبية. ترتبط الأفرع الطولية الظهرية Dorasal longitudinal trunk والجانبية Lateral longitudinal trunk والبطنية trunk، لحلقات الجسم المختلفة. كما يوجد ارتباطات جانبية تجمع السوق القصبية للجانبين Dorasal and ventral commissure، وبذلك ترتبط أجزاء الجهاز التنفسى 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 ويتوسط على الجزء الخلفي للصدر الأول، وتغذى 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 ١٩.١ جهاز التنفس لدى الحشرات آ- منظر ظاهري ب- مقطع عرضي في الجسم
(Snodgrass, 1935)



الشكل ٩,٢ رسم تخطيطي للجهاز التنفسي في منطقة الصدر (Miller, 1960)

آ- زوج التغز الأول يغذي منطقة الرأس بـ- الأكياس الهوائية

ويمكنا أن نميز ثلاثة أنواع لتوزع الشعور التنفسية :

ـ نوع كامل الثغور Holopneustic : وبعد هذا النوع الأكثر بدائية عند الحشرات الحالية إذ توجد الشعور التنفسية جميعها (١٠ أزواج).

ـ نوع ناقص الثغور Hemipneustic : ويتختلف عن النوع السابق باختفاء زوج أو أكثر من الثغور التنفسية، ويمكننا أن نميز حسب توضع الثغور التنفسية الفعالة نماذج عددة :

- حشرات محيطية الثغور Peripneustic : يوجد لديها ٩ أزواج من الثغور التنفسية على امتداد الجسم (زوج على الصدر الثاني وثمانية بطنية).

- حشرات طرفية الثغور Amphipneustic : لديها فقط زوجان من الثغور التنفسية، زوج من على الصدر الثاني وأخر هو زوج على الحلقة البطانية الأخيرة.

- حشرات أولية الثغور Propneustic : يوجد لدى هذه الحشرات زوج من الثغور التنفسية على الصدر الثاني فقط.

- حشرات خلفية الثغور Metapneustic : لا تملك هذه الحشرات إلا زوجاً من الثغور التنفسية هو الزوج البطاني الأخير فقط.

ـ نوع مغلق الثغور Apneustic: نجد هذا النوع عند الحشرات المائية أو الحشرات الطفيلية الداخلية لأن سائر الثغور التنفسية تكون مغلقة، ولذلك يطلق عليها اسم الجهاز التنفسي المغلق ويتم التبادل الغازي عند هذه الحشرات عن طريق جدار الجسم أو طريق الخاشم (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 كيتنينية Chitinous cuticle، تتصل هذه الأخيرة بالكيوتين الذي يغطي جدار الجسم.

وتطرح الطبقة الكيتينية الداخلية وتنبدل أثاء كل انسلاخ. وتبدى هذه الطبقة الكيتينية بعض التغاظات (الثخانات) *Taenidium* التي تتوضع على هيئة دوائر تامة، أو على شكل حزون داخل القصبة الهوائية. وتمنع هذه التغاظات انتقام القصبات الهوائية عند تعرضها لضغط ما، وهذا هام جداً لأنسياب الهواء المستمر (الشكل ٩,٣).

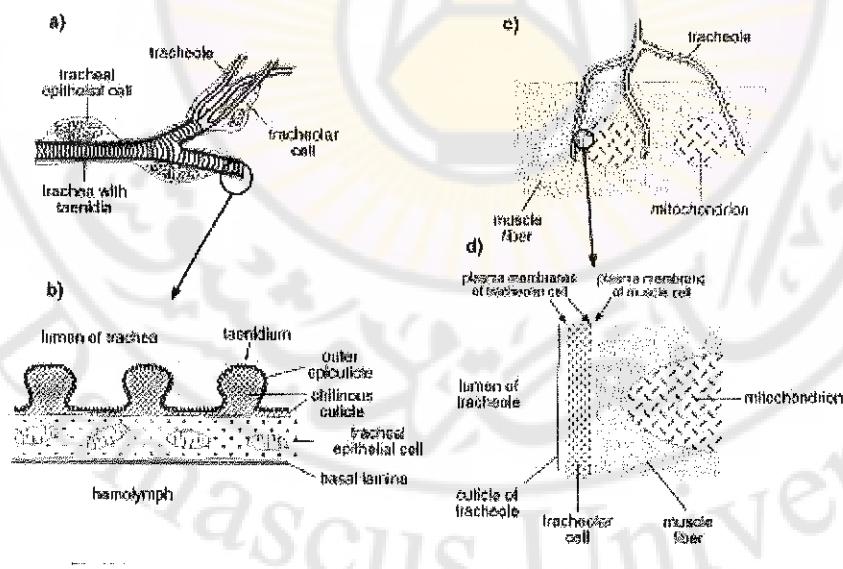
تتوسع القصبات الهوائية في بعض المناطق لتعطي أكياساً هوائية وقد تكون هذه الأخيرة صغيرة، وهي إما معزولة كما هو الحال في الأرجل أو قد تكون متعددة كما هو الحال عند عضلات الطيران غير المباشرة لحشرة Cicada، أو قد يصبح حجمها كبيراً، والمثال على ذلك الذباب الذي يتبع مجموعة Cyclorrhaphes وبعض حشرات غشائيات الأجنحة. وتمتاز الأكياس الهوائية بأنها تحتوي على غشاء رقيق جداً ولا تحتوي تغاظات حلزونية، و تستطيع أن تتمدد و تمتلي بالهواء و تصبح منبسطة عندما يخرج منها الهواء. و تعد كخزان احتياطي للهواء تستعمله الحشرات النشطة (الشكل ٩,٢).

تشعب القصبات الهوائية مرات عد، و تصبح في كل مرة أكثر دقة، و تتدخل بين مختلف الأعضاء قبل أن تنتهي بمجموعة من القصبيات (Tracheoles) القصيرة (٢٠٠ - ٤٠٠ ميكرون) و قطرها نحو (١ - ٢ ميكرون) و تنتهي هذه القصبيات بخلية يطلق عليها اسم خلية القصبيات الهوائية أو الخلايا النجمية Tracheolar cell والتي لا يتجاوز قطرها (٠,٥ - ١,٠ ميكرون) (الشكل ٩,٣).

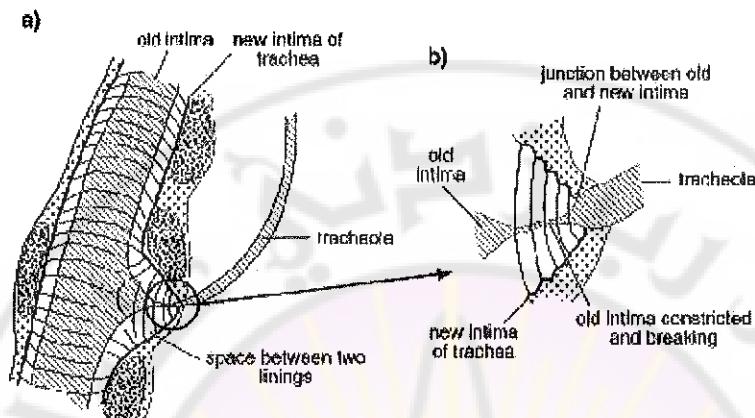
تغلف القصبيات الهوائية من الداخل بطبقة رقيقة من الكيويتيل Intima، غالباً لا تحتوي على الكيتين، إضافة إلى طبقة شمعية، و نجد على امتدادها من الداخل دعيمات دقيقة، تكون طبقة الكيويتيل التي تغلف هذه القصبيات والخلايا النجمية متقدمة، و يبلغ قطر هذه الثقوب ٣٠ أنغشتروماً، وهي ضرورية لحركة السائل عبر جدار القصبيات، و ترتبط الخلايا القصبية بقوة بالأنسجة المختلفة، و تلتتصق غالباً بالغشاء الخلوي، وقد تجتازه في

بعض الأحيان تصل 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، مشكلة فراغ بين البطانتين ولا ثابت البطانة القديمة أن تُطرح عبر الشعور 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 إيداع طبقة البشرة نلاحظ أن هذه الأخيرة قادرة على إرسال زوائد سيتو بلاسمية والتي تصل إلى القصبة الهوائية القريبة، ومن ثم تتقلص وتشدّها إلى المنطقة المحتاجة للأوكسجين. أما القصبيات الهوائية فإنها تحافظ على بطانتها الداخلية من انسلاخ إلى آخر.



الشكل ٩,٣ رسم تخطيطي بين آ- تشعبات القصبات الهوائية بـ- مقطع طولي في جدار القصبة الهوائية
جـ- تشعبات القصبيات داخل انغمادات غشاء العضلة السيسنوبلاسمى
دـ- تكبير لمنطقة اتصال القصبيات بالعضلة تبين الخلايا النجمية



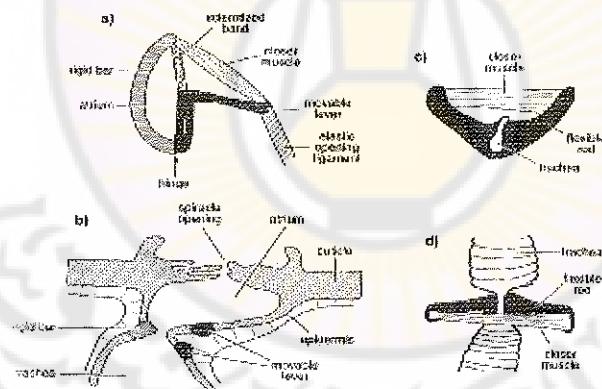
الشكل ٩,٤ الانسلاخ في الجهاز التنفسي. آ- تكوين البطانة الجديدة مع بقاء القديمة في مكانها. بـ- تفاصيل منطقة اتصال القصبة الهوائية مع القصبية والتي تحفظ ببطانتها (Wigglesworth, 1954)

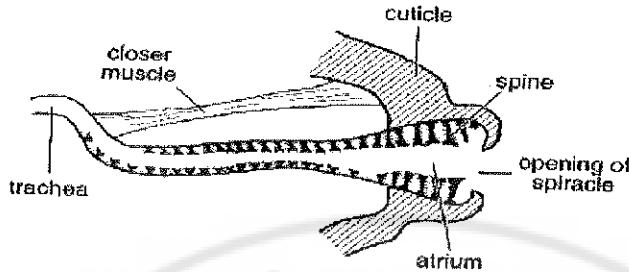
٣ - الثغور التنفسية :*Spiracles*

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 تقب 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

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 ويتتألف 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 الثغر أو أنه ينبع عن مطاطية الجهاز. أما إغلاق القصبات الهوائية فيتم بمستوى الارتباط ما بين قصبة الثغر التنفسية والدهليز. وقد ينبع بحسب وجود طبقة نتشل مصراعاً للانسداد، تنزل على فتحة قصبية الثغر التنفسى، وهذه الحالة نجدها عند غالبية الثغور التنفسية البطنية للحشرات كاملة التطور. وقد يرتبط بالثغور التنفسية بعض الغدد المحبة للماء، تسمى غدد جار ثغوية، تؤدي إلى إضعاف هذه الثغور. كما قد تزود بعض الثغور التنفسية بصفائح خاصة تغطي سطحها وتنعى دخول الغبار والطفيليات والماء.





الشكل ٩,٥ ثعور 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 الكولومبولا، 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 القصبات 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 القصبات الهوائية بالأنسجة المذكورة.

حيث يمثل الجزء الطرفي للقصبات الهوائية لدى الكثير من الحشرات سائل يلعب دوراً مهماً بنقل الأوكسجين. فعندما تكون الأنسجة نشطة أو فقيرة بالأوكسجين، ينسحب هذا السائل وينساب الأوكسجين ليحل محله، ويتحدد مستوى السائل بالتوازن ما بين قوى الخاصة الشعرية للقصبات 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 لقدره الكبير على الانحلال في السوائل، ومن ثم فإن سرعة انتشاره في الأنسجة أكبر بست وتلذين مرة من انتشار الأوكسجين مع أن وزنه الجزيئي أكبر. ويتم طرح غاز ثاني أوكسيد الكربون عن طريق القصبات الهوائية وعن طريق جدار الجسم (الممناطق الطيرية 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. وتنم تهوية الجهاز التنفسي بشكل أساسي عن طريق حركات التنفس البطنية، فأثناء تقلص العضلات البطنية يؤدي إلى حدوث الرزفير

Expiration وهذه العملية ظاهرة نشطة. أما عملية التنفس (الشهيق) Inspiration فهي ظاهرة خاملة (غير نشطة) وتتتج عن تمدد العضلات ومطاطية الكيوبتيكل البطيئة. وتنتج تغيرات حجم بطن الحشرة بطرائق عده: مثل رفع الترجة وخفضها نتيجة تدخل العضلات الظهرية البطنية، (غمديات الأجنحة - حشرات مختلفة التطور). أو عن تغير موقع الصفائح الترجية والأسترنية بآن واحد (رعاشات - ذباب..). أو قد يتطلب تغير موقع الصفائح البلورية والترجية والأسترنية معاً (حرشفيات الأجنحة..) (الشكل ٩,٦).

تقصر عملية التهوية على القصبات الهوائية الأولى وعلى الأكياس الهوائية، أما فيما عدا ذلك فيتدخل فقط الانتشار الغازي. وتوافق 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.

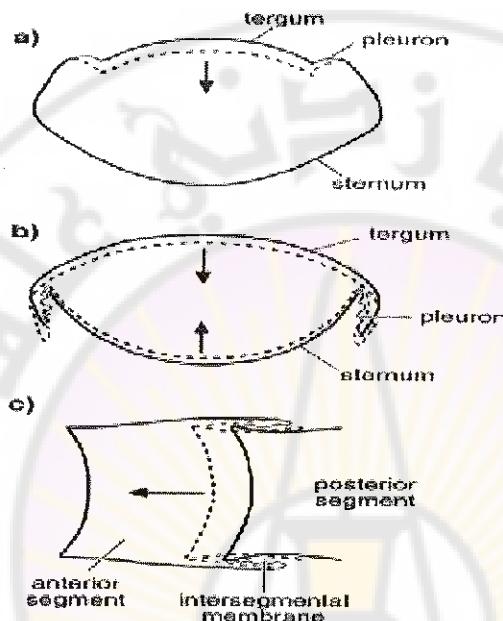
ويمكن إيجاز الدورة التنفسية عند الجراد والتي تترافق عادةً مع الدورة الدموية على النحو التالي (الشكل ٩,٧):

طور الشهيق: تبدأ الحشرة بالتنفس والذي تدوم مده ٢٥، ٠، ثانية يرافق ذلك توسيع البطن وفتح الثغور التنفسية الصدرية، وزوجي الثغور التنفسية البطنية الأول. أما باقي الثغور البطنية الستة فتبقى مغلقة. تغلق الثغور التنفسية قبل نهاية هذا الطور.

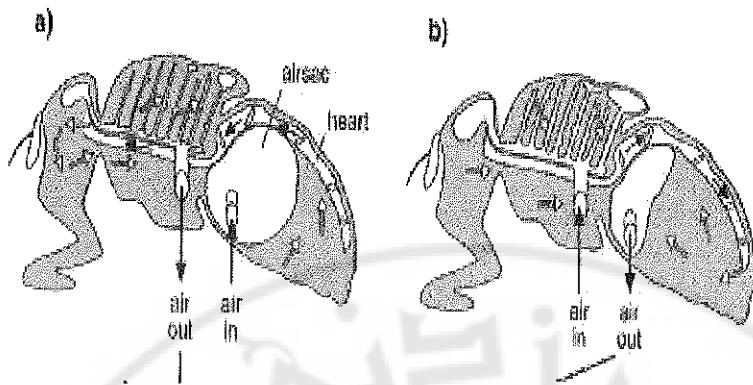
طور الضغط: تكون مده أطول وتنتمر مدة ثانية واحدة، تبقى الثغور التنفسية كافة مغلقة وبذلك يزداد الضغط الهوائي وبالتالي مع تقلص العضلات.

طور الرزفير : يدوم هذا الطور مدة ثانية أيضاً، ويرافق ذلك تقلص البطن، وفتح فقط الثغور التنفسية البطنية الأخيرة (الأزواج الستة الأخيرة). إذا دخل الهواء عن طريق أزواج الثغور التنفسية الأربع الأساسية، والهواء الذي يدخل عن طريق زوج الثغور

الأول يغذي الرأس ومن ثم ينزل على امتداد الساق القصبية البطنية ويطرد بعدها عن طريق التغور 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 ٨.٩):

تستقبل عضلات التنفس الظهرية البطنية Dorso-ventral muscles عند الجراد تشعبات عصبية لأعصاب عرضية، بينما تزود العضلات الطولية Longitudinal muscles للشهيق والزفير بأعصاب زوجية جانبية. ويوجد عند كل حركة تنفس نفحة من السيالة العصبية المحركة لها مدتها ثانية مهما بلغ طول دورة التنفس، وقد تم تسجيلها بمستوى الأعصاب العرضية. وهناك نفحات لسيالة 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 العقد العصبية للحثاقات 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 أوكسيد الكربون وداخل العقدة العصبية للصدر الثاني، وتؤثر الخلايا العصبية المسئولة عن هذا التنظيم وكأنها مستقبلات لغاز ثاني أوكسيد الكربون.

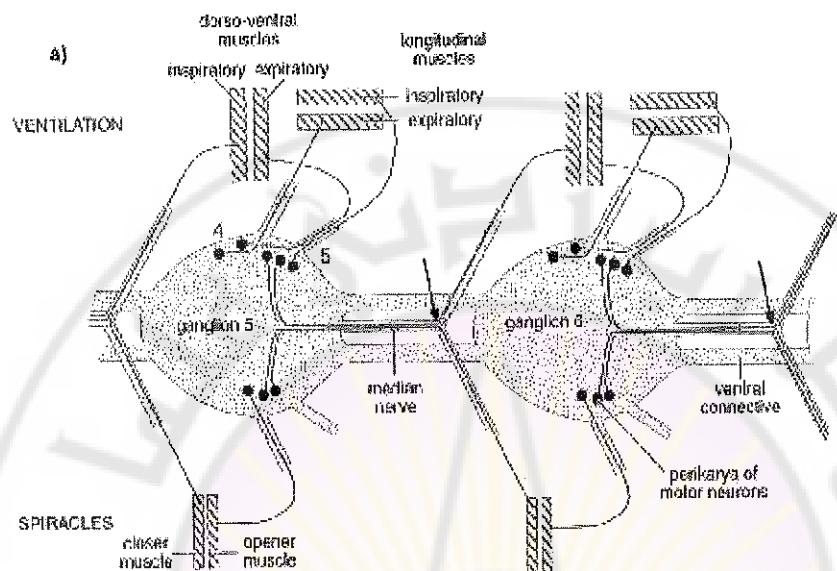
بـ- التحكم بفتحات الثغور التنفسية :

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 للحقة المواقفة، تمر في العصب الأوسط (Median nerve) (الشكل ٩,٨). تتفرع 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 عده والتي تؤثر إما مباشرة في العضلات أو تؤثر في الجهاز العصبي المركزي. يؤثر وجود غاز ثاني أوكسيد الكربون في العضلات المحركة للثغور التنفسية وبالتالي تفتح الثغور وطريقة تأثير غاز ثاني أوكسيد الكربون قد تكون مباشرة على العضلات بخفض توترها، وبذلك فتح الثغور التنفسية، على الرغم من وجود التفريغ العصبي (مثال ذلك زوج الثغور التنفسية الثاني لدى الجراد). كما أن غاز ثاني أوكسيد 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 الواسطة 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 تزود 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 لترًا لكل كغ في الساعة من الأوكسجين، وهذا المعدل أعلى من ٤٠ - ٥٠ % مما هو موجود عند الجراد الصحراوي.

تتزود عضلات الأجنحة لدى حشرة Aeshna بالأوكسجين اللازم لها كلياً من الهواء القادم عن طريق الضخ الصدري، بينما يكون التزويد بالأوكسجين عن هذا الطريق عند الدبابير قليلاً جداً، وذلك لأن الصدرین الثاني والثالث عند هذه الحشرة يكونان قاسيين وصلبيين.

ولذلك نلاحظ عند هذه الحشرة (الدبابير) ازدياد حركة التهوية البطيئة من حيث الاتساع ويصل التردد إلى ١٨٠ حركة في الدقيقة أثناء الطيران، ولذلك يؤكّد وايزفوغ أن التهوية عن طريق الحركة البطيئة هي الرئيسة من أجل التزويد بالأوكسجين. ويبعدو منطقياً أن تتوقع أن الحشرة تفقد أثناء الطيران كمية كبيرة من الماء بسبب التبخر عبر السطوح التنفسية، وحجم كتلة الهواء المتبادل 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 حرشفيّة الأجنحة، مستقيمة الأجنحة وبعض الأنواع الأخرى).

يحرق 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 25°م - 30°م . ويوجد عند الحشرات الأخرى بعض

الألياف المتكيفة الأخرى والتي تستعملها هذه الحشرات لتنظيم فقد الماء، وقد تتعلق بسلوكيات مختلفة، كالفشل 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 لحفظ الماء، آلية معالجة توقف انطلاق غاز ثاني أوكسيد الكربون. وقد درست هذه الظاهرة عند الصرصار الأمريكي والجراد الصحراوي في أعمار مختلفة، وكذلك في طور ما قبل العذراء لحشرة *Orthosoma* ولدى العذاري 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 مستوى يتناقض 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 توسيع المناطق السطحية في الخيشيم القصبي يؤدي إلى تمدد السطح ليُفسح المجال إلى تبادل غاز جلدي في كل من برقية تركوبترا وبليكوبترا وأودوناتا وغيرها كثيرة من الرتب الحشرية.

هناك الكثير من الحشرات المائية تتنفس الهواء الطلق بالطريقة ذاتها التي تتنفس 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. تكون 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 فизيائية كثيرة.

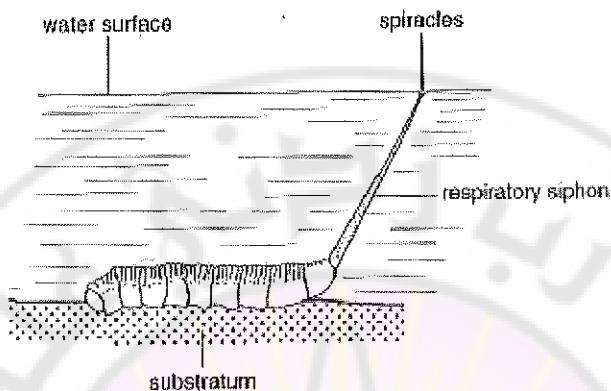
١ - استخدام الهواء الجوي :*Obtaining oxygen from the air*

تحصل غالبية الحشرات المائية، والأطوار الفتية والحشرات الكاملة لـ *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 التلسكوبـي *Telescopic terminal siphon* والذي قد يكون أطول بكثير من الحشرة نفسها (الشكل ٩,٩).

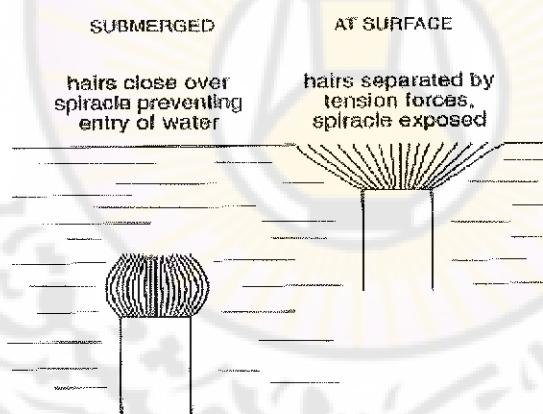
ولا يختلف الجهاز التنفسي عند الحشرات المائية عن نظيره عند الحشرات الأرضية إلا بعد الثغور التنفسية الفعالة، والتي يكون عددها قليلاً عند الحشرات المائية ويقتصر فقط على الثغور المعرضة للهواء.

وتحتسبع الحشرات المائية التي تستخدم الهواء الجوي أن تمنع دخول الماء عبر الثغور التنفسية وذلك عندما تنفس بطرائق عدة، فقد يوجد عدد جار تغريه 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)، فأثناء وجود الحشرة داخل الماء تشكل هذه الأوبار تاجاً مغلقاً حول الثغر التنفسي وتحمّن دخول الماء. وعندما تصعد الحشرة إلى سطح الماء، فإن هذا التاج الهدبي يحطّم القيلم السطحي للماء

وتنفتح هذه الأوبار وتمدد نتيجة الضغط السطحي للماء وبذلك يتصل التغزير التنفسى وبشكل كبير مع الهواء الجوى.



الشكل ٩,٩ آ- التنفس عند الخناكس المائية ب- ممص التنفس (السيفون) لدى بعض البرغلات المائية (Imms, 1947)



الشكل ٩,١٠ رسم تخطيطي يبين الشعيرات غير المحبة للماء المحبطة بالثبور التنفسية، عند سطح الماء (إلى اليمين)، تحت سطح الماء (إلى اليسار) (Wigglesworth, 1965)

يحمل عدد ضخم من الحشرات المائية التي تتنفس الهواء فقاعة أو **Bubble** طبقة هوائية رقيقة عندما تغوص، وينبغي عند بعضها تجديد هذه الفقاعة أو الطبقة الهوائية دوريًا (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 تتطوى 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 الخishom قبل أن يكون عليها تجديده على السطح أما الخياشيم غير القابلة للانضغاط (ذات الدروع) فهي من ناحية أخرى لا تتطوى ويمكن لغاز الأوكسجين المستخلص من الماء إلى خishom 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 المجهري.

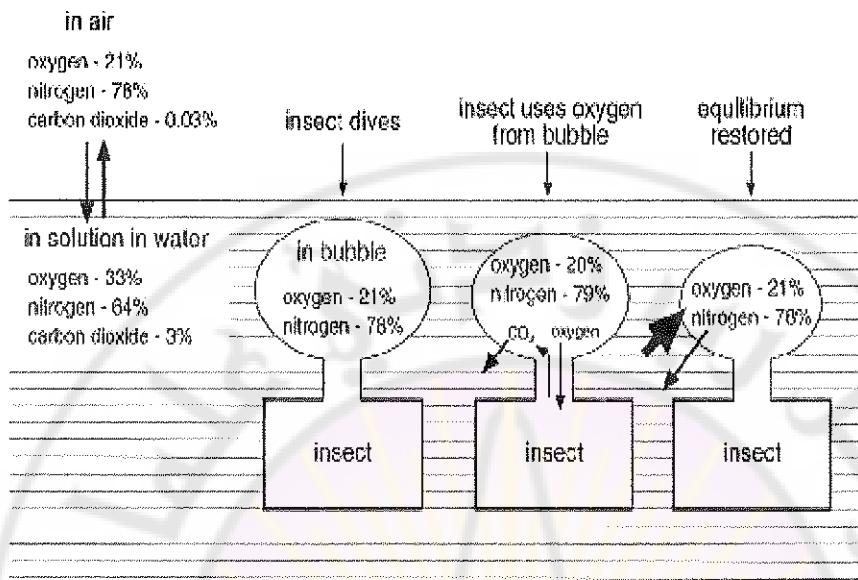
فقد يكون سطح الخishom الغازي محمولاً بالتناوب في أسفل الأجنحة الخمديّة كما هو الحال في *Dytiscus*، هذا وتوجد الخياشيم الغازية القابلة للانضغاط عند أفراد *Gerris*، *Dryopoidea*، *Hydrophilidae* (ونصفية الأجنحة) (*Velia*) وحرشفية الأجنحة (بعض *Arctiids* والـ *Pyralids*).

تقوم الخياشيم الغازية بوظيفة هيدروستاتية بالإضافة إلى وظيفتها التنفسية فعندما تخرج الحشرة إلى السطح لتجديد مخزن الهواء تسمح بقایا 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 تقريرياً عند الغوص على ٢١٪ أوكسجينًا و٧٩٪ من غاز التتروجين وذلك نتيجة للتوازن مع الجو الخارجي. بينما استهلاك الأوكسجين في الوقت الذي تغوص فيه الحشرة وذلك عن طريق سلسلة من العمليات الأيضية، ويؤدي ذلك إلى تدني مستوى O_2 في الفقاعة الهوائية بينما تزداد كمية N_2 ، حيث يبلغ تركيب الغاز في الماء المشبع بالهواء بشكل تقريري: ٣٣٪ أوكسجينًا و٦٤٪ نتروجينًا، 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 التتروجين 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 بربح ثلاثة عشر أمثل 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 التتروجين دوراً حاسماً في الفقاعة، حيث تتسرب قابلية احلاله 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 سامة للأوكسجين الذي في الماء بالانتشار داخل الفقاعة، ولا يمكن للنوافذ التي سمح لها بملء الفقاعة عند

السطح بالأوكسجين النقي البقاء في حالة الغوص لمدة طويلة كالعاده، لأن حجم الفقاعه ينخفض بسرعة دون الآزوت طالما أن الحشرات تستهلك الأوكسجين.





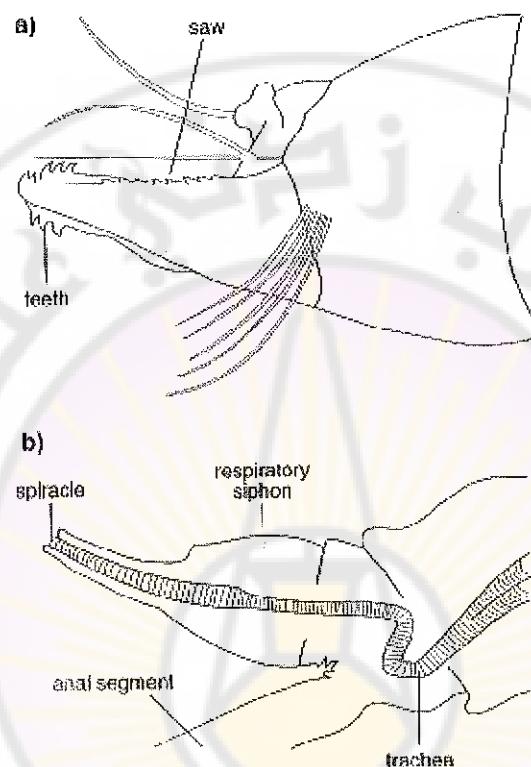
الشكل ٩,١١ رسم تخطيطي يوضح عمل الفقاعة الهوائية بشكل خيال غازية قابلة للانضغاط.

٢ - 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 بالأوكسجين، 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 تفتح الثغور التنفسية الفعالة على سيفون بطني والذي يتثبت على النبات بواسطة أسنان

موجودة في نهاية العضو الثاقب الذي يقوم بثقب النبات وإيصال الثغور التنفسية إلى الأنسجة التي تحتوي على أوكسجين ل تستطيع سد حاجتها من الغاز (الشكل ٩,١٢).



الشكل ٩,١٢ آ- منظر جانبي يبين المنشار والأسنان المرافقة للعضو الثاقب. ب- مقطع طولي يبين السيفون والقصبة الهوائية (Keilin, 1944)

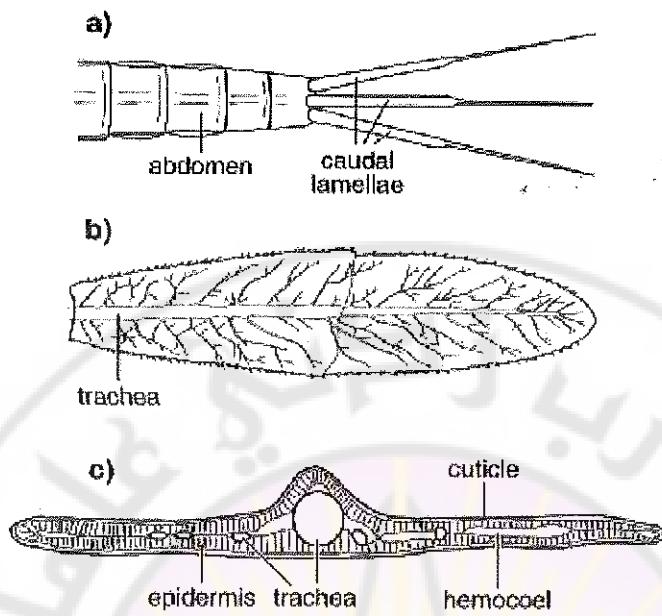
3 - استخدام الأوكسجين المنحل في الماء :

يوجد عند الحشرات المائية كافةً انتشار جزئي للأوكسجين المنحل في الماء عبر جدار الجسم، وتحتوي الحوريات المائية غالباً على كيوتيكل نفوذ للتبدلات 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 كيوبتيكل 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 حرکية الماء ضمن الحجرة (الشكل ٩,١٤).

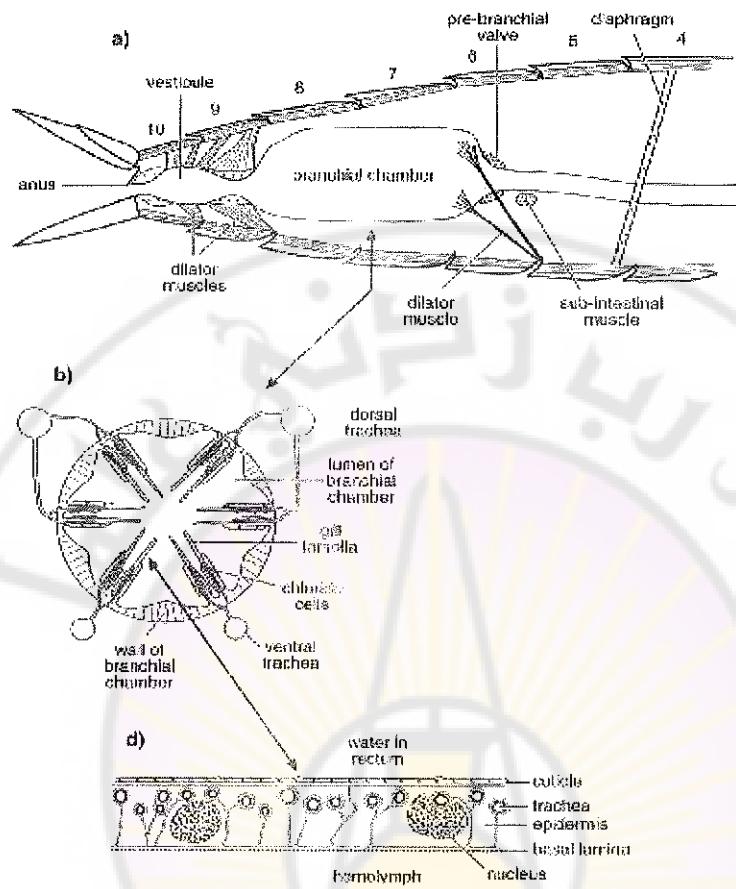


الشكل ٩,١٣ الغلاصم عند حوريات Zygoptera آ- منظر ظاهري للنهاية البطنية. ب- منظر لإحدى الغلاصم الذيلية بين التشعبات القصبية الرئيسية فقط. ج- مقطع عرضي في إحدى الغلاصم (Tillyard, 1917)

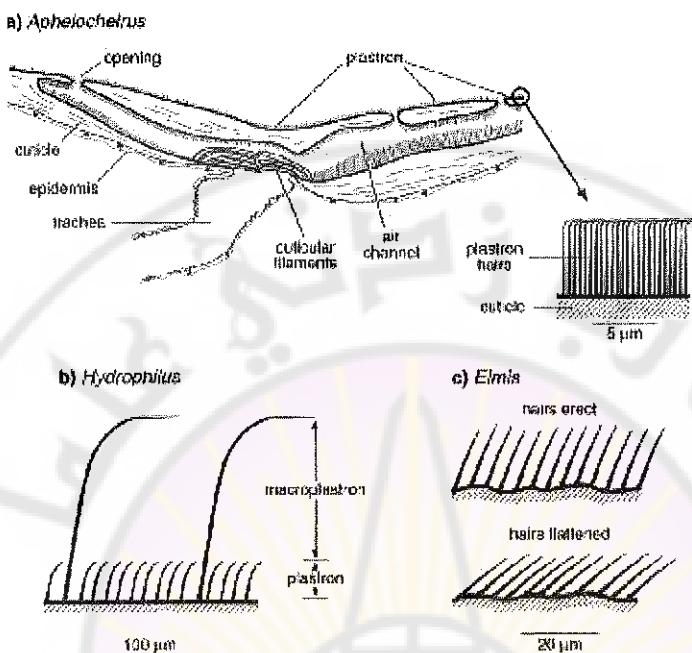
ب- الخياشيم الغازية غير القابلة للانضغاط *Plastron respiration*

يتتألف الخيشوم الغازي غير القابل للانضغاط، أو الدرع من صفيحة هوائية محمية بإحكام بشبكة كثيفة من الأشعاع 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 ل حاجز : 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 $15,00$ ملغ / ميكرومتر مربع هو كاف ليكون مؤهلاً للقيام بدور الدرع، وقد أقام استنتاجه هذا على أساس نسبة الماء / هواء / ملغ الموجدة في

عذراء ذبابة الـ *Eutanyderus Wilsoni*. حيث تمتلك هذه الذبابة أقل نسبه معروفة عند حشرة ملائمة بشكل جلي للعيش في الماء. كما تملك معظم الحشرات التي لديها درع حاجز ماء - هواء يتكون من 10° إلى 610 ملغ / ميكرومتر مربع تساعد ثمانية أوبار الأشعار بشكل بارز في تقوير مدى فاعلية الدرع *Aphelocheirus aestivialis* (نصفيات الأجنحة)، على سبيل المثال : لديها من 2 إلى $810 \times 2,5$ شعرة / سم 2 مكونة بذلك الدرع. أما الحشرات التي يوجد فيها من 610 إلى 810 شعرة / سم 2 فهي تملك بشكل عام درعاً فعالاً جداً يمكنها من البقاء غائصة بشكل طبيعي لشهر متعدد (Mill, 1974) وتملك بعض غمديات الأجنحة أيضاً، دروعاً فعالة، غالباً ما يكون لها ثقاني فوهات أو تسع فوهات تنفسية تفتح بدورها على الفراغ الهوائي للدرع. أما العوامل التي من شأنها تقليل التوتر السطحي للماء (الصابون والكحول مثلاً) فستسبب تبل الدرع ومن ثم الفشل في الاحتفاظ بالحيز الهوائي، وإذا تم تطبيق الضغط العالي بأطول مما ينبغي من الزمن سيسبب أيضاً تبل 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 تتنقع من الدرع عادة في مياه الجداول المشبعة بالهواء، على حواف البحيرات وفي داخل المناطق المدي - جزيرية.



الشكل ٩,١٤ الغلاصم عند حوريات الرعاثات. آ- مقطع طولي في نهاية البطن (تشير الأرقام إلى الحلقات البطنية). ب- مقطع عرضي في الحجرة الفرعية. د- تفاصيل بطانية الغلاصم تظهر القصبات الهوائية قريبة من الكيورتيكل (Schmitz & Komnich, 1976)



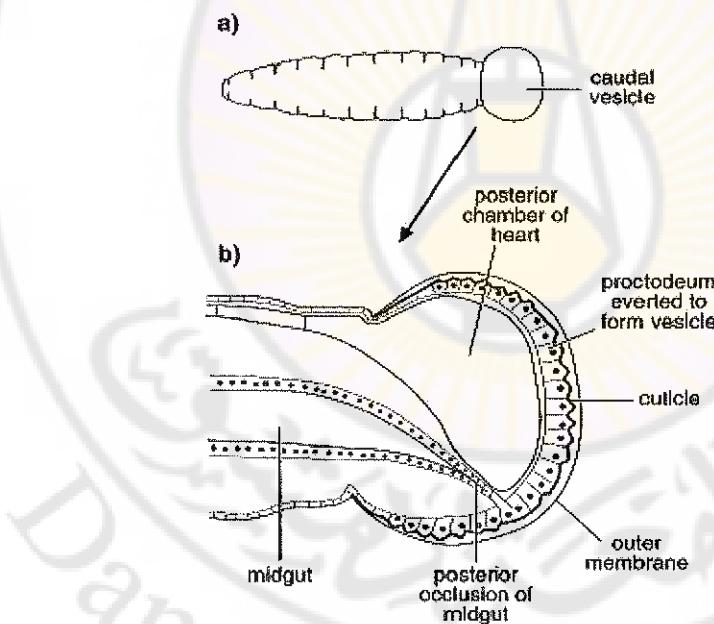
الشكل ٩,١٥ الخياش الغازية غير القابلة للانضغاط مع توضيح لأشكال الأشعاع المختلفة المحيطة بالدرع حسب النوع الحشري (Thorpe & Crisp, 1949)

رابعاً- التنفس عند الحشرات الطفيلية الداخلية Gas exchange in endoparasitic insects

تستخدم بعض الحشرات الطفيلية الداخلية الهواء الجوي كمصدر للأوكسجين، فيرقات الحشرات ذات التغذى الداخلي والتي تهاجم الفقاريات، مثل يرققات *Hypoderma*، تقوم بقبح جدار جسم العائل وبذلك تضمن اتصال الثغور التنفسية بالوسط الخارجي.

تحصل بعض الحشرات على الأوكسجين اللازم لها من الجهاز التنفسى للعائى مباشرة، فعند يرقات *Cryptochaetum iceryae* (متطرف على الحشرات القشرية) تحمل اليرقة فيها شعيرات ذيلية *Caudal filaments* غنية بالقصبات الهوائية والتي يتضاعف حجمها خلال الطور اليرقى الثالث وتشابك مع الجهاز القصبي للعائى لتحصل على الأوكسجين منه بسهولة.

ولكن غالبية الحشرات ذات التطفل الداخلى تحصل على الأوكسجين عن طريق الانتشار عبر أنسجة العائى. فعند يرقات *Braconidae* تنقلب الأمعاء الخلفية *Midgut* في منطقة الشرج لتشكل وعاء ذيلياً *Caudal vesicle* ذا جدار رقيق، ويترافق 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) آ- منظر كامل لليرقة بين 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 مدمجة بداخل القشرة دون أيّة تركيبات تنفسية خاصة، وهذا كلّه 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 أنّ بيوض غالبية الحشرات المائية لا تملك تركيبات تنفسية خاصة فمن المدهش إلى حد ما أن نعرف أنّ 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 ذيقياً جداً (536 μm) في بيضة الـ *Rhodnius* على سبيل المثال، وإن فقدان البيضة للماء لا يزيد كثيراً في بيئه 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، فإنّ بيوض الكثير من الحشرات البرية كثيراً ما يتم وضعها في بيئه 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 علاوةً على ذلك

مقاومة البَل الحاصل من التركيبات الحاوية على الهواء في موقع الضغوط الهيدروستاتية السائدة في الموطن الطبيعي للبيضة، ويجب أيضاً أن تكون هناك مقاومة للبل الحاصل من عوامل نشطة عند السطح الموجودة عادةً في حالات تكون فيها البيوض موضوعة في سmad بقري مثلاً أو في لحم منفسخ، ويقرر مقاومة الدرع للبل عاملان هما الضغط المبذول وطول المدة الزمنية المبذول خلالها. ولقد أظهرت الاختبارات أنه حتى تلك الدرع الأقل مقاومة تصمد أمام ضغط مساوٍ نحو ٣١ سنتمراً زئبقاً لمدة ٣٠ دقيقة، إذ إن مسطورة قطرها ٤ مم يمكن أن تبذل ذات الضغط، ولكن فقط جزء من الألف من الثانية أو سواه، وبهذا لن يلحق البل درع البيوض المعرضة لقطرات المطر. كما أظهرت الاختبارات أن أكثر البيوض الموضوعة بشكل طبيعي في بيئات حاوية على عوامل نشطة سطحية، تقاوم البل بشكل أفضل منه في البيوض الموضوعة في أماكن تكون العوامل السطحية الناشطة فيها أقل مما يمكن مصادفته. ومن الواضح أن هذه المقاومة الشديدة للبل وبوجود عوامل سطحية ناشطة هي تكيف من أجل البقاء شرطية أن تستطيع البيضة أو الحشرة النجاة وتجفيف نفسها ثانية.

الفصل العاشر

الجسم الدهني Fat Body

يلعب الجسم الدهني أو الأنسجة الدهنية دوراً رئيساً ومهماً في فيزيولوجيا الحشرات، حيث يتم فيه الكثير من مراحل الاستقلاب الوسيطة (Intermediary metabolism) منها وأساسية، كما يقوم بتخزين المواد السكرية والبروتينية إضافةً للمواد الدهنية، ويزود الدم بهذه المواد وقت الحاجة. ومعظم بروتينات الدم يتم تصنيعها فيه، ويسمى الجسم الدهني بـ زلة سمية بعض المواد السامة والتي تصل إلى دم الحشرة مثل المبيدات الحشرية، كما تقوم خلاياه ب تخزين فضلات الاستقلاب كالبولة أو الأملاح المعدنية الأخرى.

أولاً - تركيب الجسم الدهني :

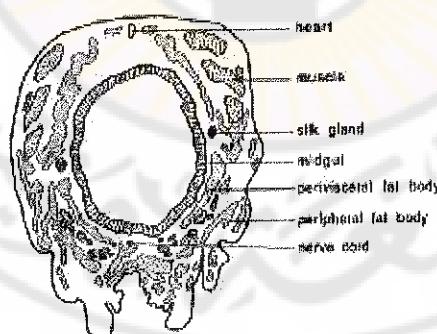
يشغل الجسم الدهني جزءاً كبيراً من التجويف العام ليرقات الحشرات ذات التطور الكامل، ويحتل نحو ٥٠٪ من الوزن الكلي ليرقات الذباب (Calliphora)، وقد يصل إلى حدود ٦٥٪ من وزن يرقات النحل. يشكل الجسم الدهني كتلة غير منتظمة الحواف، أو يكون على شكل خطوط عريضة أو طبقات متقدمة. أما عدد الذباب الأبيض ف تكون خلايا الجسم الدهني منفصلة بعضها عن بعض و موجودة 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 يتتألف من نوع أو أكثر من الخلايا التالية :

١ - 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 المكتنفات 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 واضحة للشبكة السيتوبلازمية الداخلية Endoplasmic reticulum (الشكل ١٠,٢).

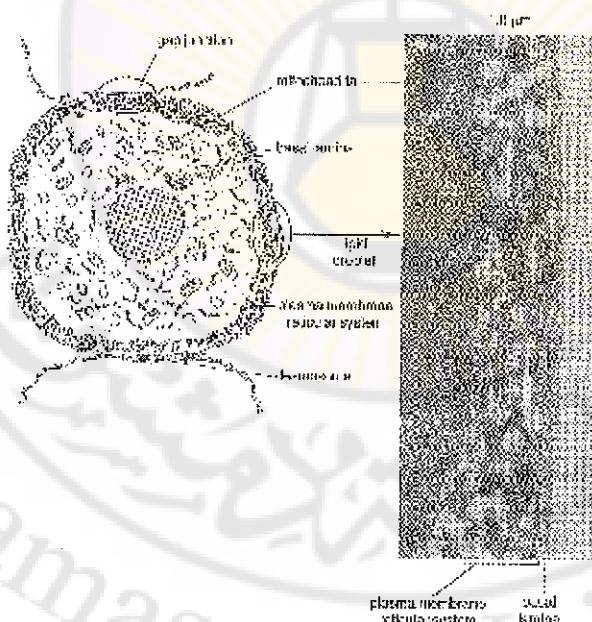
وتوجد علاقة وثيقة ما بين الخلايا الدهنية وبعض خلايا الدم، إضافة لوجود تشابه كبير بينهما. وقد لوحظ لدى حشرات الذباب الأبيض Aleyrodes أنه لا يوجد تحديد واضح بين خلايا الدم وخلايا الجسم الدهني، نظراً لأن الأخيرة متفرقة في دم الحشرة.



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 هيئة مختلفة، تعتمد أساساً على نوعية الغذاء وعلى درجة حرارة التكowin. وقد يوجد البروتين أيضاً في الجسم الدهني ونجد بكميات قليلة في الخلايا الدهنية لشحالات نحل العسل خلال فصل الشتاء، لأنها تستخدمه في إفراز اللعاب الذي تتغذى عليه اليرقات أثناء فصل الربيع، أما عند الحشرات الكاملة فلا يخزن البروتين بكميات كبيرة، كما تخزن المواد السكرية في الجسم الدهني على هيئة غликوجين.

ويلعب المخزون الغذائي دوراً مهماً، وبخاصة أثناء عدم تناول الحشرة للطعام (الصيام) سواء أكانت هذه الفترة طويلة أم قصيرة. وبعد الغذاء المخزون في الجسم الدهني المصدر الأساسي للطاقة وذلك أثناء فترة الطيران الطويل.



الشكل ٢، ترکیب الخلیة الدهنیة المتمایزة مع تکبر مجهري لمنطقة جدار هذه الخلیة (Dean et al, 1985)

1985

كما تستطیع الحشرات التي تدخل في طور السکون الاستمرار في الحياة بفضل هذا المخزون، وقد لوحظ لدى الكثیر من الحشرات، أن هذا المخزون يتركز وتزداد كمیته بشکل واضح قبل دخول الحشرة في طور السکون، ومثال ذلك حشرة Culex التي يشكل الجسم الدهنی لديها نحو ٣٠٪ من وزنها الرطب وذلك عند بداية الشتاء، أما في نهاية فصل الشتاء فتتخفض هذه الكمية لتصل إلى ٦٪ من وزن الحشرة، وذلك بسبب استهلاك الحشرة المخزون أثناء فصل الشتاء.

تستخدم يرقات الحشرات كاملة النطروء، الغذاء المخزون في الجسم الدهنی في طور العذراء أثناء بناء أنسجة الحشرة الكاملة الجديدة. ويعتمد أيضاً إنتاج البيض على مخزون الجسم الدهنی، وبخاصة لدى الحشرات التي لا تتغذى في طور الحشرة الكاملة.

2 - خلایا الیورات : or UrocytesUrate Cells

يتراكم حمض البولة أو أملاحه في خلایا خاصة في الجسم الدهنی تدعى خلایا الیورات، على شکل كريات. وتمثل هذه الأخيرة إما نواتج الإطراح أو مخزوناً آزوتيّاً يستخدم من قبل الحشرة فيما بعد، وقد توجد أيضاً أملاح كثيرة مرتبطة بالیورات مثل فوسفات الكالسيوم أو المغذنيوم.

ونجد هذا النوع من الخلایا عند حشرات الكولومبيا والصرصار Blattodea وكذلك عند يرقات غشائية الأجنحة. وعلى الرغم من أن أنابيب مالبيكي تقوم بدورها على أکمل وجه، إلا أننا نلاحظ وجود تراكم لحمض البولة في بعض الخلایا الدهنیة، خلال أطوار اليرقة المختلفة.

3 - خلایا المیستوسيت :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 كل دهنية وغликوجين، أما الكائنات الدقيقة المتعايشة فتحاط بغشاء داخل تجويف خاص.

ثانياً - وظائف الجسم الدهني :

تقوم بعض خلايا الجسم مثل الخلايا الجارقلبية وخلايا النفروسيت 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*

آ- الغlikوجين Glycogen

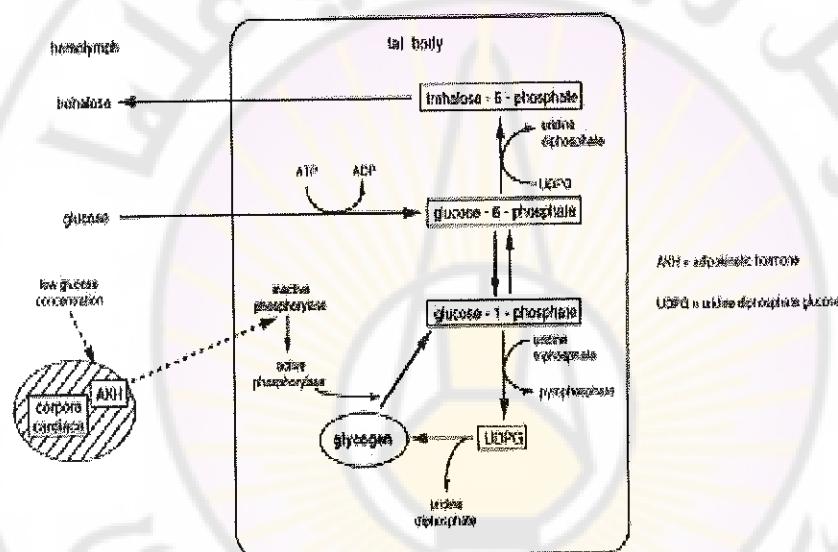
بعد الغليوكجين الحالة الأكثر شيوعاً لتخزين السكريات عند الحشرات ويتراكم بشكل أساسي داخل الجسم الدهني، ويختلف مخزونه تبعاً لطور الحشرة وحاجتها للطاقة. ويصنع الغليوكجين داخل الجسم الدهني بدءاً من البيريدين Uridine Diphosphate Uridine Diphosphate (UDPG) أو المادa الأخيرة فتشكل من الغلوکوز ذي المنشأ الغذائي Glucose والموجود في دم الحشرة باتحاده مع جزيء البيريدين ثلاثي الفوسفات (UTP). وقد يصنع الغليوكجين 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 الغلوکوز إلى تريهالوز متبعاً الطريق الاستقلابي نفسه للغليوكجين. إذ إن الغلوکوز الذي أخذه الجسم الدهني يعطي غلوکوزاً سداسي الفوسفات 6-Glucose-6-Phosphate ويتحدد هذا الأخير مع UDPG والذي يستخدم كمعطاء للغلوکوز لإنتاج

التربيهالوز ٦ فوسفات Trehalose-6-Phosphate، ويتحلل هذا الأخير بوساطة أنزيم الفوسفوريلاز Phosphorylase المتخصص (الشكل ١٠,٣).

يشكل التريهالوز مخزوناً حقيقياً للطاقة في الدم، ويعود المصدر الرئيس للكربون أشلاء تحمل الغليكوليز Glycolyse. ويحدد تركيز التريهالوز في الدم بوساطة السرعة النسبية لمرحلتين، الأولى انسحابه من الدم لتلبية حاجة الحشرات، والثانية تعويضه من قبل الجسم الدهني.

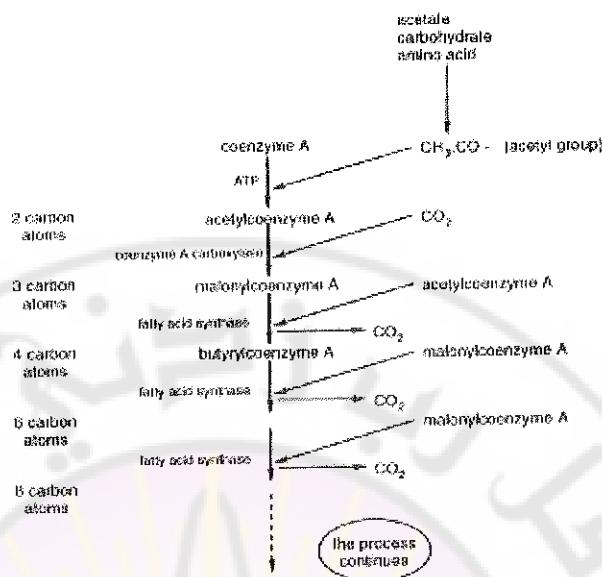


الشكل ١٠,٣ رسم توضيحي يبين استقلاب السكريات داخل الجسم الدهني

يستخدم الـ UDPG أيضاً لتشكيل الغلوكونسیدات (Glucosides) داخل الجسم الدهني. وتسمم عملية تصنيع الغلوكونسیدات بازالة السمومية عند الحشرات. إذ تصبح المركبات السامة كالفينول الممنص من الوسط أو المصنعة من قبل الحشرة غير فعالة على هيئة Phenyl - β - Glucosides ونجد الظاهرة نفسها بالنسبة للكاربامات.

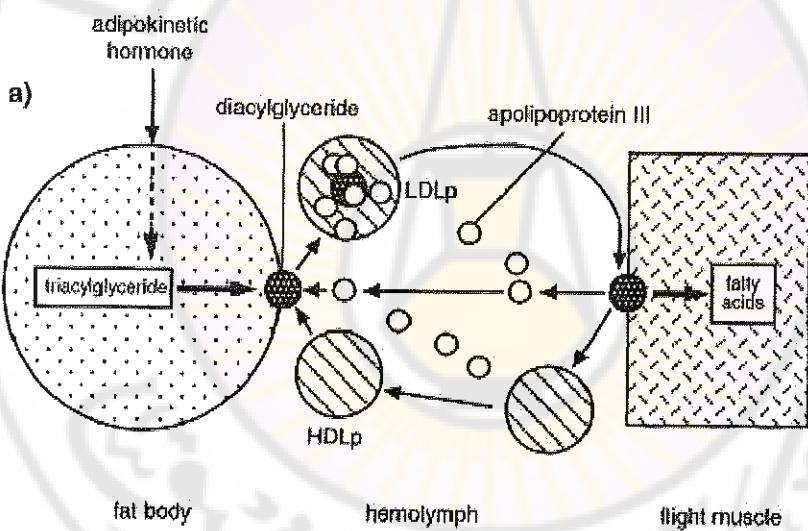
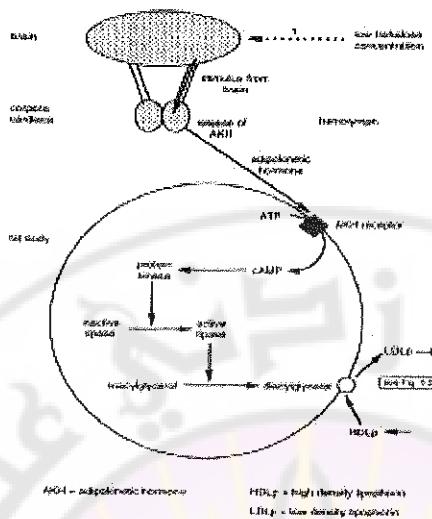
٤ - استقلاب المواد الدهنية :

تخزن الدهون على شكل غليسريدات ثلاثة Triacylglycerides، وتختلف الأحماض الدهنية التي تتضمنها من مجموعة لأخرى، فتحتوي بعض الحشرات على نسبة كبيرة من الأحماض الدهنية التالية : حمض بالمتيك Stearique و Palmitique والمشبعة على ذرات الكربون (C 16-18) وكذلك حمض Oleique. ولكن عند الكثير من الحشرات نلاحظ أن الدهون تتالف بشكل أساسى من الأحماض الدهنية غير المشبعة ولها من ٢ - ٣ روابط مضاعفة أو أكثر وتمتاز الأحماض الدهنية عند المءن بأنها مشبعة وذات سلسلة قصيرة. تحتوي خلايا الجسم الدهنى على أنزيمات تشجع تصنيع الدهون وقد أثبتت الدراسات أن الجسم الدهنى يمكنه أن يصنع سلاسل طويلة من الأحماض الدهنية بتكتيف الخلات (Acetate) المتكرر، وقد تم إثبات ذلك باستخدام الخلات الموشومة ويتم صنع السلاسل الطويلة من الأحماض الدهنية على النحو التالي (الشكل ٤) :



الشكل ١٠,٤ النشاطات الاستقلالية للأحماض الدهنية في الجسم الدهني.

تعد المواد الدهنية المحفوظة في الجسم الدهني مخزوناً مهماً للطاقة يمكن أن يتحرك وبسرعة عند الحاجة (جوع الحشرة) أو ل توفير النشاط العضلي. وتوجد أنزيمات الليبارز Lipases حول الكتل الدهنية وتشجع تحلل الغليسيريدات الثلاثية وهذا التحلل عكسي، وتؤدي هذه الأنزيمات إلى قطع الروابط الأستيرية للغليسيريدات وتشكل بذلك الأحماض الدهنية والغليسروول، تسير الأحماض الدهنية والغليسيريدات الثانية المتحررة في الدم بعد ارتباطها ببعض البروتينات المتخصصة. أما الغليسروول الناتج عن عمل أنزيم الليبارز فتتم فسفرته ((phosphoryse)) داخل الجسم الدهني، وينتقل على هذا الشكل إلى عضلات الطيران حيث يتم هناك تحوله إلى أستيل كوازنزيم Acetyl CoA (الشكل ١٠,٥).



الشكل ١٠،٥ استقلاب المواد الدهنية المخزنة في الجسم الدهني أثناء نشاط عضلات الطيران.

(Shapiro et al, 1988)

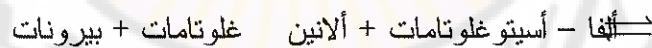
٣ - استقلاب الأحماض الأمينية والبروتينات :

آ - الأحماض الأمينية Amino Acids

يتم استقلاب جزء كبير من الأحماض الأمينية داخل الجسم الدهني. وتختلف أهميته حسب نوع الحشرات، فيرقات الذباب *Calliphora* يحتوي الجسم الدهني لديها على كمية كبيرة من التيروزين *Tyrosine*، الذي ينتقل إلى الدم أثناء تشكل العذراء ليقوم بتصليب الكيتوتيل وتلوئنه، 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 ($R\text{-Co-COOH}$) وكذلك تصنيع حمض أميني آخر دون أن يمر بالجذر (NH_3^+). ويكون هذا التحويل نشيطاً في الجسم الدهني، فلو أخذنا جنasse من الجسم الدهني لوجدناها قادرة على تشجيع تشكيل البروتينات ما بين α - *Cetoglutarate* وـ α والكثير من الأحماض الأمينية. ولكن التفاعلات الأكثر سرعة هي:



وقدر إنتاج الغلوتامات عند الجراثيم : 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

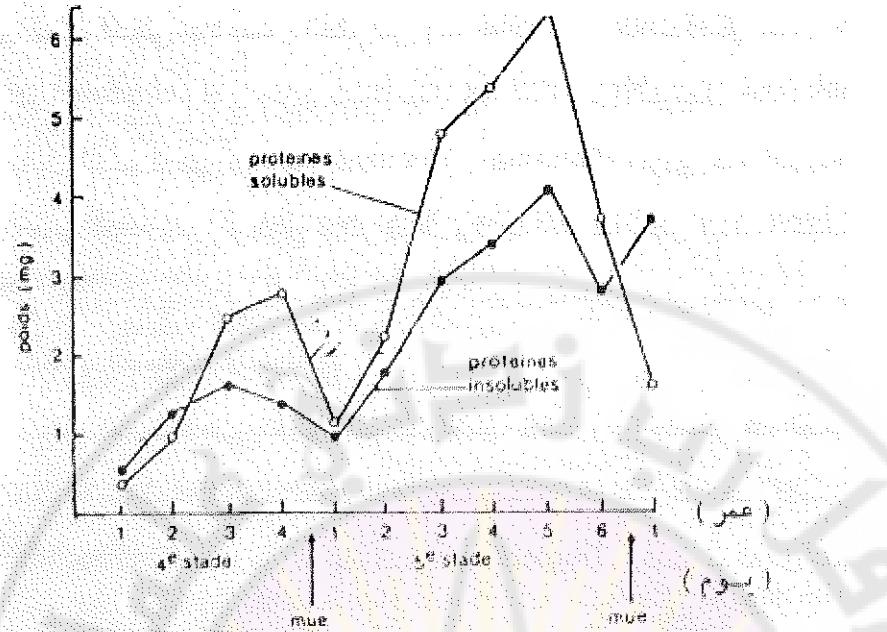
لحمض الغلوتاميك عند الجراد ويسمح هذا الأنزيم بنقل الهيدروجين إلى NAD. كما توجد أنزيمات أخرى والمرتبطة بالاستقلاب الوسيط للأحماض الأمينية، فقد أثبتت التجارب أن الجسم الدهني للجراد يستطيع أن يشكل الغلوتامين بدءاً من الغلوتامات والأمونيوم. أما الجسم الدهني للصرصار فإنه يقوم بتصنيع السيرين بدءاً من الغليسين Glycine والفورمات Formate.

تدخل بعض الأحماض الأمينية الكبريتية بإزالة سمية بعض المواد فعند الجراد مثلاً يتحول المركب P-Nitrobenzyl P داخل الجسم الدهني إلى Nitrobenzylgutathion والذي سيطرح فيما بعد كما هو أو أن يتحول إلى NITROBENZYL cysteine بواسطة أليبيب ماليكي.

بـ 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 لأنثى وذلك لمساهمته بتطور البوريضات (الشكل ١٠,٦).

تنقص 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

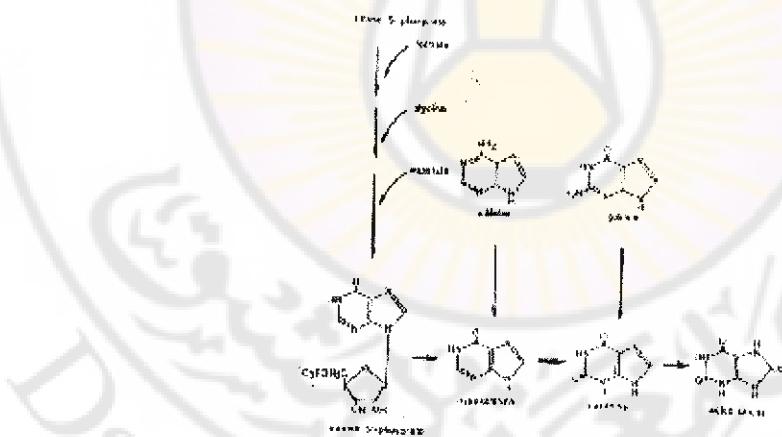
٤ - استقلاب البورين *Purine*

يستطيع الجسم الدهني تصنيع حمض البولة والذي يعد المادة الرئيسة للإطراح الآروتي عند الحشرات. وقد يتراكم حمض البولة بشكل مؤقت على هيئة بلورات كروية من اليورات أو قد يعبر إلى الدم ليتم إطرافه فيما بعد. *Soherocristaux* وتنتج كميات قليلة من حمض البولة عن طريق أكسدة القواعد البولية للأحماض النوويه ولكن الجزء المهم من حمض البولة يكون مصدره الآروت البروتيني. ويصنع حمض البولة بدءاً من سكر الريبيوز -٥- فوسفات إضافة لآروت 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 اليوريكار Urecase والذي يكون نشطاً جداً، كما أن إنزيم الألنتوئيناز Allantoinase يوجد داخل الجسم الدهني ليرقات Saturina ، Bombyx () وتؤدي هذه الإنزيمات 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 التريبيوفان Tryptophane. وتم مرافق تصنيع الأموكروم كافة داخل الجسم الدهني لبعض حشرات حرشفيات الأجنحة ، وكذلك مادة البترین Pterine المرتبطة دائماً بالأموكروم.



الشكل ١٠,٧ تشكل حمض البولة داخل الجسم الدهني .

ثالثاً - المراقبة الهرمونية :

ترافق الغدد الصم والجهاز العصبي تصنيع المواد وتحريرها داخل الدم. وقد تم تحديد هرمونات الهيبر غليسوميك 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 (هيبر غليسوميك) من قبل C.C، ويؤثران في إنزيم الفوسفوريلاز Phosphorylase. والهرمون الأكثر فعالية تفرزه الخلايا الغذية، 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 الثانية 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 لترáكم 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*

المتعلدية، خلف موقع الغدد الصماء. فإن كمية الأحماض الأمينية في الدم ترتفع، ولكن تتحفظ نسبة البروتينات الخاصة عند الحشرة الكاملة، والتي تتدخل في صنع المح، ولا توجد هذه البروتينات الخاصة في الجسم الدهني فيلعب هرمون الغدد الصماء C.A عند هذه الحشرة دوراً استقلالياً، ويراقب مباشرة تركيب البروتينات الضرورية لتشكيل 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. ويتحول هرمون الحادثة 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 المح وكذلك هرمون الحادثة JH. أما عند البعض، 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 المذكورة والمؤنثة تنتج من أفراد مختلفة، ولا تتطور البوصية 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 جدًا عند الحشرات الراقصة، وتجد عند الحشرات حالات التكاثر البكري (Parthenogenesis)، كما تظهر بعض الحشرات حالة النخت 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. تعبّر هذه الإفرازات في قناتين جانبيتين تتحدا 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:

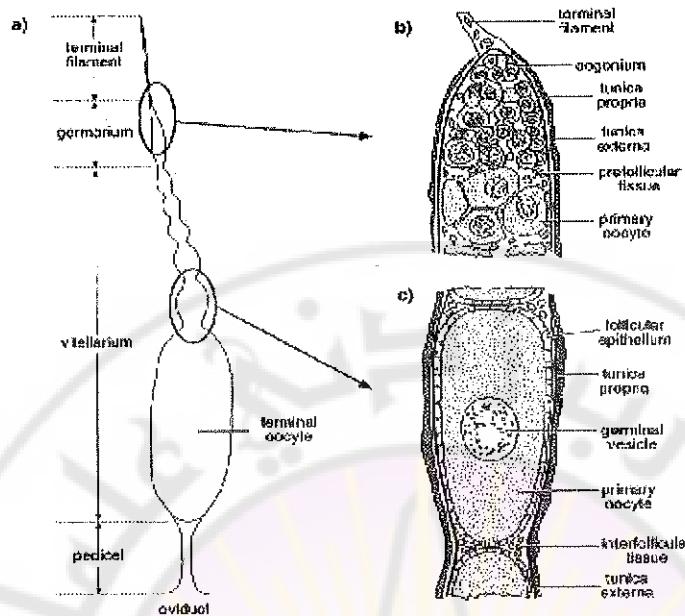
يتوضع الجهاز التناسلي عند الأنثى في البطن على جانبي الأنابيب الهضمي، ويتألف من زوج من المبايض (Ovaries) وعلى قناتين جانبيتين Oviduct منشأهما الوريقه الوسطي (Mesoderm)، تصلان معاً وتشكلان قناة مشتركة (Median oviduct) منشأ هذه القناة من الوريقه الخارجيه، وتنفتح هذه القناة في الحجرة التناسلية (Genital chamber) والتي بدورها تنفتح للخارج بوساطة 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 البوياضات 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 كاليفورا يكون عدد الأنابيب المبيضية نحو ١٠٠ أنبوب، بينما يتراوح عددها عند حشرة الدروسوفيلا فيكون ما بين ١٠ - ٣٠ أنبوباً، ويوجد لدى الحشرات الولودة ذبابة Glossina فرع مباضي واحد. وعلى العكس يكون عدد الأنابيب المبيضية في كل مبيض عند غالبية إناث حرشفيات الأجنحة، أنابيب بغض النظر عن حجمها.

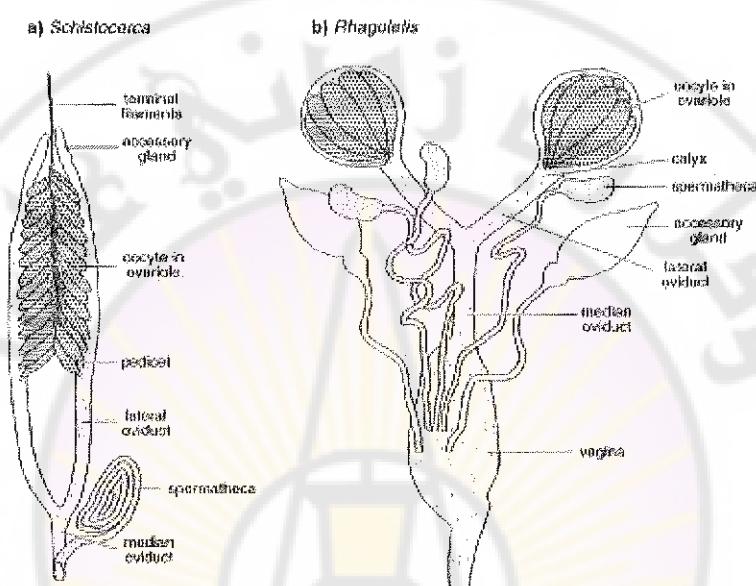
لا يوجد غمد كامل يغلف المبيض، ولكن يوجد لكل أنبوب مباضي غمد خاص به، مكون من طبقتين: طبقة خارجية تسمى (Tunica externa) وطبقة داخلية تسمى (Tunica propria)(الشكل 11.1). وتكون طبقة tunica externa مكونة من مجموعة من الخلايا بما فيها بعض الخلايا العضلية وتكون هذه الخلايا غنية باللبييدات والغلكوجين، وذات نشاط استقلابي عال ولكنها مع ذلك لا تساهم بشكل مباشر في تكوين البوياضات، وتشكل القصبات الهوائية جزءاً من هذه الطبقة ولكنها لا تخترقها وإنما يتم انتقال الأوكسجين المستهلك خلال عملية تطور البوياضات عبر ظاهرة الانتشار فقط. أما الطبقة الداخلية للأنبوب المباضي فت تكون طبقة مرنة وتحيط بكامل الأنبوب وصولاً إلى الخيط الطرفي (Terminal filament) ومهمتها المحافظة على شكل الأنبوب المباضي والمساهمة بعملية الإباضة.



الشكل ١١.١- شكل يمثل أجزاء الأنابيب المببضي كافة بـ- شكل تفصيلي للمنطقة الجرثومية من الأنابيب المببضي، جـ- شكل تفصيلي لمنطقة الإنصال في الأنابيب المببضي.

تجتمع النهايات الطرفية الأمامية لأفرع المببض والذى تدعى أيضاً الخيوط (Suspensory ligament) . وتحدد معاً لتشكيل خيطي التعليق (Suspensory ligament)، الذى يرتبط إما بجدار الجسم أو بالحجاب الحاجز الظهرى حاملاً الأنابيب المببضية ضمن تجويف الجسم (Hemocoel). أما من الناحية الفاعدية، فيستدق طرف فرع المببض على هيئة حامل دقيق يدعى Pedicel والذى يتصل بقناة المببض، وتوجد سدادة طلائية (Epithelial plug) لدى الأطوار غير الكاملة والتى تفصل تجويف الأنابيب المببضي عن تجويف القناة، وهذه السدادة تتمزق أثناء الإباضة Ovulation سامحة للبويضات بالعبور من الأنابيب المببضي إلى قناة المببض.

تنصل الأنابيب المبيضية بقناة المبيض الجانبية Lateral oviduct بشكل اتصال خطي مترافق (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).

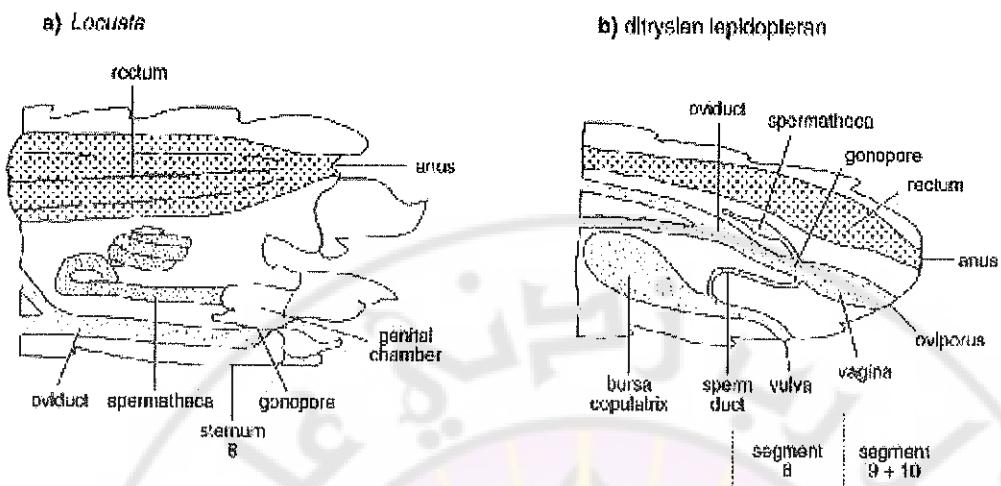


الشكل ١١,٢ رسم تخطيطي لجهاز التكاثر الأنثوي آ- الأنابيب المبيضية تفتح بشكل مترافق في قناة المبيض ب- الأنابيب المبيضية تفتح في مكان متسع يسمى الكأس (Snodgrass, 1935)

بـ- القنوات المبيضية Oviduct

تتألف القناة المبيضية من طبقة واحدة من الخلايا الطلائية، ترتكز على غشاء قاعدي تحيط به طبقة من العضلات الحشوية. لا تتحد القناتان الجانبيتان، عند بعض الحشرات كما هو الحال لدى *Ephemeroptera*، ولذلك فهي تحتوي على فتحتين تتساقيتين عند الحلقة البطنية السابعة. ولكن عند غالبية الحشرات تتحد القناتان الجانبيتان وتشكلان قناة مشتركة، أصلها الوريقه الجنينية الخارجية (Ectodermal). وتحاط هذه القناة المشتركة بطبقتين من العضلات: عضلات دائريه وأخرى طولية، تمتد هذه القناة

داخل الحلاقة البطنية الثامنة ولذلك توجد الفتحة التناسلية في نهاية الأسترنة الثامنة داخل الحجرة التناسلية Genital Chamber. وتنصب في هذه الحجرة أيضاً فناءة 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 كجيب داخلي على امتداد فناءة المبيض المشتركة وتدعى في هذه الحال بالمهبل Vagina. وهذا الأخير قد يفتح في الجزء الخلفي للحلاقة البطنية الثامنة أو في الحلاقة البطنية التاسعة، وهذا ما نجده عند الكثير من الحشرات وتشكل الفتحة الثانوية الفرج Vulva والذي يستخدم للتزاوج والإخراج البيض، أما عند حشرات حرشفيات الأجنحة (Ditrysian) فتتعدد فتحتان تناسليتان، الفتحة الأولى وتكون موجودة على الحلاقة البطنية الثامنة والتي تدعى (Vulva) وتتصل بالقابلة المنوية (Bursa Copulatrix) وتستخدم لاستقبال الأعضاء التناسلية الذكرية عند السفاد، أما الفتحة الثانية (Oviporus) فتكون موجودة على الحلاقة البطنية التاسعة وتستخدم لوضع البيض (الشكل 11.3b)، ويصب غالباً في الجزء الطرفي للمهبل زوج أو زوجان من الغدد الإضافية.



الشكل ١١,٣ مقطع عرضي في نهاية بطن الأنثى آ- عند الجراد حيث الحجرة التناسلية مفتوحة للخارج مباشرة ويتصل بها المخزن المنوي ب- عند حرشفيات الأجنحة حيث تشكل الحجرة التناسلية المهيبل

(Imms, 1957)

ج- الغدد المساعدة (الإضافية) التناسلية Accessory glands

يختلف منشأ هذه الغدد حسب نوع الحشرات، فقد تنشأ من المهيبل أو من الحجرة التناسلية، وقد تكون امتداداً للطرف البعيد للفاقتين الجانبين، كما هو الحال لدى حشرات Acriditae.

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 تعطي كثلاً 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 تنفسى. 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 :Spermatheca

ينشأ المخزن المنوي من الورقة الجنينية الخارجية، ويغطى داخلياً بطبقة من الكيوبتيكل، 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 تحول إلى خلايا غدية.

تخزن الحيوانات المنوية ضمن هذا المخزن من وقت التساقط حتى نضج البيوض، ويختلف عدد المخازن المنوية حسب الحشرات. فلدى غالبية الحشرات يوجد مخزن واحد، أما عند الحشرات التابعة للجنس *phlebotomus* وهي من ذات الجناحين فيوجد اثنان، ولدى الذباب الراقي 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

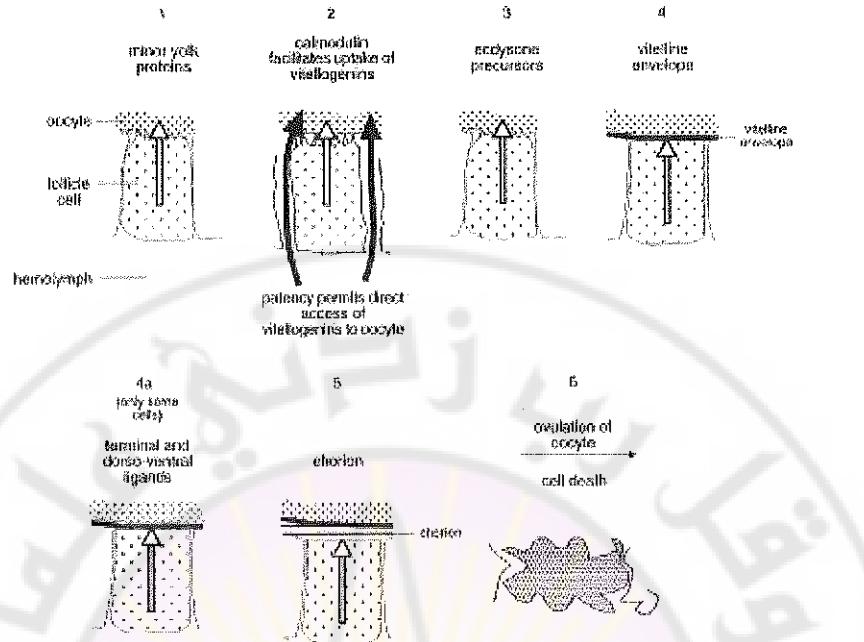
يتكون فرع المبيض من أنبوب طلائي طويل تتواли على امتداد طوله عدة مراحل لتكوين البيوض، وبذلك تميز عدة مناطق : المنطقة الجرثومية Germarium والتي مباشرة الخيوط الطرفية، والمنطقة التي تليها منطقة الإنضاج Vitellarium والمنطقة القاعدية التي تحتوي على البوopies الناضجة وتنتهي بحامل Pedicel والذي يتصل بقناة المبيض 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 البوopies (Oocytes) والخلايا المغذية أو ما يطلق عليها

اسم Trophocytes . ونجد في هذه المنطقة أيضاً تبعثر لأنسجة جار جرابية Prefollicular tissue (الشكل ١١,١).

منطقة الإنضاح Vitellarium : تشغل هذه المنطقة الجزء الأكبر من فرع المبيض وتحتوي على البويلصات بأطوار مختلفة متوضعة الواحدة تلو الأخرى حيث تكون البويلصة الأكثر نضجاً والأكبر حجماً هي تلك الأبعد عن المنطقة الجرثومية، حيث حالما تغادر البويلصات المنطقة الجرثومية تحاط بالأنسجة الجار جرابية والتي تكون طبقة كاملة حولها وتسمى Follicularepithelium ، وتنتابع هذه الخلايا الجرابية Follicle cells انقسامها مع نمو البويلصات وتصبح ذات شكل مكعبي وقد لوحظ عند حشرات Drosophila تزايده في أعداد هذه الخلايا من ١٦ حتى ١٢٠٠ خلية(الشكل ١١,١). تجمع البويلصات مخزونها المحي أثناء نزولها داخل فرع المبيض وخلال هذه المرحلة تتوقف الخلايا الجرابية Follicle cells عن الانقسام وإنما تستطيل حول البويلصة وتنتابع انقسامها التفوي فقط مؤدية إلى الحصول على خلايا متعددة الأنوية Endopolypliod والتي تتميز بنشاطها الاستقلابي العالي. وتتغير وظيفة هذه الخلايا خلال المراحل المختلفة لتطور البويلصات (الشكل ١١,٤) :

١- إنتاج بعض من بروتينات المح الثانوية Minor yolk proteins والأنزيمات التي سوف تستخدم فيما بعد في إنتاج المح، ٢- تبتعد هذه الخلايا عن بعضها بعضاً لتسماح لبروتينات المح النوعية بالعبور إلى البويلصة (Vitellogenins)، ٣- إنتاج هرمون الإيكديزون أو طليعة الإيكديزون Ecdysone precursor والذي يترافق عند بعض الحشرات في البويلصة.



الشكل ١١.٤ رسم تخطيطي يوضح التغيرات الوظيفية للخلايا الجريبية فقط قبل البدء بثراجم المح في البيوضة (الأرقام مشار إليها في النص).

٤- تقوم هذه الخلايا في المراحل اللاحقة لتكوين البيوض بإنتاج الغلاف المحي Vitelline envelope وتحديد أولى لمحاور الجنين الظهرية والبطنية.٥- إنتاج القشرة الخارجية الكوريون Chorion، ٦- يتبع ذلك موت هذه الخلايا بعد الإباضة.
يتم إنتاج بويضات جديدة عندما تتضخم البويضات القديمة وتخرج إلى قناة المبيض الجانبية وبالتالي يكون عدد البويضات في كل فرع مبيضي ثابتاً تقريباً في النوع الحشري الواحد، فهو ٢٠ بويضة عند *Schistocerca* 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 البيضة، ولذلك نقسم 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، وتنسقها عنها بالخلايا الجرابية Follicle cell والتي تعمل كأنسجة مغذية (الشكل 11.1)، وتميز هذه الوضعية عند الحشرات القديمة مثل ذات الذنب الشعري، ومستقيمات الأجنحة والرعاشات والنمل الأبيض.. وقد اكتسبت بصورة ثانوية عند Ephemeroptera. لا تحتوي المنطقة الجرثومية في هذا النوع إلا على الخلايا المولدة للبيوض Oogonium والبويضات Prefollicular Oocytes وكذلك tissue. 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).

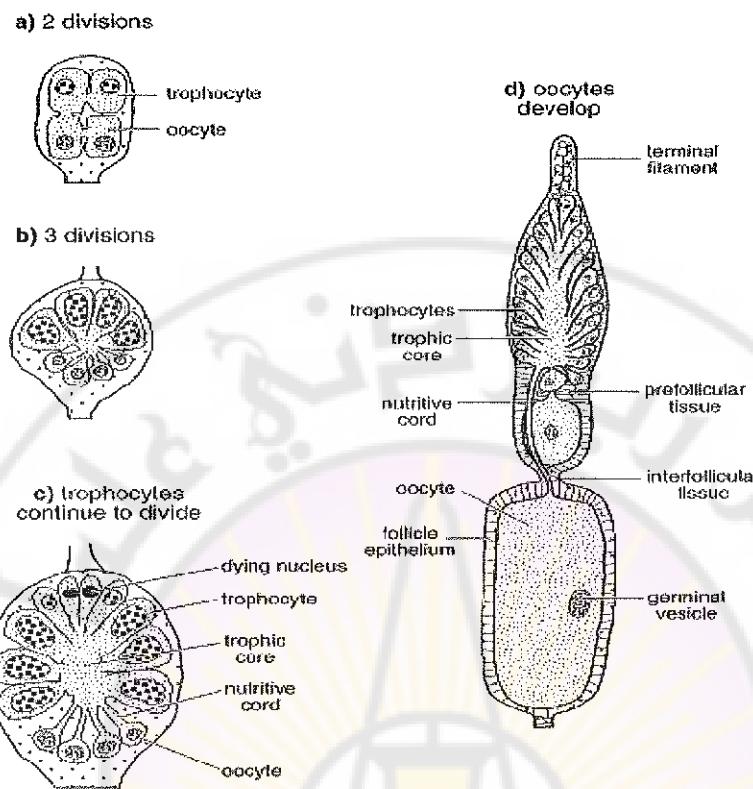
Meroistic ovarioles: توجد لدى هذا النوع الخلايا المغذية Trophocytes وكذلك الخلايا الجرابية، تسهم الخلايا المغذية والتي تتحدر من الخيط النهائي بتجمعي مخزون البويضة. ونميز في هذه الحالة نوعين من الأنابيب المبيضية.

Telotrophic ovarioles: تبقى الخلايا المغذية عند هذا النوع من الأفرع ثابتة في المنطقة الجرثومية وتشير 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 وعمديات الأجنحة ذات النظام الغذائي المتعدد.

Polytrophic ovarioles: في هذه الحالة ترافق الخلايا المغذية البويضة أشلاء 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 السيتوبلازمية داخل البويضة ويسصر حجمها (الشكل 11.5). ونجد هذا النوع من الأنابيب المببضية عند غالبية الحشرات كاملة التطور وعند بعض الحشرات ذات التطور الناقص. وتعد الخلايا المغذية شقيقة للبوبيضات حيث إن لها المادة الوراثية نفسها وتحتفظ باتصالها بالبوبيضات بسبب عدم اكتمال انقسامها. Genome

بـ- تميز البوبيضات والخلايا المغذية:

يتم تميز البوبيضات في المنطقة الجرثومية، ففي حالة المبايض من نوع Panoistic تكون الخلايا المولدة للبيوض كافة عرضة لأن تصبح بوبيضات، أما عند المبايض Meroistic فهناك اختلاف بتطور الخلايا، إذ إن بعض الخلايا المولدة للبيوض فقط تعطي بوبيضات 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 محدوداً من الانقسامات الخيطية (Mitosis) لتعطي (Clusters) مؤلفاً من عدد ثابت من الخلايا، وهي ثمانية خلايا عند البعوض Aedes ناتجة عن ثلاثة انقسامات متتالية و 16 خلية عند Drosophila ناتجة عن أربعة انقسامات متتالية. تحيط هذه الخلايا كافة بغلاف داخل الجراب (Follicule) نفسه وستتطور خلية واحدة من هذه الخلايا لتعطي البوبيضة، أما بقية الخلايا فتحول إلى خلايا مغذية (الشكل 11.5).

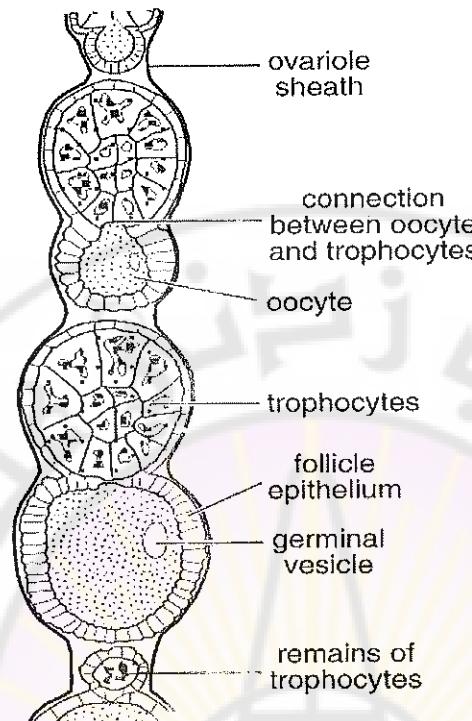


الشكل ١١٤ آتمايز البوبيضات والخلايا المغذية بــ الأنابيب المبيوضي من النوع الثاني.

(Buning, 1993; Huebner & Diehl-Jones, 1993)

جـ- تشكـلـ المـحـ :

تـتراـكـمـ المـوـادـ السـيـتوـبـلاـسـمـيـةـ بــشـكـلـ رـئـيـسـ خـلـالـ الفـتـرـةـ الـتـيـ تـسـبـقـ تـشـكـلـ المـحـ،ـ أـمـاـ التـخـزـينـ الـحـقـيقـيـ فـيـتـمـ أـثـنـاءـ تـشـكـلـ المـحـ وـبـكـونـ ذـلـكـ عـلـىـ شـكـلـ كـرـبـاتـ دـهـنـيـةـ مـتـراـكـمـةـ،ـ أـوـ صـفـائـحـ ذـاتـ طـبـيعـةـ بــرـوـتـينـيـةـ.ـ يـخـتـلـفـ مـنـشـأـ هـذـهـ المـوـادـ فـبـعـضـهـاـ يـتـمـ صـنـعـهـ مـنـ قـبـلـ الـبـوـبـيـضـةـ نـفـسـهـاـ أـوـ مـنـ قـبـلـ الـخـلـاـيـاـ الـمـغـذـيـةـ أـوـ الـخـلـاـيـاـ الـجـرـاـبـيـةـ،ـ وـالـمـصـدـرـ الـأـخـيـرـ قـدـ يـكـونـ عـنـ طـرـيقـ الدـمـ.



(Hopkins & King, 1966) الشكل ١١,٥ الأنوب المبويطي من النوع الثالث

١- تركيب RNA الموجود في البوبيضة :

يتوجب على البوبيضة أن تخزن كمية كبيرة من الموارد البروتينية، ولكن يعتمد تحضير البروتين على التصنيع المسيق للـ RNA، ولهذا فإنـ الـ DNA الكروموزومي والتلوسي يستخدم كأساس له. فتسمح زيادة كميةـ الـ DNA في النواة. بتصنيع سريعـ الـ RNA، ولا تتعارض حالة متعددة الصبغة الصبغية (Polyplloid) مع حدوث الانقسام الميوزي، ولذلك فإنـ النواة المتوقفة في الانقسام الأول للنضج تحتوي على كمية منـ الـ DNA متساوية فقط أربع مدخلات صبغية (4n)، وهذا قليل بالنسبة لتصنيع سريعـ الـ

RNA ومن ثم للبروتين، ولكن هذه المشكلة قد تم إيجاد حل لها بطريقة أخرى، وذلك تبعاً لنوع الأفرع المبيضية.

فعدن الحشرات ذات الأفرع المبيضية عديمة الخلايا المغذية Panoistic (كالجراد والصرصار...) فإن الحويصلة الجرثومية Germinal vesicle للبو胥ة تبدو مشابهة لبو胥ات الزواحف، فتصبح الصبغيات شبيهة بفرشاة أسطوانية، وذلك بسبب وجود عقدة، وهذه العقد هي تضاعف الـ RNA. وقد بيّنت الأبحاث الحديثة بأن تصنيع الـ RNA النشط يبدو واضحاً لدى حشرة الجراد، حيث تقوم التوية، وهي المركز الرئيس لتصنيع الـ RNA الربيوزومي، بإفراز مواد تنتشر ضمن البلاسما التويية (Neucleoplasma)، ويوافق هذا الزيادة في كمية الـ DNA التي تعد القالب لتصنيع الـ RNA الربيوزومي، ولقد وجد عند البو胥ات في طور ما قبل المح لدى الصرصار، أن هناك ملائين من الأجسام الربيبية التي تصنع هناك. وبالرغم من هذه الزيادة لإمكان النسخ فإن الـ RNA الضروري لتشكل المح وللأطوار الأولى للتطور الجيني لا يخزن (أي RNA) إلا بكميات قليلة ومحدودة نسبياً، وبذلك فإن عمليات تشكيل المح والتطور الجيني تبقى بطيئة.

أما لدى الأفرع المبيضية من نوع Polytrophic أو Telotrophic، فإن نسواة البو胥ة 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 البو胥ة عن طريق أنبوب التغذية، وأثبتت الدراسات الحديثة بأنه لدى الذبابة المنزلية وذبابة كاليفورا، والتي تحتوي على أفرع مبيضية متعددة الخلايا المغذية، بأنه يوجد تيار من الـ RNA ينطلق من الخلايا المغذية الأكثر داخليّة بالنسبة للخلية الجراثيمية التي تصل إلى البو胥ة، ويتحول جزء من هذا الـ RNA من قبل الخلايا المغذية على شكل جسيمات ربيبة إضافة لـ RNA ذائب (منحل) لا يمكن ملاحظته بمساعدة المجهر

الإلكتروني. وبذلك فإن الكمية الكبرى من الجسيمات الريبية تنتقل إلى البوياضة وتسمح بتشكيل المح ومن ثم التطور الجنيني بشكل سريع.

ولدى بعض الحشرات، مثل *Tiquulidae* شترك نواة البوياضة، ونوى الخلايا

المغذية بتصنيع الـ RNA الضروري.

٢- المخزون البروتيني :

إن الدم هو المصدر الرئيسي للمخزون البروتيني عند البوياضات، وقد وجد عند بعض الحشرات (*Hyalophora*) أن دم الإناث يحتوي على بروتينات خاصة لا توجد عند الذكور، وتحتاج هذه البروتينات بشكل مفضل من قبل البوياضات وتصبح مركزة داخل مح البيضة بنسبة أكبر بـ ٣٠-٢٠ مرة عما هو موجود في الدم، أما بروتينات الدم الأخرى فإنها تمتلك ولكن بكميات أقل. وتدعي هذه البروتينات الخاصة باسم البروتينات الأنثوية، وتصنع من قبل الجسم الدهني، والذي يلقى بها في الدم، وبمرور هذا الأخير في الفراغ الموجود ما بين الخلايا الجرابية يصل إلى سطح البوياضة حيث يتم أخذ البروتينات الأنثوية من قبل خلايا البوياضة عن طريق ظاهرة الابتلاع (*Pinocytose* الشكل ١١,٤) تتحد الكريات الصغيرة الناتجة معاً لتشكل كريات بروتينية كبيرة وتحاطب بعشاء خاص. وقد وجد عند بعض الحشرات أن البوياضة والخلايا الجرابية تقوم بتصنيع البروتينات ولكن بكميات قليلة، وتبقى بروتينات الدم هي الأكثر.

لا يكون مصدر بروتينات البوياضة لدى حشرة *Hyalophora* فقط من خارج البوياضة، لأن التجارب أوضحت بأن البوياضة نفسها تقوم بتصنيع جزء من بروتيناتها، وعند حشرات الدروسوفيليا يكون الحصول على البروتينات من الدم قليلاً جداً لأن البوياضة 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 البوياضة، والبروتينات أيضاً كذلك ل بهذه العملية.

أما الخلايا الجرابية فإنها تبدي ظواهر نشاط كبيرة، فالشبكة السيتوبلاسمية الداخلية المحببة، وجهاز كوليجي متطور جداً. وتحرر هذه الخلايا عند حشرة *Hyalophora*، مواد ذات طبيعة بروتينية تحرض نشاط ظاهرة الابتلاع لدى البوية، ووجدت الظاهرة نفسها لدى حشرة *Leptinotarsa*، فالخلايا الجرابية تفرز مقدماً سكريأ بروتينياً، وافتراض بأن هناك تفاعلاً ما بين هذا المعقد والبروتين الأنثوي الذي تحصل عليه البوية.

إذاً فإن البروتينات المحيية ذات أصل مختلف فهي إما خارجية أو داخلية، ولدى حشرة *Hyalophora* يكون مصدر البروتينات من: البوية 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 القائم من الدم إلى غلوكوجين وذلك عن طريق الخلايا المغذية وبعد ذلك ينقل الغلوكوجين إلى البوية، أما عند الحشرات الأخرى فلا يظهر الغلوكوجين في البوية إلا بعد هضم الخلايا المغذية، وفي هذه الحال قد تسهم الخلايا الجرابية في تصنيعه أو أن البوية 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 البوية تظهر. ومن المحتمل أنه لدى الحشرات ذات الأنابيب المبيضية من نوع *Meroistic* تحصل البوويضات على الدهون اللازمة لها عن طريق الخلايا المغذية. ويوجد ثلاثة أنواع من المحتويات الدهنية :

الجمعات 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 وتكون قشرة البيضة : *Chorionogenesis*

بعد عملية تصنيع بروتينات المح وانتهاء تراكم *Vitellogenin synthesis*، تحاط البيضة وهي لا تزال في أفرع المبيض، بخلافين : المح *yolk accumulation*، 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 السيتوبلازمية الداخلية للمحببة، وفي جهاز كولجي للخلايا الجرابية، وبعد ذلك تفرز إلى داخل الفراغ المحيط بالبيضة على هيئة أجسام محيية، تتحد هذه الأخيرة فيما بعد لتشكل طبقة مستمرة هي الغشاء المحي. وقد تساهم البيضة في إفراز هذا الغشاء.

تشكل قشرة البيضة *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 *Airsaces* 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 النفير Aeropyle أو Micropyle والتي تكون فيما بعد خطوط الفقس Hatching lines (الشكل ١١,٧).

وتتصالب طبقة القشرة عادة فور تشكيلها ولكن في بعض الأحيان يتم ذلك بعد وضع البيض كما هو الحال عند البعض حيث تتصالب البيوض وتزداد قتامة بعد يوم واحد من وضعها.

٣- ارتشاف البوopies : Resorption

يمكن أن يتم إتلاف البوopies في المبايض وارتشافها في أي مرحلة من مراحل تطورها ولكن غالباً ما تشاهد في البوopies الطرفية خلال مرحلة تراكم المح. حيث يتحطم غلاف مع البيضة خلال هذه العملية وتخفي البروتينات والليبيات المشكلة له وتعود إلى الدم.

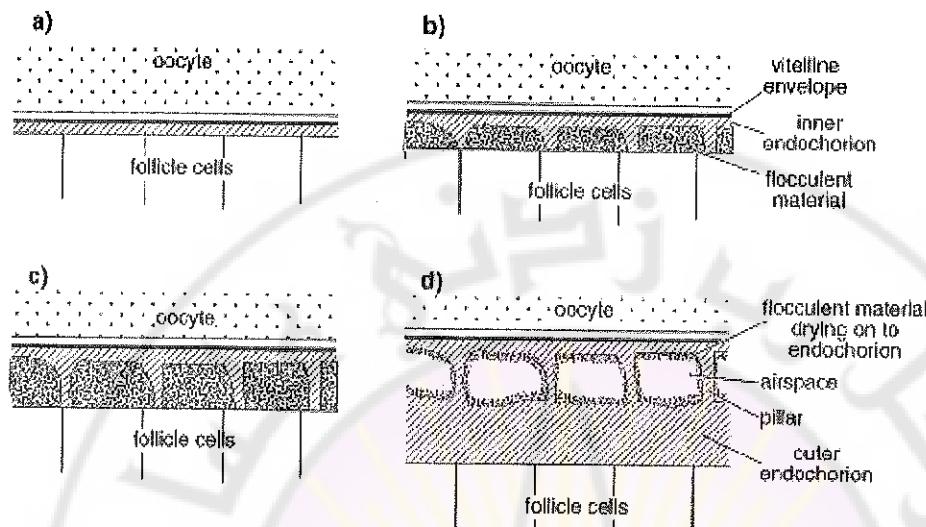
و يلاحظ انكماش ملحوظ في البويبة والخلايا الجرابية المحيطة بها. وتزداد هذه الظاهرة في حالات عديدة منها: نقص الغذاء عند الأطوار الكاملة للإناث، أو عند الحشرات المتغذّية عليها، أو عند عدم قدرة الإناث على وضع أو تلقيح البيوض المنتجة، أو نقص هرمون الحداثة . JH

٤- الإباضة : Ovulation

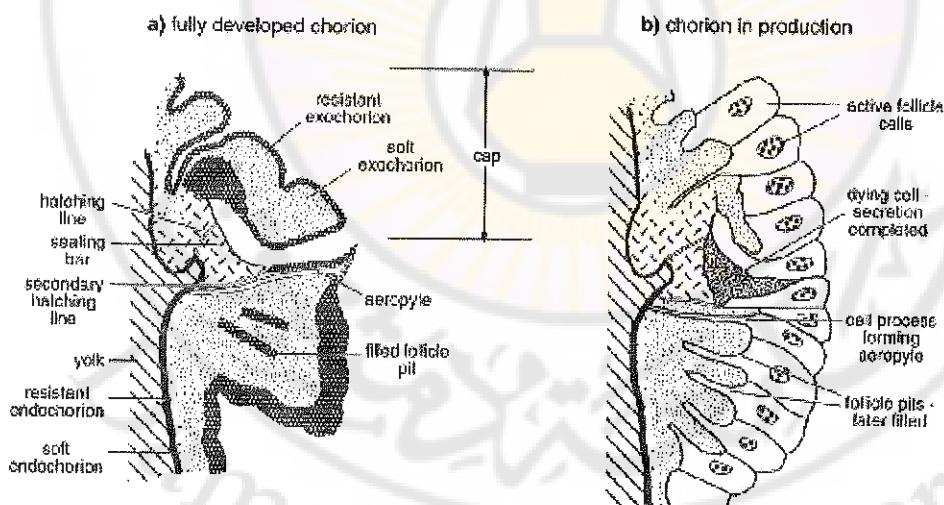
عندما تتضخ البويبة الموجودة في قاعدة فرع المبيض، تتفكك الخلايا الجدارية Follicular epithelium وتجتاز البويبة السدادية الطلائية إلى قناة المبيض الجانبية. وتساعد تقلصات قنوات المبيض الجانبية على دفع البوopies الناضجة عبر السدادية، والذي يكون تحت مراقبة الجهاز العصبي المركزي والمراقبة الهرمونية، حيث تسقط الخلايا الجدارية المتبقية بعد الإباضة، ومن ثم تهضم وتخفي. تجتاز البويبة بعد

الإباضة لقناة الجانبية ولقناة المشتركة حتى يتم تلقيحها، أو قد تضاف لها بعض الإفرازات الإضافية وذلك حسب نوع الحشرات.





الشكل ١١,٦ رسم تخطيطي يبين طبقات قشرة البيوضة ومراحل تكوينها وتشكل الفراغات الهوائية.



الشكل ١١,٧ رسم تخطيطي يوضح تكوين خطوط الفقس وفتحة النفير في البيوضة.

آ- قشرة البيوضة مكتملة النمو بـ- القشرة في مرحلة التكوين (Beament, 1946)

٤- المراقبة الهرمونية لنشاط التكاثر عند الأنثى (الشكل ١١,٨) :

يسندعي التواقت 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 المفرزة. كما أن إنتاج البيوض يتعلق بعوامل عدة كالالتغذية والفترة الضوئية، التزاوج، أو غياب الأجنحة في المهدل 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 الجرافية تهاجم البيوضات التي هي في طور ما قبل تشكيل المح وتهضمها، وقد أثبتت الدراسات أن الهرمون الذي تفرزه الغدد الصم ليس متخصصاً جنسياً، ويمكن في هذه الحال مقارنته بهرمون الفتولة JH.

وتقوم الغدد الصم أيضاً بتنظيم عمليات الاستقلاب ومراقبتها في الجسم الدهني وبخاصة مراقبة تشكل البروتينات الأنثوية الفردية لتشكل المح، ووُجدت هذه الظاهرة عند الكثير من الحشرات *Rhodnius* والصرصار.

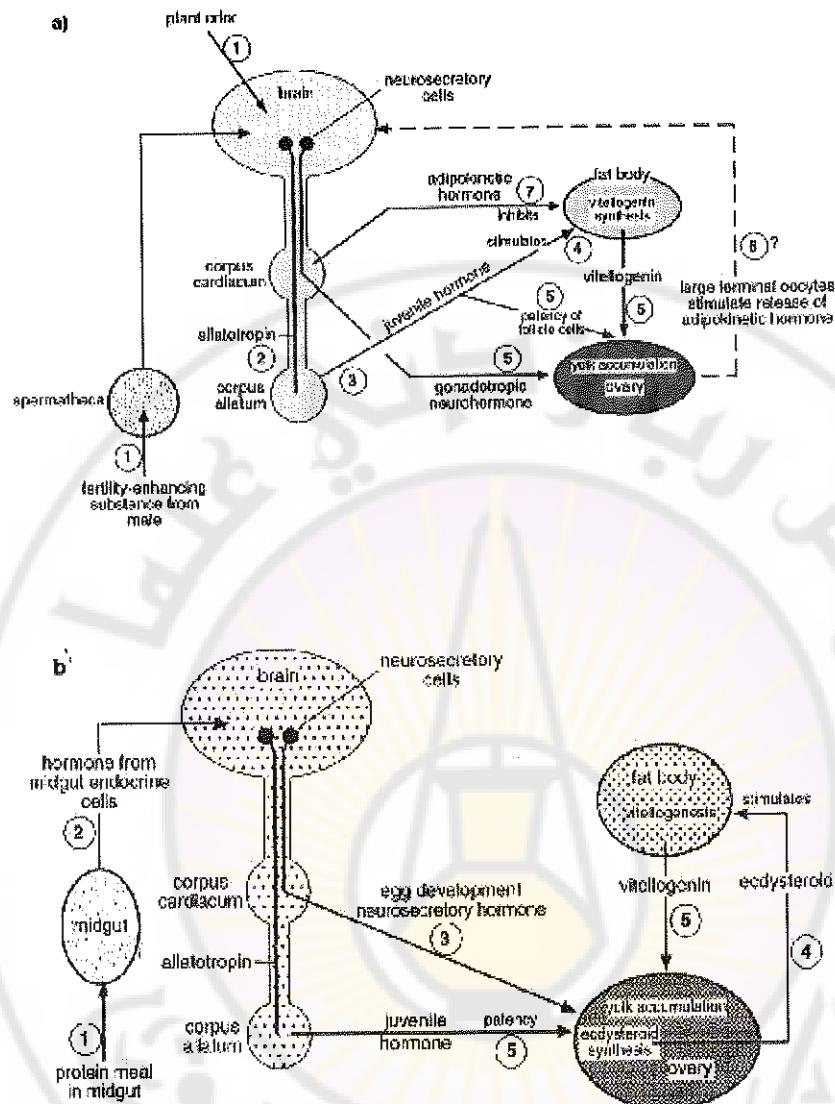
وتأثير هرمونات الغدد الصم Gonadotropic neurohormones مباشرة في مخزون المح الذي تحصل عليه البيوضة عند الجراد (الشكل ١١,٨a)، فأثناء وجود الغدد الصم يلاحظ أن البيوضة التي تدخل في طور تشكيل المح تصبح لديها الفراغات الموجودة بين الخلايا الجرافية لتسمح بعبور المواد البروتينية، وفي حال غياب هذه الغدد فلا نجد 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 تشكيل البوبيضات، 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 طريق العصبي أو عن الطريق الهرموني، فالمخ هو المسؤول عن الغدد الصم ومن ثم المسؤول عن إخصاب الإناث، فقد أثبتت الدراسات التي أجريت على حشرة *Oncopeltus* 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 تتضخم البوبيضات.

وتأثير 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 تشكيل 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:

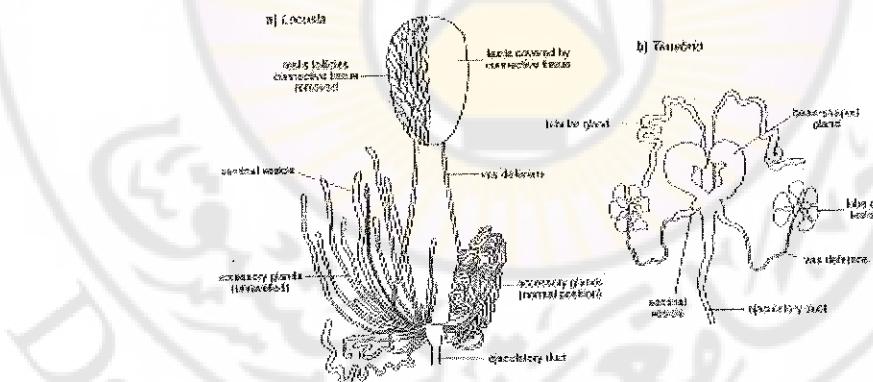
يشبه جهاز التناسل الذكري في ترتيبه جهاز التكاثر عند الأنثى، إذ يخرج من كل خصية (Testis) قناة ناقلة مزدوجة (Vas deferens) تتسع غالباً لتعطى الحوصلة المنوية (Seminal vesicle). تلتقي القناتان الناقلتان وتشكلان قنطرة مشتركة هي القناة القاذفة (Ejaculatory duct)، وينتهي الجزء الطرفي للقناة القاذفة داخل عضو السفاد، وتنتهي 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. غالباً ما تكونان بالقرب من الخط الوسطي الظاهري. وتتألف كل خصية من عدد من الأنابيب المنوية (Testis tubes or Follicles). ويختلف عدد هذه الأنابيب حسب نوع الحشرة، فمثلاً لدى الحشرات المفترسة التابعة لغمدية الأجنحة، يوجد أنبوب واحد لدى القمل يوجد اثنان، أما لدى فصيلة الجراد فقد يصل العدد إلى أكثر من مئة أنبوب منوي، وقد تتتألف الخصية من أكياس بسيطة Sacs غير مقسمة كما هو الحال لدى الذباب، أو قد تتجمع هذه الأنابيب على شكل فصوص منفصلة Lobes كما هو الحال عند بعض غمديات الأجنحة (الشكل ١١,٩)، أو قد تكون هذه الأنابيب منفصلة بشكل غير تام كما عند بعض حرشفيات الأجنحة (الشكل ١١,١٠).

يتكون جدار الأنابيب المنوي من طبقة من الخلايا الطلائية الرقيقة، تحيط بها غشاء قاعدي Follicle epithelium، ويوجد غشاء ملون ورقيق جداً يحيط بالأأنابيب المنوية (Peritoneal sheath) (الشكل ١١,١٠) كافية. وقد تلتحم الخصيّتان مع بعضهما بعضاً ونجد هذه الحالة لدى بعض حشرات غشائية الأجنحة، وحرشفية الأجنحة، وعند هذه الأخيرة يمكن أن تلتحم الخصيّتان تماماً وتشكلان كثلاً 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 تتفاخ أحياناً القناة الناقلة مشكلة الحوصلة المنوية.

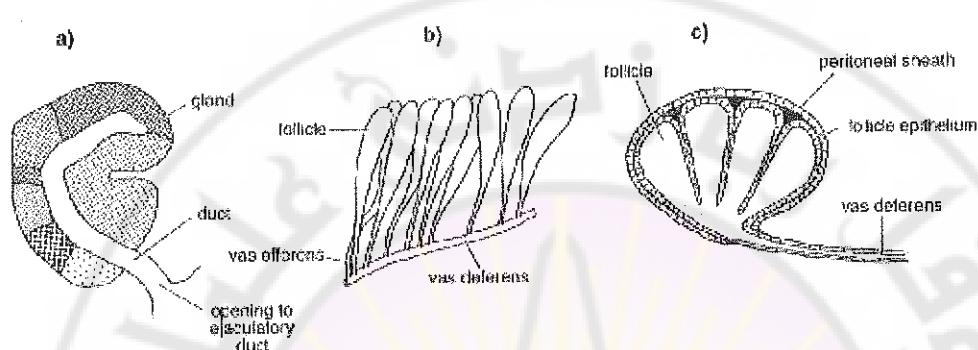
تؤدي القناة القاذفة إلى الأعضاء الذكورية الخارجية (عضو السفاد). إن الأصل الجنيني لهذه القناة هو الأدمة الخارجية وتحاط هذه القناة من الداخل بطبقة من الكيويتيل، وقد يحتوي جدارها على ألياف عضلية. أما عند ذكر نحل العسل فلا توجد هذه الألياف العضلية.



الشكل ١١,٩ جهاز التكاثر الذكري آ- الخصية عند الجراد تحوي على عدد كبير من الأنابيب المنوية والغدد المساعدة بـ- الأنابيب المنوية على شكل فصوص منفصلة عند (Imms, 1957) *Tenebrio*

قد يكون منشأ الغدد المساعدة التناسلية مختلفاً: 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 تنتجهما هذه الخلايا. فعلى سبيل المثال الغدد التناسلية المساعدة عند *Tenebrio* والتي تشبه بشكلها حبة الفول Bean-shaped gland تحتوي على ثمانية أنواع من الخلايا المتمايزة مورفولوجيا والتي تفرز عدداً من المفرزات المختلفة (الشكل ١١,١٠). 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 يخالط بالحيوان المنوي، أما الغدد الإضافية فإنها تفرز مادة مخاطية تتخلّر أثناء تماستها للهواء والماء، وتشكل بذلك سدادة داخل الممرات التناسلية الأنوثية لتأمين حفظ الحيوانات المنوية، فعند الجراد والصرصار يمكن تمييز أنواع مختلفة من الغدد المساعدة، وذلك اعتماداً على ظهرها العام وعلى طبيعة إفرازاتها الكيميائية. وتساهم مفرزات هذه الغدد في تكوين الكيس المنوي الكيدامين وهي الوحيدة التي تفرز هذه المادة المحرضة للممرات التناسلية الأنوثية. وهذا ضروري لتسهيل حركة الحيوانات المنوية وهجرتها إلى المخزن المنوي (الحافظة المنوية) Spermatheca كما إن إفرازات الغدد المساعدة الذكرية هي المسؤولة عن

التبليط 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 تفتح بشكل منفصل في القناة الناقلة. ج- مقطع في خصبة ذكر *Lepidoptera* وتوضح الأنابيب المنوية منفصلة بشكل جزئي ومنفتحة على القناة الناقلة (Dailey, Gadzama & Happ, 1980)

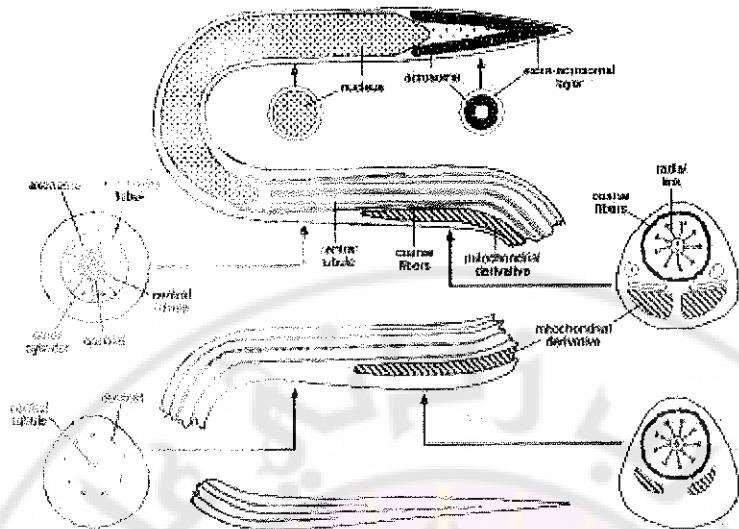
(1980)

٢ - الحيوان المنوي : *Spermatozoa*

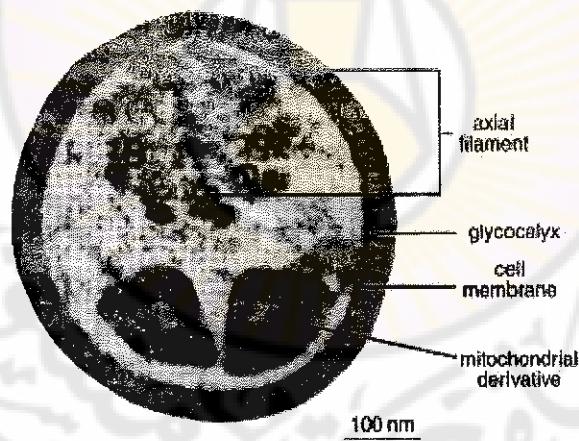
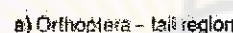
آ- **بنية الحيوانات المنوية الناضجة** : Structure of mature spermatozoa تكون الحيوانات المنوية الناضجة لدى معظم الحشرات خيطية الشكل وبلغ طولها نحو ٣٠٠ ميكرون، قطرها أقل من واحد ميكرون مع وجود رأس وذيل تقريباً بالقياسات نفسها (الشكل ١١,١١). وقد يصل طولها لدى بعض حشرات *Drosophila* إلى ١٥ مم. ويحاط الحيوان المنوي أيضاً بطبقة خلوية بسمك ١٠ نانومتر والتي تحاط بدورها بطبقة مخاطية Glycocalyx (الشكل ١١,١٢).

تشكل النواة الجزء الأكبر من منطقة الرأس، وهي محاطة بطبقة رقيقة من السيتوبلازم، 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 البيضة، كما أنه يقوم أغلفة البيضة، ويسمح بذلك للنطفة بالدخول إلى داخل البيضة. وقد لا يوجد الأكروزوم لدى بعض الحشرات (شبكة الأجنحة).

يوجد الخيط المحوري (axoneme or axial filament) خلف النواة مباشرةً، والذي يمتد على طول ذيل الحيوان المنوي. ويتألف الخيط المحوري من زوج من الأنبيبات الدقيقة المركزية (Central tubule) والتي تحاط بحلقة من تسعة أنابيب مزدوجة (Doublet) وتسعه أخرى مساعدة (Accessory tubule). ويختلف توزيعها حسب نوع الحشرات، ويعتقد بأن هذه الدوائر الحلقية، والأنبيبات الدقيقة، هي المسؤولة عن حركة ذيل الحيوان المنوي. وتوجد الجسيمات الكوندرية (Mitochondrial derivative) على جنبي الخيط المحوري، متوفرة الطاقة اللازمة لحركة ذيل الحيوان المنوي (الشكل ١١,١١). تجتمع الحيوانات المنوية مع بعضها على هيئة حزم (bundles) في مراحل تكوينها الأولى وقد تستمر على هذه الحالة حتى انتقال الحيوانات المنوية إلى الأنثى. وقد توجد الحيوانات المنوية في أزواج ملتفة حول بعضها البعض (حشرات غمدية الأجنحة، ولدي ذكور Thermobia)، ولكن يحافظ كل حيوان منوي على غشاءه الخاص، ويوجد في الوقت نفسه غلاف عام يغلف الحيوانين المنويين، 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.



الشكل ١١.١١ مقطع طولي بين بنية الحيوان المنوي مع مقاطع طولية مختلفة في الأماكن المشار إليها.



الشكل ١١، ١٢ بنية الحيوان المنوي. آ- صورة بالمجهر الإلكتروني لمقطع عرضي في منطقة الذيل تظهر Glycocalyx (Longo et al, 1993)

بـ- تكوين الحيوان المنوي :Sperm atogenesis

ينقسم كل أنبوب منوي إلى عدة مناطق توافق مراحل تكون الحيوان المنوي

المختلفة (الشكل ١١,١٣) :

- المنطقة الجرثومية Germarium

وتوجد في قمة الأنابيب المنوي وتحتوي على الخلايا المنوية الأم Germ cells وتتضاعف هذه الخلايا لتعطي الخلايا المنوية Spermatogonia وتخالط بخلايا الورقة الوسطى، ونجد في قمة الأنابيب المنوي غالباً خلايا كبيرة الحجم تلعب دوراً مغذياً.

- منطقة النمو (الخلايا المنوية الأولية Spermatocytes)

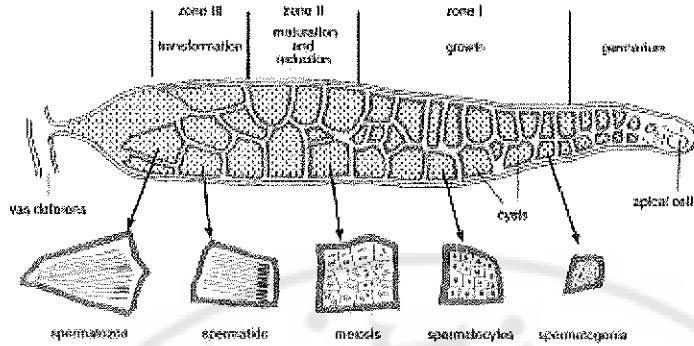
تحاط كل خلية منوية أولية Spermatogonia ببطء من الخلايا مشكلة صندوقاً خلويأ Cysts، تنقسم في داخله الخلايا الجنسية الثانية Spermatogonia عدة اقسامات خطية (٦-٨) وتعطي مجموعة من الخلايا ٦٤ إلى ٢٥٦ لتعطي (Spermatocytes).

-منطقة النضج Maturation

تنقسم خلايا Spermatocytes اقسامين منصفين وتعطى 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 ويطلب تشكيل الحيوانات المنوية تركيز المواد التروية 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 وخاصة تلك التي تتراوح 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 من 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، Periplaneta وأخيراً قد يكون السبب هو غياب المواد المحرضة (حالة دودة الحرير).

تمتاز الخلايا الطلائية للحوصلة المنوية بنشاط إفرازي كبير، وثبت بأنها تتنج 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 لتمايز 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 الوسط إلا بوجود هرمون الإيكديزون. وتقوم الغدد الصم (C.A) أيضاً بمراقبة الغدد الإضافية عند ذكور بعض الحشرات، فهي تنظم تموي الغدد الإضافية ونضجها وقد يكون لها بعض الآثار في التكاثر وسلوكيته، ولم يلاحظ أي تأثير للغدد الصم في الغدد الإضافية عند جنثرة *Calliphora*.

ثالثاً- التزاوج وانتقال الحيوانات المنوية :

يتضمن انتقال الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى سلسلة من النساطات المختلفة هي: تحديد موقع الجنس الآخر، و من ثم المغازلة Courtship، يليه امتطاء الذكر للأنثى Copulation وأخيراً ينتهي بالتزواج أو التسافد Insemination: الذي يعني انتقال الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى التابعة للنوع نفسه.

١- تحديد موقع الجنس الآخر والمعازلة والامتناع:

وقد يتم لقاء الجنسين بفضل ردود فعل بسيطة، فمثلاً عند حشرات Ceratophyllus ثلقي الإناث والذكور بطريق الصدفة وتعارف 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 تجذب على الإشارات الضوئية للجنس الآخر، و تستطيع أنثى Photinus pyralis أن تجذب على الإشارات الضوئية التي يبيتها الذكر إذا كانت المسافة ما بين ٦-٥ أمتار، إن بث الأصوات واستقبالها يكون أفضل من الرؤية، وذلك للتعرف عن بعد، وبخاصة للحشرات التي تعيش بين الأعشاب أو في التربة، أو اثناء 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 التحريرض الغذائي والمرئي فإن التحريرض الكيميائي الشهي 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 التحريرض الكيميائي الطريقة الأكثر شيوعاً للتعرف والانجذاب، وتقوم الأنثى بإفراز فرمونات متخصصة جداً وهي ذات تأثير كبير، وقد وجدت هذه الفرمونات لدى إناث حرشفية الأجنحة، مستقيمة الأجنحة، غشائية الأجنحة، ثنائية الأجنحة.

يجب أن تتعرف الحشرة على الفرد الآخر من الجنس نفسه، لأن الانجذاب قد يكون متخصصاً ومؤكداً، وبخاصة عند وجود الفرونات الجنسية الأنوثية، فمثلاً تحاول

ذكور فراشة الليل *Saturnidae* الجماع مع أي جسم تتبعه 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 للتعرف مثل الرؤية.

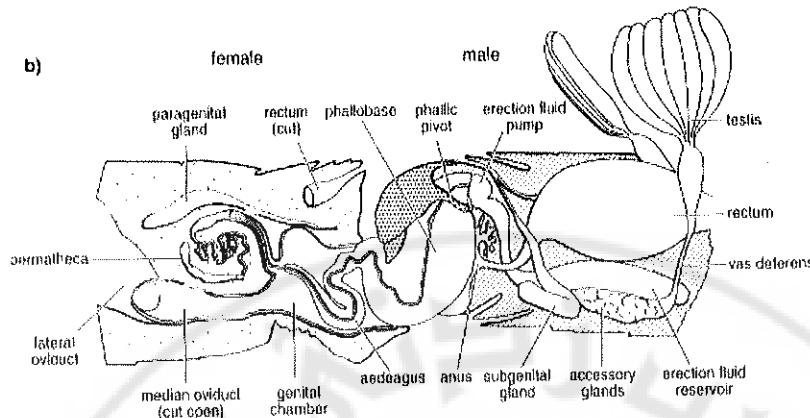
تتعرف ذكور حشرة *Hypolimamas* على الأنثى، بواسطة لونها البني المميز، إضافة لوجود حواف سوداء محددة، أما ذكور ذبابة الخل فإنها تعرف أولاً على الأنثى بواسطة الرؤية، ومن ثم تتفق بواسطة زوج الأرجل الأمامية وهذا هو التمييز المحدد، وتتجذب ذكور *Andrena* إلى أعشاش الإناث عن طريق الفرمون الجنسي ولكن التنبه النهائي والتعرف يكون بواسطة تميز أرجل الأنثى التي يكون لونها برتقاليأ. وقد تساعد ظروف بيئية خاصة على تكثيل النوع الواحد وتجمعه من الحشرات ويلعب ذلك دوراً مهماً في حدوث الجماع، مثل ذلك تكوين الأسراب المفروية لدى ثنائية الأجنحة (*Nematocera*). وتشكيل الأسراب هو سلوك تجتمع 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 تشكيل 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* (غشائية 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 برفضه، أو استخدام بعض الطرائق المثبتة له، كرفقة الأجنحة، أو لوي البطن (ذبابة الخل). ولذلك نلاحظ أن بعض الذكور تنجاً إلى مغازلة الأنثى قبل الجماع، لكي يتتجنب 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 Tiquulidae، 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 Acrididae فقد تُعد هذه الوضعية أولية، لأن الذكر وأن كان يعلو ظهر الأنثى إلا أن نهاية بطنه تلتقي 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 زواائد 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 مباشرةً 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 parallelus* وتحت مراقبة الغدد الصماء (C.A) مثل حالة الصراصير.

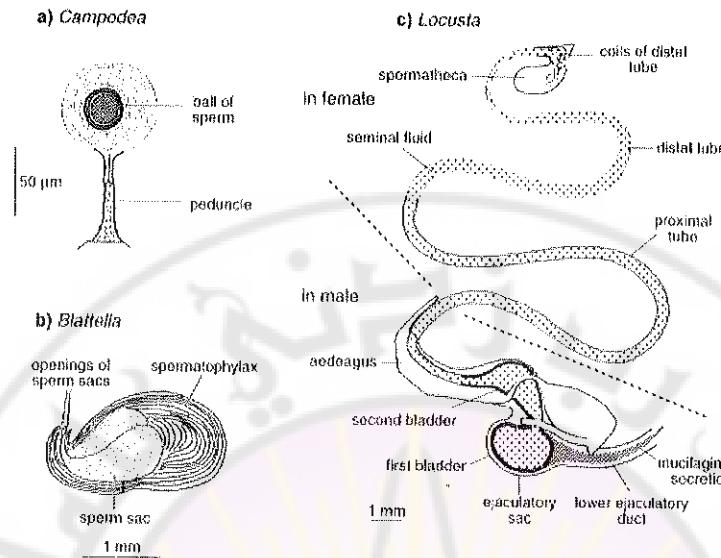
قد تؤدي بعض الحشرات حركات معينة قبل عملية التزاوج، فقد تترافق الإناث والذكور في أسراب ويتم خلال هذه الفترة التسافد لمرة واحدة كما هو الحال عند نحل العسل، أو عدة مرات.

وفي الحشرات تكون عملية التسافد منفصلة تماماً عن عملية إخصاب البيوض والتي يمكن في بعض الحالات إلا 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 مباشرةً أو

عن طريق تكوين كيس الحيوانات المنوية Spermatophore ويسمح وجود هذين النموذجين بالتعرف على تطور التكاثر الجنسي عند الحشرات.

تنقل 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 الفاقدة هي التي تقوم بإفراز هذه الأكياس) ويضعها الذكر فوق خيوط أو ركائز بحيث يمكن للإناث التقاطها، وتنتمي عادة هذه الطريقة في أماكن رطبة، حتى تمنع جفاف الحوامل المنوية. لدى حشرات الكولومبولا والديبلورا (*Campodea*، تكون الأكياس (الحوامل) المنوية مزودة بأعناق طويلة Penduncle، ويوضع الذكر هذه الحوامل فوق ركبة (11,15) (هناك حالات مختلفة مبنية في الشكل 11,5). و تكون 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. وتخالط غالباً الحيوانات المنوية ببعض الإفرازات اللزجة الناتجة عن الغدد الإضافية.



(Gregory, 1965; Khalifa, 1950) Spermatophore الشكل ١١,١٥ الأكياس المنوية

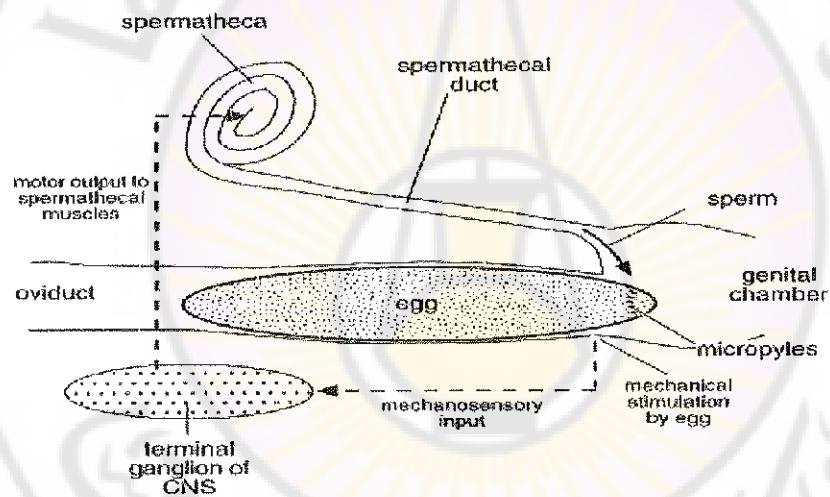
آ- تتنج بشكل مستقل عن الأنثى وتنثبت على الأرض. ب- تحرر في الفتحة التناسلية للأنثى. ج- تتنج خلال تсадق الذكر والأنثى وتتصل مباشرة بالحافظة المنوية عند الأنثى.

وتوضع الحيوانات المنوية في المهبل أو داخل القابضة المنوية (Bursa copulatrix) تتجه بعد ذلك الحيوانات المنوية إلى المخزن المنوي وذلك عبر الممرات التناسلية الأنثوية. وقد وجد عند حشرة Rhodnis O-Dihydroxyindol مادة وتحرض 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 البوياضة، ويتم الإخصاب عادة بعد الإباضة مباشرة، فائناء نزول البوياضة داخل قنوات المبيض المختلفة، تغادر الحيوانات المنوية المخزن المنوي وتلتحم البوياضة عن طريق النغير .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 البوبيضة 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 البوبيضة داخل المبيض، مثل حشرة *Cimex* فتتصعد الحيوانات المنوية القنوات المبيضية إلى أن تصل إلى البوبيضة داخل أفرع المبيض حيث يتم إخصابها قبل أن تغلف بالقشرة.



الشكل ١١، ١٦ التحكم بعملية الإخصاب عند الجراد (Okelo, 1979)

وقد يكون لبعض الإناث القدرة على إخصاب أو عدم إخصاب البوبيضات المارة عبر الحجرة التناسلية وذلك تبعاً لمؤشرات أو إشارات بيئية (Environmental cues). فعلى سبيل المثال: تمثل إناث بعض المتطلفات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة لوضع بيوض غير ملقحة ذكر $2N$ ضمن حشرات المن الصغيرة، بينما تضع البوبيض الملقحة المؤنثة $2N$ ضمن حشرات المن كبيرة الحجم.

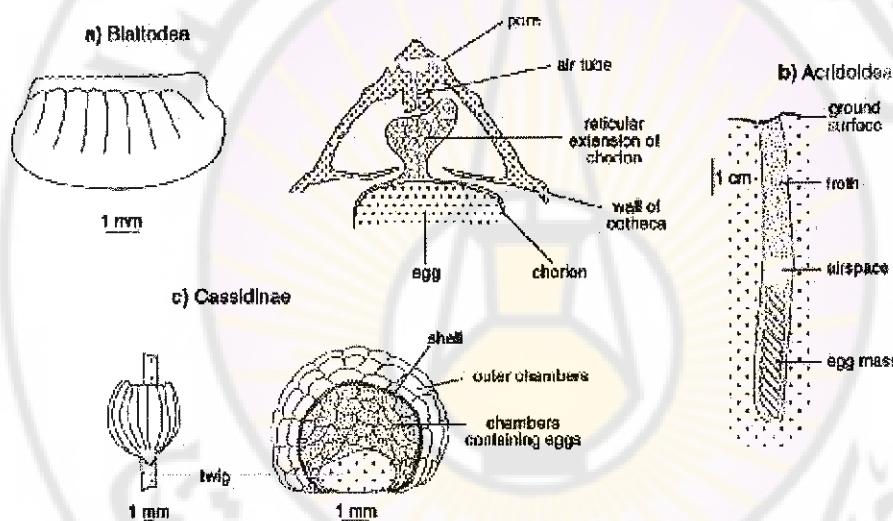
خامساً- وضع البيض :*Oviposition*

تضع غالبية الحشرات بيوضها بعد التزاوج، وقد جهزت الإناث بآلية وضع بيض (Oviositor) تتناسب والمكان الذي ستضع فيه البيوض (راجع مورفولوجيا الحشرات) ويعود اختيار المكان المناسب من قبل الأنثى لوضع البيض من الأمور المهمة جداً، وذلك لضمان حماية البيض من الظروف البيئية غير المناسبة، والأعوام 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، وتلتتصق البيوض على سطح النبات بواسطة إفرازات الغدد المساعدة، غالباً ما تضع الأنثى بيوضها على السطح السفلي للنبات، لحمايتها من الحرارة العالية والجفاف. وقد توضع البيوض إما بشكل إفراطي أو على هيئة مجموعات.

وقد يتم وضع البيض في التربة (النطاطات)، أو ضمن الأنسجة النباتية (التربس). وتضع بعض إناث الذباب المتطفل بيوضها ضمن العائل، وذلك بفضل آلية وضع البيض المتطرورة. أما الحشرات ذات اليرقات المائية (*Culex*) فتضع بيوضها بشكل مجموعات على سطح الماء، بينما تضع حشرات *Anopheles* بيوضها بشكل إفراطي، ويكون السطح البطني للبيضة باتجاه الأعلى، وذلك لاحتواه 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 أحاديد موصولة إلى الخارج بتقويب Pore ومن الداخل بأنابيب هوائية Air tube (الشكل ١١,١٧a). بينما تضع أنثى الجراد *Acridoidea* البيض أسفل التربة على هيئة

مجاميع egg masses تجمعها إفرازات رغوية Froth، وتحطى الحفرة التي تعلو كثافة البيض بطبقة من المادة الرغوية نفسها (الشكل b ١١,١٧). أما خنافس Basipta (الشكل c) فإنها تلتصق كيس البيض على أغصان النبات Twig الذي تتغذى عليه الحشرة والذي تفرزه الغدد المساعدة التناسلية، ويتألف من عدد من الصفائح التي تتوضع على هيئة كيس مفتوح مقسم من الداخل إلى عدد من الحجرات Chambers (٢٠ حجرة)، وتتوسط في كل خلية بيضة. وتلتصق الصفائح من الخارج بإحكام مشكلة قشرة صلبة Shell، تليها طبقة أخرى رقيقة ومفككة (الشكل c ١١,١٧).



الشكل ١١,١٧ أكياس البيض آ- عند الصرصور (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)

سادساً- حالات خاصة للتکاثر:

١- الحشرات الولود *: Viviparity*

قد تحفظ الأنثى بيوضها داخل جسمها بعد الإخصاب، (قد تخصب أنثاء وجودها في المبيض، أو داخل الجزء العلوي من فناة المبيض)، ويبدأ النمو الجنيني قبل وضع هذه البيوض. وقد تفتقس 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 تأقلم تشريحياً (*Anatomical adaptation*) في البيضة أو الأم لتسهيل انتقال المواد الغذائية الرئيسية إلى الجنين. وتكون عادة الإناث الولود أقل قدرة على الإنجاب مقارنة بالحشرات التي تضع البيض وسبب ذلك هو عدد الأنابيب المبيضية، التي تكون محدودة لديها. مثلاً لدى ذبابة *Glossina* أنواع مبيضي واحد في كل مبيض، بينما يكون لدى الذبابة المنزلية نحو ٧٠ أنواعاً مبيضاً في المبيض الواحد.

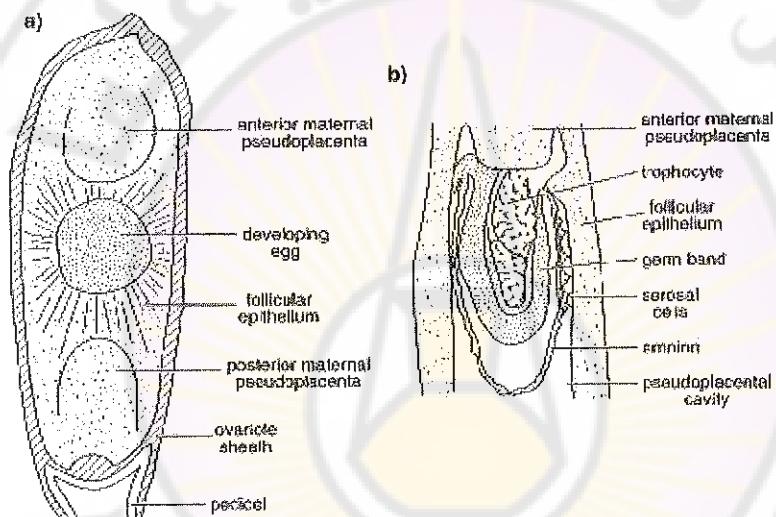
قد تحفظ بعض الحشرات الولود بيوضها داخل الأنابيب المبيضية، مثال ذلك حشرات المن وحشرات *Chrysomelidae*، ويتم النمو الجنين ضمن هذه الأنابيب. وقد تحدث بعض التحورات الخاصة في مهبل بعض الحشرات الذي يتضخم ويشكل رحماً، لكي تستقر فيه البيوض وتتابع نموها الجنيني، وهذا ما نلاحظه لدى إناث الذباب.

وقد ميز (Hagan 1951) ثلاثة حالات مختلفة من الحشرات الولود:

آ- الولادة مع تكوين المشيمة الكاذبة *Pseudoplacental viviparity*:

تضع بعض الحشرات الولود بيضاً قليلاً المح أو عديمه، وتحتجز هذه البيوض في جسم الأنثى، وتحصل على المواد الغذائية عن طريق أعضاء خاصة، تتراً من أنسجة الجنين، أو أنسجة الأم تدعى بالمشيمة الكاذبة (*Pseudoplacenta*) ويكتمل

النمو الجنيني داخل جسم الأنثى، أما البرقات 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 الأنابيب المبيضي، ويرافق البوبيضة خلية مغذية واحدة، وتحاط بطبقة من الخلايا الجرافية. وتشكل المشيمة الكاذبة في المراحل الأولى لنمو الجنين، خلال نمو الجنين يتشكل ما يشبه التجويف المشيمي (Pseudoplacental cavity) ينتج عن توسيع الخلايا الجرافية المرافقة (الشكل ١١.١٨).



الشكل ١١.١٨ مراحل النمو الجنيني عند الحشرات الولود ذات المشيمة الكاذبة عند *Hemimerus*
آ- مرحلة الانقسام المبكر للبوبيضة يبين المشيمة الكاذبة بـ- في مرحلة تكوين الشريط الجنيني (Hagan, 1951)

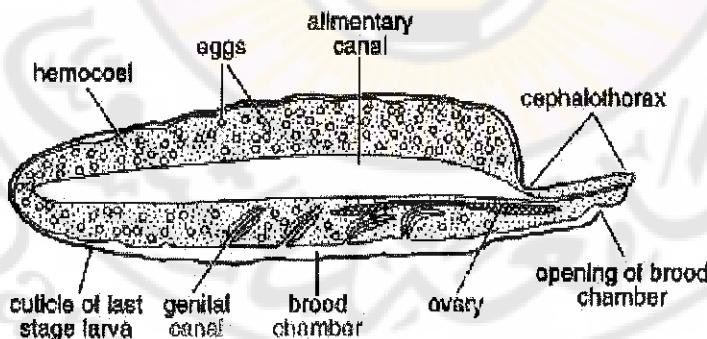
ومثال الآخر هو حشرات المن والتي لا تحتوي بيوض التكاثر البكري فيها على القشرة، وتحصل البوبيضة على الغذاء اللازم من الخلايا المغذية المطرفة، بواسطة أنابيب خاص، ولكن يعتمد فيما بعد على الخلايا الجرافية.

بـ- الولادة مع التغذية العدائية Andotrophic viviparity

نجد هذه الحالة لدى ذباب Diptera (Glossina) ويتم فيها مرور البيض بعد نفخه وإفراز القشرة إلى الرحم (وهو عباره عن تحور المهبل) وينتظر البيض هناك، وتكمل مراحل النمو الجنيني كافة، وتبقى اليرقات بعد الفقس في الرحم، وتتغذى عن طريق خد رحمية خاصة. وتلد الأم اليرقات عندما يكتمل نموها، ولا تتغذى اليرقات بعد خروجها من رحم أمها، ولكنها تتحول إلى عدارى بعد الولادة بفترة قصيرة.

جـ- الولادة ضمن التجويف الدموي Hemocoebus viviparity

كما هو الحال لدى حشرات رتبة Strepsiptera التي يحتوي جهازها التناسلي على أفرع مبيضية ولكن من دون قنوات ناقلة ومن ثم يتم طرح البوياضات الناضجة في التجويف الدموي Hemocoel بعد تمزيق جدار الأنابيب المبيضية، وتستكمل المراحل المختلفة للتطور الجنيني ضمن هذا التجويف. وبعد فقس هذه البيوض 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، وتكون يكون التكاثر البكري عند الكثير من الحشرات من الطرق العادية للتکاثر. وقد يتم تضليل هذه الظاهرة في جميع الرتب الحشرية باستثناء الرعاشات، جلديات الأجنحة، شبكيات الأجنحة، وخاففية الأجنحة *Siphonaptera*.

يتم تحديد الجنس عند الحشرات كبقية الأحياء الأخرى، عن طريق تباين الأعراض (*Heterogamy*)، أو إنتاج الأعراض من نوعين مختلفين، وتختلف كل عروس في الجينات المحددة للجنس، وقد تختلف أيضاً في وجود الصبغيات الجنسية وعدها. 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 مشابهة للأعراض (XX) بينما تكون الذكور متباعدة الأعراض (XY) و (XO) (*Heterogametic*، باستثناء حرشفي الأجنحة التي تكون فيها الإناث متباعدة الأعراض.

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 صبغتين (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.

ويمكن تقسيم التكاثر البكري حسب سلوك الصبغيات خلال الانقسام المنصف

عند نضج البوياضات إلى:

نصف الزوجية (Haplo-diploidy): يحدث الانقسام المنصف بشكل طبيعي في هذه الحالة وتنشأ عن البيض الملحق إناث، بينما تنشأ الذكور عن البيض غير المخصب، وبذلك تكون الإناث زوجية الصبغيات (Diploid) والذكور أحديمة الصبغيات (Haploid)، قد تختلف النسبة الجنسية تبعاً لذلك عن (١/١). ونجد هذه الحالة عند رتبة غشائية الأجنحة حيث تحكم الأنثى في إخضاب البيوض أو عدم إخضابها، 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 لذواتين معاً وحيثها يتم المحافظة على الصيغة الثانية للصبغيات XX ويكون النسل الناتج كله إناث. ونجد هذه الحالة عند حرشفية الأجنحة (Phasmedae، Psychidae) ومستقيمات 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 هدبية الأجنحة

وبعض حشرات الذباب الأبيض (Aleyrodidae) والبق الدقيقي الأسترالي (Coccidae) 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 عدّة متتابعة عن طريق التكاثر البكري، ويبدو أن البيوض التي استمر نموها هي تلك التي تتضاعف فيها عدد الصبغيات بعد الانقسام المنصف وتعطى إناثاً. وبإمكان السلالة البكريّة 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

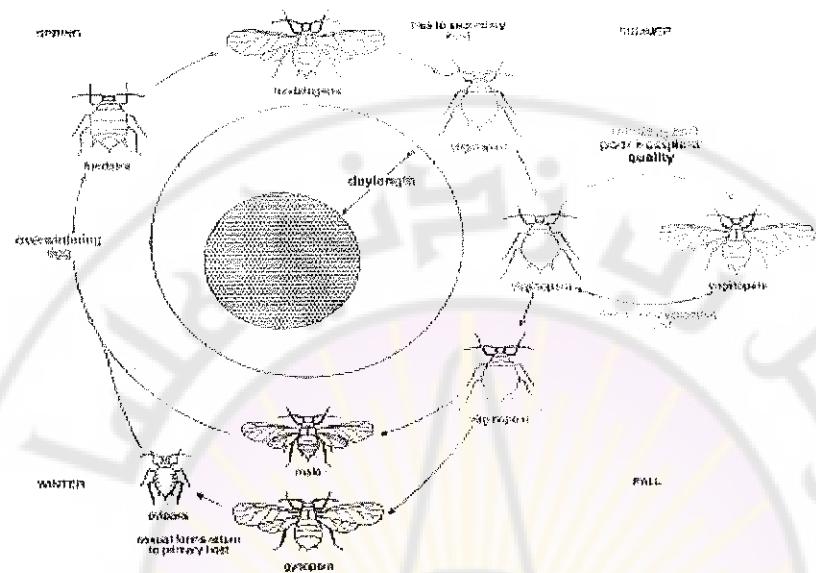
أما عند المن وبعض حشرات غشائية الأجنحة المشكلة للأورام (Cynipidae) وذباب Cecidomyiidae، فيتناوب الجيل المتواحد بكريأ مع الجيل شائي الجنس وقد ينشأ عند المن جيل أو أكثر (عديد) بالتواحد البكري أثناء فصل الربيع، ويليهما جيل شائي الجنس، يعطي هذا الأخير بيوضاً تقضي فصل الشتاء. وتعيش معظم أنواع المن طوال العام على عائل نباتي واحد، وتبدأ دورة الحياة النموذجية أثناء فصل الربيع بعد فقس البيوض، لتعطي حوريات الجيل المؤسس (Fundatrix) كلها إناث. وتعطى الحشرات الكاملة الناتجة عن هذه الحوريات المؤسسة (Fundatrigenia)، إناثاً تتكاثر بكريأ (Virginopara)، بولادة حوريات جديدة، ونلاحظ تعاقب أجيال عدّة بهذه الطريقة حتى قدوم فصل الخريف القادم، وعندما تزداد أعداد المن في المستعمرة، تظهر الأفراد

(Alatae) وتطير إلى عائل آخر من النوع نفسه لتشكيل مستعمرات جديدة. أما في نهاية الخريف فيستعاوض عن الإناث المتموالة بكريأً بأطواراً جنسية (Ovipara)، ذكوراً وإناثاً غير مجنحة (Apterae) قادرة على وضع البيض. وتتزوج هذه الأفراط، وتنجب الأنثى البيوض التي تدخل في البيات الشتوي إلى الربيع القادم. وقد نجد بعض أنواع المن التي تعيش على عائلها الرئيس (عادة الأشجار) خلال فصل الخريف والشتاء، وعند حلول فصل الربيع وارتفاع درجات الحرارة، تغادر إلى نباتات عشبية (العائلات الثنوي) مثل من الفول الأسود *Aphis fabae* (الشكل ٢٠، ١١).

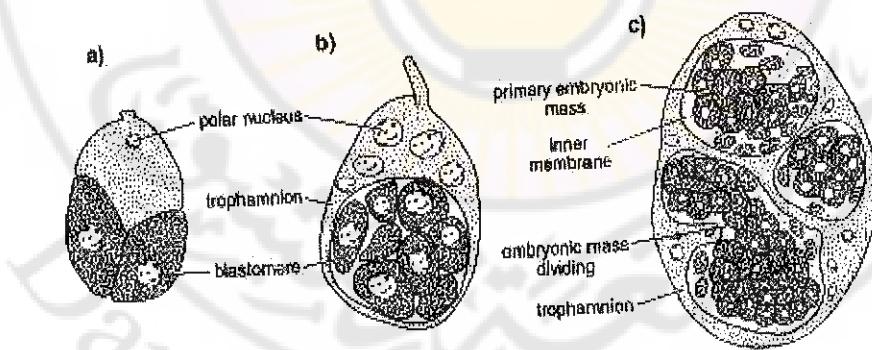
٣- تعدد الأجنحة :Polyembryony

تنتج البيضة في بعض الحالات فرددين أو أكثر، وتدعى هذه الظاهرة بتعدد الأجنحة، وتوجد لدى حشرات Acridoidea، كما أنها شائعة لدى الحشرات المتطفلة من غشائية الأجنحة وتتضمن عدة أنواع من Encyrtidae، Ichneumonidae التي تهاجم بيوض ويرقات حرشفية الأجنحة. وفي جميع الحالات يكون عدد البيوض التي تضعها أنثى الطفيلي قليلاً وحجمها صغيراً كما أن نسبة المح داخل البيضة قليلة جداً، ويحصل الجنين على المواد الغذائية الضرورية من أنسجة العائل نفسها. وتسمح ظاهرة تعدد الأجنحة بإنتاج أعداد كبيرة من الأفراد، فيمكن لبيوض حشرة Litomastix أن تنتج أكثر من ٥٠٠ يرقة ضمن يرقة عائلها Plusia (Lepidoptera)، حيث تبدأ النواة مع السيتوبلازم المحيطة بها بالانقسام لتعطي خلية أصل (Blastomere) والتي تحاط بوسط مغذي (Trophamion) (الشكل ١١,٢١a). وتعرض هذه الخلايا لعدة انقسامات متتالية (الشكل ١١,٢١b) لتعطي حوالي ٢٠٠ خلية أصل Blastomere والتي تتوزع على شكل ٢٠-١٥ كتلة جنينية أولية (Primary embryonic mass) كل منها تحتوى على ٢٠-١٥ خلية أصل، وتتفصل هذه الكتل الجنينية عن بعضها بعضاً بواسطة

عناء داخلي (Inner membrane) (الشكل ١١,٢١٥). وتتوالى هذه الانقسامات حتى يدخل العذسول على ١٠٠ جذور ابتداء من بعنة واحدة.



الشكل ١١,٢٠ دورة حياة حشرة من الفول الأسود تبين تناسب 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 Embryology

أولاً- البيضة Egg:

نكون 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 متطاولة كما في Orthoptera والعديد من Hymenoptera (الشكل) أو مخروطية (Pieris) أو كروية كما عند العديد من الفراشات الليلية 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 بعشائين: الغشاء المحي والقشرة الخارجية. وتلقيح البيضة عندما تمر في قناة المبيض أثناء الإباضة، وعند نزولها في الحجرة التناسلية، وبعد التلقيح تفرز مواد إضافية هي القشرة الخارجية Epichorion لتنضم إلى الأغلفة الموجودة سابقاً.

آ- السيتوبلازم Cytoplasm

تشكل السيتوبلاسما نسيجاً شبكيّاً يضم مواد البيضة المختلفة وعادةً ما تتشكل في وقت وضع البيض طبقة محددة تسمى البلاسما المحيطية Periplasm والتي تكون مجاورة للغشاء المحي وتحيط بـكامل البيضة. وتكون السيتوبلاسما 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 البوبيضة ذات السيتوبلاسم الأكثف والذي يؤدي لتطورها بشكل أسرع. وتوجد النواة في الجزء المركزي من المح في البيوض غير الملقة، محاطة بالسيتوبلاسم. أما بعد التلقيح فتتحرك النواة الأصل أو الأم Zygote nucleus نحو الخلف وتبداً بالانقسام (انظر الشكل ١٢.٦).

ب- الغشاء المحي Vitelline envelope

تقوم الخلايا الجرافية بإنتاج بروتينات الغشاء المحي عند نهاية عملية تراكم المح في البوبيضة (راجع غشاء المح وتكوين قشرة البيضة في الفصل الحادي عشر). تبلغ سمكها هذا الغشاء ما بين $1-2\text{ }\mu\text{m}$ ولكنه أقل سمكًا عند غشائيات الأجنحة المتطفلة حيث تبلغ سماكته 150 nm عند *Nasonia* و 9 nm عند *Sympetrum*. وقد تختلف سماكته ضمن البيضة نفسها، فعند *Drosophila* يحتوي هذا الغشاء على فراغات تشقّع عند مستوى القشرة الخارجية للبيضة عند الفقس.

ج- القشرة الخارجية Chorion

طبقة معقدة تتوجهها الخلايا الجرافية بينما تكون البوبيضات في المبيض وتنتروح سماكتها ما بين أقل من ميكرون عند بيوض غشائيات الأجنحة المتطفلة إلى أكثر من $5\text{ }\mu\text{m}$ عند بعض مستقيمات الأجنحة. وقد توجد طبقة شمعية ما بين القشرة الخارجية والغشاء المحي وخاصة 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 وتكون بشكل أساسى من البروتينات، وطبقة *Exochorion* التي تكون من السكريات.

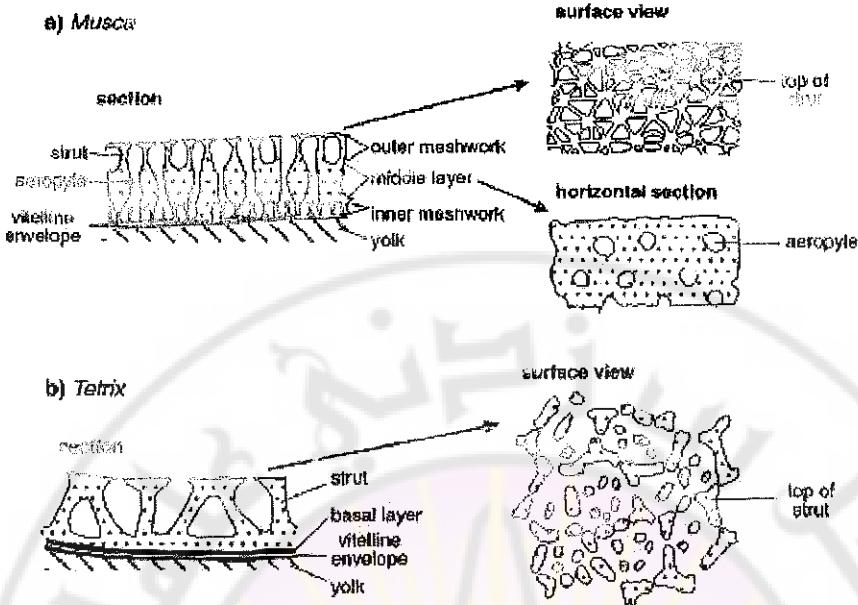
تحتوي هذه الطبقة على الكثير من الفراغات الهوائية والتي تكون ممتدة عبر كامل القشرة الخارجية عند الحشرات التي تضع بيوضها في الأماكن الرطبة (*Tetrix*)

(الشكل) 12.1b أينما يكون، امتدادها محدداً عند معظم الحشرات وذلك لتنظيم تبادل الماء ما بين البيضة والوسط الخارجي، فعند حشرات *Musca* تقسم القشرة الخارجية إلى سه شبكة داخلية وخارجية *Inner and outer meshwork* يصل، بينهما منفذ شوائية *Aeropyles* والتي تفصل بينها دعامات *Strut* ولكنها تكون محددة بطبقة الوسط *Middle layer* في الوسط حيث توجد فقط عند خطوط الفقس (الشكل 12.1). وقد تغيب هذه الامتدادات كلياً كما في حشرة *Calliphora* بحافة من المنافذ الهيراتية تحت الخطاشرة *Capitellum* (راجع الشكل 11.7)، وقد تقوم الاستطلاعات التنفسية *Respiratory horns* بوظيفة وصل الشبكة الدلاءية في قشرة البيضة مع الوسط الخارجي وفي الوقت نفسه تمنع فقد الماء منها (Diptera, *Nepidae*) (الشكل 12.2).

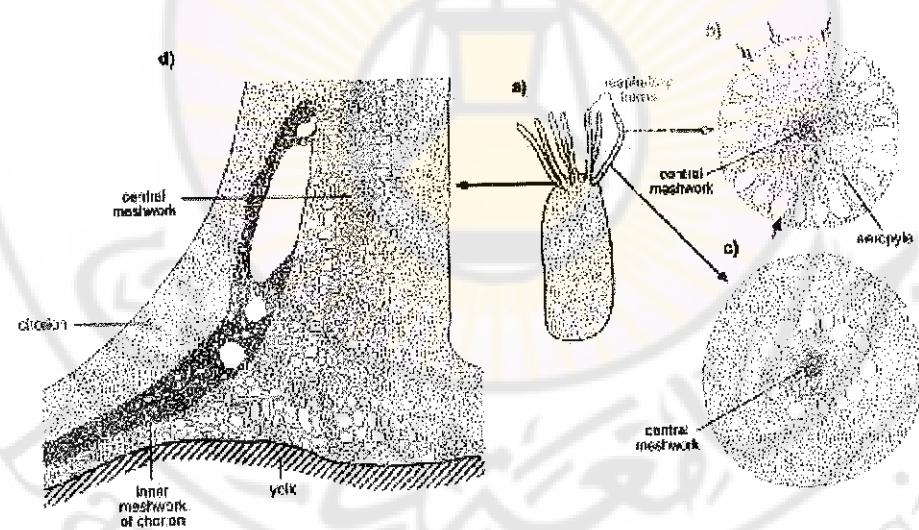
تخصص القشرة الخارجية

١- **التحرر من البيضة:** يتحرر طور البرقة الأولى من البيضة عند عديد من الأنواع الحشرية من خلال هضم طبقة القشرة الخارجية أو باستخدام أعضاء لفترة مختصرة، وتحتوي القشرة على خطوط هشة نسبياً مقارنة مع بقية غلاف البيضة والتي تتضمن البيضة عند مستوىها عند انبعاث البرقة (خطوط الفقس) (راجع الشكل 11.7)، أما عند Diptera, 2.6 تزود البيضة بخطوط فقس على شكل جسيرين طويلين على امتداد طول البيضة (الشكل 12.3).

٢- **فتحات التفير:** *Micropyles*: لأن بناء القشرة يتم في المبيض، فلا بد من وجود منفذ في البيضة تسمح بدخول النطاف إليها ويتم ذلك عبر فتحات التفير، وهي عبارة عن ثقوب قممية الشكل توجد عادةً قرب

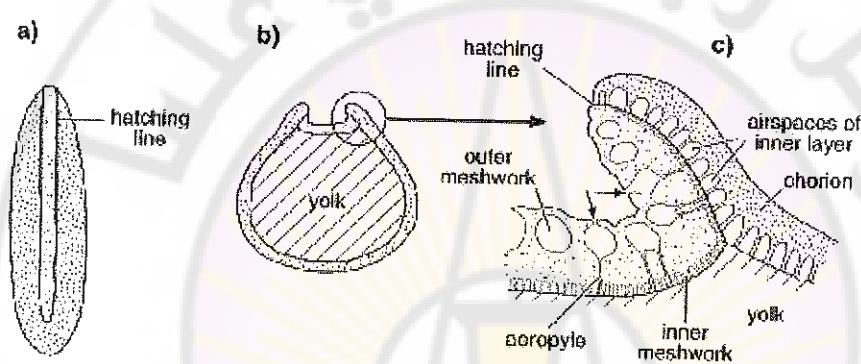


الشكل ١٢,١ الفراغات الهوائية في قشرة البيضة

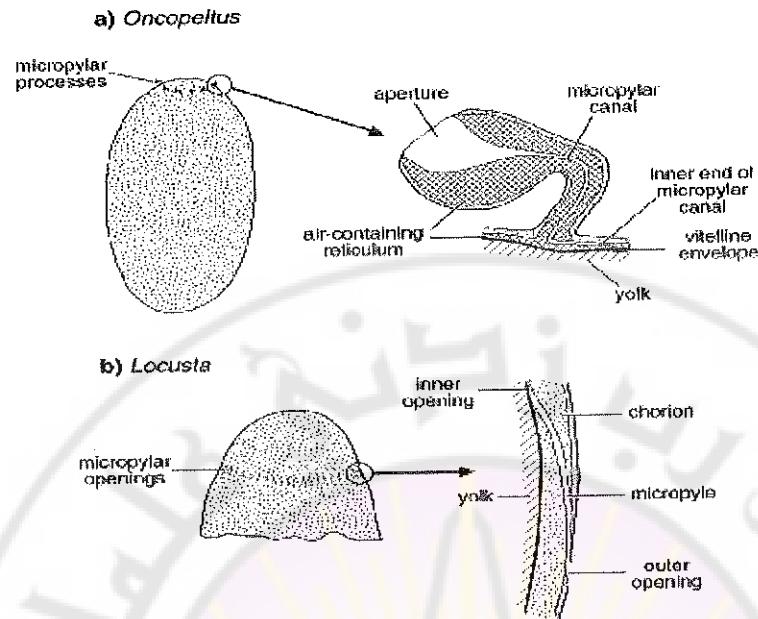


الشكل ١٢,٢ الاستطلالات الهوائية عند بيوض (Hemiptera) *Nepa* آ- البيضة كاملة ب- مقطع عرضي في المنطقة الطرفية من الاستطالة. ج- مقطع عرضي في المنطقة القريبية من الاستطالة. د- مقطع طولي في المنطقة القاعدية من الاستطالة (Hinton, 1961)

القطب الأمامي للبيضة وتمتد عبر القشرة، ويختلف عددها ما بين ثقب واحد إلى ٤٠-٣٠ ثقباً على شكل حلقة في الجزء الخلفي من نهاية البيضة (الشكل ١٢,٤). أحياناً تترافق فتحات النمير مع وجود المنافذ الهوائية Aeropyles وتتفتح فوق سطح البيضة وتأخذ شكل فنجان محمول على ساق (الشكل 14.4a) حيث تمر قناة النمير عبر الساق محاطة بشبكة هواء Air-containing reticulum منهية بفجوة أو فتحة .Aperture



الشكل ١٢,٣ خطوط الفقس في بيضة *Calliphora* آ- منظر ظاهري لثمرة البيضة. ب- مقطع عرضي عبر منتصف البيضة. ج- تفصيل لقسم من خط الفقس (الأسهم تشير إلى فتحات الفراغات الهوائية إلى الخارج) (Anderson, 1960)



الشكل ٤-١٢- فتحة النغير آ- عند *Oncopeltus* البيضة كاملة مع مقطع طولي في استطالة الفتحة.

ب- عند *Locusta* النهائية الخلفية لقطب البيضة مع مقطع طولي عبر كامل قناة فتحة

(Roonwal, 1954; Southwood, 1956)

٢- المبادلات مع الوسط الخارجي:

يتم التطور الجنيني على حساب المواد المحبة المخزنة، وذلك أثناء عملية تشكيل المح، ويحتاج التشكел الجنيني لمبادلات غازية وأحياناً إلى امتصاص الماء.

آ- المبادلات الغازية: Respiration

يتم التبادل الغازي عبر الفتحات الهوائية Aeropyles والأكياس الهوائية الموجودة في القشرة الخارجية عند معظم الحشرات الأرضية Terrestrial insects وقد تتعرض البيوض في التربة إلى الماء بشكل دائم ولكنها تحمي نفسها خلال هذه الفترات باستخدام خواصها الهيدروستاتيكية حيث تبقى طبقة من الهواء المحاط بكمال البيضة بشكل درع محيري Plastron وتشبه بذلك عمل الخياشيم 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 تسمم ببواضها في الماء مثل الرعاشات فإن التبادل الغازي يتم بانتشار الأوكسجين مباشرةً عبر قشرة البيضة.

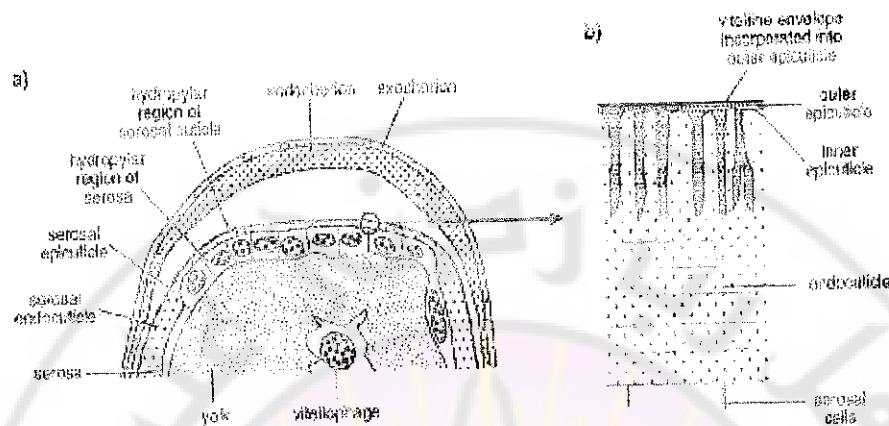
ب- تنظيم الماء Water regulation

تعرض ببواض الحشرات لفقد الماء ويعتمد ذلك على مدخلات وضع البيض ونفادية قشرة البيضة، خلال التطور الجنيني Embryonic development يتم التقليل من فقد الماء عن طريق تراكيب خاصية ضرس البيضة، ومن ناحية أخرى تمتلك الكثير من ببواض الحشرات الماء الذي يبعد أساساً لامتصاصه النمو الجنيني.

١- Water loss: يكون معدل فقد الماء في البيوض مدخلة الوضع منخفضاً وخاصّةً بعد ذلك التي تمتلك الماء خلال تطورها، وهناك آليات عديدة من أجل تقليل الماء المفقود مثل: تخانة قشرة البيضة أو تقليل عدد الزوائد التنفسية أو من خلال وجود السبقة الشمعية الأولى التي تفرزها البيوضة تحت القشرة مباشرةً ومن ثم يستعاض عنها بطّقة شمعية ثانية تشكّل جزءاً من الكيوبتيكل المصلي Serosal cuticle.

٢- امتصاص الماء Absorption of water: تحتوي ببواض بعض الحشرات على كمية من الماء تكفي اتطورها الجنيني إلا أن بعض البيوض يجب أن تمتلك الماء من الوسط الخارجي في فترة معيّنة من تطورها الجنيني، ويوجد آليات مختلفة لتنظيم الامتصاص والتي تظهر في مراحل معينة من التطور الجنيني ولكنها تختلف حسب الأ trousseaux، ويكون امتصاص الماء عند غالبية الحشرات مقتصراً على مناطق معينة من قشرة البيضة تسمى المنفذ المائي Hydropones. وتتميز هذه المنفذ في القطب الخلفي من البيضة حيث تكون الخلايا المصالية Serosal cells كبيرة الحجم ومتطلولة تحت هذه المنفذ وطّقة الكيوبتيكل الداخلي المصالي Serosal endocuticle.

لأنه رقة ولا وجود للطبقة الشمعية الثانية في هذه المنطقة (الشكل ١٢.٥). وتمثيل طبقة الكيوباتيك السطحية الداخلية *Inner epicuticle* بأنها



الشكل ١٢.٥ المنشآت المائية عند نملات النبات آ - مقطع عرضي لفم القيقب، الكثفري، البيض، بيض.

تفصيل طبقة الكيوباتيك السطحية عند المنشآت المائية (Slifer & Sekhon, 1963)

تكون متداخلة بعمق مع **الكيوباتيك الداخلي Endocuticle**، وكونه طبقة **الكيوباتيك السطحي الخارجي Outer epicuticle** ذات طبيعة ليفية وتماماً ماء بروتينية طياتها (الشكل ١٢.٥b).

ويبدأ الماء بالدخول من تسلسل المنافذ المائية وحتى دخول الجنين في طور السكون *Diapause*، ولا تنسع المنشآت المائية بذلك بممر الماء إلى أن تنتهي فترة السكون، ولكن بهذه النشاط الجنيني من جديد يرافقه دخول الماء مرة ثانية، إذا فحركت دخول الماء تد تكون منتظمة بتنفسات نفاذية المنافذ المائية.

ونكون آليات امتصاص الماء أذرع تعقيداً عندما يتم امتصاص الماء عبر كامل سطح البيضة. فعند حشرة *Teleogryllus commodus* تكون أغلفة البيضة نفودة للماء ولكن أثناء وضع البيض فإنها تقاوم بخصائصها الميكانيكية دخول الماء إلى البيضة. وبعد مرور أكثر من يومين من الحضانة بدرجة ٢٥ - ٣٠ °م تغير هذه التغييرات

الداخلية ويزداد سطح الأغلفة مما يسمح بدخول الماء فجأة وبعد ذلك تفرز الكيوبتيكل المصلية، وتعرض بروتيناتها لعملية دفع. وتقاوم الكيوبتيكل المصلية بفضل صلابتها الضغط الهيدروستاتي، ويتوقف الماء عن الدخول. ويتطابق تدخل نظام البيضة مع هذه العمليات الفيزيائية الصرف، 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 الرئيسي لكل بيضة باتجاه رأس الأم، بينما تطابق المناطق الظهرية والبطنية للبيضة مثيلتها عند الأم وعند الجنين في المستقبل، ولكن يوجد بعض الاستثناءات كما هو الحال لدى حشرات Pteronarcy و Pyrrhocoris وغيرها. إن التركيب فوق البنوي للأقطاب، والقاعدة البيوكيميائية غير معروفة تماماً.

ثانياً - التطور الجنيني : Embryology

يتوقف الانقسام المنصف Meiosis عند الطور الانتقالي الأول عندما تغادر البويضة فرع المبيض، بعدها يتم تلقيح البويضة في الحجرة Micropyle التقاسمية وذلك باختراق واحد أو أكثر من الحيوانات المنوية لفتحة التفير حيث تعاود البويضة انقسامها بعد ذلك. وتكون النواة الأنوثية 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 الأنوثية هي التي تتطور إلى نواة أولية ذكرية، بينما تهضم بقية الحيوانات المنوية الأخرى. تتحد هاتان النوأتين معاً وتشكلان النواة الأصل Zygote nucleus

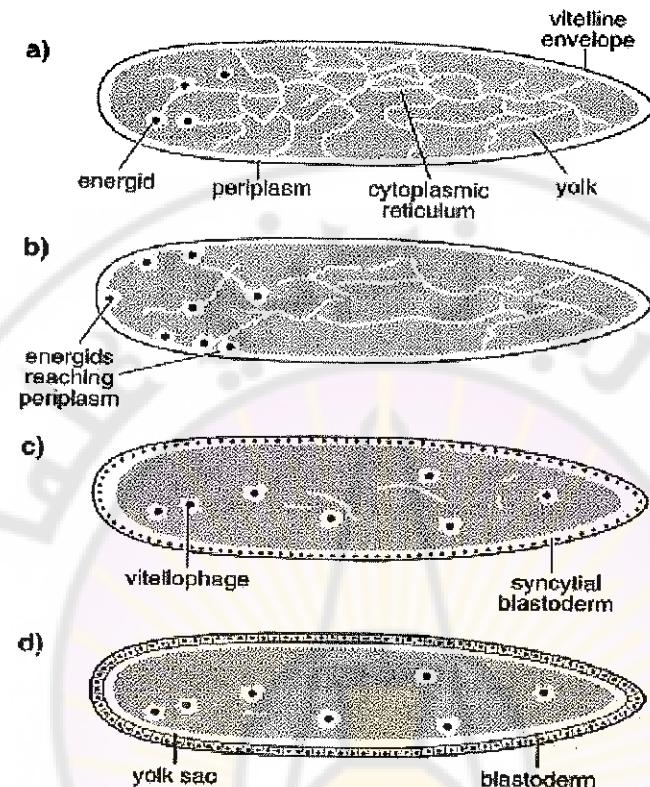
ثنائية الصيغة الصبغية N_2 . وتمر البيضة الملقحة بعد ذلك بمجموعة من المراحل التي تؤدي إلى تمایز وتطور الجنين.

١- الانقسام وتشكل الأدمة الأصل أو البلاستودرم *Cleavage and the Blastoderm*

:Blastoderm

بعد وضع البيضة تبدأ التواه الأم N_2 بالانقسام ولا يترافق هذا الانقسام النوروي مع انقسام خلوي، إذ لا تحدث تجزئة وانفصال للخلايا المشكّلة للجنين في هذه المرحلة، ولكن كل نواة ناشئة(نواة أخت) تترافق مع حالة من السيتوبلازم، وكل وحدة نواة ناشئة والسيتوبلازم المرافق لها تسمى بالجسم المنشط *Energid*، ويكون انقسام النوى في البداية متزامناً(أي أنها تنقسم في وقت واحد وتمر بمراحل الانقسام الخطي 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 السيتوبلازم المحيطة بالأجسام المنشطة على حساب الشبكة السيتوبلاسمية *Cytoplasmic reticulum*.

تحرك الأجسام المنشطة أثناء انقسامها وتبتعد وتترتب في طبقة ضمن المح محددة كثلة كروية أو مستطيلة منه، وتناسب هذه الطبقة وشكل البيضة. وتكون النوى في هذه المرحلة سطحية أكثر عند الحشرات ناقصة التطور *Hemimetabolous insects* وبإمكانها عند الحشرات كاملة التطور *Homometabolous insects* ويعود ذلك لكمية السيتوبلازم الأقل عند بيووض الحشرات ناقصة التطور، وتستمر هجرة الأجسام المنشطة وهجرتها إلى أن تصل وتترتب على كامل محيط البلاسما المحيطية *Periplasm* (الشكل b,c 12.6).



الشكل ١٢.٦ المراحل الأولى لنطورة البيضة وحتى مرحلة تشكيل الأدمة الأصل (البلاستودرم)

بعدها تبدأ المرحلة الثانية فعند وصول الأجسام المنشطة إلى البلاسما المحيطية تظهر فوائل شعاعية تفصل النوى عن بعضها، كما تظهر حواجز عريضة تفصل البلاسما المحيطية ذات النوى عن الكتلة المحيية المركزية. وتبدأ الخلايا المتشكلة بهذه الطريقة بالانقسام. وتخفي الانقسامات الخيطية المتزامنة والملاحظة سابقاً لتفصح المجال لسلسلة من الانقسامات تمر عبر البيضة من قطب إلى آخر، وفي الوقت نفسه تزداد سماكة البلاسما المحيطية وذلك نتيجة إضافة سينتوبلازم من الشبكة السيتوبلasmية.

ويتوافق بدء النشاط الوراثي مع دخول النوى في السيتوبلاسما المحيطية، حيث يمكن رؤية النويات كما أن تصنيع cRNA يسهل كشفه.

ويتم تشكيل ٦٠٠٠ خلية تتركز على كامل محيط البيضة مشكلة Al Blastoderm، وتسمى عملية تكوين البلاستودرم حول محيط البيضة مع بقاء كلية 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 ١٢.٦).

٢ - آكلات المح :*Vitellophage*

أثناء حركة الأجسام المنشطة Energids تبقى بعض هذه الأجسام في المح لتشكل آكلات المح Vitellophages فلدى ذبابة Dacus يبقى فيه ٣٨ من أصل ١٢٨ جسمًا منشطًا لتشكل آكلات المح الأولية، وتزيد أعدادها لتبلغ حوالي ٣٠٠. وعادةً ما تبدأ الآكلات بالتمايز بعد الانقسام السادس أو السابع، حيث تتطور فيها نوى كبيرة عبر الانقسام الخطي الداخلي للصبيغيات. وعند معظم الرتب الحشرية تهاجر بعض الخلايا من البلاستودرم لتشكل آكلات المح الثانوية Secondary Vitellophages. ولهذه الآكلات وظائف عديدة: فهي مسؤولة عن تحمل المح وتحويله إلى حويصلات، كما تساهم أيضًا في تشكيل سيتوبلازما جديدة وتركيز المح من خلال إنتاج الممیعات Liquefactions الضرورية لذلك.

٣ - تشكيل الشريط الجرثومي أو الجنيني :*Formation of germ band*

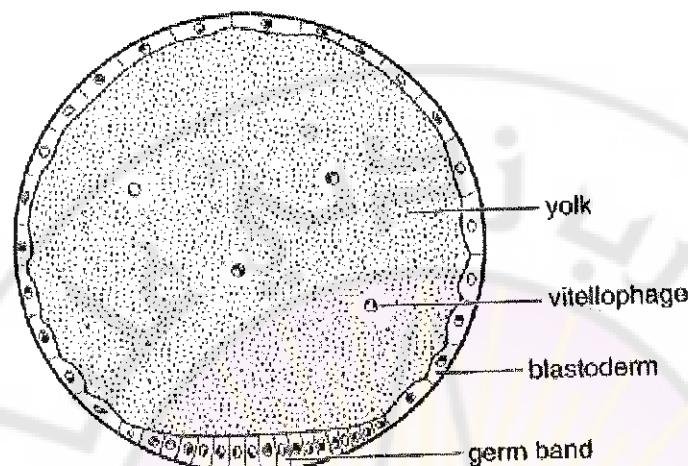
تشكل الأدمة الأصل Blastoderm في معظم بيوض الحشرات طبقة رقيقة من الخلايا تحيط بالمح، وتكون هذه الخلايا متجانسة، إلا أنه تزداد سماكة هذه الطبقة في المنطقة البطنية للبيضة وذلك نتيجة للانقسامات الخلوية. وتمثل هذه المنطقة السميكة الأصل البدائي للشريط الجرثومي Germ band، الذي يتطور ويعطي الجنين في

المستقبل. أما ما يتبقى من طبقة الأدمة الأصل فسيعطي الأنسجة الجنينية الإضافية (الشكل ١٢,٧). ويمكن تمييز هاتين للشريط الجنيني كما هو مبين في الجدول أدناه:

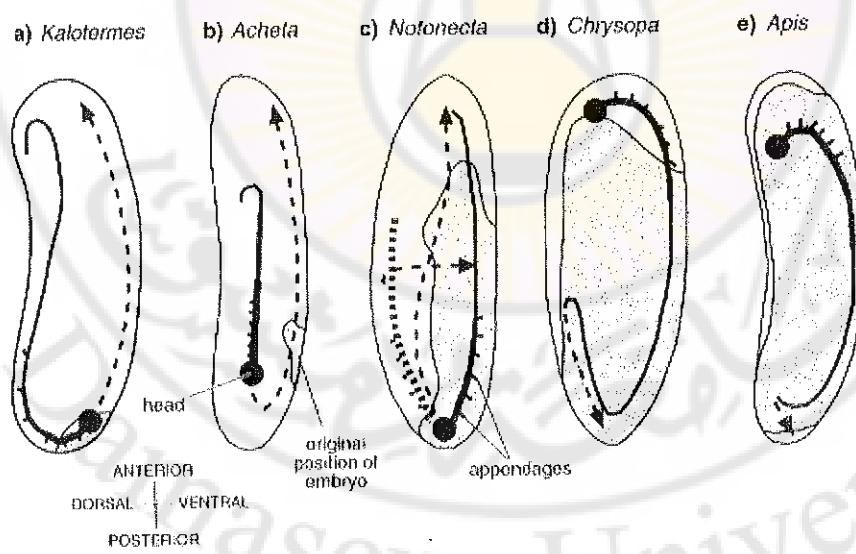
الشريط الجنيني طويل وكبير	الشريط الجنيني قصير وصغير (الشكل ١٢,٨)
يوجد في البيوض الغنية بالمح والفقيرة بالسيتو بلاسما.	يوجد في البيوض الغنية بالمح والفقيرة بالمح والخذ بالسيتو بلاسما.
شائع في الأفرع المبياضية من النوع Ploytrophic	شائع في الأفرع المبياضية من النوع Panoistic
يتكون الشريط الجنيني من أجزاء البلاستو البلاستودرم ونسبة أقل من الأنسجة الجذ الإضافية	يتكون الشريط الجنيني من أجزاء البلاستو البلاستودرم ونسبة أقل من الأنسجة الجذ والأنسجة الجنينية الإضافية.
تمتاز كل أجزاء الجنين من البدء (الشكل 12.9b)	تمتاز فيه الأنسجة الإضافية لاحقاً خ التطور الجنيني (الشكل 12.9a)

ويتمايز الشريط الجنيني إلى منطقة رأس عريض Head تسمىprotocephalon ومنطقة ضيقة تشبه الذيل تسمى Protocorm (الشكل ١٢,١٠). وعند الحشرات ناقصة التطور ستتمايز الخلايا الوسطى البطنية للشريط الجنيني لتعطي الوريقية الوسطى Mesoderm والأمعاء الوسطى (الشكل 12.9a) بينما تمتد منطقة الأمعاء الأمامية Stomodeum والخلفية Proctodeum على نهاية 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 أفراد البلوغ Imaginal discs (راجع الفصل الثالث عشر للتفاصيل).

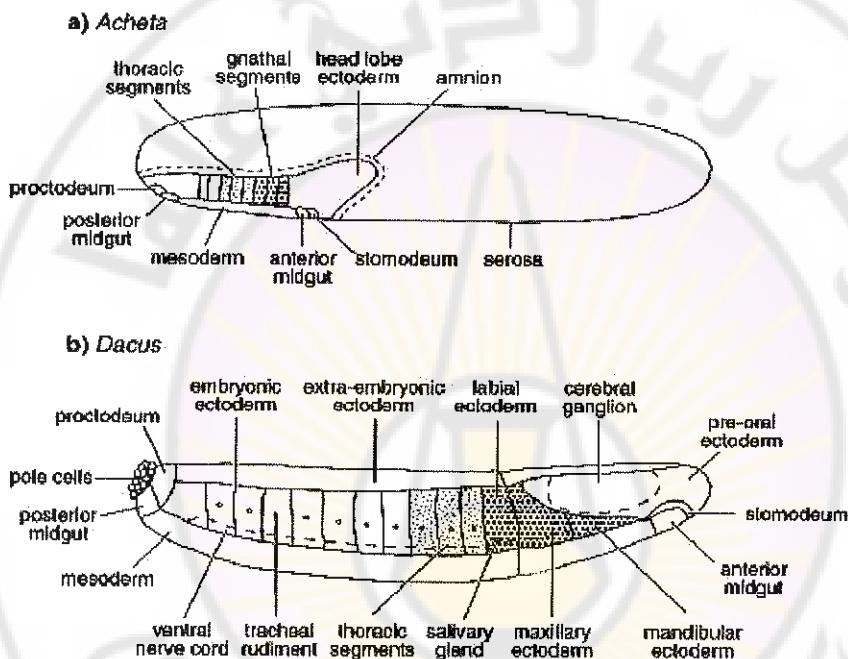


الشكل ١٢,٧ مقطع عرضي في بيضة يبين السماكة البطانية لمنطقة البلاستودرم والتي تشكل الشريط الجنيني.

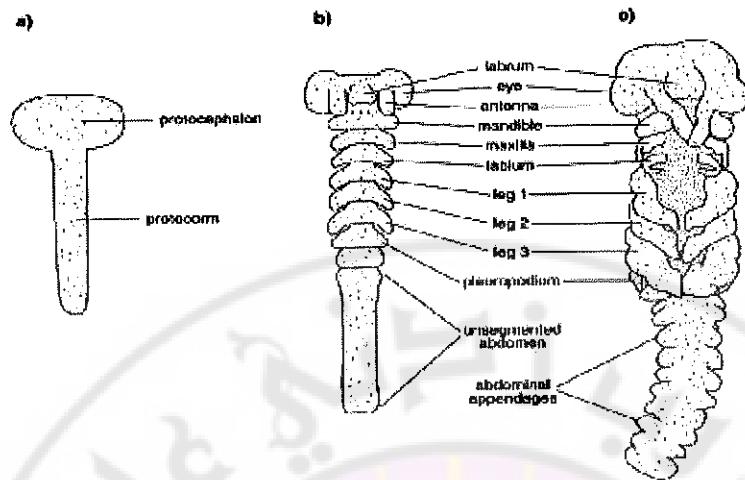


الشكل ١٢,٨ ارسم تخطيطي يبين وضع الشريط الجنيني (الجنيني) (منقط). الخط الأسود يبين وضعية الجنين قبل اتمام حركته ويبين منطقة الرأس والزوائد الفكية والصدرية. في جميع الوضعيات النهائية (المنقط): يستقر الجنين على السطح البطني للبيضة ورأسه في القطب الأمامي.

آ عند النمل الأبيض بـ عند النطاطلات (مستقيمات الأجنحة) جــ عند نصفية الأجنحة دــ شبكيّة الأجنحة هــ عند نحل العسل



الشكل ١٢,٩ المناطق اليرقية الافتراضية على الشريط الجنيني. آــ عند حشرة ذات شريط جنيني قصير بــ عند حشرة ذات شريط جنيني طويل.



الشكل ١٢.١٠ المراحل المبكرة لتطور حشرة ابتداءً من شريط جنبي قصير تظهر الجنين كاملاً بعد إزالة الأغشية الجنينية.

٤- تحديد محاور الجسم والتجزئة :segmentation

تتحدد مظاهر المحاور الطولية للجنين من خلال ثلاثة أنظمة مختلفة ذات منشاً

أبوياً.

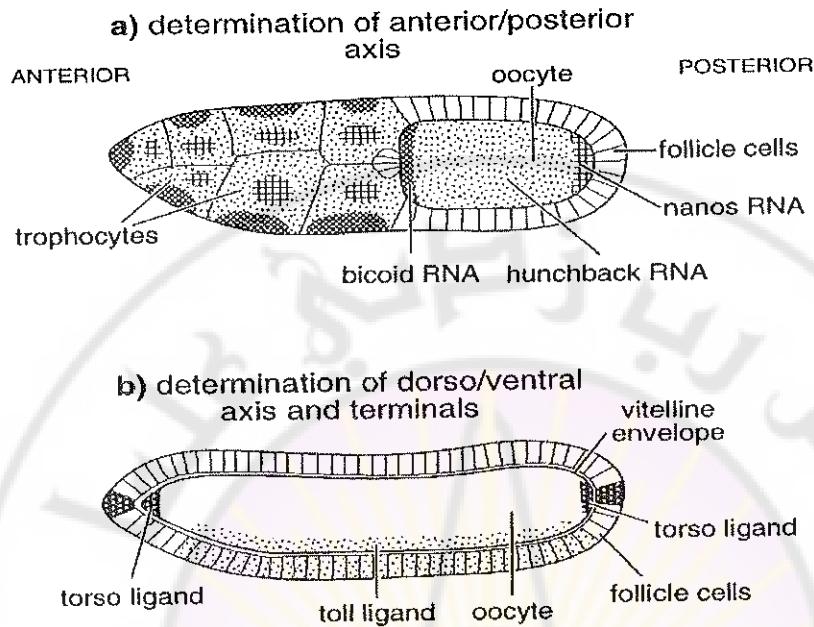
١- بينما تكون البويضة في المبيض تنتج الخلايا المغذية Trophocytes ثلاثة أنواع من الـRNA (الشكل 12.11a) : Bicoid RNA والذي ينتقل إلى القطب الأمامي للبويضة، وبعد وضع البويضة مباشرة تتم ترجمة هذا الحمض النووي ليعطي بروتيناً يعرف باسم "Bicoid" ينتشر مباشرةً مبتعداً عن القطب الأمامي للبويضة. وتنقود التراكيز 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 RNA Nanos والذي تنتجه أيضاً الخلايا المغذية وينتقل مباشرةً ليتمركز في القطب الخلفي من البيضة ويضبط نشاط Hunchback RNA في تلك المنطقة.

٢- تتم تجزئة الشريط الجنيني نتيجةً 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 بطانية (Abdominal segments). ولكن لا تتوافق هذه الحلقات الجنينية الأولية مع حلقات جسم اليرقة أو الحشرة الكاملة، إذ إن كل حلقة حقيقية تنشأ من الجزء الخلفي لحلقة أولية مع الجزء الأمامي لحلقة الأولية التي تليها (راجع كتاب المورفولوجيا للتفصيل).

٣- النظام الثالث في تحديد محاور الجنين الأمامية والخلفية فيعتمد على إشارات موضعية Positional signals تنتجه الخلايا الجرابية Follicle cells (وليس الخلايا المغذية كما في الحالة الأولى) وتتحمل 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 تشكيل الزواائد الفموية Acron والزايدة الشرجية Telson.

ويتم تحديد المحاور الظهرية والبطانية Dorsal/Ventral axis للجنين بالطريقة السابقة بنفسها ولكن بالاعتماد على توليد إشارات من البوبيضة 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 البطانية من الجنين.

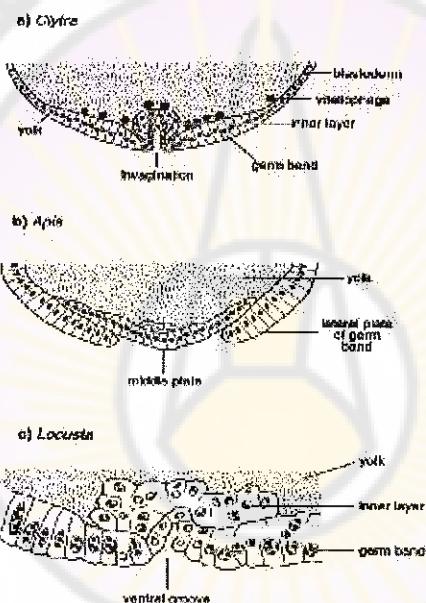


الشكل ١٢,١١ رسم تخطيطي يبين آليات تحديد محاور جسم الجنين آ- آلة تحديد محاور الجسم الأمامية والخلفية ب- آلة تحديد محاور الجسم الظهرية والبطنية.

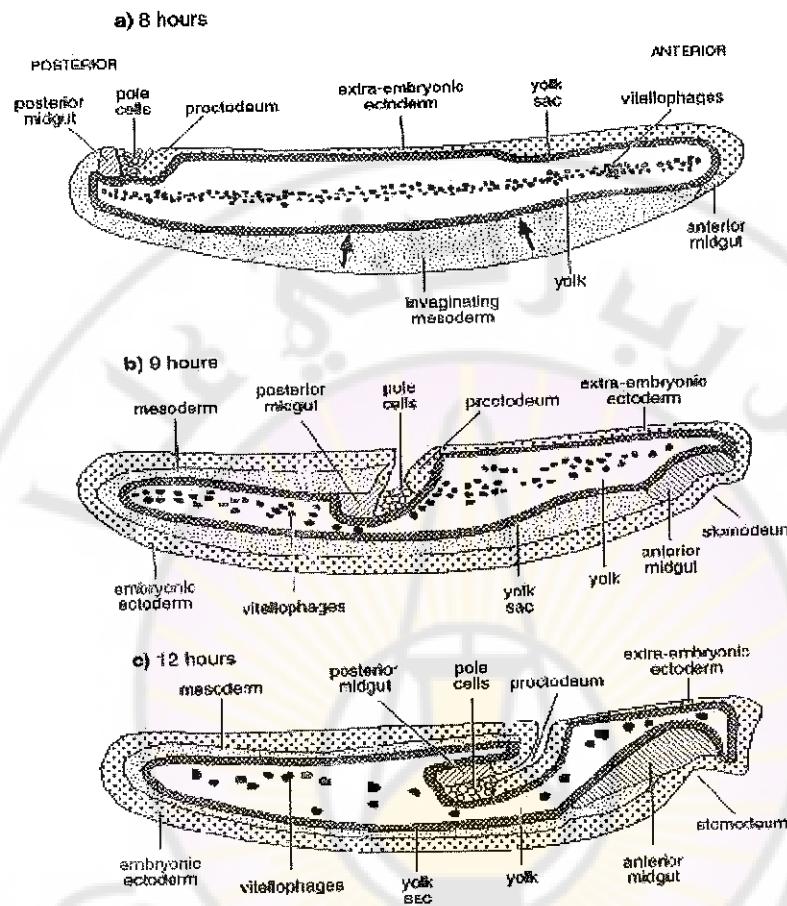
٥- تشکیل المیددة : *Gastrulation*

وهي عملية انغماد الأدمة أو الورقة الوسطى Mesoderm والأدمة الداخلية Endoderm ضمن الأدمة الخارجية Ectoderm وذلك من خلال هجرة الخلايا الوسطى البطنية للشريط الجنيني. عند أغلب الحشرات تهاجر هذه الخلايا الأنبوية نحو الداخل وتشكل ميزاب بطني Ventral groove، ويتم عزل هذه الخلايا تدريجياً عن الخارج عن طريق تشكيل صفائح جانبية Lateral plates، وبالوقت نفسه تترمع خلايا الانغماد لتشكل طبقة داخلية Inner layer. وتخالف آلية تشكيل المعيدة باختلاف الحشرات: فعند الخنافس Clytra يكون الانغماد Invagination واضحاً وأنبوبياً

(الشكل 12.12a)، بينما عند *Apis* تتشكل صفية وسطى عريضة دون أن تتطوّي للداخل وتتمو طبقة Ectoderm من حولها لتغطيتها (الشكل 12.12b). عادةً ما يبدأ انغماد الوريقة الوسطى على طول الناحية البطنية، ولكن امتداد الوريقة الوسطى Ectoderm الذي يغطيها، يؤدي إلى دفع انغماد البداية الخلفية للأمعاء الوسطى midgut Posterior بالإضافة إلى المعي 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 يبيّن الأنماط المختلفة لتشكل المعدة
آ- الانغماد في مركز الشريط الجنيني. ب- النمو الزائد من الأطراف. ج- تبرعم الخلايا من السطح العلوي للشريط الجنيني.

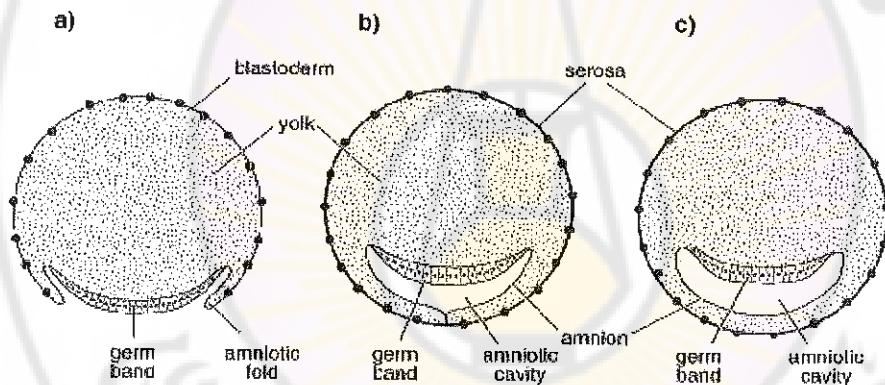


الشكل ١٢، ١٣ المراحل المبكرة لتطور حشر ذات شريط جنيني طوي. الأسماء تشير إلى حركة Mesoderm عندما تتفعد ضمن Ectoderm (Anderson, 1962)

٦- تشكيل الأغشية الجنينية :Formation of embryonic membranes

لا يبقي الشريط الجنيني مكشوفاً على سطح المح ولكن يغطي بطبيعة أو أكثر من الأغشية الجنينية. فبعد تشكيل الشريط الجنيني مباشرةً تكون طباقات Amniotic

على محيطه (الشكل 12.14a)، لا ثبات أن تمتد هذه الطيات من الناحية البطنية تحت الجنين وتلتقي عند الخط البطني الأوسط (الشكل 12.14b)، مما يجعل الجنين متوضعاً على السطح الظهاري لتجويف صغير يدعى التجويف الأمينوزي أو Amniotic cavity والذى يحاط بغشاء رقيق يسمى الأمينوز Amnion السلوبي ويسمى الغشاء الذي يحيط بالمنطقة الخارجية من المح في هذه المرحلة بـ: السيروزا Serosa وقد يبقى الأمينوز والسيروزا متصلين (الشكل 12.14b) أو ينفصلان كليةً عن بعضهما بحيث ينعزز الجنين في المح الفاصل ما بين الأمينوز والسيروزا (الشكل 12.14c).



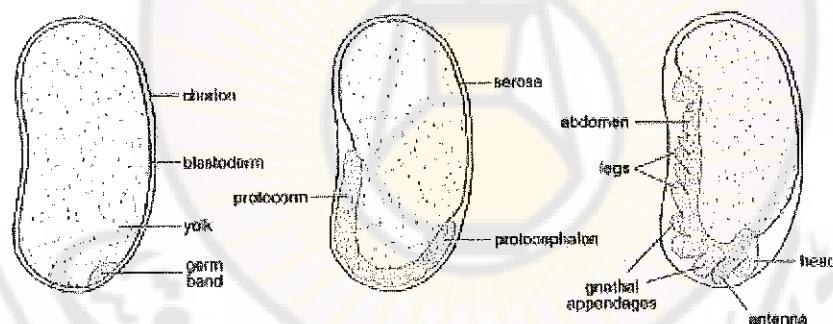
الشكل ١٢.١٤ مراحل تطور التجويف الأمينوزي والأغشية الجنينية.

٧- حركات الجنين : *Blastokinesis*

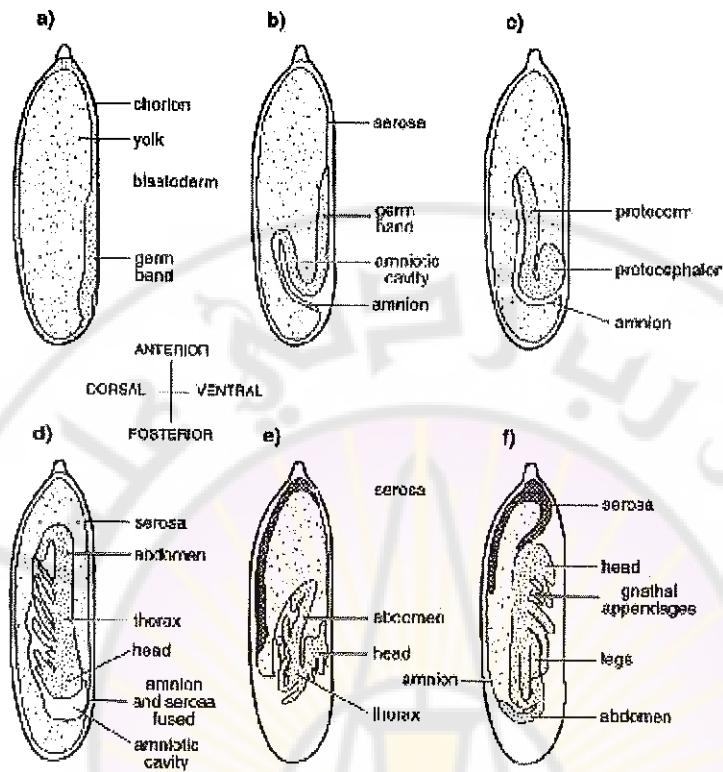
يكون الجنين في مراحله الأولى عند معظم الحشرات ناقصة التطور، صغير الحجم مقارنةً مع حجم البيضة ومن ثم يقوم بحركات جنينية مكثفة خلال مراحل تطوره. فعند Blattodea, Dermaptera, Isoptera يمتد الشريط الجنيني في البداية على

السطح الظاهري للبيضة، قرب قطبها الخلفي ويتوسط الرأس في القطب الخلفي للبيضة (الشكل 12.15) و (الشكل 12.8a). 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 *Anatrepssis* (يكون الجنين معكوساً بالنسبة لأقطاب البيضة).

ويستمر الجنين في تطوره من خلال الاستطالة وتشكيل الزواائد Appendages، ومن ثم تتشكل الأغشية الجنينية وتطوق الجنين (الشكل 12.16b,c) ولا ثبات أن تتمزق بقرب منطقة الرأس تاركةً الجنين مكشوفاً عند سطح المح (الشكل 12.16d,e)، وعندما يتحرك الجنين ليستقر على السطح البطني للبيضة بحيث تكون منطقة الرأس نحو القطب الأمامي للبيضة (الشكل 12.16f) و (الشكل 12.8). وتسمى هذه الوضعية بالاعتدال .*Kataatrepsis*



الشكل 12.15 المراحل المبكرة لتطور جنين ذي شريط جرثومي قصير. (لم يتم إظهار الأمينور الذي يحيط بالسطح الخارجي للجنين)



الشكل ١٢.١٦ رسم تخطيطي يبين المراحل المختلفة للنمو الجنيني.

آ- البلاستودرم والشريط الجنيني، ب- تشكيل التجويف الأمينوزي، ج- حركة الانقلاب - الجنين منغمس كلياً في المع و إتمام تشكيل التجويف الأمينوزي، هـ- حركة الاعتدال، وـ- إتمام حركة الاعتدال

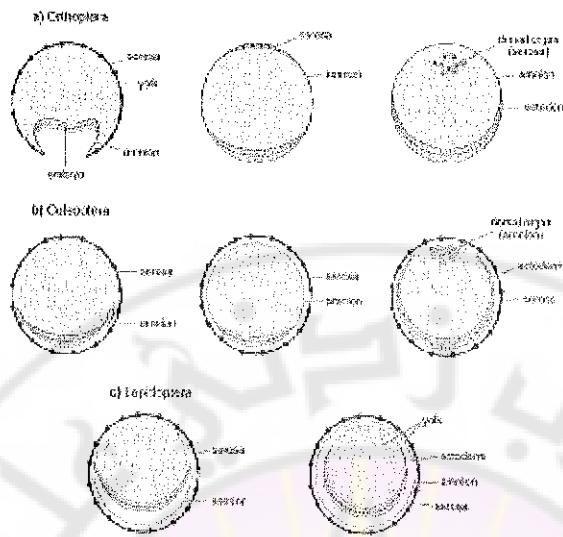
والأمينوز يشكل الانغلاق الظاهري للجنين (Johannsen & Butt, 1941)

أما عند الحشرات ذات التطور الكامل والتي يكون فيها الجنين كبير الحجم منذ بداية تطوره، تكون حركات الجنين شبه معدومة ويبقى الرأس متوجهاً نحو القطب الأمامي للبيضة (الشكل 12.8d,e).

٨- الانغلاق الظاهري :*Dorsal closure*

بعد عكس أوضاع الجنين والمح من أهم الوظائف التي تحدثها الحركات الجنينية أثناء النطور الجنيني. ففي البداية يمتد الجنين على أو ضمن المح ولكن بعد اكتمال الحركات الجنينية يتم احتواء المح ضمن الجنين وهذا ما يسمى بالانغلاق الظاهري والذي يأخذ أشكال متعددة:

- يشكل الأمينوز Amnion الانغلاق الظاهري المؤقت ثم لا يلبث أن يستبدل بالأدمة الخارجية Ectoderm التي تنمو للأعلى لتشكل الانغلاق الظاهري التام، وحالما يحصل ذلك، ينكمش كل من الأمينوز والسيروز Serosal وتشكل هذه الأخيرة ما يعرف باسم العضو الظاهري organ Dorsal والذي يتم هضمه فيما بعد في الأمعاء الوسطى (الشكل 12.17a).
- عند Coeloptera حيث الحركات الجنينية شبه معروفة: يشكل الأمينوز الانغلاق الظاهري 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 الظاهري التام بينما يتبع الأمينوز النمو ليشكل غشاء يحيط بها وفي الوقت نفسه، يستمر وجود Serosa وهذا ما يؤدي إلى احتواء المح كامل الجنين ما بين Serosa و Amnion (الشكل 12.17c).



الشكل ١٢,١٧ رسم تخطيطي يبين الحالات المختلفة للانغلاق الظاهري ومصير الأغشية الجنينية.

٩- التراكيب ذات الأصل الأد Kami الخارجي :Ectodermal structures

آ- زوائد الجسم :Appendages

عند انتهاء التجزئة الأولية للجنين فإنه يحتوي على فصوص مقدمة للرأس وسلسلة من الحلقات التي تحمل زوجاً من الزواائد Appendages وهي نموات للأدمة الخارجية. حيث تغدو الأمعاء الأمامية في منطقة فصوص الرأس وتشكل الشفة العليا Labrum في مقدمتها، وتنمو طلائع قرون الاستشعار على كل جهة من Protocephalon (الشكل 12.10b,c)، وتتجزأ منطقة إلى حلقات. من الزواائد الموجودة على الحلقات الأولى تتشكل طلائع الفكوك العلوية Mandibles والفكوك السفلية Maxilla والشفة السفلية Labium، تليها مباشرةً ثلاثة حلقات تنشأ منها طلائع أرجل المشي. وتخفي الزواائد البطنية ولكنها تبقى زواائد الحلقة البطنية الثامنة والتاسعة عند بعض الحشرات لتساهم في تكوين آلة وضع البيض، وزواائد الحلقة الحادية عشرة لتشكل القرون الشرجية. وقد تحمل الحلقة البطنية الأولى بداعات زوايد والتي

تطور بشكل مميز وتدعى بالأرجل البلورية **Pleuropodia** وتكون ذات وضعية أكثر جانبية مقارنةً بالأرجل، وقد تنمو وتطور بوقت مبكر وتأخذ شكل غدي، وقد تفرز هذه الزواائد عند بعض الحشرات أنيزيمًا يحلل الغشاء المصلي الداخلي **Serosal** لتسهيل فقس البرقة.

يتم فصل العناصر المكونة للأعصاب أو الخلايا العصبية المولدة (Neuroblasts) بعد تكون المعيدة وذلك من الأدمة الخارجية، وتمتاز الخلايا العصبية المولدة بـ أكبر حجمها وقابلية النوى الطفيفة للتلوي، وتختلف عن خلايا البشرة المستقبلية بأن الأخيرة ذات حجم صغير، وتنميذ النوى بشدة ولعها بالتلوي. وتنقسم هذه الخلايا المولدة ليشكل قسم منها العصبيونات، والقسم الآخر يشكل خلايا غليال. كما تعدد خلايا غمد العصب والتي تحيط بالجهاز العصبي المركزي ذات أصل أدمي خارجي أيضاً.

فقد الحال العصبية الجانبية اتصالها وذلك نتيجة لتكاثف الخلايا العصبية المولدة والخلايا الناتجة عن انقساماتها وتسبب بذلك انتفاخات زوجية حلقة، ويمكن أن تلاحظ البدايات العقدية والتي تتميز في منطقة Protocephalon، حيث يكون المخ الأول متطوراً جداً ويتألف من ثلاثة حلقات متميزة على جانبي انغماد الأمعاء الأمامية، تليه بداية عقدية مزدوجة تشكل المخ الثاني. أما البداية العقدية للمخ الثالث، فتتشاء عن منطقة التكون العصبي للحالة الإضافية. تتشكل السلسلة العصبية البطنية كحد أقصى من ١٧ زوجاً من البدايات العقدية، ثلاثة بدايات رأسية والتي تتحدد مع بعضها بعضاً لتشكل العقدة العصبية تحت المري، وثلاث صدرية، وإحدى عشرة بطانية، ولكن لا نجد غالباً زوج الحالة البطنية الحادية عشرة.

ترسل الخلايا العقدية امتدادات سينوبلاسمية هي المحور العصبي، الذي يتجه نحو الجانب الظاهري للعقدة. وتنظر الكومة العصبية تدريجياً بهذا الشكل، وتكون عارية

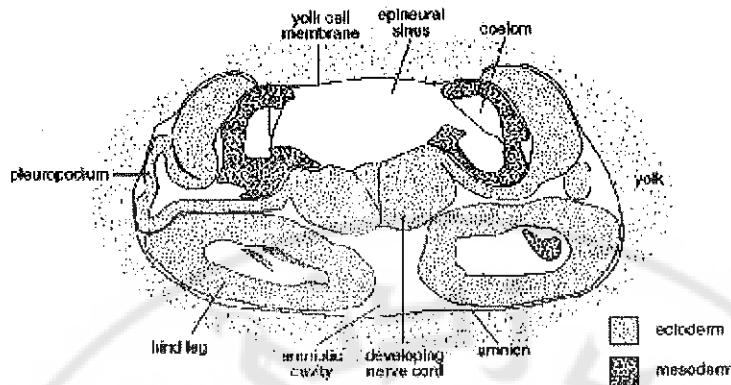
في البداية ولكن سرعان ما تعمل الخلايا العقدية على تغطيتها مصطفحة خلال حركتها الخلايا العصبية المولدة، فتتفصل بذلك نهائياً عن البشرة. وتقرب البدائيتان العقديتان للحقة نفسها وتشكلان عقدة واحدة وتظهر في الوقت نفسه الوصلات العصبية.

جـ- 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 الابنوسيت من خلايا البشرة أيضاً، وتعد الأمعاء الأمامية والخلفية ذات أصل أدمي خارجي أيضاً بالإضافة إلى أنابيب مالبيكي والتي تنشأ من انغمادات في الأمعاء الخلفية.

١- الأدمة الوسطى وتجاويف الجسم :*Mesoderm and body cavities*

بعد تشكيل المعدة، تكتسب الأدمة الوسطى توضعاً على هيئة حلقات تتزامن وتجزئ الأدمة الخارجية والتي يضاف لها بعدها التنظيم الثنائي الجانب Bilateral، حيث تثخن هذه الوريقه وتشكل زوجاً من التجاويف الحويصلية Coelomic cavities في كل حلقة من منطقة Protocorm(الشكل ١٢,١٨). وفي الوقت نفسه يتشكل 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 تفكك هذه التجاويف وتشكل وريقاتها الخارجية الجسمية mesoderm العضلات الهيكليه والجسم الدهني والخلايا الجنسية الأولى. أما وريقاتها الداخلية الحشوية والملتصقة بالمح فإنهما تشكل العضلات الحشوية Visceral muscles. وتنتطور الأدمة الوسطى التي لا تشارك في تشكيل التجاويف الحويصلية لتعطى خلايا الدم.



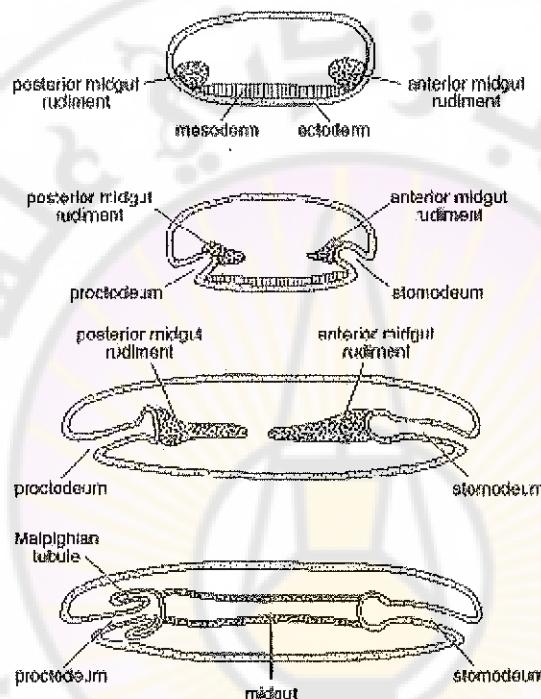
الشكل ١٢,١٨ مقطع عرضي في جنين النطاط بين التجاويف الحويصلية والأرجل البولورية وغشاء خلايا المح.

يمكن تمييز خلايا ذات شكل مثلي (Meric cells)، في الحد الفاصل ما بين الأغشية الجسمية والتجاويف الحويصلية، تدعى هذه خلايا خاصة بالخلايا القلبية المولدة (Cardioblasts). وتشكل هذه الخلايا صفاً متسللاً 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 الانطلاق الظاهري للجنين ويشكلان أنبوياً وسطياً ظهرياً هو الوعاء الدموي الظاهري. أما الأوسط فتقسماً 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 بدءات (طلائع) الأمعاء الوسطى الأمامية والخلفية Posterior and anterior midgut rudiment لا تثبت هذه الانغمادات أن تستطيل باتجاه بعضها بعضاً مشكلة شريطين طوليين من الأنسجة يندرجان ما بين المح

والأدمة الوسطى الحشوية Visceral mesoderm. ويتصل الشريطان الأمامي والخلفي مع بعضهما بعضاً ويمتدان جانباً عند الانغلاق الظاهري الجنيني، ويحاط المح بالكامل بالطبقة الطلائية للأمعاء الوسطى، والتي تحاط دورها بالأدمة الوسطى الحشوية (الشكل ١٢,١٩).



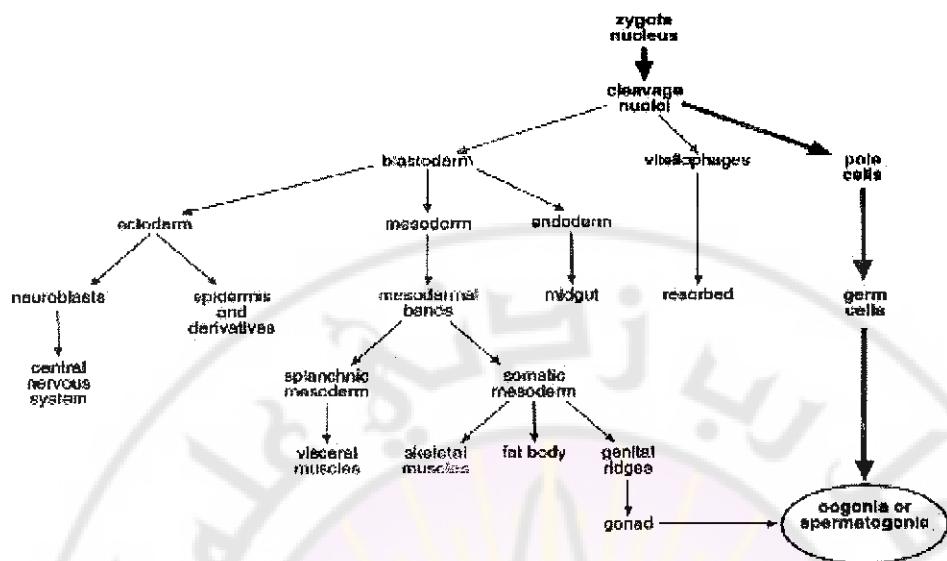
الشكل ١٢,١٩ رسم تخطيطي يوضح تطور الأمعاء الوسطى عند الحشرات (Henson, 1946)

١٢-الجهاز التناسلي :*Reproductive system*

يبدأ تمثيل الخلايا الجرثومية (الجنسية) الأولية Germ cells في وقت مبكر بعد إلقاء 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). تتمثّل السيتوبلازم في القطب الخلفي عند

تشكل البيضة لتشكل حبيبات قطبية Polar granules غنية بـ RNA. ففي *Drosophila* يميز ٣ أنواع من البروتينات و ٥ أنماط من RNA في البلاسما والحببيات القطبية. وأنشاء التكاثر النموي داخل مع البيضة، تهاجر مجموعة من الأجسام النشطة نحو القطب الخلفي للبيضة وتشكل برامع هناك، ومن ثم تتفصل عن الشريط الجيني وتشكل ما يعرف بالخلايا القطبية Pole cells (الشكل 12.9b) و(الشكل 12,13). وسرعان ما تتجزأ الحبيبات القطبية وتتحدد 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 الجيني في وقت ما، أما في حال توضعها عليه بمستوى الأمعاء الخلفية (الشكل 12,13). وتحاط هذه الخلايا فيما بعد بالأدمة الوسطى ويترافق عددها قبل أن تتفصل إلى أعمدة، وتشكل هذه الأخيرة الخلايا الأولية للأنبيب المببضية عند الإناث أو الأنابيب المنوية عند الذكر. وتشكل الغدد التناسلية من عدة حلقات في الأدمة الوسطى والتي لا ثبات أن تندمج لتشكل كثلة واحدة على كل جانب من جوانب الجسم. وتتغاظظ هذه البداءة بطانياً 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 الظاهري الجيني.



الشكل ١٢,٢٠ رسم تخطيطي يوضح الانفصال المبكر للخلايا الجنسية خلال التطور الجنيني بالإضافة إلى تطور الأنسجة الأخرى التي تشهد انقساماً نورياً 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. وتببدأ اليرقة بعد الفقس بالبحث عن الغذاء وتببدأ بالنمو، إلا أن وجود الهيكل الخارجي لدى الحشرات يفرض عليها النمو الحلقي غير المكتمل، ويستدعي هذا التخلّي وبشكل دوري عن الكيوتيكل، وهذا ما يدعى بالانسلاخ.

تقسم دورة حياة الحشرة إلى مراحل عدة، تفصل 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 *Ephemeroptera* 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.

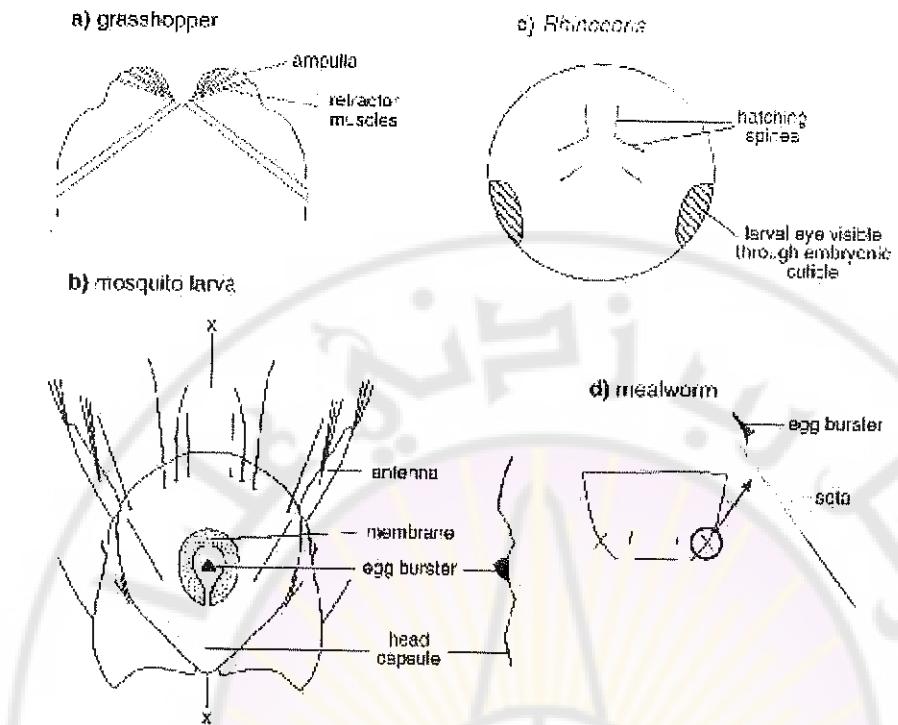
أولاً - الفقس Hatching

١ - آليات الفقس :*Mechanisms of hatching*

تمرق 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. وتحتوي عنق نطاطات النبات على زوج من

الفصوص بشكل أنبولة عنقية Cervical ampullae، والتي تتضخم عند ارتفاع ضغط الدم مركز الضغط على منطقة محددة من القشرة ومؤدية إلى انشقاها (الشكل 13.1a). ويختلف موقع الشق باختلاف موقع الضغط الذي تطبقه الحشرة على قشرة البيضة، فيكون الشق عند النطاط فوق الأنبولة العنقية، وعند خنافس الماء يكون الشق طوليًا، 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 12.3)، وعند Heteroptera يمتد خط فقس هش حول البيضة حيث ينضم الغطاء Cap مع جسم قشرة البيضة (راجع الشكل 11.7). أما عند الحشرات التي يكون فيها الكيوبتيكل المصلي Serosal cuticle ثخين (Acrididae, Heteroptera)، فإنها تقوم بإفراز أنزيم يهضم هذه الطبقة قبل بدء الفقس، وينتج هذا الأنزيم من قبل الأرجل البلورية Pleuropodia.

وقد تتم عملية الفقس عند بعض الحشرات بمساعدة بعض التراكيب الخاصة الكيوبتيلية في رأس الليحة 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 تلجا بعض يرققات حرشفية الأجنحة إلى قرض قشرة البيضة أثناء الفقس بمساعدة أجزاء الفم وتستمر بالالتذية عليها بعد الفقس. وعند فراشة الملفوف والتي تضع بيوضها على شكل لطع Clusters، تقوم اليرقات الفاقسة حديثاً بقرض قمة البيوض المجاورة لها والتي لم تفقس بعد.



الشكل ١٣.١ أدوات الفقس آ- مقطع عرضي في عنق ناطط النبات يبين الأنابولة العنقية. ب- رأس اليرقة الأولى لحشرة البعوض يوضح مجرر البيضة. ج- الكيوتيكل الجنيني فوق رأس Emden, 1946; Marshall, 1938.
يبين أشواك الفقس. د- موقع شوكة مجرر البيضة في قاعدة الشعرة (1938).

٢ - محركات الفقس :*Hatching stimuli*

لم تعرف حتى الآن المنبهات الحقيقية للفقس حيث يبدو في معظم الحالات أن الحشرات تنفس 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، وتخالف الحرارة الملائمة لفقس البيوض حسب نوع الحشرة كما هو مبين في

الجدول التالي :

الحشرة	الدرجة الملائمة للفقس	الدرجة الملائمة للنمو الجنيني
Cimex	8 C°	13 C°
Oncopeltus	13 C°	14 C°
Schistocerca	20 C°	15 C°

وبعد سبب فشل فقس اليرقات عند درجات الحرارة المنخفضة إلى قلة نشاطها عند هذه الدرجات، كما أن درجات الحرارة المرتفعة إلى حد معين تساهُم في تنشيط عمل الأنزيمات الهاضمة لقشرة البيضة. كما تلعب الكثير من المحركات البيئية دوراً مهماً في هذه العملية، فيتم فقس بيوض الجراد Schistocerca عند شروق الشمس بينما بيوض الرعاشات Epitheca تنفس عند غروب الشمس. وتنفس بيوض حشرة البعوض Aedes عندما تغمر في ماء استخلص منه الأوكسجين Deoxygenated water ، فكلما انخفضت كمية الأوكسجين في الماء ازدادت نسبة الفقس، وتخالف هذه الاستجابة حسب عمر الجنين. وتكون هذه الاستجابة معاكسة عند يرقات Agabus والتي لا تنفس بيوضها 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. ويتختلف 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 التغيرات كافة التي تطرأ على الحشرة أثناء دورة حياتها من طور البيضة وحتى الحشرة الكاملة، ولكن من المفضل عدم استخدام هذا المصطلح بمعناه الواسع.

وبحسب هذا المصطلح يقسم التطور عند الحشرات إلى ثلاثة أقسام:

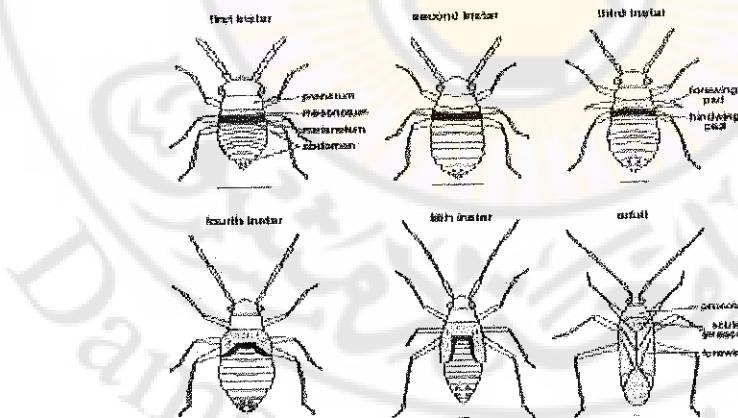
١- الحشرات عديمة التطور Ametabolous insects: لا يطرأ أي تغيير على الحشرة خلال فترة ما بعد التطور الجنيني، حيث تنشأ الحشرة الكاملة من ازدياد حجم

الأطوار الفاقدة ومن ثم تكون الحشرة الكاملة أكبر حجماً وناضجة جنسياً. وتعيش الأطوار كلها في البيئة نفسها. وتتميز الحشرات عديمة الأجنحة بهذا التطور.

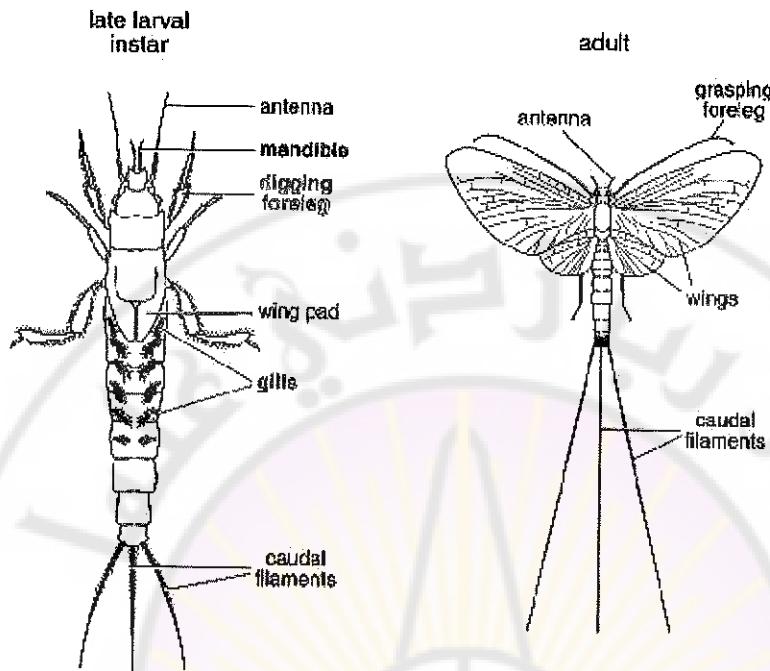
٢- **الحشرات ناقصة التطور** *Hemimetabolous insects*: يكون الطور الفتى مشابهاً للطور الكامل ما عدا حجمه الأصغر وعدم وجود الأعضاء التناسلية والأجنحة التي يكون تطورها خارجياً (الشكل ١٣,٢). ولكن يمكن تمييز هاتين ضمن هذا التقسيم وذلك حسب أهمية التحول:

آ- **Paurometabolous**: يشبه الطور الفتى 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 ويتراافق ذلك مع وجود عديد من التراكيب والتحولات الموجودة في الأطوار الفتية والتي لا تُشاهد أبداً في الحشرة الكاملة (الشكل ١٣,٣). وكمثال على هذا التطور نذكر: الرعاشات ورتبة ذباب أيار.



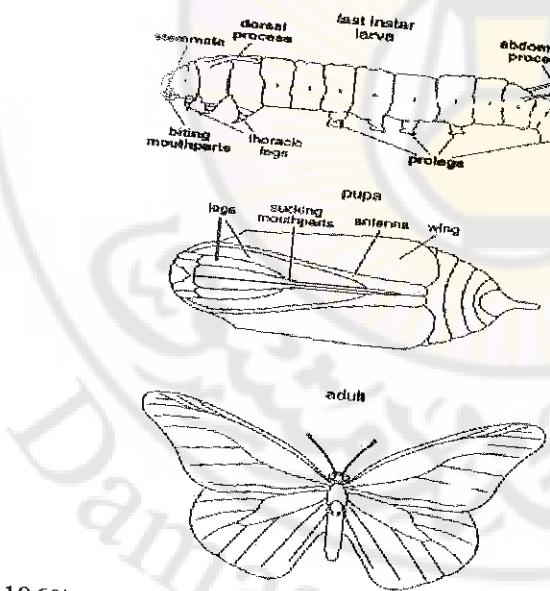
الشكل ١٣,٢ المراحل المتلاحقة للتطور ما بعد الجنيني عند الحشرات ذات التطور الناقص



الشكل ١٣,٣ رسم تخطيطي بين الطور اليرقي الأخير والحسرة الكاملة لحشرة مائية ذات تطور ناقص
والتحولات التي ترافقهما (Macan, 1961; Kimmis, 1950).

٣- الحشرات كاملة التطور *Holometabola 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. ومثال على هذا التطور: غمدية الأجنحة، شبكيّة الأجنحة، ثنائية الأجنحة، غشائيّة 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 الفتى الأخير، وعادةً ما يسمى الطور الأخير بالعذراء Pupa التي يمكن أن توجد ضمن شرنقة Cocooon، ويحوي هذا الطوران براعم خارجية للأجنحة والتي لا وجود لها في الأطوار الفتية الأولى والتي يستعاض عنها بتطور داخلي بسيط للأجنحة - ضمن Homoptera: لا يتغذى الطوران الفتى الأخير لذكور الحشرات القشرية ضمن Coccoidea. وعند الذباب الأبيض Aleurodidae, Homoptera : يتغذى الطور الفتى الأخير لمدة قصيرة ومن ثم يدخل في مرحلة صيام طويلة ويسمى هذا الطور العذراء: Pupa.

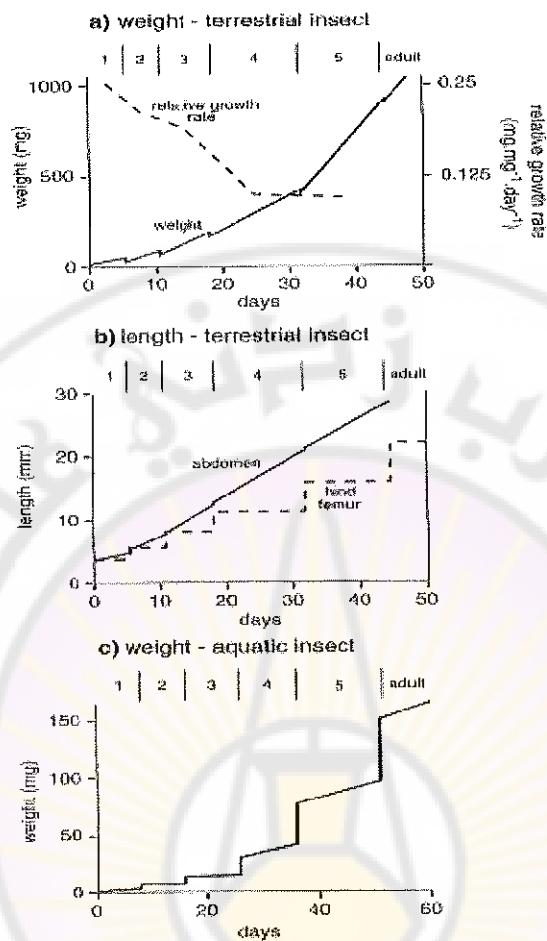


.(Urquhart, 1960) الشكل ١٣,٤ المراحل المتلاحقة للتطور ما بعد الجنيني لحشرة كاملة التطور

٢ - النمو :Growth

ـ الوزن W_{eight} : يتراوح وزن الأطوار اليرقية من مرحلة إلى أخرى. وتكون هذه الزيادة متشابهة عند غالبية الحشرات الأرضية حيث يرتفع المعنى 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 ثبات الحشرة أن تعوض هذا النقص (الشكل 13.5a). ويزداد وزن الحشرة زيادة تصاعدية 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.

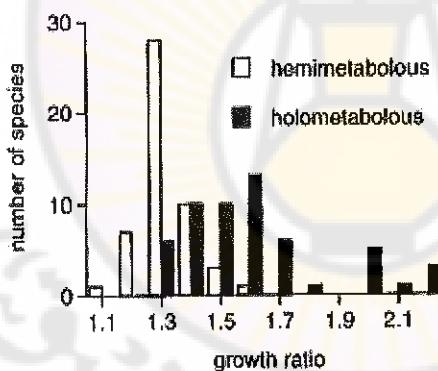


الشكل ١٣.٥ أنماط نمو الأطوار الفتية عند الحشرات ناقصة التطور (تشير الأرقام العلوية إلى المراحل اليرقية المتتالية، بينما تشير الأرقام السفلية الأفقية إلى أوقات الانسلاخ). آ- تغيرات الوزن ومعدل النمو عند الحشرات الأرضية. ب- تغيرات أطوال الحشرات الأرضية. ج- تغيرات وزن الحشرات المائية.

ويتأثر 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 مرتبة بشكل منفرد أكبر من تلك المرتبة ضمن مجموعات. كما يتأثر وزن الحشرة الكاملة بنوعية الغذاء الذي تتناوله اليرقات، حيث ارتفع وزن إثاث حشرة *Melanoplus sanguinipes* من ١٤٠ ملغم إلى ٣٢٠ ملغم تبعاً للغذاء المتوفر لليرقات.

بـ- 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، وبالتالي يتزايد حجم الأجزاء القاسية كالفخذ الخلفي للجراد Hind femur على شكل مراحل متسلسلة، بينما يتزايد حجم البطن Abdomen الذي يكون غشائياً أكثر وقابلًا للتمدد بشكل مستمر (الشكل ١٣.٥b). وبشكل عام تمثل الأجزاء المتصلبة ليرقات الحشرات كاملة النمو للتطور للنحو 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.

جـ- نمو الأنسجة Growth of the tissues
 ينحدد شكل الكيوتيكل بخلايا البشرة Epiderms التي يمكن أن تنمو إما من خلال زيادة أعدادها أو زيادة حجمها، حيث تتزايد أعدادها بعد الانسلاخ مباشرةً. 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.

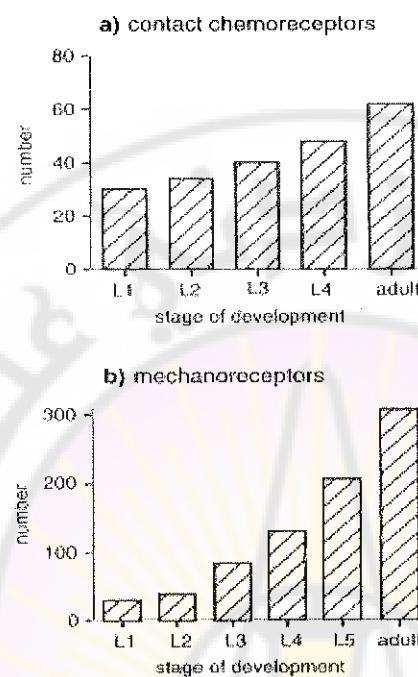
لما يشمل نمو الجهاز العصبي المركزي عند الحشرات ناقصة التطور على إنتاج خلايا عصبية جديدة إلا في المخ. حيث تحوي العقدة العصبية البطنية النهائية عند *Acheta* على ٢١٠٠ عصبون خلال كل مراحل تطورها، بينما يتزايد عدد خلايا غليلاء فيها من ٣٤٠٠ في طور اليرقة الأولى إلى ٢٠٠٠٠ عند الحشرة الكاملة. وعدد معظم الحشرات كاملة التطور يلاحظ إعادة بناء كثيفة للجهاز العصبي خلال مراحل التطور.

وتطرأ تغيرات نوعية على الجهاز الحسي خلال حياة الحشرات ناقصة التطور إذ يتزايد عدد المستقبلات الميكانيكية والكميائية 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 تلاحظ العيون المركبة إلا في الأطوار الكاملة.

ونكون العضلات متشابهة ما بين الأطوار المختلفة عند الحشرات ناقصة التطور، حتى عضلات الطيران التي يمكن أن تلاحظ مباشرةً بعد الغرس. وهناك بعض العضلات التي توجد فقط وقت الانسلاخ ولا تثبت أن تخفي بعد الانسلاخ الأخير. وتتمو 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 *Aedes* ينمو نتيجة لزيادة عدد الخلايا على عكس معظم أنسجة هذه الحشرة التي تتتألف من عدد محدد من الخلايا وتتمو بتكبير هذه الخلايا واستطالتها.

أما الأمعاء فيزداد حجم خلاياها الطلائية في البداية ثم تستبدل بعد موتها بخلايين أو أكثر من الخلايا المعاوضة .Regenerative cells



الشكل ١٣,٧ آ- تغير عدد مستقبلات الملامسة الكيميائية في حلقات الفك السفلي خلال المراحل المتتالية لتطور الجراد، ب- تغير عدد المستقبلات الميكانيكية في بعض شعرات الأسترنة خلال المراحل المتتالية لتطور الجراد.

ثالثاً- التحول (التحولات النسيجية) Metamorphosis

قد تكون محمل التغييرات التي تطرأ على اليرقة لتحول إلى حشرة كاملة أكثر أو أقل شمولاً وذلك حسب درجة الاختلاف ما بين الأطوار الفتية والحشرة الكاملة. ومن ثم يلاحظ أن هذه التغييرات 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) والحسرة الكاملة عند هذه الحشرات التي تعيش أطوارها كافة في نفس البيئة، ولكن قد يلاحظ 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 الخفية 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 واسعة أكثر خلال الانسلاخ الأخير (الشكل 13.8b).

وعلى الرغم من عدم تميز الصفائح المساعدة للأجنحة في الأطوار الفتية إلا أن العضلات المتصلة بها تكون موجودة في أوضاعها المناسبة على الكيويتikl تمهد لاستكمال نموها وتوضعها الصحيح خلال الحشرة الكاملة.

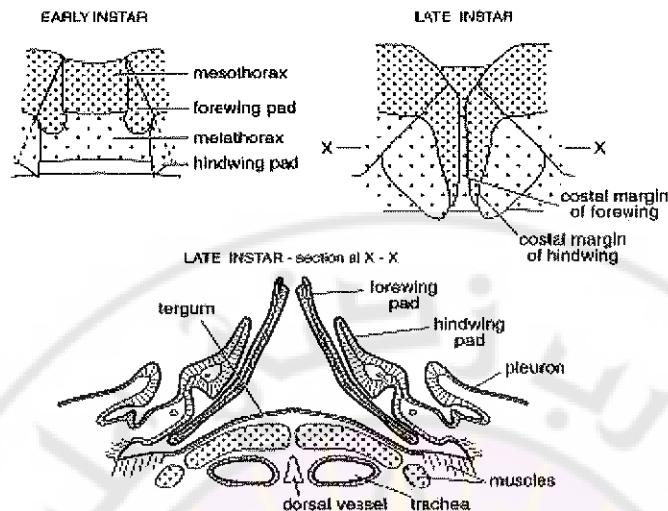
وتوجد عضلات الطيران في الطور الفتى عند النطاطات والرعاشات مع أن بعضها يفتقر إلى التخطيط Striation وتكون غير وظيفية. ويزداد حجم هذه العضلات خلال حياة الأطوار الفتية ويطرأ عليها تغيرات أخرى خلال طور الحشرة الكاملة، وتختفي بعض العضلات عند الانسلاخ الأخير لأنها تكون فعالة وضرورية فقط لعملية الانسلاخ، ويتراافق اختفاء هذه العضلات مع موت الخلايا العصبية المرفقة لها. ولكي تصل حوريات الرعاشات وذبابة أبار إلى طور الحشرة الكاملة، لا بد لها من أن تمر بتحول واضح يتضمن فقدان خيالها التنفسية بالإضافة لتغيرات أخرى.

٢- الحشرات كاملة التطور:

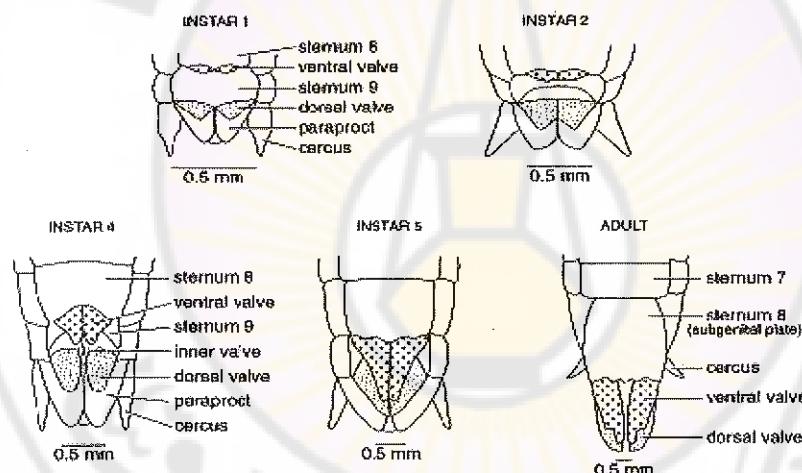
بعد طور العذراء Pupa هو الطور المميز لأنه يتوسط الطور اليرقي وطور الحشرة الكاملة، وما يحدث خلاله يكون جوهرياً حيث يتم إعادة بناء الأنسجة المختلفة ونشوء الأجنحة ونمو عضلات الطيران وزواائد أخرى، والتي كانت تنمو داخلياً خلال طور اليرقة، والتي لا تثبت أن تظهر خارجياً بالرغم من عدم فردها بالشكل النهائي خلال طور العذراء (راجع الشكل ٤، ١٣). لذلك لا بد من وجود انسلاخين لتحول اليرقة إلى حشرة كاملة، من أجل تأمين المساحة الكافية لنمو الأجنحة وما يترافق معه من نمو عضلات الطيران. يتم في الانسلاخ الأول (انسلاخ اليرقة إلى العذراء) انقلاب الأجنحة للخارج إضافة لنموها البسيط، أما خلال الانسلاخ الثاني (تحول العذراء إلى حشرة كاملة) فيُستكمل النمو وتشكيل الكيوبتيكل ونمو الجهاز العضلي نظراً لاختلاف الكبير ما بين العضلات الصدرية عند اليرقة عن تلك الموجودة عند الحشرة الكاملة (العضلات الخاصة بالأرجل والأجنحة).

وتنقّاوت درجة تماثيز صفات الحشرة الكاملة ويتوقف ذلك على مدى التعديل الذي سيطرأ على الصفات اليرقية، فمثلاً عند Diptera يُعاد تقريراً بناء كافة الأنسجة وذلك بعد عملية انحلال للأنسجة Histolysis وهضم (بلعمة) Phagocytosis.

a) wings



b) external genitalia



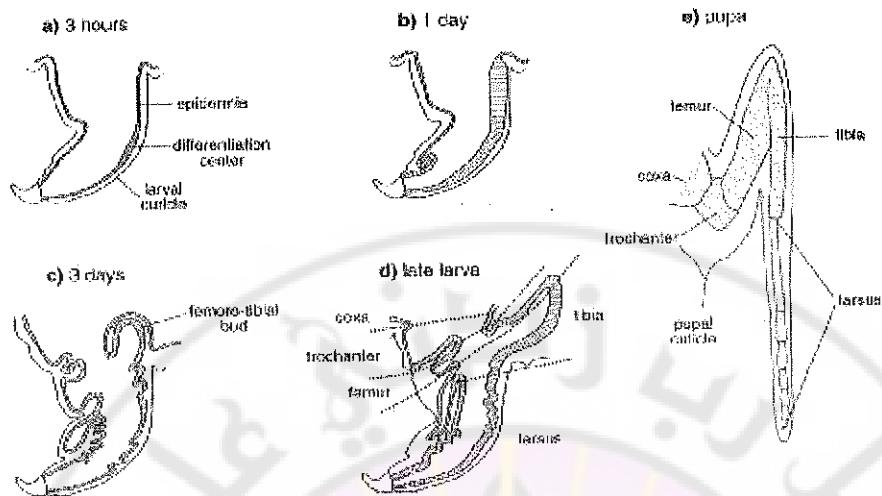
الشكل ١٣,٨ تطور التراكيب الخارجية لحشرة ناقصة النطور آ- الأجنحة (في الأعلى): منظر ظهري للصدر الثالث في يرقة الرعاش، (في الأسفل): مقطع عرضي للصدر الثالث من الناحية الظهرية ليرقة الرعاش. ب- منظر بطيء نهاية البطن عند النطاطات في مراحل مختلفة من النطور (Jago, 1963)

٣- تطور مظاهر الحشرة الكاملة :*Development of adult features*

آ- الأعضاء ذات الأصل الأدمي الخارجي :*Epidem al structures*

تعطي البشرة جسم الحشرة والزوائد المختلفة (Appendages) وقد تساهم في تكوين هذه الزوائد بطريق مختلفة تبعاً لنوع الحشرة.

- إذا كانت هذه الزوائد لا تختلف جذرياً عما هي عليه في طور اليرقة فإنها تتشكل عن طريق نكاثر أو تجدد خلايا البشرة نفسها Proliferation حيث تحافظ خلايا البشرة اليرقية بإمكان تحولها إلى خلايا البشرة للحشرة الكاملة. وتلاحظ هذه الظاهرة عند فراشة الملفوف Pieris فحالما تدخل اليرقة في طورها الأخير، تتفصل خلايا البشرة عن طبقة الكيوبتيكل في منطقة الأرجل الصدرية عدا مناطق اتصالها بالعضلات، ويسنحها هذا الانفصال حرية الالنشاء والتضخم لتشكل منطقة تمایز مركبة Differentiation كل (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 والمدور Trochanter، أما الخلايا الأبعد فتشكل الرسغ Tarsus (الشكل 13.9d)، ويستمر هذا التمايز خلال طور العذراء لإعطاء ساق الحشرة الكاملة (الشكل 13.9e).

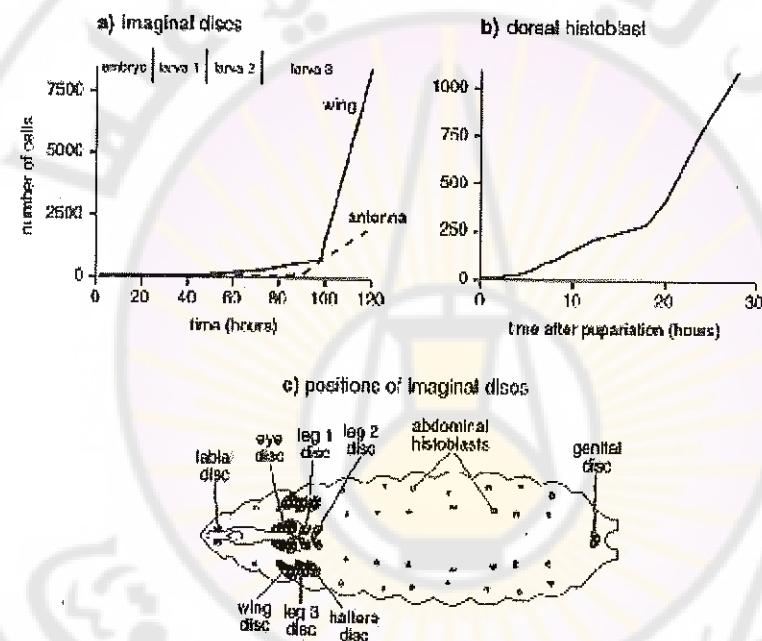


الشكل ١٣.٩ تطور رجل الحشرة الكاملة عند حرشفي الأجنحة خلال أوقات مختلفة بعد انسلاخ الطور اليرقي الأخير وخلال طور العذراء. من a-d تغيرات خلايا بشرة رجل اليرقة، رجل الحشرة الكاملة موجودة ضمن كيوبتيكل العذراء (المناطق الافتراضية لرجل الحشرة الكاملة مبينة بالخطوط المنقطة).

- 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 متمايزة حتى وقت إعطاء التراكيب المختلفة للحشرة الكاملة، وتحتفظ عن خلايا بشرة اليرقة بأنها لا تنتج الكيوبتيكل وتتابع انقسامها ما بين الانسلاخات (الشكل 13.10a) بينما لا تنقسم خلايا بشرة اليرقة إلا وقت الانسلاخ.

فبعد الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة العليا، تهضم خلايا البشرة اليرقية كافة، وتتشكل سائر الزواائد والأجنحة (الشكل 13.11) و(الشكل 13.12) وكامل جدار جسم

الذبابة، ابتداءً من أفراد 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 الصبغة الصبغية، أما الخلايا المخصصة لإعطاء أعضاء الحشرة الكاملة فإنها تبقى شائهة الصبغية وتتجمع على هيئة أفراد بلوغ.

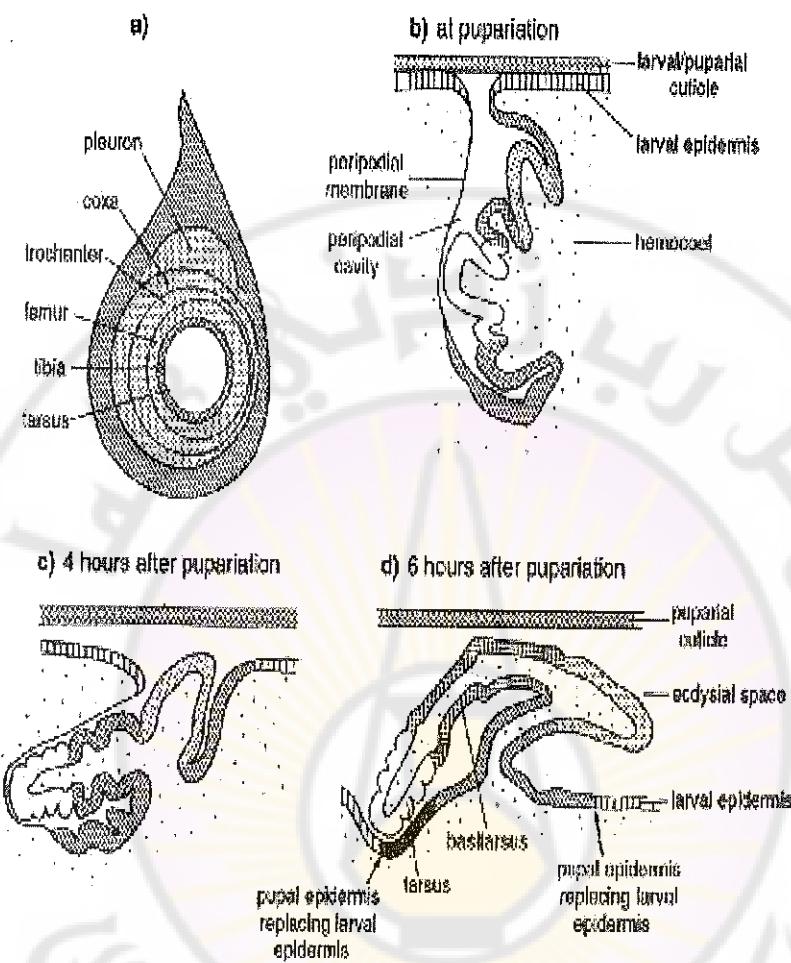


الشكل ١٣.١٠ تطور خلايا بشرة حشرة *Drosophila* آ- عدد خلايا أفراد بلوغ قرون الاستشعار والأجنحة خلال فترة الجنين واليرقة. ب- عدد خلايا Dorsal histoblast خلال تطور العذراء. ج- موقع أفراد البلوغ وأعشاش Histoblast في اليرقة (Nothiger, 1972) في اليرقة

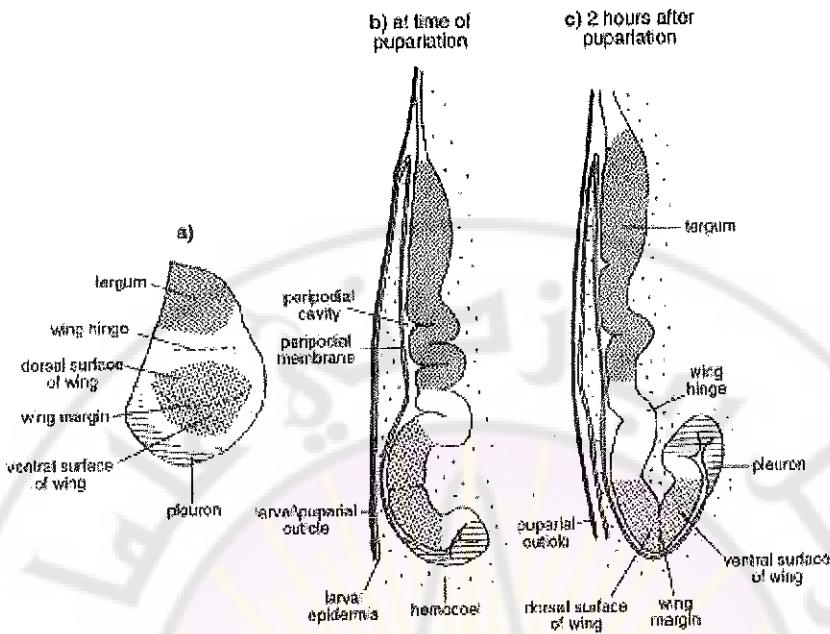
وقد تشكل هذه الأفراد أعشاشاً داخل بشرة اليرقة، وتبقى هذه الأفراد مرتبطة ببشرة اليرقة بساق رفيع جداً وبذلك يسهل التعرف عليها مورفولوجياً. وبشكل

عام تتغعد أقراص البلوغ تحت خلايا بشرة اليرقة مشكلةً تجويفاً أولياً يسمى: Peripodial Cavity (الشكل 13.11b,c) (الشكل 13.12b) والذي يحاط بطبقة من خلايا البشرة تدعى: Peripodial membrane، وتستطيل هذه الأقراص وتشكل زوائد الجسم المختلفة التي تتدفع داخل التجويف وتنطوي طيات عده ويزداد حجمها(الشكل 13.11c)، وخلال انسلاخ العذراء تقلب هذه الأقراص إلى الخارج ويشكل الغشاء Peripodial membrane جزءاً من خلايا البشرة المكونة لجدار الجسم العام.

وخلال التطور تصبح خلايا كل قرص من أقراص 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 13,12).



الشكل ١٣,١١ تطور رجل حشرة *Drosophila*. مقاطع عبر قرص البلوغ في أوقات مختلفة من التغذير تبين استطالة وانقلاب الرجل (Fristrom & Fristrom, 1993).

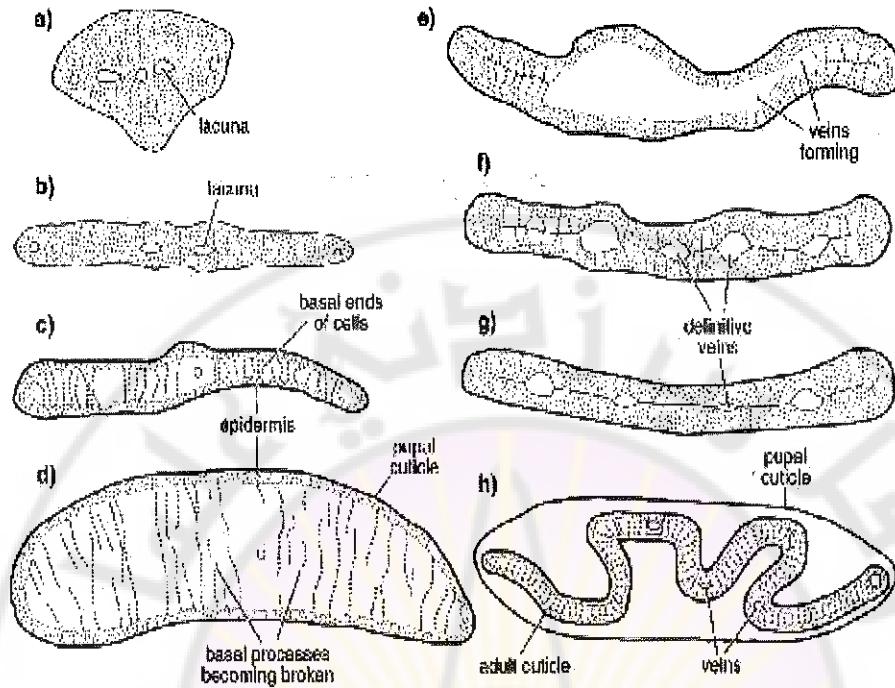


الشكل ١٣.١٢ تطور الأجنحة الأمامية عند *Drosophila*. مقاطع عبر قرص البلوغ في أوقات مختلفة من التغذى.

ويعد التطور الداخلي للأجنحة مقدماً كما في *Drosophila*، فعند انقلاب الأجنحة عند التغذى، تلتقي الأسطح العلوية والسفلى للجناح معاً مع بقائهما 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 التغذى يبدأ تشكيل كيوبتيكل 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 تثبت أن تقطع هذه الجسور نتيجة لزيادة حجم الثغرة المتشكلة، مع بقائهما

متصلة عند حواف الجناح (الشكل 13c,d)، وتسمى هذه العملية بانفصال الجناح Inflation، يتبعها عملية تسطح وانبساط للجناح مما يؤدي لالتحام طبقي خلايا البشرة على سطحي حواف الجناح (الشكل 13e). ويترافق التقلص نحو الداخل وتشكل طبقة منبسطة ومضاعفة من الخلايا (الشكل 13f)، وتشكلعروق الجناح النهائية Definitive veins في المناطق التي تبقى فيها خلايا البشرة متباينة عن بعضها بعضاً. وتكون هذه العروق في البداية عبارة عن قنوات واسعة لا تثبت أن تتضيق نتيجة لاستمرار الجناح بالتمدد والاستطالة. وفي المرحلة الأخيرة، يبدأ انقسام نشط للخلايا وخاصة فوق العروق مما يؤدي لاستطالة الخلايا في هذه المنطقة مع بقائهما منبسطة في أماكن أخرى. أخيراً يفرز الجناح المكتمل النمو كيوتيكل جناح الحشرة الكاملة Adult cuticle (الشكل 13h).

ويختلف مدى استبدال الخلايا اليرقية بخلايا الحشرة الكاملة خلال التطور حسب نوع الحشرة، فلما يكون الاستبدال شاملًا عند *Coeloptera*، على عكس *Hymenoptera* التي تستبدل فيها كامل خلايا البشرة ابتداءً من أفراد البلوغ، حيث تتشكل خلايا بشرة الرأس والصدر من نمو أفراد 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 بطيء وظاهري وتنفسى من خلايا *Histoblasts* (الشكل 13.10b,c)، ويتراوح عددها خلال تطور اليرقة ما بين 5-15 خلية، ثم لا تثبت أن تنشط وتنقسم خلال التعذر بحيث تستبدل الخلايا اليرقية تدريجياً، وتمتد لتدخل ما بين الكيوتيكل والبشرة اليرقية ومن ثم تتحدى 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*. آ وب- المراحل المتتالية في اليرقة قبل التغذى . أما المقاطع الأخرى فتبين المراحل المتتالية للتعذراء وصولاً إلى ما قبل الحشرة الكاملة (Waddington, 1941)

بـ- 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 بنائتها بإحدى الطرقتين التاليتين:
١- عند Coleoptera, Neuroptera وبعض Lepidoptera تحتوي العضلات اليرقية على نوعين من الأنوية: إحداهما فعالة والأخرى صغيرة ومنتشرة في السيتوبلازم، تتضاعف هذه الأنوية عند التحول وتحاط بسيتوبلازم لتشكل خلايا عضلية Myocytes والتي تهاجر بدورها إلى جسم العضلات وترتبط على هيئة خطوط لتشكل ليفات عضلية جديدة.

٢- أما في Hymenoptera, Diptera وبعض Lepidoptera تتشكل خلايا مولدة للعضلات Myoblasts خارج العضلات اليرقية وبالقرب من الألياف غير المتمايزة، ثم لا تثبت أن تخترق غشائها العضلي Sarcolemma، وتشكل نوى Myoblasts نوى الألياف العضلية للحشرة الكاملة فيما بعد، وهناك مساهمة حقيقة للميوبلاست أثناء مرحلة التمایز الجديدة ويعاد استخدام المواد السيتوبلاسمية التي مصدرها العضلات اليرقية.

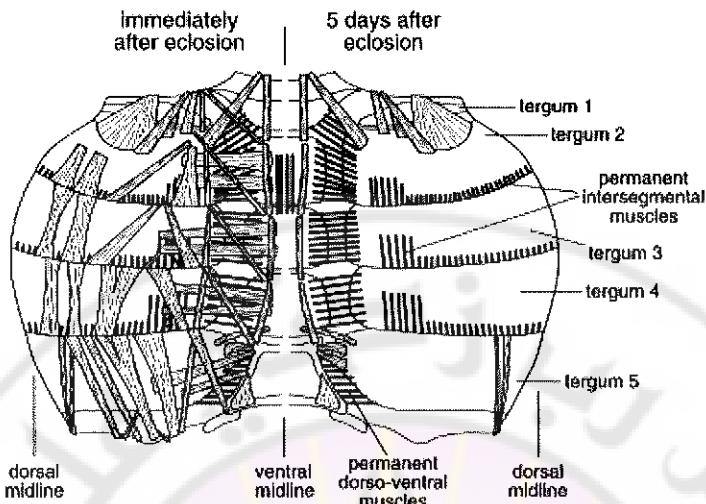
٣- اختفاء عضلات يرقية نهائياً : حيث يتم الانحلال الذاتي لها قبل أن تبدأ ظاهرة البلعمة باستخدام خلايا الدم Phagocytes. وتحصل هذه العملية في أوقات مختلفة من طور العذراء وذلك حسب نوع الحشرة ونوع العضلة (يكون لبعض العضلات اليرقية دور محدد خلال تطور العذراء وانبعاث الحشرة الكاملة ومن ثم يتم تحللها بوقت متأخر بالنسبة للعضلات الأخرى). فعند حشرات Lucilia و Galleria يكون تدخل خلايا الدم

متاخرًا 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 تشكيل 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 المحيطية في الألياف، يتبعه انفصال الليفيات عن بعضها بعضاً، لا تثبت خلايا الدم أن تخترق الغشاء العضلي ومنه إلى الشبكة السيركوبلاسمية الداخلية وجهاز T. وتُنْهَم هذه المنتجات بمساعدة الأجسام الحالة بوجود أنزيم فوسفوتاز أسيد، وبالتالي تراكم كميات كبيرة من المخزون الدهني والغلييكوجين في خلايا البلعمة التي تتمزق فيما بعد وتحرر محتوياتها في الدم.

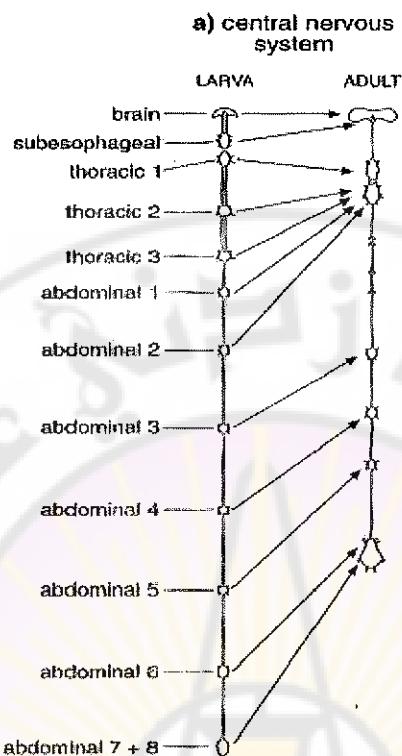
و ت تكون عضلات جديدة خاصة بالحشرة الكاملة أثناء فترة التحول، مثل العضلات المحركة للأرجل عند الحشرات التي تكون برقاتها عديمة الأرجل، وكذلك عضلات الأعضاء التناسلية، والعضلات الخاصة بانبات الحشرة الكاملة (الشكل ١٣، ١٤)، ويبدأ تشكيل هذه العضلات ابتداءً من خلايا عضلية مولدة Myoblasts وأثناء مرحلة التحول، وبعد سلسلة من الانقسامات تتمدد هذه الخلايا العضلية وتتووضع بجانب بعضها بعضاً على هيئة خطوط لتشكل الليف العضلي المتمايز.



الشكل ١٣,١٤ عضلات الانثاق. العضلات البطنية لذبابة *Sarcophaga*, مباشرة بعد الانثاق (إلى اليسار)، وبعد ٥ أيام منه (إلى اليمين). تم تقسيم منطقة البطن على طول الخط الظاهري 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، و٧ عقد عصبية بطانية. ولكن عند الحشرة الكاملة يلاحظ اندماج العقد الصدرية الثانية والثالثة مع العقد البطانية الأولى والثانية لتشكل معاً عقدة بطانية مركبة قريبة من العقدة الصدرية الأمامية، بينما تبقى العقد البطانية الثالثة والرابعة والخامسة منفصلة، وتندمج العقد البطانية السادسة والسبعينة والثامنة لتشكل عقدة مركبة أخرى في نهاية جسم الحشرة الكاملة (الشكل ١٣,١٥).



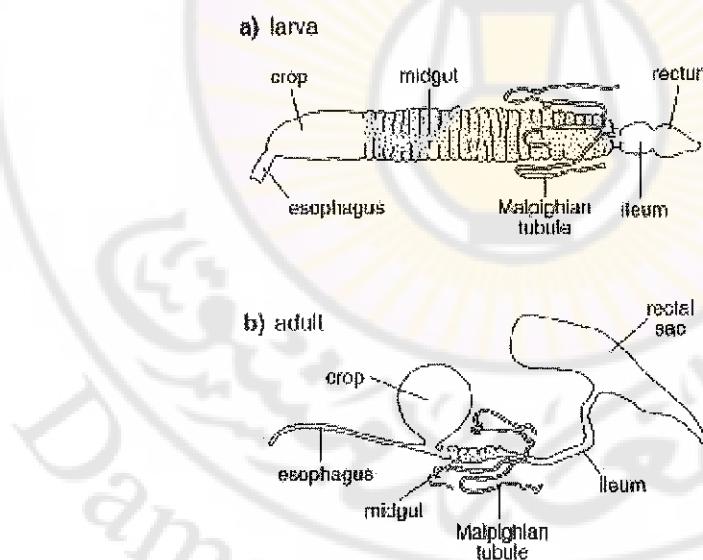
الشكل ١٣,١٥ رسم تخطيطي بين المخ والجبل العصبي البطني لليرقة والحشرة الكاملة ل *Manduca* مع توضيح لأندماج العقد العصبية المختلفة.

تشكل ٩٠٪ من الخلايا العصبية Neurons في الجبل 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: فلماً 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 تكون عضلات جديدة ويتزافق معه موت الخلايا العصبية المحركة الخاصة بها.

أما بالنسبة للجهاز الحسي Sensory system فيتم تجديده بالكامل تقريباً خلال التحول خاصهً عند الحشرات كاملة النطور حيث لا تظهر فرون الاستشعار والعيون المركبة إلا في الحشرة الكاملة.

د- القناة الهضمية Alimentary canal:

تتجدد القناة الهضمية جزرياً خلال التحول خاصهً عند الأنواع التي تختلف فيها تغذية اليرقة عن الحشرة الكاملة. فتكون القناة الهضمية بسيطة التركيب عند Lepidoptera وتحتل الأمعاء الوسطى معظم التجويف العام (الشكل 13.16a)، أما عند Rectal الحشرة الكاملة فتضخم الحوصلة Crop والمستقيم الذي يصبح على شكل كيس sac ويقلص حجم الأمعاء الوسطى (الشكل 13.16b). وتترافق هذه التبدلات مع تغير 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 حشرة الأجنحة. أ- الجهاز الهضمي عند اليرقة، ب- عند الحشرة الكاملة.

ويتم تجديد الأمعاء الأمامية والوسطى عند Coleoptera ابتداءً من الخلايا اليرقية دون تحطيمها، أما عند Diptera و Lepidoptera فتتطور أجزاء جديدة من خلال تكاثر وتتجدد ما يعرف بحلقات البلوغ Imaginal rings في النهايات الداخلية للأمعاء الأمامية والخلفية. أما تجدد الأمعاء الوسطى فيبدأ من تكاثر وتبرعم الخلايا المولدة والتي تشكل طبقة من الخلايا المحيطة بالسطح الخارجي للخلايا Regenerative cells اليرقية دافعةً إياها نحو لمعة أنابيب الهضم.

أما بالنسبة لأنابيب مالبيكي، ففي بعض الحالات تحافظ أنابيب مالبيكي اليرقية على تركيبها نفسه أثناء مرحلة التحول، وتبقى نفسها في طور الحشرة الكاملة مثل ذلك حشرة كاليفورا. أما عند حشرات حرشفيّة الأجنحة فتكون أنابيب مالبيكي عند اليرقة من نوع مستتر (Cryptonephridial arrangement)، حيث 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 غمية الأجنحة.

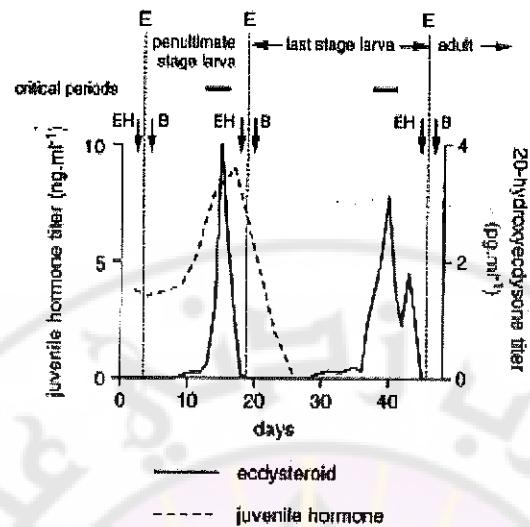
رابعاً- التحكم في التطور ما بعد الجنيني:

تحصل التغييرات الشكلية ونمو جدار الجسم خلال الانسلاخ، وتحكم 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 RNA وDNA وهذا ما يعرف بالتطور التمهيدي Preparatory

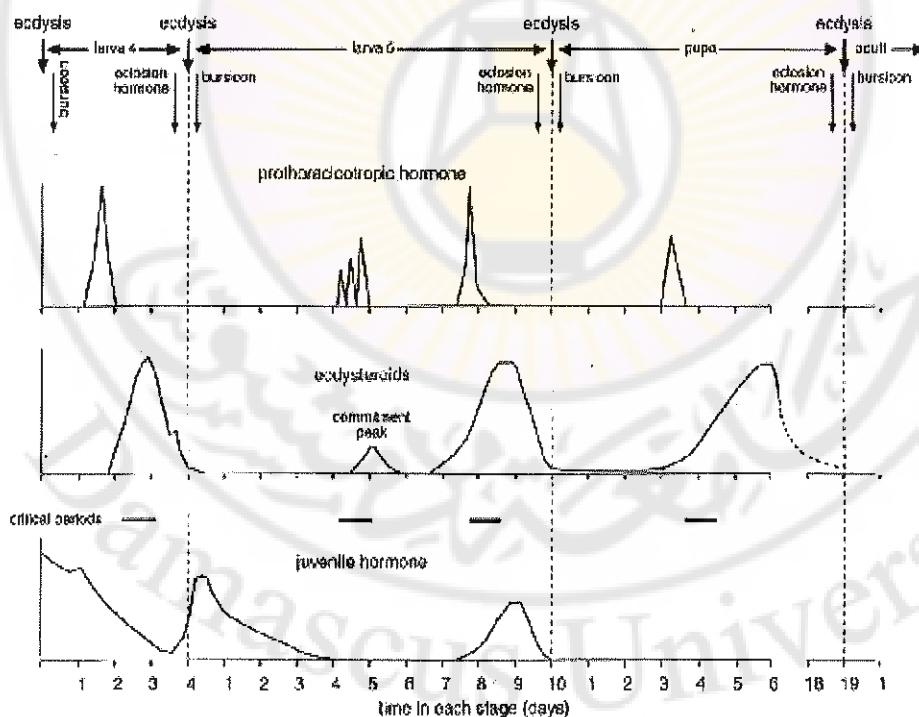
والذي ينتهي بانقسام خلايا البشرة وما يلي ذلك من مراحل الانسلاخ وتجديد طبقات الجسم(راجع فصل جدار الجسم).

ويعتمد نمط إنتاج جدار الجسم سواءً كان (Larva- Pupa) في الحشرات كاملة النمو أو (Larava- Adult) في الحشرات ناقصة النمو على وجود أو غياب هرمون الحادثة HJ 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 النمو على صفاتها اليرقية في حال وجود هرمون الحادثة HJ ، وتختفي هذه الصفات وتتحول الحورية إلى حشرة كاملة في حال غيابه(الشكل ١٢, ١٧).

أما عند الحشرات كاملة النمو 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 الحادثة HJ من الدم. وتنظر فترة حرجة أخرى خلال هذا الطور وذلك عند وجود HJ مرة أخرى في الدم، والذي يمنع التطور المبكر لأفراص البلوغ.



الشكل ١٣,١٧ التغيرات التي تطرأ على الهرمونات المنظمة للانسلاخ والتحول عند الحشرات ناقصة النطور. E: تشير إلى عملية الانسلاخ، EH: هرمون الانبثق، 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 كيوتيكل 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.

وتنتمي 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 تنقل هذه المعلومات عبر جسمها هو أمر غير معروف. فعند حشرة Rhodnius يترعرض بدء الانسلاخ بعد وجبة كاملة من الدم مؤدية إلى تمددات بطانية، تحرض 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 ٥ مم في هذا الوقت يستمر إنتاج هرمون الحداثة وتنسلخ اليرقة لتعطي طوراً يرقياً جديداً، أما إذا تجاوز عرضه ٥ مم فإن اليرقة تحول 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 البرقة 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، فتسلخ بعض الأنواع عند تجويعها، وهذه حالة يرقات حشرات المخازن التي تهاجم الطحين والحبوب.

٢- إنتاج هرمونات *Ecdysteroids Production of*

تم هذه العملية وفق مجموعة خطوات موضحة في (الشكل ١٣,١٩) من المرحلة ١ إلى ٤:

١- تعرض هرمونات الصدر الأول Prothoracicotropic hormones PTH على إنتاج وتصنيع هرمون الانسلاخ Ecdysone، حيث يلاحظ ارتفاع تركيز PTH مباشرةً قبل إنتاج هرمون الإيكديزون (الشكل ١٣,١٨)، ويتم تحرير هرمونات PTH عن طريق غدد C.C.

٢- يتحرر هرمون الانسلاخ Ecdysone في الدم.

٣- وصول الهرمون إلى خلايا البشرة Epiderms.

٤- يتحول هرمون الانسلاخ إلى Hydroxyecdysone-20 الذي ينظم عمل المورثات الخاصة بإنتاج الكيويتيل الجديد.

٣- التحكم بعملية الانسلاخ *:Control of Ecdysis*

هناك ثلاثة بيتيدات عصبية تحكم عملية الابتاق Eclosion (تخليص الحشرة الكاملة من كيويتيل العذراء في حالة الحشرات كاملة النمو، أو من كيويتيل الطور الحوري الأخير عند الحشرات ناقصة النمو) عند معظم الحشرات وهي مبينة في الجدول أدناه (راجع الفصل الخامس للتفاصيل):

الاختصار العلمي	الاسم العلمي للهرمون	الغدد المفرزة له	الهرمون
ETH	Ecdysis triggering hormone	tracheal glands	الهرمون المنبه لـ Ecdysis
EH	Eclosion hormone	الخلايا العصبية المفرزة في المخ	هرمون الانثاق
CCAP	Ustacean cardioactive peptide	خلايا عصبية مفرزة في الجبل العصبي البطيني	ببتيد كريستاسين المنشط القاب

حيث تتفاعل هذه الهرمونات العصبية مع بعضها بعضاً لإتمام عملية الانثاق وفق المراحل ٥ إلى ٨ الموضحة في الشكل (١٣.١٩) :

- ٥- يتحرر هرمون ETH في الدم مؤدياً لتحرير هرمون الانثاق EH.
- ٥a- يؤدي تحرر هرمون ETH إلى التأثير مباشرةً على العقد العصبية البطينية Ventral Pre-eclosion ganglion الذي يؤدي لبدء ما يسمى بسلوك ما قبل الانثاق behaviour. ويتمثل هذا السلوك بسلسلة من الالتفاقات البطينية والتي تنشأ عن انقباضات متعاكسة لعضلات على كلا جانبي الحلقات البطينية (الشكل 13.20a)، ويساعد هذا السلوك على تحرير بطن الحشرة من كيوتيكل العذراء.
- ٦- تدخل دورة إفراز هرموني EH و ETH ضمن حلقة إفرازية متداخلة، حيث يشجع إفراز كل منها إفراز الهرمون الآخر ليزيد تركيزهما قبل عملية الانثاق.
- ٧- إفراز هرمون EH ضمن الجهاز العصبي المركزي يؤدي لإفراز هرمون CCAP ضمن العقد العصبية البطينية.

- إفراز هرمون EH في ضمن الدم يؤدي إلى تليين طبقة الكيويتikl في جدار الجسم. 7a

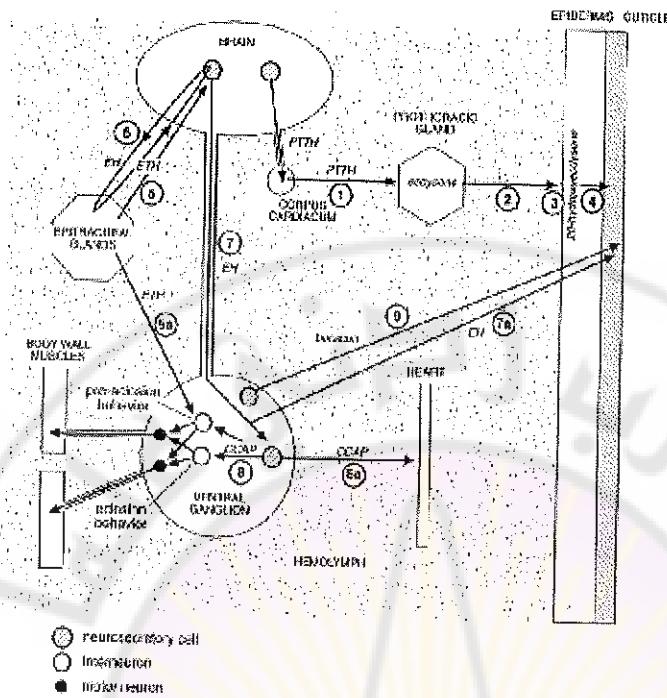
- يؤدي وجود CCAP في العقد العصبية البطنية إلى إيقاف سلوك ما قبل الانبعاث Pre-eclosion وبدء سلوك الانبعاث Eclosion behavior. ويتمثل هذا الأخير بموجة من التقلصات البطنية واهتزازات في قاعدة الأجنحة إلى أن يتم التحرر الكامل للحشرة، وتتحقق هذه الحركات عبر توافق عمل العضلات الموجودة على جانبي الحلقات البطنية (الشكل 13.20b). ويقوم هرمون EH بتنظيم مرونة كيويتikl الأجنحة وتحرير هرمون البورسيكون Bursicon وتفكيك عضلات الانبعاث عند Silk moths.

٤- التحكم بتوسيع وتصلب جدار الجسم
Controlling expansion and sclerotization

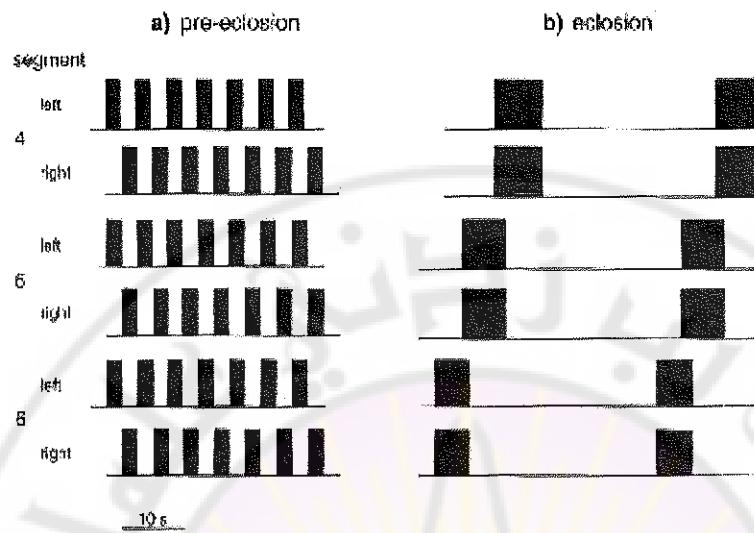
تتم هذه العملية وفق عدة مراحل موضحة بالمراحل 8a إلى 9 في (الشكل 13,19).

- تحرير هرمون CCAP ضمن الدم يؤدي إلى تسريع ضربات القلب وضخ الدم باتجاه الأجنحة لتدأ عملية تمددها.

- يتم إفراز هرمون البورسيكون Bursicon من العقد العصبية البطنية والذي يؤدي إلى زيادة مرونة كيويتikl الأجنحة أولاً والبدء بعملية التلوين Tanning.



الشكل ١٣،١٩ رسم تخطيطي يشرح آلية عمل الهرمونات أثناء الانسلاخ (هرمون الحداثة LH غير موضح في الشكل و اختصارات الهرمونات على الشكل موضحة ضمن سياق النص).



الشكل ١٣.٢٠ أنماط النشاط الحركي للأعصاب الخاصة بعضلات الحلقات البطنية التي تتحرّض بالهرمونات خلال انبعاث فراشة *Manduca*. آ- خلال سلوك ما قبل الانبعاث، ب- خلال الانبعاث.

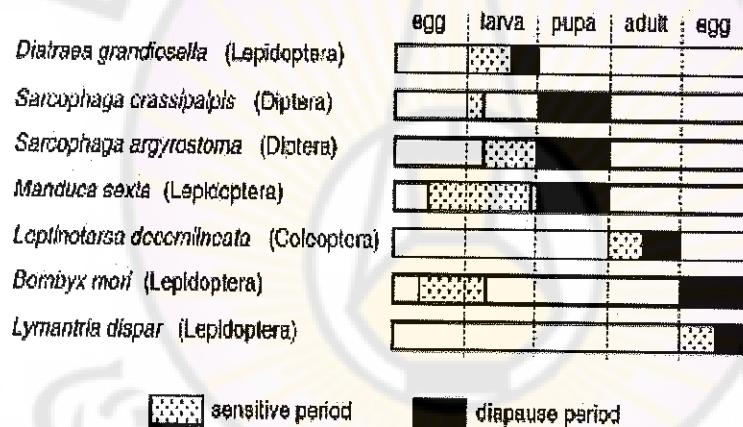
خامساً- السكون *Diapause*

يُعرَف السكون بأنه تأخير في التطور استجابةً لفترات متكررة ومنتظمة 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 التنااغم والتتناسق ما بين انبعاثها 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 عده 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 والفتررة الضوئية Photoperiod بالإضافة إلى عوامل أقل أهمية هي: الحرارة وكمية الغذاء وعمر الأبوين. وعادةً ما يسبق السكون بفتررة حساسة Sensitive period تحفز عليه، وقد تكون هنالك حالات خاصة كما في دودة الحرير *Bombyx mori*, حيث أن السكون يتحفز بشكل أساسى بتعريض بيوض الجيل السابق للعوامل السابقة(الشكل ١٣,٢١).



الشكل ١٣,٢١ السكون عند حشرات مختلفة بين الاختلاف ما بين المرحلة الحساسة Sensitive stage (المنطقة المنقطة) ومرحلة السكون (المنطقة القائمة).

وقد تمت دراسة السكون الجنيني عند حشرة دودة الحرير *B. mori* بشكل عميق، فوجد لهذه الحشرة سلالات وحيدة الجيل Univoltine أو ثنائية الجيل Bivoltine أو متعددة الأجيال Multivoltine، وقد تكون درجات الحرارة والفتررة الضوئية من العوامل المحددة للسكون عندها. فقد لوحظ أن تعريض بيوض السلالات ثنائية الجيل لنهر 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 بمرآقبة الغدد الصم في وقت محدد أثناء تكون البيضة، حيث إن البيوض التي تضعها الأنثى في نهاية الربيع تعطى 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 والعناء عن طريق نقص هرمون الإيكديزون 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 البوبيضات التي يزيد وزنها عن ٥٠٠ ميكروغرام، بينما لا تتأثر البوبيضات الأخرى أو الأقل من ذلك. وينتج عن نشاط هذا الهرمون، تحول الغليكوجين في البوبيضات 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 البيضة نتيجة *Hydroxyknurenine* -3، الذي يتحول فيما بعد إلى الأموكروم *Ommochrome*. ومن ثم يسهل تمييز البيوض الداخلية فـ سكون جنيني بسبب التلون الشديد للغشاء المصلي في تلك الأخيرة. أما السكون في طور الحشرة الكاملة فهو مرتبط بغياب هرمون الحادثة *JH* وعملية تصنيع بروتين *Vitellogenin synthesis* المح امتصاصه.



سيؤدي إلى دخول بيوس الجيل الثاني في سكون حتمي، أما الحشرات الكاملة الآتية من بيوس معرضة لفترة ضوئية أقل من ١٤ ساعة فإنها تضع بيوساً 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 البيضة، 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 والعدراء عن طريق نقص هرمون الإيكديزون 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 البويبات التي يزيد وزنها عن ٥٠٠ ميكروغرام، بينما لا تتأثر البويبات الأخف أو الأقل من ذلك. وينتج عن نشاط هذا الهرمون، تحول الغليوكوجين في البويبات 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 البيضة نتيجة Hydroxyknurenine (3)، الذي يتحول فيما بعد إلى الأموكروم Ommochrome. ومن ثم يسهل تمييز البيوض الداخلية في سكون جنيني بسبب التلون الشديد للغشاء المصلي في تلك الأخيرة. أما السكون في طور الحشرة الكاملة فهو مرتبط بغياب هرمون الحادثة JH وعملية تصنيع بروتينات المح Vitellogenin synthesis وامتصاصه.



المراجع العربية

١. الدكتور وجيه قسيس :**الوجيز 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 Aptygota. *Journal of Cell Science* **4**, 541-559.
- Cazal, P. 1948. Les glandes endocrines retro-cerebral des insectes (étude 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 *Blattella germanica* L. III

Circulation in the articular membrane, the pteralia, and the wing folds as directive and speed controlling mechanisms in wing circulation. *Iowa State 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 Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford.
- Del Bene, G., Dallai, R. and Marchini, D. 1991. Ultrastructure 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 corpora 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 Soceity of London B*, **243**, 75-94.
- Gregory, G. E. 1965. The formation and the fate of the spermatophore in the African migratory locust, *Locusta migratoria**migratoria* 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 Cassididae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, (1-23),
- Noirot, C. and Quennedy, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Review 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.
- Osbone, 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.
- Shapiro, 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 محمجي

أ.د. هشام الرز

المدقق اللغوي

أ.د. منى طعمة

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات الجامعية

