فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة

الجزء النظري

السنة: الرابعة

القسم: علم الحياة النباتيّة

الاختصاص: الأحياء الدقيقة

Damascus University

منشورات جامعة دمشق
كلية العلوم

فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة

الجزء النظري

الدكتور عدنان أحمد علي نظام
أستاذ في
قسم علم الحياة النباتية

الدكتورة منى جاسم النداوي
أستاذ مساعد
في قسم علم الحياة النباتية

جامعة دمشق
١٤٢٨ – ١٤٢٩ هـ
٢٠٠٧ – ٢٠٠٨ م

المحتوى

الصفحة

مقدِّمة ١٥

الفصل الأول. مدخل إلى فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة ١٧

Introduction to Microbial Physiology

أولاً. مفاهيم عامّة General Concepts ١٩

مفهوم الفيزيولوجيا ١٩

أعمال باستور وما قبله ٢٠

التوجّهات Trends ٢٤

الوجهة الفيزيولوجيّة Physiological Trend ٢٥

الوجهة الحيويّة الكيميائيّة Biochemical Trend ٣٠

الاستقلاب Metabolism ٣١

ثانياً. أنماط التغذية Nutritional Types ٣٦

(1) الجراثيم ذاتيّة التغذية Autotrophic Bacteria ٣٦

(2) الجراثيم غيريّة التغذية Heterotrophic Bacteria ٣٧

الفصل الثاني. نموّ الأحياء الدقيقة وتكاثرها ٣٩

Microbial Growth and Reproduction

أولاً. مفهوم النموّ Growth Concepts ٤١

ثانياً. النموّ الخلويّ Cell Growth ٤١

ثالثاً. نموّ الجماعات **Population Growth** ٤٢

رابعاً. دورة النموّ **Growth Cycle** ٤٣

خامساً. التأثيرات البيئيّة في النموّ **Environmental Effects on Growth** ٤٥

1. التأثيرات الفيزيائيّة **Physical Effect** ٤٥

1.1 الضوء Light ٤٥

2.1 درجة الحرارة Temperature ٤٧

3.1 الضغط Pressure ٥١

4.1 العكر Turbidity ٥٣

5.1 الملوحة Salinity ٥٣

6.1 التيّارات Currents ٥٣

.7 الإشعاعات Radiation ٥٤

8.1 التوتّر السّطحي Surface Tension ٥٤

9.1 الرطوبة والجفاف Moisture and Dry ٥٥

2. التأثيرات الكيميائيّة **Chemical Effect** ٥٥

1.2 المغذّيات Nutrients ٥٥

2.2 الأكسجين Oxygen ٥٨

3.2 دالّة الهدروجين pH ٦٠

4.2 المواد الكيميائيّة Chemicals ٦٢

3. التأثيرات الحيويّة **Biological Effect** ٦٦

أنماط التعايش Symbiosis ٦٦

(1) التكافل Commensalism ٦٦

(2) التبادل Mutualism ٦٧

(3) علاقة توزّع الميكروفلورا مع الأحياء ٦٨
(4) التطفّل Parasitism ٧١
(5) الإمراض Pathogenicity ٧٢
(6) المقاومة Resistance ٧٣

الفصل الثالث. استقلاب الطاقة Energy Metabolism ٧٥

أولاً. الإنزيمات Enzymes ٧٧

1. دور الإنزيمات في عمليّة الاستقلاب ٧٧
2. أقسام الإنزيمات ٧٧
3. العوامل المؤثّرة في فاعليّة الإنزيمات ٧٩

ثانياً. الهدم Catabolism ٨٠

1. هدم السكّريات Catabolism of Carbohydrates ٨٠
1.1 هدم الغلوكوز Catabolism of Glucose ٨٠
مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway أو EMP ٨١
مسار البنتوز فسفات Pentose Phosphate Pathway ٨٤
مسار إنتنر-دودوروف Entner-Doudoroff Pathway ٨٨
سلسلة نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة ٩٢
سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain ٩٢
الفسفرة التأكسديّة Oxidative Phosphorylation ٩٤
طاقة المركّبات العضويّة ٩٦
تغيّرات الطاقة الحرّة لتفاعلات الأكسدة والإرجاع ٩٨
ناتج طاقة استقلاب غيريّات التغذية Energy-yield Heterotrophic Metabolism ١٠١

التخمّر Fermentation ١٠١
التنفّس اللاهوائيّ Anaerobic Respiration ١٠٥
الناتج من ATP في التحلّل السكّريّ والتنفّس الهوائيّ
Yield of (ATP) in Glycolysis and Aerobic Respiration ١٠٨
2.1 هدم عديدات السكّر والبوليميرات المدّخرة في الخليّة
Catabolism of Polysaccharides and Intercellular Reserve Polymers ١١٠
2. هدم الدّهون Lipid Catabolism ١١٢
3. هدم البروتينات والحموض الأمينيّة
Protein and Amino Acids Catabolism ١١٢
4. أكسدة الجزيئات اللاعضويّة
Oxidation of Inorganic Molecules ١١٤
5. التركيب الضوئيّ Photosynthesis ١٢٠
التفاعلات الضوئيّة في حقيقيّات النواة والجراثيم الزرقاء
Cyanobacteria ١٢٢
التركيب الضوئيّ في الجراثيم الخضراء والأرجوانيّة
Photosynthesis in Green and Purple Bacteria ١٢٧

الفصل الرابع. استعمال الطاقة في التركيب الضوئيّ ١٣١

The Use of Energy in Biosynthesis

1. المبادئ المحدّدة لعلميّة التركيب الحيويّ ١٣٣

Principles Governing Biosynthesis

2. تثبيت CO_2 في عمليّة التركيب الضوئيّ

Photosynthetic Fixation of CO_2 ١٣٧

3. تركيب السكّريّات وعديدات السكّر
١٤١ **Synthesis of Sugars and Polysaccharides**

4. تمثّل الفسفور والكبريت والنتروجين اللاعضويّة في الخليّة
١٤٥ **The Assimilation of Inorganic Phosphorus, Sulfur, and Nitrogen**

١٤٥ Phosphorus Assimilation تمثّل الفسفور

١٤٩ Nitrogen Assimilation تمثّل النتروجين

١٥٣ Assimilatory Nitrate Reduction الإرجاع التمثّلي للنترات

١٥٤ Nitrogen Fixation تثبيت النتروجين

١٥٨ Nitrification النترجة

١٥٨ Denitrification نزع النتروجين

١٥٩ Nitrogen Fixation تثبيت النتروجين

١٦٠ 5. التركيب الحيويّ للحموض الأمينيّة
Biosynthesis of Amino Acids

١٦٣ Anaplerotic Reactions التفاعلات التعويضيّة

تركيب البيورينات والبيريميدينات والنكليوتيدات
١٦٦ Synthesis of Purines, Pyrimidines and Nucleotides

١٦٧ Purine Biosynthesis التركيب الحيويّ للبيورينات

١٦٩ Pyrimidine Biosynthesis التركيب الحيويّ للبيريميدين

Damascus University

6. تركيب الدّهون Lipid Synthesis ١٧١

7. تركيب الببتيدوغليكان Peptedoglycan Synthesis ١٧٦

نماذج تكوين الجدار الخلويّ
Patterns of cell wall formation ١٨٢

النموذج الأوّل (في الجراثيم الموجبة بصبغة غرام ،مثل: المكوّرات) ١٨٣

النموذج الثانيّ (في الجراثيم العصويّة، مثل: الإشريكيا المعويّة) ١٨٣

8. تركيب الحموض النوويّة Nucleic Acids ١٨٤

بنية الحمض النوويّ Nucleic Acid Structure ١٨٥

بنية الدنا DNA Structure ١٨٦

مقارنة ترتيب الحموض النوويّة في تصنيف الأحياء الدقيقة ١٨٩

بنية الرنا RNA ١٨٩

تضاعف الدنا DNA Replication ١٨٩

نموذج تركيب الدنا Pattern of DNA Synthesis ١٩٠

نسخ الدنا أو بناء الدنا
DNA Transcription (RNA Synthesis) ١٩٧

الفصل الخامس. الفيزيولوجيا البيئيّة
Physiological Ecology ٢٠١

مقدّمة ٢٠٣

1. الإفراط بالمغذّيات
Increasing the Availability of Nutrients ٢٠٤

الحديد Iron ٢٠٥
2. التنافس على الغذاء Competition for Food ٢٠٧
الأمعاء The Gut ٢٠٧
3. التنافس على المكان
Competition for Surface Sites ٢٠٩
4. الانتشار في البيئة
Spreading in the Environment ٢١٣
5. المدّخرات Storage Materials ٢١٦
عديدات السكّر Polysaccharides ٢١٧
حُبيبات الدّهون Lipids ٢١٨
عديد الفسفات اللاعضويّ
Inorganic Polyphosphate ٢١٩
حُبيبات الكبريت Sulfur Granules ٢٢٠
كربونات الكلسيوم ٢٢٠
البلّورات نظيرة الأبواغ Parasporal Crystals ٢٢١
مدّخرات الطّحالب ٢٢١
6. مقاومة الشروط القاسية ٢٢٢
دورة حياة البوغة Spore Life Cycle ٢٢٣

الأشكال الساكنة الأخرى ٢٢٧
آليّة مقاومة الجدار الخلويّ ٢٢٨
التكليس Calcification ٢٣٠
التسليك Silicification ٢٣٠

7. المظاهر البيئيّة للطحالب
Ecological Aspects of Algae ٢٣٢

الغوص والطفو Sinking and Buoyancy ٢٣٠

التتابعات والمجتمعات
Succession and Associations ٢٣٢

التعمير Perennation ٢٣٥
ظاهرة المدّ Tides ٢٣٦
الإثراء الغذائيّ Eutrophication ٢٣٦

المصطلحات Terminology ٢٣٩
المراجع References ٢٧٩

مقدّمة

يعيش الإنسان والحيوانات والنباتات والأحياء الدقيقة في المحيط الحيوي، غير أنّ الأحياء الدقيقة هي النماذج الأكثر قدماً في تطوّر الأحياء التي لم يعرف الإنسان عنها أيّ شيء قبل نهاية القرن السابع عشر، ويتّصف هذا المصطلح بمعنى تجميعيّ فالأحياء الدقيقة لا تتكوّن من مجموعة تصنيفية متجانسة بل تضمّ مجمل الأحياء الدقيقة التي تمتلك أحجاماً مجهريّة وتبايناً مورفولوجياً ضعيفاً، وينتمي إليها معظم الأحياء الوحيدة الخليّة:

- الجراثيم Bacteria
- والشعاعيات (الجراثيم الخيطيّة) Actinobacteria (Actinomycetes)
- والفطريّات Fungi، بما فيها الخمائر Yeasts و Molds
- والطحالب Algae
- والأوالي الحيوانيّة Protozoa
- والفيروسات Viruses بما فيها عاثيات الجراثيم Bacteriophages

وإن تكوّنت الميكروبيولوجيا في صورة علم مستقلّ على نحو متأخّر جدّاً مقارنة بعلوم النباتات والحيوانات، غير أنّها شغلت حتى الوقت الحاضر موقعاً رائداً بين المقرّرات النباتيّة في الدراسات النظريّة والعمليّة، وحقّقت نجاحات تطوّرها في المقام الأوّل نتيجة ما بلغته علوم الفيزياء والكيمياء من تقدّم، والتي أغنت طرائقها الأصليّة في الدراسة، وسمحت بتفسير بعض الخصائص الدقيقة جدّاً لاستقلاب الأحياء الدقيقة.

ويوجد عاملان أساسيّان يجعلان "إسهام" الأحياء الدقيقة مميّزاً في دراسة استقلاب عالم الأحياء:

- يتعلّق العامل الأوّل بالتنوّع الهائل في أشكال صيغ الاستقلاب في الأحياء الدقيقة، إذ إنّ الميكروبيولوجيا تميّزت تماماً بدور استنباط المعرفة عن مسارات الاستقلاب، المميّز لعالم الأحياء، وهي بذلك تشغل موقعاً مميّزاً [برنزويك Brunswick 1955, p.108].
- أمّا العامل الثاني فهو الخاصّة البيولوجيّة للأحياء الدقيقة في صورة موضوع للبحث، ففي مسار تطوّر عالم الأحياء تعدّ خليّة الأحياء الدقيقة نموذجاً سهلاً لدراسة الأسس العميقة للاستقلاب في علاقته الوثيقة مع البيئة، فغالبيّة الأحياء الدقيقة تتّصف بخواصّ مميّزة، مثل: السرعة المدهشة لتعاقب الأجيال، الأمر الذي يجعلها غير قابلة للاستبدال عند دراسة بيوكيمياء العمليّات الاستقلابيّة،- وهي الخليّة الجرثوميّة [بالاد Palade 1964, p.613].

وهكذا فإنّ إمكان استعمال خلايا الأحياء الدقيقة، من ناحية، فرداً حيويّاً كاملاً، يختصّ بوظائف العضويّة المستقلّة، ومن ناحية أخرى، مكوّناً بنائيّاً لنظام بيولوجيّ معقّد - عضويّة عديدة الخلايا، تحتّم الدور الفريد لفيزيولوجيا الأحياء الدقيقة في دراسة المشكلات الأهمّ من الفيزيولوجيا العامّة General Physiology والكيمياء الحيويّة Biochemistry، بسبب التنوّع المدهش للصفات الحيويّة الكيميائيّة Biochemical Properties للأحياء الدقيقة.

وأكّد كلويفر Kluever أنّ دراسة الأحياء الدقيقة قدّمت إسهاماً كبيراً في فهم جوهر الاستقلاب Metabloism، إذ إنّ دراسة استقلابها في جوانب مختلفة ساعدت على فهم استقلاب الحيوانات [Kluever 1959, p.81]، وأوضح برودا Broda المعنى التطوّري لدراسات فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة، حيث تبدو عمليّات الطاقة أكثر تنوّعاً على المستوى الخلويّ في الأشكال الأكثر بدائيّة، ويبدو أنّ هذا التنوّع يعود

للأزمان البعيدة حيث كانت قد "جرّبت" الطبيعة في هذا المجال، ولم تقرّر بعد اختيار المخطّط المعروف لدينا اليوم، الذي أمكن وضعه.. على العمليّات المتناقضة التي تتبادل المكوّنات، أي التركيب الضوئيّ والتنفّس [Broda 1978, p.24].

أُعدّ هذا الكتاب وفقاً لمنهاج مقرّر فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة لطلّاب السّنة الرابعة – علم الحياة – فرع الأحياء الدقيقة، أوّل مرّة مقرّراً مستقلاً على هذا النحو، حيث وُضعت المفاهيم الأساسيّة في الفيزيولوجيا وأنماط التغذية والاستقلاب في الفصل الأوّل، وفي الفصل الثاني جرى الحديث عن النموّ ودراسة التأثيرات البيئيّة المختلفة ذات الأهميّة في حياة الأحياء الدقيقة، أمّا في الفصلين الثالث والرابع فجرى الحديث عن استقلاب الطاقة وعمليّات الهدم والبناء، في حين اقتصر الحديث عن الفيزيولوجيا البيئيّة في الفصل الخامس متضمّناً ذلك الإفراط بالمغذّيات، والتنافس على الغذاء والمكان، والانتشار في البيئة، ومقاومة الشروط القاسية.

دمشق في 10 /04/ 2007 المؤلّفان

جامعة دمشق
Damascus University

الفصـل الأول

مدخل إلى فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة

An Introduction to Microbial Physiology

Damascus University

أولاً. مفاهيم عامة General Concepts

تعدّ الأحياء الدقيقة Microorganisms أصغر الأحياء، وتدعى أحياناً Microbes، ولا يمكن رؤيتها بالعين المجرّدة، ويتطلّب ذلك استعمال المجاهر بأنواعها، وتوجد في كلّ مكان، في الهواء والتربة والمياه والأغذية والأحياء، وتتميّز بدور كبير، فهي تمثّل عنصراً أساسيّاً في الوظائف الحيويّة والكيميائيّة في البيئة والحياة، وتضمّ الأحياء الدقيقة المجموعات الأساسيّة الآتية:

(1) بدائيّات النواة *Prokaryotes*: وتمثّل الجراثيم *Bacteria*، بما فيها الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* والجراثيم الخيطيّة *Actinobacteria* (*Actinomycetes*)، والريكتسيات *Rickettsias* والمتدثّرات *Chlamydias*.

(2) حقيقيّات النواة Eukaryotes: وتمثّل الطحالب *Algae*، والفطريّات *Fungi*، بما فيها الأعفان *Molds* والخمائر *Yeasts*، والأوالي الحيوانيّة *Protozoa*.

(3) البنية اللاخلويّة *Viruses*: وتمثّل الفيروسات.

مفهوم الفيزيولوجيا

فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة Microbial physiology: هي علم الوظائف الحيويّة للأحياء الدقيقة، أي: دراسة مسار Pathway العمليّات الحيويّة الكيميائيّة التي تجري داخل الخليّة، وهي تختلف باختلاف الأحياء الدقيقة، وتحدّد دورات كثير من العناصر والموادّ في البيئة، مثل: دورات الكربون والنتروجين والكبريت والفسفور وكذلك عمليّة تثبيت ثنائي أكسيد الكربون CO_2 (حلقة كالفن Calvin Cycle)، ويتضمّن ذلك عمليّات تركيب (تكوين) الموادّ المهمّة لحياة الأحياء الدقيقة، مثل: البروتينات والحموض الأمينيّة والسكّريّات والإنزيمات وغيرها، إذ إنّ العمليّات الحيويّة الكيميائيّة جزء أساسيّ ومهمّ في عمليّة الاستقلاب Metabolism الذي يتضمّن عمليّات إنتاج الطّاقة وتخزينها، وعمليّات الهدم والتركيب، وعمليّات الأكسدة والإرجاع التي تجري جميعها بمشاركة عوامل مساعدة هي: الإنزيمات Enzymes.

أعمال باستور وما قبله

بقيت الأحياء الدقيقة مجهولة إلى أن اختُرع المجهر في النصف الثاني من القرن السابع عشر، إذ كان أنطوني فان ليفنهوك Antony van Leeuwenhoek (1632 ـ 1723) أوّل من شاهد الأحياء الدقيقة ورسمها، واستعمل في إنجاز ذلك مجاهر بتكبير حتى 160 مرّة، ووصف بشكل دقيق مجموعات الأحياء الدقيقة المفردة الخليّة التي نعرفها اليوم كالجراثيم والخمائر والطحالب والأوالي الحيوانيّة، وتمكّن باستعمال مجاهره من مشاهدة النطاف وكريّات الدم الحمراء وغيرها.

وتوجد حالياً مجاهر لها قوّة تكبير 3000 مرّة، وللمجهر الإلكترونيّ قوّة تكبير نحو 750000 مرّة، ويستعمل في دراسة الأحياء الدقيقة مجاهر إلكترونيّة بقوّة تكبير تعادل 30 – 50 ألف مرّة.

نظريّة النشوء التلقائيّ Spontaneous Generation

لا ريب في أنّ اكتشاف ليفنهوك كان عاملاً مهماً في البيولوجيا والمعرفة بصورة عامّة، غير أنّ مسألة حثيثة برزت وأخذت تشغل الدارسين والباحثين والمفكّرين، هي:

ما أصل الأحياء الدقيقة؟.

جاءت أجوبة متباينة استوت في مدرستين، تقول المدرسة الأولى بأنّ الأحياء تنشأ تلقائيّاً، وكان الفيلسوف اليونانيّ أرسطوطاليس من أنصارها، وظلّ هذا الاعتقاد سائداً حتى العصور الوسطى، وتتلخّص فكرتها بالآتي:

"تتكون الأحياء الدقيقة تلقائيّاً من موادّ لاحيّة موجودة في السوائل"

أمّا المدرسة الثانية فيرى أتباعها، ومنهم ليفنهوك، أنّ الأحياء لا تنشأ تلقائيّاً وبالتالي رفضوا نظريّة النشوء التلقائيّ، وتتلخّص فكرتها بالآتي:

"توجد أصول الأحياء أو بذورها دائماً في البيئة، وتأخذ بالنموّ والتكاثر في الظروف الملائمة بمجرّد وقوعها في المستخلصات العضويّة"

بدأ عدد كبير من العلماء في العصور الوسطى بإجراء تجارب علميّة لاختبار صحّة نظريّة النشوء التلقائيّ، ومن أهمّها:

تجربة الطبيب الإيطالي ريدي Redi

أكّدت تجربة الطبيب الإيطالي فرنسيسكو ريدي F. Redi في عام 1665 أنّ الديدان التي تظهر في اللّحم المتفسخ ما هي في الواقع إلّا طور اليرقة في دورة حياة الذبابة، وعندما أجرى تغليفاً للّحم بقطع من القماش الناعم لاحظ أنّ الذباب يضع بيضه على الغلاف دون أن يتمكّن من الوصول إلى الداخل، لذلك لم تنشأ اليرقات ولا الذباب في اللّحم، الأمر الذي أدّى إلى إضعاف نظريّة النشوء التلقائيّ، التي عدّ أنصارها اكتشاف ليفنهوك للأحياء الدقيقة دليلاً قويّاً على صحّة نظريتهم.

تجربة العالم الفرنسيّ جوبلتJobalt

أكّدت تجربة العالم الفرنسيّ جوبلت Jobalt في عام 1711 أنّ الأحياء تنمو بسرعة في منقوع التبن، في حين يؤدّي غلي المستخلص ذاته مدّة ربع ساعة ووضعه في وعاء مغلق إلى تأخّر نشوء تلك الأحياء بضعة أيام، وبالعكس يؤدّي تعريض المستخلصات للهواء إلى تسريع نشوء الأحياء فيها.

تجربة العالم نيدهام Neadhum

أعاد العالم نيدهام Neadhum في عام 1749 تجربة جوبلت فتبيّن له أن الأحياء تنشأ في المستخلصات عند غليها أو تركها دون غلي، وعند تركها مفتوحة أو عند إغلاقها.

تجربة العالم سبالنزانيSpallanzani

أجرى العالم الإيطاليّ سبالنزاني Spallanzani مجموعة من التجارب بعد مرور 15 عاماً على تجارب نيدهام، فأكّد من خلالها أنّ غلي المستخلصات المغذّية وتبريدها، ثمّ تعريضها للهواء يؤدي إلى نشوء الحياة فيها، في حين لا تنشأ الأحياء فيها عند بقائها بعيدة عن الهواء.

تجربة العالم أبّرت Appert

استفاد العالم أبّرت Appert في بداية القرن التاسع عشر من نتائج سبالنزاني،

وأكّد أنّه يمكن حفظ الأغذية المعرّضة للحرارة في علب مغلقة مدّة طويلة، وأطلق على هذه العمليّة الأبّرتيّة Appertisation التي انتشرت طريقةً لحفظ الأغذية.

تجربة العالم شوان Schwann

أجرى العالم شوان Schwann في عام 1837 تجربة أكّد فيها أنّ المستخلصات المغليّة الملامسة للهواء لا تتعرّض للفساد، ولا تنمو فيها الأحياء الدقيقة عند إزالتها من الهواء بتمريره في أنبوبة حلزونيّة مسخّنة حتى الاحمرار، وبالتالي تمكّن شوان من وضع دليل آخر في وجه نظريّة النشوء التلقائيّ.

تجربة العالم الفرنسيّ باستور Pasteur

تميّز العالم الفرنسيّ لويس باستور Louis Pasteur (1822 ـ 1895) باكتشافاته العلميّة وإنجازاته المهمّة للبشريّة، فلقد حصل في بداية حياته على الدكتوراه في الكيمياء والفيزياء، غير أنّ الجدل الذي لم ينتهِ حول نظريّة النشوء التلقائيّ أثار اهتمامه، فأجرى عدداً من التجارب في عام 1861 أكّد فيها أن النشوء التلقائيّ في الوسط القابل للتخمّر ما هو إلا خدعة، وأنّ الإنزيمات التي توجد في السائل تنتجها الأحياء الدقيقة الموجودة التي تصل إليه من الهواء، وأكّد أنّ الهواء يحمل أحياء يمكن رؤيتها باستعمال المجهر، ويمكن إزالتها من الهواء بدفعه كتيّار من خلال سدادة قطنيّة (تؤدّي دور مرشحة أو مصفاة).

ثمّ أعاد تجربة شوان باستعمال دورق متّصل بأنبوبة طويلة معقوفة على شكل الحرف U حيث لا يمكن للهواء الموصول مع الدورق الحاوي المرق أو المستخلص العضويّ الوصول إليه، وبالتالي تمكّن من حمايته من الفساد، في حين يتعرّض المرق أو المستخلص للفساد عند كسر العنق الطويل للأنبوبة وتنشأ الحياة فيها من جديد، وبذلك قدّم باستور دليلاً جديداً وقويّاً على بطلان نظرية النشوء التلقائيّ، وكان الضربة القاضية التي أنهت الجدال القائم حول النشوء التلقائيّ منذ آلاف السنين.

اقتصرت المعرفة حتّى الربع الأوّل من القرن التاسع عشر على الجوانب الوصفيّة Morphological للأحياء الدقيقة، إذ لم يدرسْ أحدٌ الجوانب الفيزيولوجيّة Physiological لاسيّما الاستقلاب Metabolism، واستمرّ الأمر على هذا النحو

حتّى جاء باستور وأجرى دراسات مختلفة ورائعة تبيّن دور الأحياء الدقيقة في إحداث الأمراض وفي تحولّات الموادّ في البيئة، وفتحت أعماله مجالات جديدة لتطوّر علم الأحياء الدقيقة في مختلف الجوانب.

وفي تلك الحقبة، ساد اعتقاد بأنّ التخمّر ينتج تفاعلات كيميائيّة يسبّبها تحلّل البروتينات ذاتيّاً، غير أنّ باستور أثبت وجود مسبّب من الأحياء الدقيقة لكلّ نموذج من التخمّر، وأنّ السكّر يتحوّل إلى حمض اللبن Lactic acid بفعل جراثيم اللبن، وأنّ التخمّر الكحوليّ تسبّبه أحياء دقيقة تدعى الخمائر Yeasts، وأنّ عمليّة التخمّر الكحوليّ تجري في شروط لاهوائيّة.

وفي أثناء دراسة أسباب تخمّر حمض الزبدة، تبيّن له أنّ الهواء ضارّ بهذه الأحياء الدقيقة التي تعيش في شروط لاهوائيّة فقط، وبذلك فإنّ باستور يعدّ أيضاً مكتشف الحياة اللاهوائيّة الإجباريّة Obligate Anaerobic، وأوضح أنّ هذه الأحياء تحصل على الطاقة من المواد العضويّة المتخمّرة، واكتشف عمليّات الأكسدة غير التامّة عند دراسته لجراثيم الخلّ.

وفي عام 1865 أخذ باستور بدراسة مرض دودة الحرير، وأكّد أنّ مسبّب المرض هو طفيليّ قابل للانتقال، ثمّ اتسعت دراساته وكان من أهمّها تلك التي أجراها على فساد النبيذ والجِعة (البيرة Beer) والخلّ، وأوضح أنّ التغيّرات التي تتعرّض لها هذه الموادّ ناتجة عن وصول الأحياء الدقيقة إليها.

وكان باستور أوّل من استعمل المعقِّمة Autoclave لإجراء عمليّات التعقيم Sterilization، وابتكر عمليّة تعقيم للمواد العطوبة بالحرارة العالية وسميّت باسمه عمليّة البسترة Pasteurization.

وابتداءً من عام 1877 كرّس باستور اهتمامه لدراسة الأمراض التي تصيب الإنسان والحيوان، ولاسيّما الأمراض المعدية منها، وله في هذا المجال انجازات مميّزة وكثيرة قبل دراساته عن مرض الهيضة (الكوليرا) والجمرة الخبيثة والسعار (الكلَب) وغيرها، ولذلك فإنّ العالم باستور يعدّ الأب الحقيقيّ لعلم الأحياء الدقيقة Microbiology.

التوجهات Trends

تطوّرت فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة في وجهتين، وجهة فيزيولوجيّة ووجهة حيويّة كيميائيّة، واعتمد الاختلاف بين هاتين الوجهتين على صفات الفرد الحيّ التي تحدّد بمستوى تعضيّه، وتعدّ المزرعة الحيّة المرتبطة بعلاقة وثيقة مع البيئة موضوعاً لدراسة الوجهة الفيزيولوجيّة، ويفيد مستوى الاختلاف في تعضيّ البُنيات الخلويّة الدقيقة Ultracellular Structure موضوعاً لدراسات الوجهة الحيويّة الكيميائيّة.

ووفقاً لذلك، فإنّ المسائل المطروحة لدراسات كلّ وجهة كانت مختلفة دوماً:

فالوجهة الفيزيولوجيّة تُعنى بدراسة ما يلي:

- صفات الفرد الحيّ.
- المزارع النامية بفاعليّة.
- نمط استقلاب الفرد الحيّ.
- التآثرات بين الفرد الحيّ والعوامل الحيويّة واللاحيويّة للبيئة Biotic and Abiotic Factors وتناميه Ontogenesis وغير ذلك.

والوجهة الحيويّة الكيميائيّة تُعنى بدراسة ما يلي:

- عمليّات الاستقلاب ضمن الخليّة.
- الآليّات الحيويّة الكيميائيّة.

وإنّ صفات الفرد الحيّ (موضوع الدراسة) وطابع المسائل المطروحة، تحدّد في دورها، طرائق الدراسة.

ويمكن أن يكون كلا الاتجاهين مميّزين على النحو التالي: تعتمد الوجهة الفيزيولوجيّة على طرائق العضويّة Organism Methodology، في حين تعتمد الوجهة الحيويّة الكيميائيّة على طرائق الإرجاع Reducing Methodology.

ومن الجدير ذكره أنّه لم تمضِ الوجهتان في خطٍّ متوازٍ بصورة مستمرّة، فكثيراً ما اقتربت الوجهتان الفيزيولوجيّة والحيويّة الكيميائيّة أو ابتعدتا، وأحياناً اندمجتا معاً، وحتى الوقت الحالي لا تزال تثري إحداهما الأخرى وتكمّلها، ونتيجة لذلك يوجد مدخل معقّد واحد لهما فعلاً: هو المدخل الفيزيولوجيّ – الحيويّ.

الوجهة الفيزيولوجيّة Physiological Trend

إنّ الوجهة الفيزيولوجيّة للعضويّات الحيّة، سواء أكانت أحياء كبيرة أم أحياء دقيقة، هي موضوع للدراسة التجريبيّة الذي يسمح باستعمال طرائق خاصّة لتوضيح الجديد، وكذلك تدقيق آليّة المظاهر التي تصبح معروفة، ويمكن أن يقدّم إجراء مثل هذه الدراسات حكماً على هذه الخواصّ الفيزيولوجيّة أو تلك، وعلى صفاتها العامّة، وإمّا أن يتمّ برهان صحّة مثل هذه الفرضيّات أو أن تخضع للتجريب، إضافة إلى احتمال إظهار صفات جديدة بمجرّد الصدفة.

واكتسب نمطا استكشاف الخواصّ الفيزيولوجيّة للأحياء الدقيقة أهميّة في تاريخ دراسة التنوّع الفيزيولوجيّ في عالم الأحياء الدقيقة الذي لا يزال لغزاً حتى الآن من وجهة نظر النشوء التطوريّ.

أدّى نشوء مفهوم "الاستقلاب Metabolism" وتفسيره الحديث دوراً جوهريّاً في تاريخ تكوين الوجهة الفيزيولوجيّة، إذ نشأ هذا المفهوم في أعمال شوان Schwann "الدراسات المجهريّة" التي نشرت في عام 1839 ولاسيّما "النظريّة الخلويّة" التي تعدّ رسالة (مبحثاً) فيزيولوجيّة وحيويّة كيميائيّة، حيث استعمل فيها مصطلح "المظهر الفيزيولوجيّ"، كما أمعن النظر في العدد الكبير لمظاهر الاستقلاب [فلوركين Florkin 1972, p.137].

وصف شوان العمليّات ضمن الخلويّة مظهراً لتأثرات الخليّة في البيئة التي تقع في تماسّ غير مباشر مع الخليّة، حيث تزوّدها بالعناصر الغذائيّة اللازمة، غير أنّ الخليّة لا تستخلص الموادّ من محيطها بهذه البساطة، فمن الضروري أن تتّصف بقدرة على معاملة الأجزاء المكوّنة بصورة كيميائيّة، ولا يُعرف سبب ذلك، لجميع هذه المظاهر التي كثيراً ما يُقصد بها المظاهر الاستقلابيّة، ورأى شوان أن تدعى "قوّة الاستقلاب Metabolic Force" [Schwann 1910, p.194]، مثل التنفّس Respiration والتخمّر الكحوليّ Wine fermentation، والتخمّر الكحوليّ من وجهة نظر شوان هو تأثير الخلايا المعروف بدقّة أكبر، ويمثّل العمليّة الأكثر بساطة التي تحدث في أيّة خليّة من خلايا العضويّة الحيّة [المصدر السابق ص195].

ومن أروع ما قال شوان في هذا الموضوع: يبقى مغلي المولت Malt دون تغيير مدّة طويلة، وما أن تُضاف الخمائر التي تتكوّن من فطريّات كاملة تماماً، حتّى تأخذ بالتحوّل الكيميائيّ، وعندئذ يخضع المحتوى الخلويّ لتغيّرات مختلفة، وتعدّ النّواة والغشاء الخلويّ السّبب في هذا التحوّل [المصدر السابق ص195-196].

وأجرى شوان تحاليلاً كيميائيّة ومشاهدات مجهريّة، وعند المقارنة غير المباشرة للخمائر، أكّد أنّ تغيّرات تلوّث الوسط تحدث نتيجة تكوين ثنائي أكسيد الكربون – وهو أحد نواتج "المظاهر الاستقلابيّة"، وافترض أنّ "المادّة غير المذابة" التي تبدو أثقل من الماء، تسبّب التخمّر [المصدر السابق ص195]، وحاول شوان توضيح صفة هذه المادّة بتطبيق تأثير درجة الحرارة (من 0 – 80 °م) والتأثيرات "الكيميائيّة القويّة" وحتّى "التأثيرات الآليّة" [المصدر السابق ص198].

وتمتلك نتائج تجاربه أهميّة مبدئيّة كبيرة إذ تؤكّد أن عمليّة التخمّر "تحدث في أيّة خليّة من خلايا العضويّة الحيّة"، وأنّ كليّة التنفّس تعتمد على المظاهر الاستقلابيّة الأساسيّة، الجارية في جميع الخلايا "ورأى شوان الاحتياج الدائم للأكسجين وطرح ثنائي أكسيد الكربون في معلّق الخلايا" [المصدر السابق ص198].

ما يتعلّق بأسباب المظاهر الاستقلابيّة العامّة – التخمّر والتنفّس التي ترتبط بكامل العضويّة الحيّة، وفقاً لوجهة نظر شوان يمكن تلخيصها كالآتي:

إنّ "القوّة الاستقلابيّة" تظهر في احتياج الخليّة للتبادل مع الوسط المحيط، إذ تنجذب الموادّ "الشبيهة بموادّ الخليّة" عن طريق الخليّة في مسار التمثّل Assimilation، ومثل هذه "المظاهر الاستقلابيّة" يجب أن تكون في رأي شوان مادّة للدراسة الفيزيولوجيّة.

ويمكن النظر في هذا الأمر أولى مناقشات طبيعة الفاعليّة الفيزيولوجيّة للعضويّات، وإحدى الدالّات الأوليّة على أنّ التبادل مع البيئة – يعدّ شرطاً ضروريّاً للنشاط الحيويّ للعضويّة [غوتينا Gutina 1988, p.51].

غير أنّ الدراسات التجريبيّة لشوان ذاته وكذلك نتائج اختبارات أنصاره لم تكن دوماً قادرة على إقناع المعارضين.

أصبح التخمّر، كالتحوّلات الكيميائيّة لمجمل المواد المتعلّقة بالنشاط الحيويّ للأحياء الدقيقة، بفضل باستور موضوعاً للاختبار الفيزيولوجيّ [Pasteur]، إذ كانت المزرعة الميكروبيّة الحيّة وتبادلها مع الوسط المحيط موضوعاً لدراساته دوماً، وهذا لا يعني إطلاقاً أنّ اهتمامه اقتصر على دراسة الصفة العامّة للعمليّات الفيزيولوجيّة، إذ توسّع أيضاً نحو دراسة الطبيعة الداخليّة.

إنّ البرهان التجريبيّ بفضل باستور لتفاعلات الاستقلاب بين البيئة والأحياء الدقيقة في مسار دراسة احتياجاتها الغذائيّة كوّن أساساً عمليّاً لإنشاء الفيزيولوجيا التجريبيّة للأحياء الدقيقة Experimental Physiology of Microorganisms.

ويمكن الاستنتاج أنّ الفاعليّة الفيزيولوجيّة للخلايا تتعلّق إلى حدّ كبير بشروط الزرع Cultivation، فلقد درس باستور بالتفصيل التغيّرات الأدقّ في مجمل المزارع والخلايا المستقلّة وفقاً لعوامل البيئة المختلفة، وأعار انتباهه لدالّتين اثنتين: الفاعليّة الإجماليّة للخلايا التي تظهر في شدّة التحوّل الكيميائيّ للأمددة Substrates، ومورفولوجيّتها وخلويّتها، المدروسة بطريقة المشاهدة المجهريّة الدقيقة في أثناء تنامي الخلايا المختارة في فترات متباينة من نموّ المزارع.

كما اهتمّ باستور بالاختلافات الكميّة في نواتج التخمّر الكحوليّ- الكحول وثنائي أكسيد الكربون والغلسرين وحمض الكهرباء- وفقاً لشروط زرع الخمائر، واعتقد أنّ تثبيط الخمائر بنواتج الاستقلاب، كما نفهم اليوم، والنموّ كان بسبب "... الأحياء الدقيقة الملوّثة والإنزيمات المختلفة والأمراض وأبواغ الخمائر والأعفان".

وأصبحت تجارب باستور، على زرع الأحياء الدقيقة الهوائيّة واللاهوائيّة في أوساط تختلف بدرجة التهويّة Aeration، مصدراً للمعلومات الأولى عن طوريّة تنامي الجماعات، وإنّ التسجيل الدقيق للتغيّرات الفيزيولوجيّة والمورفولوجيّة الجارية عند نموّ مزارع الأحياء الدقيقة وتطوّرها يسمح بالقول: إنّه بفضل باستور كانت الميكروبيولوجيا على وعد من نشوء وجهة التنامي Ontogenetic Trend، ويعدّ المدخل عنده لدراسة النشاط الحيويّ للأحياء الدقيقة فيزيولوجيّا بحتاً، ودراسة صفة استقلابها التي أجريت باستعمال الخلايا الحيّة الفاعلة وظيفيّاً في تبادل وثيق مع البيئة.

- طريقة المزارع الدوريّة Method of periodical cultures

تتميّز المرحلة الأولى في تاريخ تطوّر الوجهة الفيزيولوجيّة بانتشار طريقة المزارع الدوريّة التي فتحت المجال لإجراء التّتبّع الدقيق للعالم الواسع من الأحياء الدقيقة وأكّدت انتشارها في كلّ مكان على الأرض، ومكّنت من دراسة طبيعة استقلاب الأنماط المختلفة من الأحياء الدقيقة بالتفصيل [Pechurkin 1981, p.3].

وضع باستور طريقة الزرع الدوريّ، ووضع تنوّع أسلوب الزرع- طريقة المزارع النقيّة Method of Pure Cultures التي تسمح بالحصول على الأحياء الأدقّ في نوع صافٍ على نحو مستقلّ، وأتمم تحسينها.

وإلى جانب ذلك استعمل باستور الثّمار ذات الإنزيمات المختلفة- التي تفيد مثبّطات لمراحل معيّنة من الحلقات الحيويّة الكيميائيّة: الموادّ المطهّرة Antiseptic والصادّات الحيويّة Antibiotics والأصبغة Dyes التي تدخل في تبادل مع النواتج الوسطيّة التي تحصر حدوث التفاعلات.

ووضعت طرائق تركيز المعلّقات الخلويّة وزرع خلايا الأحياء الدقيقة النامية على طور معيّن، واستكملت طرائق المزارع النقيّة والمختلطة على الأوساط الصّلبة والسائلة.

وفي عام 1920 وضعت طريقة الخلايا الساكنة المغسولة اعتماداً على استعمال الكتلة الحيويّة للخلايا المركّزة المغسولة بالماء التي تكون في وضع الزرع أو في حال النموّ الغائب تماماً.

وفي عام 1930 وضعت طريقة "الاختبار الحاد"، اعتماداً على مفهوم الإنزيمات المكيّفة Adaptive Enzymes الذي أعطى إمكانات لدراسة الحالة الفيزيولوجيّة للمزرعة في مرحلة معيّنة من تناميها [كارسترام Karstram 1930].

وفي عام 1932 نجح تطبيق طريقة المزارع العميقة على الرجّاج الذي يسمح بتنمية المزرعة الواحدة في شروط مثلى أعظميّة، وكذلك يمكّن من إيصال المغذّيات وتهويتها على نحو متجانس [بروكوين Perquin 1938].

وفي عام 1940 بدأت مرحلة جديدة في فيزيولوجيا الخليّة، بتطبيق طريقة النظائر في الدراسات الفيزيولوجيّة الحيويّة الكيميائيّة، حيث تدخل الذرّات الموسومة في العضويّة الحيّة دون تخريب واضح لبنيتها التي تعتمد على وسم عناصر كيميائيّة غذائيّة في مركّبات بسيطة أو معقّدة تسمح بتعقّب دخولها وانتقالها وتحوّلها ومصيرها ضمن العضويّة الحيّة ذات الوظيفة الطبيعيّة [ميزيل Meisel 1955, p.6].

- طريقة المزارع المستمرّة Method of Continuous Cultures

كانت مرحلة مميّزة في تاريخ دراسة استقلاب الأحياء الدقيقة عند استعمال المزارع الخلويّة الحيّة في منتصف العقد 1950 - 1960، إذ بدأ إدخال واسع لطريقة المزارع المستمرّة للأحياء الدقيقة، وفي الوقت نفسه بدأت مرحلة جديدة في تطوّر الوجهة الفيزيولوجيّة عن طريق صون الشروط المستمرّة للوسط بما يسمح باستقرار المزرعة في الوضع الفيزيولوجيّ المرغوب، اعتماداً على المبدأ البيئيّ- الفيزيولوجيّ لدراسة النشاط الحيويّ للأحياء الدقيقة، وأصبحت حقيقة نتيجة:

(1) وجود إمكانات للحصول على معلومات كميّة تتّفق أعظميّاً مع الموضوع المدروس التي تعكس الخواصّ المورفولوجيّة والفيزيولوجيّة الحيويّة الكيميائيّة المدروسة.

(2) وجود شروط للتأثير الموجّه لنموّ الأحياء الدقيقة وتطوّرها واستقلابها، وهذا الأخير يتحقّق عند دراسة التآثرات بين الجماعة والبيئة اعتماداً على تحديد الخصائص الحركيّة للمزارع والقياسات البيئية [رابوتنوفا Rabotnova 1975].

وتكون النتائج أفضل باستعمال المزرعة المفردة Monoculture، وبمراجعة دقيقة لأعمال باستور تبيّن أنّه عمل بالمزرعة المستمرّة [Gutina 1988, p.70]. ولم تظهر الدراسات في هذا المجال حتى الأربعينات من القرن العشرين مع أنّ الأعمال الأوليّة كانت معروفة منذ زمن [Wilkinson 1972, p.51]. ويعكس مستوى وضع طرائق خاصّة ونماذج وأجهزة تجريبيّة تامّة وأجهزة صناعيّة مستوى تطوّر الأفكار النظريّة وفي الوقت ذاته التقانات المطبّقة بتطوير النظريّة وتعميقها.

الوجهة الحيويّة الكيميائيّة Biochemical Trend

يقضي تميّز دراسات الوجهة الحيويّة الكيميائيّة، عند بعض الباحثين، أن تصبح علماً مستقلّاً بذاته، إذ توجد مادّتان (علمان) مختلفتان، كما تقول رابوتنوفا (1983) – فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة التي تدرس التآثرات بين الخليّة والوسط، والكيمياء الحيويّة التي تدرس على الأغلب العمليّات ضمن الخلويّة [Rabotnova 1983, p.166]، اعتماداً على مقارنة البيانات عند دراسة استقلاب العضويّة الحيّة التي تتبادل مع الوسط المحيط، والبيانات التي تنتج عند استعمال المستحضرات غير الخلويّة التي تعدّ جملة عديدة للمكوّنات الخلويّة تعود لمستويات متباينة من التعضّي.

وإلى جانب هذه المسألة ذات المظهر العلميّ البحت، يوجد أمر آخر يرتبط بالطريقة التي تثير الجدل، ابتداء من منتصف الستّينات من القرن العشرين، مع وجهتي نظر: ظاهرة الحيّ أو ظاهرة التحويل. وإلى يومنا هذا، لم تفقد العلاقة بين هذين المفهومين معناها، وكلّما أصبحت الدراسات الجزيئيّة – الحيويّة الكيميائيّة، الحيويّة الكيميائيّة والخلويّة أكثر عمقاً ودقّة يجب إعارة انتباه أشدّ للحالة الفيزيولوجيّة للخلايا المدروسة التي ترتبط بالظروف المؤثّرة [Rabotnova 1980, p.637].

وتبيّن في الربع الأخير من القرن العشرين أنّه لا يمكن دوماً توضيح فيزيولوجيا الأحياء الدقيقة على أساس دراسة نتائج الكيمياء الحيويّة المدروسة... إذ ينسى المؤلّفون أنّ الخلايا تمثّل جملة شديدة التنظيم وتتميّز باتّباع مسارات عديدة لاستقلاب المواد. وكان الحلّ باستعمال الكيموستات Chemostat إذ إنّ الوظائف مرتبطة بسرعة النموّ المحدّد لجماعة الأحياء الدقيقة [Gutina 1988, p.82].

وهكذا، ولدت فكرة تطبيق ""النظم البيئيّة" على الدراسات الحيويّة الكيميائيّة والجزيئيّة– الحيويّة، لإعداد مدخل معقّد فيزيولوجيّ – حيويّ كيميائيّ لدراسة الخواص الفيزيولوجيّة للأحياء الدقيقة.. وهو الأفضل عند دراسة العمليّات الميكروبيولوجيّة،– وتؤكّد رابوتنوفا،– على تكامل الاثنتين، لأنّ طرائق الفيزيولوجيا – حيويّة كيميائيّة، وموضوع الكيمياء الحيويّة هو الخلايا الحيّة الذي يرتبط بصورة وثيقة مع الوسط [Rabotnova 1983, p.166].

يبدو علم الكيمياء الحيويّة Biochemistry – أوسع قليلاً من إسهام الكيمياء Chemistry في المسائل البيولوجيّة، فهو يحاول، في نهاية الأمر، تفسير حدوث تلك العمليّات الكيميائيّة الأكثر تنظيماً ودقّة التي تحدث في العضويّات الحيّة، ومن الجدير ذكره أنّ دراسة الكيمياء الحيويّة نمت عند دراسة عمليّة التخمّر، وأخذت تنفصل مجالاً مستقلّاً من العلوم عندما أكّدت بياناتها، ويمكن بتصرّف قليل، عدّها اكتشافاً كان على يد بوخنر Buchner في عام 1897 [Bernal 1956, p.473].

وهكذا تبيّن أنّ بداية مرحلة جديدة في دراسة عمليّات الاستقلاب، وهي تعقّب مباشر للعضويّات في تجربة الجملة غير الخلويّة التي تسمح بتفسير العلاقة بين المسبّب والنتيجة للعمليّات ضمن الخلويّة [Gutina 1988, p.83].

الاستقلاب Metabolism

الاستقلاب هو مجموع التفاعلات الكيميائيّة التي تحدث في الخليّة، وتقسم إلى مجموعتين من التفاعلات المهمّة: الهدم Catabolism والبناء Anabolism، وتجري تفاعلات الهدم والبناء معاً في الوقت ذاته، ففي تفاعلات الهدم تُرجع الجزيئات إلى مركّبات معقّدة وتحرّر الطّاقة، وفي تفاعلات البناء تُستعمل الطّاقة لزيادة تركيب الجزيئات المعقّدة.

(1) الهدم Catabolism: هو تفاعلات تؤدّي إلى تفكيك الموادّ الغذائيّة، مثل: السكّريّات والبروتينات والدّهون، وتجري على حساب تفاعلات الأكسدة التي تنتج الطاقة ويتمّ فيها استعمال عدد كبير من الإنزيمات، ويوجد في الأحياء الدقيقة نوعان أساسيّان من صيغ الهدم هما: التنفّس والتخمّر.

* التنفّس Respiration: هو عمليّة هدم هوائيّ يتحقّق فيها تفكيك المادّة الغذائيّة على نحو تامّ، مع إنتاج كميّة كبيرة من الطّاقة وتكوين موادّ نهائيّة فقيرة بالطّاقة، مثل: ثنائي أكسيد الكربون CO_2 والماء H_2O.

* التخمّر Fermentation: هو عمليّة هدم لاهوائيّ يتحقّق فيها تحلّل غير كامل للموادّ الغذائيّة، مع تحرّر كميّة من الطّاقة، وتجمّع موادّ نهائيّة غنيّة بالطّاقة، مثل: الكحول الإيتيليّ وحمض اللّبن وحمض الزبدة وغيرها.

تخزّن الطّاقة المتحرّرة من عمليّات الهدم في صورة روابط بيروفسفاتيّة في مركّب الأدينوزين ثلاثي الفسفات ATP.

(2) التركيب (البناء) Anabolism: التركيب هو تفاعلات حيويّة كيميائيّة تكون حصيلتها تكوين جزيئات الخليّة الكبيرة، مثل: الحموض النوويّة والبروتينات وعديدات السكّر وغيرها من المركّبات البسيطة الموجودة في الوسط المحيط، وتتطلّب عمليّة البناء طاقة حرّة تنتجها عمليّات التنفّس الهوائيّ أو التخمّر أو في عمليّات التركيب الضوئيّ والتركيب الكيميائيّ، وتُخزّن في الخليّة في صورة ATP.

ويمكن تقسيم الاستقلاب الهدميّ بصورة عامّة، إلى ثلاث مراحل هي:

(1) المرحلة الأولى Stage - 1

يحدث في هذه المرحلة تحلّل أو تفكّك الجزيئات الكبيرة المغذيّة (عديدات السكّر، والبروتينات، والدهون) إلى مكوّناتها، ولكنّ التفاعلات الكيميائيّة لا تنتج طاقة عندئذ.

(2) المرحلة الثانية Stage – 2

يحدث في هذه المرحلة تحلّل الحموض الأمينيّة، والسكّريّات الأحاديّة، والحموض الدهنيّة، والكولسترول (ونواتج أخرى عن المرحلة الأولى) وتفكّكها إلى عدد من جزيئات أبسط بتركيبها الكيميائيّ، إذ تتكوّن عادةً نواتج الاستقلاب، مثل: أستيل-كو A (Acetyl – Co A)، فايروفيت، والنواتج الوسيطة في حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل، ويمكن أن تحدث هذه التفاعلات هوائيّاً أو لاهوائيّاً، وغالباً ما يحدث إنتاج ATP و NADH و/أو $FADH_2$.

(3) المرحلة الثالثة Stage – 3

يجري في هذه المرحلة إدخال الكربون المغذيّ Nutrient carbon في حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل، وتتأكسد الجزيئات كليّاً مع إنتاج CO_2، ATP، NADH و $FADH_2$، وفي هذه الحلقة تجري العمليّات في الشروط الهوائيّة، وهي مسؤولة عن تكوين كميّة كبيرة من الطّاقة، فغالبيّة جزيئات ATP الناتجة عن حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل وتفاعلات المرحلة الثانية تأتي من أكسدة NADH و$FADH_2$ سلسلة من عمليات نقل الإلكترونات (الشكل 1-1).

- يفيد الأكسجين وأحياناً جزيئة لاعضويّة أخرى مستقبلاً نهائيّاً للإلكترونات.

- تتنوّع الجزيئات التي تستعملها الأحياء الدقيقة على نحو كبير، ثم يقلّ عددها وتنوُّعها في كلّ مرحلة من المراحل الثلاث السابقة، أي: تدخل الجزيئات في عدد أقلّ من النواتج الوسطيّة لعمليّات التمثيل الغذائيّ، إلى أن تبلغ حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل التي تمثّل مساراً عامّاً غالباً ما يفكّك عدداً من الجزيئات المتشابهة، مثل: عدد من السكّريّات المختلفة، وتكون التفاعلات الحيويّة في المسار محفّزة بالإنزيمات ومنظّمة، الأمر الذي يضمن أنّ نواتج أحد التفاعلات تعمل موادّاً أوليّة للتفاعل التالي.

- يُلاحظ وجود عدد من مسارات تفاعلات الهدم العامّة، إذ يهدم هذه المسارات أو يحلّل عدداً من جزيئات الموادّ الغذائيّة، وهذا يزيد في دوره بصورة واضحة كفاءة عمليّات التمثيل عن طريق تجنّب الحاجة إلى عدد كبير من مسارات تفاعلات التّمثيل الأقلّ مرونةً.

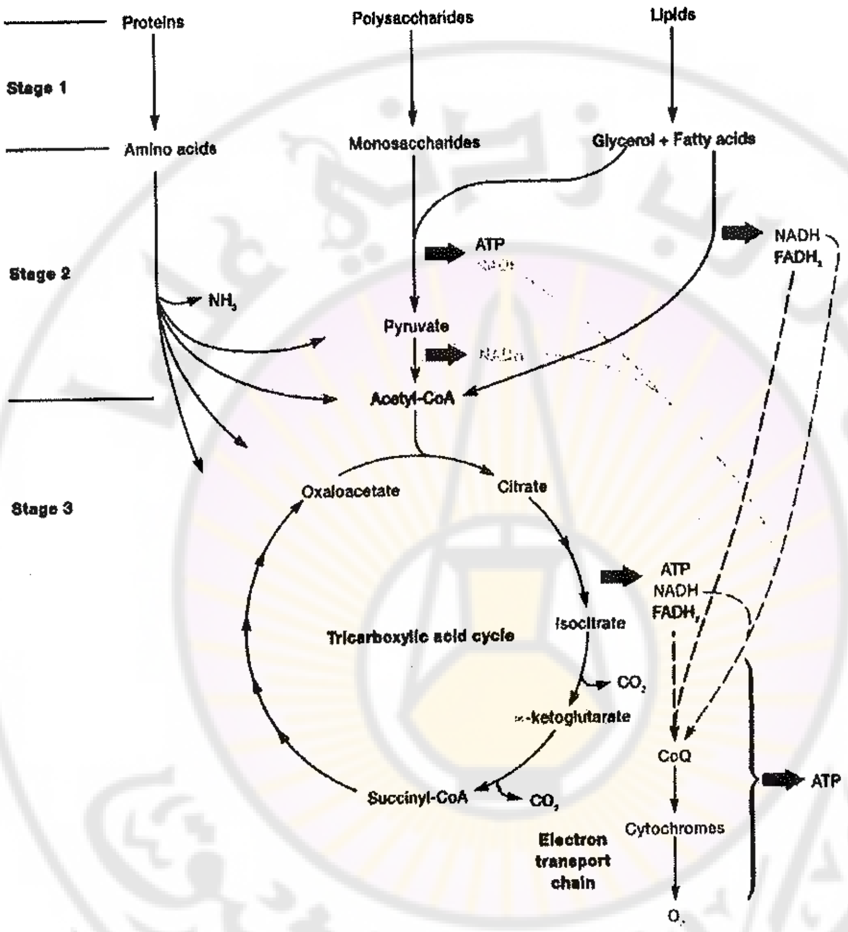
- في مرحلة الهدم تُظهر الأحياء الدقيقة تنوّعاً كبيراً في احتياجاتها من المكوّنات الغذائيّة، وما يوحّد التّمثيل الغذائيّ في الأحياء الدقيقة هو اعتمادها على تنوّع المصادر التي يتكوّن منها ATP و NADH.

- تتميّز السكّريّات والمغذّيات الأخرى بامتلاكها وظيفتين في عمليّات التّمثيل الغذائيّ في الأحياء الدقيقة غيريّة التغذية، وهي: أ. تتأكسد لتحرير الطّاقة. ب. توفّر الكربون أو الوحدات البنائيّة لمكوّنات الخليّة الجديدة.

- على الرغم من اختلاف العديد من مسارات البناء Anabolic pathways عن مسارات الهدم Catabolic pathways، فإنّ مسارات ثنائيّة الاتّجاه Amphibolic pathways تحدث معاً في الوقت نفسه في عمليّات الهدم والبناء (الشكل 1-2).

- يعدّ مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic pathway وحلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل Tricarboxylic acid cycle من أكثر التفاعلات الثنائيّة أهميّة.

- تكون غالبيّة هذه التفاعلات في كلا المسارين تفاعلات عكسيّة، ويمكن أن تستعمل لتركيب الجزيئات أو هدمها.

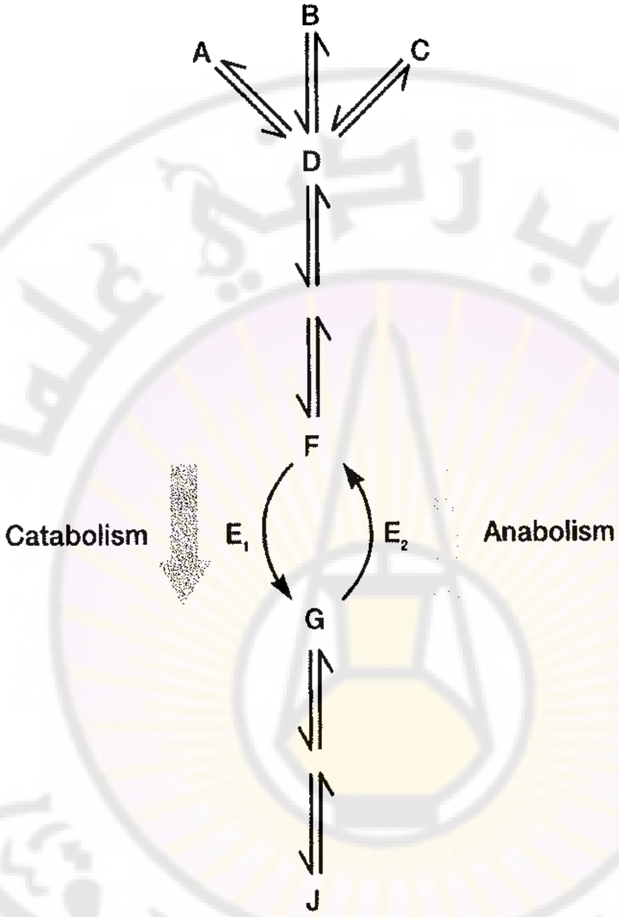


الشّكل 1-1

مخطّط إجماليّ لمراحل عمليّة الهدم الثلاث

The Three Stages of CATABOLISM

لاحظ الموقع المركزيّ لحلقة الحمض ثلاثيّ الكربوكسيل TCA، على الرّغم من وجود موادّ مختلفة (سكّريّات ودهون وبروتينات) فقد حدث تحلّلها إلى مركّبات أبسط من خلال طرائق تفاعل استقلابيّة عامّة.



الشّكل 1-2

مخطّط مسار ثنائيّ التفاعل، مثل: التحلّل السكّريّ أو تحلّل الغليكول (مكبّر).

Amphibolic Pathway

لاحظ التحوّل المتبادل للنواتج الوسطيّة F و G الذي يحدث بتأثير إنزيمات مستقلّة هي E_1 و E_2، حيث يعمل E_1 في اتجاه الهدم ويعمل E_2 في اتجاه البناء.

ثانياً. أنماط التغذية Nutritional Types

يتطلّب نموّ خلايا الأحياء الدقيقة واستمرارها وتكاثرها، مثل جميع خلايا الأحياء، مصادر للطّاقة والكربون، وتتباين قدرتها على التركيب واستعمال الطّاقة. ويوجد تنوّع واسع للمركّبات التي تفيد مصدراً للطّاقة لا حدّ له تقريباً، وتتشابه العمليّ الأساسيّة للاستقلاب في جوهرها مع تلك الموجودة في الأحياء الراقية، ولكنّ آليات عمليّات التركيب تجعل عالَم الأحياء الدقيقة، ولاسيّما الجراثيم، فريداً، وتُقسم الجراثيم اعتماداً على مصدر الكربون إلى مجموعتين:

1. الجراثيم ذاتيّة التغذية Autotrophic Bacteria

تستعمل الجراثيم ذاتيّة التغذية Autotrophs في الغالب CO_2 مصدراً وحيداً للكربون في التركيب والبناء، ويتطلّب نموّها الماء والأملاح اللاعضويّة و CO_2 فقط، وتستمدّ طاقتها إمّا من الضوء وإمّا من أكسدة مركّب أو أكثر من المواد اللاعضويّة وتدعى لذلك معدنيّة التغذية Lithotrophic. وتكون ذاتيّات التغذية كبيرة الأهميّة في أداء المحيط الحيوي Biosphere لوظيفته، فهي تتميّز بتكوين المادّة العضويّة من مصادر لاعضويّة (لاحيّة Nonliving).

– تستعمل ذاتيّات التغذية المعدنيّة الضوئيّة Photoautolithotrophs الضوء مصدراً للطاقة و CO_2 مصدراً وحيداً للكربون، مثل: النباتات الخضراء والطحالب والجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* المنتِجة للأكسجين في تركيب ضوئيّ نموذجيّ، في حين يظهر تركيب ضوئي غير أكسجيني Anoxygenic Photosynthesis في بعض الجراثيم الكبريتيّة الأرجوانيّة والخضراء Purple and Green sulfur Bacteria في الظروف اللاهوائيّة، ويمكن لجميع الأنواع استعمال مركّبات الكبريت المرجعة مانحاتٍ للإلكترونات.

ففي وجود كبريتيد الهدروجين أو الكبريت تتكوّن حبيبات الكبريت داخل خلايا جراثيم *Chromatium, Thiospirillum* الأرجوانيّة، وفي وجود كبريتيد الهدروجين يترسّب الكبريت خارج خلايا جراثيم *Chlorobium, Chloropseudomonas* الخضراء، وفق ما يلي:

$$CO_2 + 2H_2S \rightarrow (CH_2O) + \downarrow 2S + H_2O$$
$$3CO_2 + 2S + 5H_2O \rightarrow 3(CH_2O) + H_2SO_4$$

– تحصل ذاتيّات التغذية المعدنيّة الكيميائيّة Chemoautolithotrophs على الطاقة في تفاعلات الأكسدة والإرجاع وتثبيت CO_2 مصدراً أساسيّاً للكربون باستعمال موادّ لاعضويّة بسيطة مانحة للإلكترونات كالأمونيا NH_3 وثنائي أكسيد النتروجين NO_2 وشوارد الحديدي Fe^{2+} أو الهدروجين H_2 أو بعض مركّبات الكبريت اللاعضويّة، مثل: الكبريت S^o وكبريتيد الهدروجين H_2S، مثل: العديد من البدائيّات *Archaea* وبعض الجراثيم، مثل: جراثيم الهدروجين *Hydrogenomonas* والكبريت والحديد *Desulfovobrio* وجراثيم النترجة *Nitrosomonas*، *Nitrobacter*، وفق المعادلة الآتية:

$$2\,NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 79\ \text{Cal.}$$

وجراثيم النوع *Thiobacillis thiooxidans*، وفق الآتي:

$$2S + 3O_2 + 2H_2O \rightarrow 2H_2SO_4 + \text{Energy}$$

2. الجراثيم غيريّة التغذية Heterotrophic Bacteria

تستعمل الجراثيم غيريّة التغذية Heterotrphs CO_2 مصدراً وحيداً للكربون في صيغة مركّبات عضويّة، وتتطلّب غالبيّتها جزيئات عضويّة معقّدة، مثل: الغلوكوز مانحاً للإلكترونات، وتدعى لذلك عضويّة التغذية Organotrophic Bacteria، ويفيد جزء من المركّب العضويّ المستعمل مصدراً للطاقة في تركيب عدد من المركّبات العضويّة الخلويّة أو جميعها.

– تحصل عضويّات التغذية الغيريّة الضوئيّة Photoheteroorganotrophs على الطاقة باستعمال الضوء وعلى الكربون من المركّبات العضويّة، مثل: الأسيتات والسوكسينات والكحولات والبيروفات المانحة للإلكترونات لإرجاع CO_2، مثل: بعض الجراثيم اللاكبريتيّة الأرجوانيّة والخضراء Purple and Green nonsulfur Bacteria، كالأجناس *Rhodospirillum, Rhodomicrobum* الأرجوانيّة و*Chloroflexus* الخضراء، وفق المعادلة الآتية:

$$CO_2 + 2CH_3\text{-}CHOH\text{-}CH_3 \xrightarrow{Light} (CH_2O) + H_2O + 2CH_3\text{-}CO\text{-}CH_3$$

Isopropyl Acetone

وتستعمل ميثيليّة التغذية Methylotrophs مركّبات وحيدة الكربون، وتشمل تنوّعاً لأجناس عضويّة التغذية قادرة على أكسدة الميثانول والميثيل أمين والفورمات، وتكون ميثانيّة التغذية Methanotrophs أكثر تخصّصاً فهي تتميّز بكونها قادرة على استعمال غاز الميثان Methane gas.

– تحصل عضويّات التغذية الغيريّة الكيميائيّة Chemoheteroorganotrophs على الطاقة في تفاعلات الأكسدة والإرجاع وعلى الكربون باستعمال المركّبات الكيميائيّة العضويّة في أثناء التنفّس الهوائيّ، كالحيوانات والإنسان والأوالي الحيوانيّة والفطريات، مثل: غالبيّة الجراثيم وبعض البدائيّات *Archaea*، وفق المعادلة الآتية:

$$(CH_2O)_n \text{ (e.g. glucose)} + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{Energy (ATP)}$$

ويحدث التخمّر في التنفس اللاهوائيّ. ومن الجراثيم ما هو قادر على تثبيت النتروجين مثل *Rhizobium* و *Azotobacter*, ومنها ما يستعمل الأملاح النتروجينية كالأمونيا أو النترات، مثل: الجراثيم الممرضة للإنسان والطفيليات المجبرة Obligate التي تتطلّب تنميتها وجود نسج المضيف الحيّة، مثل: الريكتسات Richettsias والمتدثّرات Chlamydias إضافة إلى الفيروسات Viruses.

وتوجد جراثيم مختلطة التغذية Myxotrophs قادرة على تغيير أسلوب التغذية وفقاً للظروف البيئيّة، مثل: نموّ ذاتيّات التغذية الضوئية في الظلام، وقابليّة بعض الأنواع لاستعمال مواد عضوية أو لاعضوية.

وتتفرّد الجراثيم بالتغذية المعدنيّة Lithtrophy، وتكون التغذية الغيريّة الضوئيّة Photoheterotrophy مشتركة بين الجراثيم الأرجوانيّة والخضراء، وتظهر في مجموعة صغيرة من الطحالب الحقيقيّة النواة، والتغذية الضوئيّة Phototrophy غير موجودة في البدائيّات، وفي التغذية الأكسينيّة Auxotrophy تتطلّب سلالات معيّنة عامل نموّ لا تتطلّبه الأنماط البريّة الأبويّة، مثل: احتياج سلالة *E. coli* للحمض الأمينيّ التربتوفان Tryptophan.

الفصل الثاني

نموّ الأحياء الدقيقة وتكاثرها

Microbial Growth and Reproduction

Damascus University

أولاً. مفهوم النموّ Growth Concepts

تتميّز الجراثيم بفترة حياة محدودة جداً في الظروف الطبيعيّة، ويؤدّي انقسام الخليّة وتكاثرها عادة إلى تكوين عدد كبير من الخلايا، في ظروف الحضن الملائمة على الأوساط الصنعية المناسبة، يكوّن مجموعها مستعمرة Colony، ويبلغ عدد خلايا بعض الأنواع الجرثومية الحدّ الأقصى خلال 24 ساعة أو أقلّ بكثير, في حين تتطلّب الأنواع الأخرى في الغالب وقتاً أطول من ذلك، ولكنّ نموّ الجراثيم يعني بالضبط زيادة عدد الخلايا، أي: تكاثرها، ولذلك يُستعمل اصطلاح النموّ في الميكروبيولوجيا مكافئاً لهذا الازدياد، ويعدّ النموّ عند الجراثيم عمليّة ذات أهميّة كبيرة، إضافة إلى أنّ معرفة طبيعة النموّ تفيد في ضبط فاعليّة الجراثيم وتوجيهها.

ثانياً. النموّ الخلويّ Cell Growth

تمثّل الخليّة الجرثوميّة عمليّاً الفرد الحيّ، فتنمو وتتكاثر بطرائق مختلفة:

(1) الانقسام الثنائي Binary Fission: هو طريقة لاجنسيّة للتكاثر شائعة في الشروط البيئيّة المناسبة، إذ تنقسم الخليّة غالباً إلى خليّتين تحصل كل منهما على نصف المكوّنات الأصليّة للخليّة الأمّ، ويتكوّن غشاء سيتوبلاسميّ عرضيّ، ثم يظهر جدار خلوي ينقسم في دوره إلى جدارين، وتنفصل الخليّتان الوليدتان عن بعضهما مباشرة، أو تحافظان على الالتصاق لتكوين سلسلة أو تجمّعات خلويّة مختلفة.

(2) التبرعم Budding: هو طريقة لاجنسيّة للتكاثر، ففي بعض الجراثيم -Gr تستطيل إحدى نهايات الخليّة ثم يتكوّن جدار عرضيّ قرب النهاية، ويتكوّن نتوء صغير Protrusion يمتدّ خارج الخليّة الأمّ مكوّناً خليّة وليدة Daughter cell تستقبل نسخة من الصبغيّ ويزداد حجمها وتنفصل عن الخليّة الأمّ، كالخميرة Yeast، وفي الجراثيم المتبرعمة، مثل: *Hyphomicrobium* يوجد تبرعم حقيقيّ True Budding، إذ تنشأ نتوءات من الخلايا الأمّ ويزداد حجمها ثم تنفصل خلايا جديدة.

الخليّة 2 – 3 مرّات على نحو أوضح في الأشكال العصويّة عنها في المكوّرات، ويزداد محتوى الخليّة من الرنا RNA المكوّن الأساسيّ للسيتوبلاسما، في حين لا يتأثر محتوى الخليّة من الدنا DNA في هذا الطور.

(2) طور الانفجار Log phase: سرعان ما يبلغ معدّل الانقسام الخلويّ درجة يثبت فيها زمن الجيل ويزداد معدّل التنفّس الخلويّ، وتدعى فترة النموّ السريع أيضاً الطور الأسيّ أو اللوغاريتميّ Exponential or Logarithmic.

ويتأثّر زمن الجيل عادة بالعوامل الوراثيّة والظروف البيئيّة السائدة، ويعود تباين طول فترة زمن الجيل للجراثيم المختلفة لتفاوت قدرات التركيب الحيويّ وليس لمعدّل الانقسام، إضافة إلى تأثير درجة الحرارة.

(3) طور الثبات Stationary phase: يحدث في هذا الطور توازن بين عدد الخلايا المنقسمة وعدد الخلايا الميّتة، ويتباطأ معدّل التكاثر وتزداد فترة زمن الجيل ويثبت العدد الإجماليّ.

ويتوقّف نموّ المزرعة الجرثوميّة إن عاجلاً أو آجلاً، بسبب:

– نفاد الموادّ الغذائيّة من الوسط الغذائيّ.

– أو زيادة تركيز المستقلَبات الناتجة عن النشاط الخلويّ التي يمكن أن تؤدّي إلى خفض قيمة دالّة الهدرجين pH (الرقم الهدروجيني) في الوسط إلى حدّ يعوق عمليّة الانقسام, أو أنّ هذه المواد ذاتها تبدو سامّة للخلايا النشطة.

ومع ازدياد حساسيّة الخلايا وسيادة الظروف غير الملائمة تقصر فترة الطور الثابت للنموّ.

(4) طور الموت Death phase: يتجاوز عدد الخلايا الميّتة عدد الخلايا المنقسمة في هذا الطور، ويبدأ طور الانحدار Decline phase بسبب اختلال التوازن في تعويض معدّل الموت بتكوين خلايا جديدة في الجماعة الجرثوميّة، وينتهي بالموت. ويرتبط ذلك بالنوع الجرثومي، إذ تموت خلايا بعض أنواع المكوّرات السالبة بصبغة غرام خلال 72 ساعة أو أقلّ، في حين تبقى خلايا بعض الأنواع الأخرى حيّة فترة تتراوح بين شهرين إلى بضع سنوات.

خامساً. التأثيرات البيئيّة في النموّ

Environmental Effects on Growth

1. التأثيرات الفيزيائيّة Physical Effect

1.1 الضوء Light

يعدّ الضوء عاملاً بيئيّاً أساسياً في المياه، إذ تنخفض شدّة الضوء بوضوح مع ازدياد العمق واشتداد اضطّراب المياه السطحيّة وازدياد درجة عكرها، الأمر الذي يجعل الضوء عاملاً محدّداً للتوزّع الشاقولي للعوالق النباتيّة *Phytoplankton* في بيئاتها، واقتصار وجودها على الطبقات العليا فقط من مياه البحار والبحيرات العميقة (40 – 70 م)، وتشغل أعماقاً أكبر في البحار الأكثر شفافيّة في المناطق الاستوائيّة (100 – 120 م)، في حين تشغل أعماقاً قليلة بين 10 – 15 متراً أو 2 – 3 أمتار في المسطّحات المائيّة القاريّة الأخرى الأقلّ شفافيّة.

ترتبط شدّة الضوء في البيئة عادة بموقع الشمس من خطّ العرض والفصل من السنة والغيوم، فمثلاً:

يمكن أن تنخفض شدّة الضوء في المناطق المعتدلة إلى النصف في يوم صحو صيفيّ عند تراكم الغيوم، وإلى خمس قيمتها في يوم صحو شتويّ عن مستوى يوم صحو صيفيّ وإلى عُشْر قيمتها عند تراكم الغيوم.

وتتباين شدّة الضوء (مكوّنات طول الموجة) بوضوح خلال ساعات النّهار، وتبلغ في المناطق المعتدلة الشماليّة الحدّ الأقصى في شهريّ أيّار وحزيران وتنخفض في شهريّ كانون الأول وكانون الثاني إلى تسع قيمتها عن مستوى الصّيف.

يخترق الضوء في المناطق الباردة الطبقة الثلجيّة إلى المياه الواقعة تحتها غير أنّ الجليد يمنع الضوء من الاختراق إلى حدّ كبير، في حين تبقى شدّة الضوء اليوميّة في المناطق الاستوائيّة مثاليّة، كما في صيف المناطق المعتدلة على مدار العام باستثناء فصل الأمطار.

وتقسم البيئة المائيّة عموماً إلى منطقتين اعتماداً على العمق الذي يبلغه الضوء:

– المنطقة المضاءة Euphotic Zone، وهي المنطقة جيّدة الإضاءة التي يكون حدّها الأدنى هو الحدّ الذي يعجز الضوء المتاح فيه عن تحقيق التركيب الضوئيّ، ويرتبط بصفات المياه والعوالق النباتيّة، وتؤثر فيه عوامل أخرى مثل خطّ العرض والفصل السنويّ والوقت من اليوم ولون المياه والعكر، ويُقدّر الحدّ في بعض الدراسات البيئيّة بالعمق الذي يصله 1% من ضوء تحت السطح Sub-Surface light، غير أنّ القياسات الحقليّة لا تتفق بالضرورة مع هذه القيمة عند جميع لطحالب.

يدعى العمق الذي تكون إنتاجيّة العوالق النباتيّة فيه معدومة عمق التعويض الضوئيّ Light Compensation Depth، أي عندما يسمح الضوء المتاح للتركيب الضوئي أن تعادل الإنتاجيّة الإجماليّة تماماً معدّل الهدم، ويختلف هذا العمق باختلاف نوع العوالق النباتيّة والظروف البيئيّة، ولذلك ليس من الضروريّ حتماً أن يتطابق عمق التعويض الضوئيّ مع الحدّ الأدنى للمنطقة المضاءة.

فمثلاً، يبلغ حدّ المنطقة المضاءة للعوالق النباتية نحو 10 أمتار، غير أنّ الطحالب الحمراء الخيطيّة الملتصقة بالقواقع Shells القاعيّة توجد على أعماق 30 – 40 م [يوني 1998]. وعند تعريض جماعة من العوالق النباتيّة مفردة الخليّة لنقطة تعويضها الضوئيّ ثم تعريضها لشدّة ضوء متزايدة باستمرار فإنّ تركيبها الضوئيّ يبدي معدّلاً خطيّاً متزايداً إلى أن يبلغ شدّة ضوء معيّنة يتباطأ التركيب الضوئيّ فيها، ويبقى ثابتاً على الرغم من زيادة شدّة الضوء، أي يبلغ نقطة التشبّع الضوئيّ، ومن الممكن أن تؤدّي إطالة مدّة التعريض عند هذا المستوى إلى ضرر بالعوالق النباتيّة.

تحتوي المشطورات والطحالب الناريّة والذهبيّة صباغاً إضافية بنيّة اللّون، إضافة إلى اليخضور، الأمر الذي يسمح لها بالقيام بتركيب ضوئيّ فعّال في إضاءة غير مناسبة للنباتات الخضراء العاديّة، وتنتشر أنواع الطحالب وفقاً للأعماق بسبب تباين المتطلّبات الضوئيّة، فبعضها أليف الضوء وبعضها الآخر كاره له، فمثلاً، يوجد بعض الطحالب الذهبيّة مثل *Coccolithus* توجد في أعماق تزيد على 400 م، نظراً لوجود صبغ أحمر إضافيّ وإمكانها القيام بتغذية مختلطة.

2.1 درجة الحرارة Temperature

تعدّ درجة الحرارة عاملاً فيزيائياً شديد التأثير في نموّ الأحياء الدقيقة، إذ تتميّز بتأثيرها في الفاعليّة الإنزيميّة، ويؤدّي ازديادها 10 ْم إلى تنشيط الإنزيمات في حدود معيّنة، إضافة إلى تأثيرها في تركيب الفيتامينات والحموض الأمينيّة والموادّ الأخرى.

وتنمو الجراثيم على نحو متباين في درجات الحرارة المختلفة، ولكلّ نوع (وربّما لكلّ سلالة) ثلاثة مجالات حراريّة – مثاليّة Optimum ودنيا Minimum وقصوى Maximum، وتُقسم وفقاً لأُلفتها درجات الحرارة المختلفة إلى الأنماط الآتية:

(1) الأحياء الدقيقة أليفة القَرّ Psychrophiles

تنمو الجراثيم أليفة القَرّ (البرودة الشديدة) في مياه البحار القطبيّة، ولها درجة حرارة مثاليّة تقع بين 10 – 15 ْم ودنيا دون الصفر مئويّة وقصوى دون 20 ْم، وتنتمي إليها أيضاً الجراثيم قَرّيّة التغذية Psychrotrophs ولهذه درجة حرارة مثاليّة بين 15 – 20 ْم ودنيا صفر مئويّة وقصوى 25 ْم، ولكنّها تبدي درجة حرارة مثاليّة في مجال أُلفة الاعتدال الأقرب إلى درجة حرارة الغرفة، وتسبّب فساد الأغذية المبرّدة المخزونة إذ تنمو في البرّادات، ويكون نموّها أبطأ في 2 ْم عمّا في 25 ْم.

تكيّفت الجراثيم أليفة القَرّ للبيئة الباردة ولاسيّما في المنطقة القطبية الجنوبية، بامتلاكها حموضاً دسمة غير مشبعة في الغلاف السيتوبلاسميّ التي لا تظهر عادة في بدائيّات النواة، وتبقى سائلة في البرّاد وثابتة في درجات الحرارة العالية. وتؤدّي الإنزيمات وظيفتها وإن كان بمعدّل أخفض في درجة الحرارة صفر مئويّة أو قريبة منها، وتكون هذه الجراثيم غير قادرة على النمو في درجات الحرارة المعتدلة، إذ تتعطّل وظيفة البروتينات و/أو الغُلُف المساعدة على التكيّف، وتعود مقاومة الجراثيم الملوّثة للأغذية المجمّدة جزئياً لانفصال بلوّرات الثلج العقيمة وتجمّع الخلايا الجرثوميّة في الجزء السائل من الغذاء الذي لا يتجمّد عادة في درجات التجمّد العاديّة، كما تتكوّن بلوّرات ثلجيّة صغيرة جدّاً عند التجمّد بسرعة فائقة، الأمر الذي يضمن للخلايا الاحتفاظ بحيويّتها، ويمكن حفظ الخلايا الجرثوميّة مدّة طويلة جدّاً نحو 20 عاماً أو أكثر بطريقة التجفيد Lyophilization (التجميد والتجفيف السريع).

(2) الأحياء الدقيقة أليفة الاعتدال **Mesophiles**

تتميّز بدرجة حرارة مثاليّة بين 30 – 40 ْم (الدرجة المفضّلة 37 ْم)، ودنيا بين 10 – 15 ْم وقصوى دون 45 ْم، وتتضمّن غالبيّة الجراثيم وعلى نحو خاص الأنواع المرتبطة بحياة الإنسان والحيوانات – الفلورا الطبيعيّة أو الممرضة.

(3) الأحياء الدقيقة أليفة الحَرّ **Thermophiles**

تكيّفت الجراثيم أليفة الحرّ لدرجات الحرارة فوق الدرجة 60 ْم بطرائق مختلفة، ولها درجة حرارة مثاليّة بين 50 – 85 ْم ودنيا 45 ْم وقصوى فوق درجة الغليان (100 ْم)، وتتميّز بتنوّع واسع لدرجات الحرارة المثاليّة والقصوى، وتمتلك حموضاً دسمة مشبعة جدّاً في الغُلُف التي تستقرّ وتؤدّي وظيفتها في درجات الحرارة العالية.

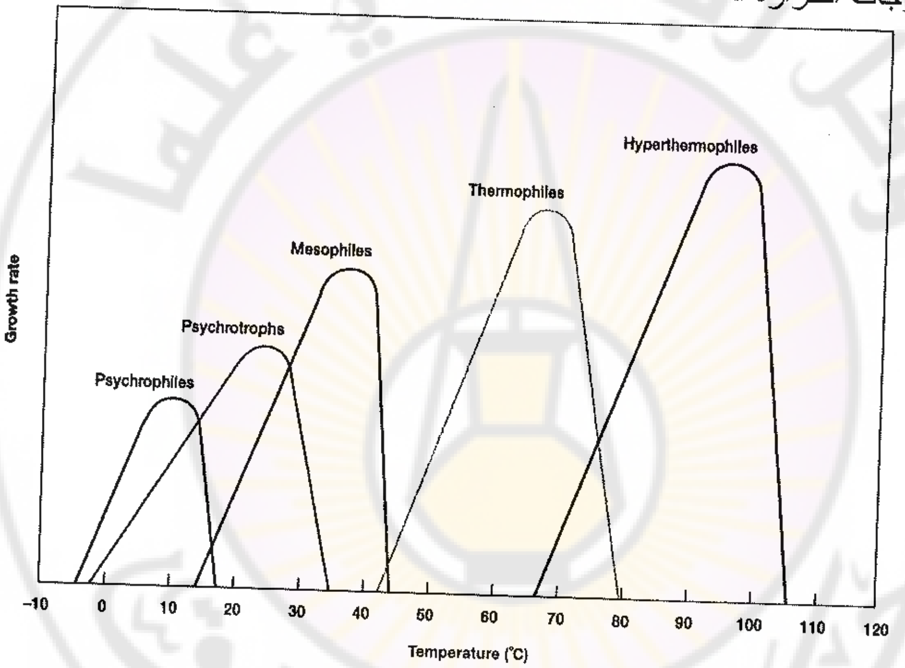
وتكون درجة الحرارة المثاليّة لغالبيّة الفطريّات بين 15 – 30 ْ م، والدنيا بين 0 – 5 ْ م، في حين تكون درجة الحرارة القصوى بين 35 – 40 ْ م، ولكنّ الفطريّات تتحمّل درجات حرارة أعلى تقع بين 50 – 60 ْم أو (105 ْم) مدّة 12 ساعة، ويتميّز بعضها مثل *Mucor, Sporotrichum* بأُلفته لدرجات الحرارة المرتفعة، إذ تقع درجة الحرارة المثاليّة لها بين 40 – 45 ْم.

وتتكوّن غالبيّة الجراثيم أليفة الحرّ المفرط Extreme Thermophiles (Hyperthermophiles) من البدئيّات *Archaea*، ولها درجة حرارة مثاليّة 80 ْم أو أعلى وقصوى حتى الدرجة 115 ْم، وتنتشر في أعماق البحار بالقرب من المنافس الحراريّة في درجات حرارة قد تصل إلى 120 ْم، وتفتقر غُلُف هذه الجراثيم للحموض الدسمة إذ تتكوّن من وحدات من مركّب خماسيّ الكربون C5، Phytane – مادة "إيزوبرنويد Isoprenoid" المشبعة المتفرّعة التي تسهم بشدة في قابليّة هذه الجراثيم للعيش في بيئات مفرطة الحرّ.

وتكون البروتينات البنائيّة (مثل البروتينات الريبوزوميّة وبروتينات النقل Permease) والإنزيمات مستقرّة جدّاً تجاه الحرارة مقارنة بنسخ أليفة الاعتدال، سواء في الجراثيم أليفة الحَرّ أم في الجراثيم أليفة الحرّ المفرط، ويمكن تفسير استقرار البروتينات المحوَّرة Modified نتيجة التجفاف Dehydration والتغيّرات الطفيفة

في بنيتها الأوليّة Primary Structure، وتكون الإنزيمات في الخلايا الجرثوميّة والمحتويات الإنزيميّة القليلة في الأبواغ أكثر قدرة على مقاومة الحرارة المرتفعة، ويعود ذلك للبروتينات أو للدهون الغرويّة، وتبيّن أن التغذيّة في وجود حموض دهنيّة طويلة السلاسل الكربونيّة تزيد المقاومة، ويرجع ذلك لزيادة محتويات الجراثيم من الدهون في هذه الظروف.

ويبيّن الشكل 2-2 مجالات درجة الحرارة لنموّ الأحياء الدقيقة وفق ألفتها لدرجات الحرارة المختلفة.



الشكل 2-2

مجالات درجة الحرارة لنموّ الأحياء الدقيقة

يمكن وضع الأحياء الدقيقة في صفوف متباينة اعتماداً على مجالات درجة حرارة نموّها، وتدعى الأحياء الدقيقة اعتماداً على مجال درجة الحرارة التي تزيد النموّ:

أليفات القرّ *Psychrophiles*، قريّة التغذية *Psychrotrophs*، أليفات الاعتدال *Mesophiles*، أليفات الحرّ *Thermophiles*، أليفات الحرّ المفرط *Hyperthermophiles*.

وتوجد جراثيم واسعة الأُلفة للحَرّ Eurithermophiles وتمثّل الأنواع أليفة الاعتدال اختيارياً، وكذلك الجراثيم ضيّقة الألفة للحرّ Stenothermophiles التي توجد في الأسمدة العضوية Composts (الشكل 2-3) والمجاري المائية الساخنة والمناطق الساخنة في المحيطات، كأنواع الجنس *Thermobacteroides*، وأنواع الجنس *Thermomicrobium* التي تتميّز بدرجة حرارة مثالية 105 ْم.

وتوجد جراثيم متحمّلة للحرّ Thermoduric وهي تمثّل الأنواع المقاومة للحرارة المفرطة في شكلها الإعاشيّ، وإن غاب الحدّ الفاصل للتحمّل.

وتوجد جراثيم متحمّلة للبرودة Psychrotolerant، وهي الأكثر انتشاراً من أليفة القَرّ ويمكن عزلها من التربة والمياه في المناخ المعتدل، وتنمو جيّداً في درجة حرارة تتراوح بين 20 – 40 ْم، وتضمّ أنواعاً مختلفة من الأحياء الدقيقة.

الشكل 2-3

أحد أنواع العصيّات أليفة الحرّ معزولة من كداسة من الكمبوست في الدرجة 55 ْم

وتبدي درجة الحرارة تأثيراً مباشراً في العوالق النباتيّة، إذ يتحمّل كلّ مجموعة من العوالق النباتيّة درجة حرارة في مجال معيّن، وتأثيراً غير مباشر بسبب ارتباط درجة الحرارة بخواصّ المياه، ومن اللافت للانتباه التغيّرات الكبيرة التي تبديها زراعة الطحالب في المختبر مقارنة بالبيئة الطبيعيّة، فمثلاً، عزلت *Chlorella* من بحيرة باردة لا تزيد درجة الحرارة فيها على 7 ْم مع أنّ الدرجة المثاليّة لها هي 20 ْم، ومن الممكن أن تقوم العوالق النباتيّة بالتركيب الضوئيّ في درجة حرارة متطرّفة، كما في القارّة القطبيّة الجنوبيّة حيث تكون درجة الحرارة دون الصفر أو على المسطّحات الطينيّة Mudflats الاستوائيّة حيث تبلغ درجة الحرارة 30 ْم أو أكثر.

ومن الممكن أن تبدي أنواع معيّنة من العوالق النباتيّة نمطاً موسميّاً تكون درجة الحرارة فيه عاملاً بيئيّاً محدّداً، فمثلاً، تزدهر السوطيّات النارية *Dinoflagellates* في البحار المعتدلة في الصيف نظراً لتحمّلها الشديد للحرارة، ويرتبط تتابع الأنواع في الانفجار الربيعيّ في البحار المعتدلة بدرجة الحرارة، وتوجد أنواع متحمّلة للبرودة في بداية الربيع وأخرى تفضّل الظروف الأكثر دفئاً في أواخر الربيع وبداية الصيف، على الرغم من أنّ التّتابعات الموسميّة للعوالق النباتيّة تحدث في المياه القطبيّة الشماليّة والجنوبيّة وفي البحار الاستوائيّة.

ويؤدّي ارتفاع درجة حرارة المياه إلى انخفاض تركيز الأكسجين O_2 المذاب (المهمّ للتنفّس) الذي يصبح عاملاً محدّداً Limiting factor للنموّ، ويترافق التطبّق الحراريّ Thermal Stratification الذي يحدث في البحار والبحيرات الكبيرة في المناطق المعتدلة بوجود منطقة الانحدار الحراري Thermocline في الصيف في أثناء وجود المناخ الهادئ، الأمر الذي يؤدّي إلى عزل الطبقة العليا من المياه والعوالق النباتيّة الموجودة فيها عن الطبقة السفلى، ويمكن أن تحدث طبقات حراريّة عكسيّة في مياه البحيرات في أواخر الشتاء عند انخفاض درجة حرارة الطبقة العليا إلى أدنى من تلك الموجودة في أعماق المياه.

وتسبّب الرياح انحرافاً قليلاً لسطح المياه وتحريك الانحدار الحراريّ والطبقة العليا إلى أسفل حتّى مسافة ملحوظة مع اتجاه الهبوب على المياه، ويحدث الخلط العمودي في الربيع والخريف (الانقلاب الربيعيّ أو الخريفيّ)، الذي يسمح بخلط المغذيّات وإتاحتها للعوالق النباتيّة.

3.1 الضغط Pressure

– الضغط الحلوليّ Osmotic Pressure

وتنمو غالبيّة الجراثيم باستثناء الأنواع البحريّة جيّداً على تراكيز منخفضة من ملح الطعام في ضغط حلوليّ معتدل، ويرتبط نموّ الخلايا على نحو واضح بمحلول عالي الضغط الحلوليّ (تركيز المواد الذائبة $\leq 50\%$)، بسبب الانكماش Plasmolysis وتجفاف المادّة الحيّة.

توجد الجراثيم أليفة الملوحة Halophiles، مثل: أنواع *Halobacterium* و*Pseudomonas* و *Bacillus* في الأسماك المملّحة والموادّ الأخرى، وهي تنمو في تراكيز ملحيّة عالية كالأوساط الغذائيّة الحاوية 10 - 15% من ملح الطعام.

وإن توقّف العمليات المنتِجة للطاقة في منطقة الغلاف السيتوبلاسمي (المسؤو عن ارتفاع الضغط الحلوليّ في الخليّة عمّا في المحيط) يؤدّي إلى توقّف نموّ الخلاي بسبب زيادة تركيز الأملاح، فالطاقة الناتجة تمنع دخول الأملاح إلى الخلايا.

ولكنْ لِمَ لا تتحمّل الخميرة 30% من ملح الطعام مع أنها تنمو في وسط عالي التركيز من سكّر القصب؟.

ولِمَ تعجز الجراثيم عن النموّ في أوساط خالية من ملح الطعام؟.

توجد أنواع متحمّلة للملوحة Halotolerant وأنواع متحمّلة للملوحة المفرطة Extreme halophiles وأخرى أليفة للجفاف Xerophiles.

ويؤدّي الضغط الحلوليّ إلى تخفيض نسبة الماء في الفطريّات نحو 50 - 70% في المحاليل السكّريّة ونحو 20 - 25% في المحاليل الملحيّة، غير أنّ بعض الفطريّات، مثل: أعفان *Aspergillus* والخمائر يمكنها أن تتحمّل شروطاً أقسى.

- الضغط الآليّ Mechanical Pressure

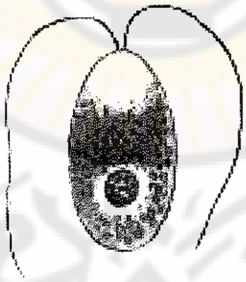
تنمو غالبيّة الجراثيم على نحو جيّد في الشروط العادية من الضغط الذي لا يتّصف بتأثير فعليّ في الجراثيم الأرضيّة، غير أنّ جراثيم الأعماق التي تعيش في البحار والمحيطات أو في آبار النفط تحت ضغوط مائيّة مرتفعة تستأثر بأهميّة كبيرة، ففي درجات الحرارة العاديّة يؤدّي الارتفاع الكبير حتى 10 آلاف ضغط جويّ إلى تخريب البروتينات، ومن المحتمل أن يعكس ارتفاع الضغط التأثير الضارّ لدرجات الحرارة الزائدة على الدرجة المثاليّة لجملة إنزيميّة معيّنة، الأمر الذي يؤدّي إلى صون الخلايا، في حين يؤدّي ارتفاع الضغط المائيّ في درجات الحرارة الأقلّ من الدرجة المثاليّة إلى توقّف النموّ تماماً، وتكون الفاعليّة الإنزيميّة هي العامل المحدّد للنموّ، ويمكن أن يمنع الضغط المائيّ المرتفع النموّ تماماً في درجات الحرارة المعتدلة إذ يسبّب اضطراباً في طريقة تجمّع الإنزيمات في الخليّة.

4.1 العكر Turbidity

يعدّ العكر السبّب الأساسيّ في تخفيض شدّة الضّوء في المياه إذ تمتزّ الجزيئات المسبّبة له الأشعّة الضوئيّة وتحدّ من نفاذيّتها نحو الأعماق، الأمر الذي ينعكس بصورة سلبيّة على الطحالب التي تعتمد على الضوء في حياتها فتقلّ كفاءتها نتيجة انخفاض التركيب الضوئيّ وتتقلّص منطقة انتشارها الشاقوليّ.

5.1 الملوحة Salinity

تتباين درجة ملوحة المياه بين مياه متوسّطة الملوحة Brackish في مصبّات الأنهار ومياه شديدة الملوحة في أعالي البحر، الأمر الذي يساعد على تكوين حواجز لانتشار العوالق النباتيّة في المياه، ويمكن تقسيم الطحالب إلى أنواع واسعة مدى الملوحة Euryhaline تتحمّل تراكيز ملحيّة متباينة في مصبّات الأنهار ومياه البحر المخفّف جدّاً إلى مياه شديدة الملوحة، مثل: *Dunaleilla* (الشكل 2-4)، وأنواع ضيّقة مدى الملوحة Stenohaline توجد في مدى محدود للتركيز الملحيّ، حيث تعاني خلايا العوالق النباتيّة البحريّة ضيّقة مدى الملوحة التشوّه Distortion في المياه العذبة وربما التفجير، ويقتصر وجود الازدواجيّات (من الطحالب) على المياه العذبة حيث تعاني الانكماش البلاسميّ في مياه البحر.



الشكل 2-4 طحالب *Dunaleilla*

6.1 التيّارات Currents

تنشأ التيّارات البحريّة بسبب الرّياح وتباين درجة الحرارة واختلاف الكثافة، وتخضع حركتها بصورة مباشـرة لاتجاه الرّياح وشـدّتها والقـوّة الناجمة عن دوران

الأرض حول نفسها التي تؤدّي إلى انحراف الأجسام المتحرّكة باتجاه عقارب الساعة في نصف الكرة الشماليّ (نحو اليمين) وبعكس عقارب الساعة في نصف الكرة الجنوبيّ (نحو اليسار)، وتعادل قوّة التأثير الصفر عند خطّ الاستواء وتبلغ حدّها الأقصى عند القطب، وتؤدي إلى انحراف التيّارات البحريّة السطحيّة بزاوية 45 درجة مئويّة بالنسبة لاتّجاه الرّياح، وتزداد هذه الزاوية مع الاتجاه نحو الأعماق، وتنخفض سرعة التيّارات تدريجيّاً حتّى تنعدم عند عمق معيّن.

وتؤثّر التيّارات في توزّع الأحياء المختلفة وانتشارها فتعدّ وسيلة نقل من منطقة لأخرى أو تؤدي إلى نموّ جماعات نباتيّة أو حيوانيّة في منطقة تبدو أوّل وهلة كأنّ موقعها الجغرافيّ غير مناسب.

ويمكن التمييز بين ثلاثة أنماط من التيّارات: سطحيّة وعميقة وصاعدة، وتكتسب التيّارات الصاعدة أهميّة كبيرة بسبب وفرة الأملاح المعدنيّة المغذّية فيها، الأمر الذي يجعلها تعطي نحو 50% من الإنتاج العالميّ للأسماك وإن كانت مساحتها صغيرة في المحيط العالميّ (لا تتجاوز 0.1 % منه).

7.1 الإشعاعات Radiation

وإن كانت الطاقة الضوئيّة ذات أهميّة للطحالب والجراثيم الضوئيّة التغذية، فإن الأشعة فوق البنفسجية UV ضارّة بها، وتتميّز الأشعة السينيّة X- Rays بتأثير مميت للأحياء الدقيقة ويمكن استعمالها كعامل تطفّريّ، وتتميّز أشعة غاما Gamma Rays بتأثير قاتل للأحياء الدقيقة وتستعمل في تعقيم الأغذية والأدوات وغيرها.

وتؤدّي الأشعة إلى تشرّد محتوى الخليّة من الماء ومن جزيئات الأكسجين وتتفاعل الشوارد الناتجة مع مكوّنات الخليّة، فيتغيّر التركيب الجزيئيّ ولاسيّما الدنا DNA وتتشوّه المادّة الوراثيّة، غير أنّ الخليّة يمكن أن تصلح ذاتها نسبيّاً.

8.1 التوتّر السّطحيّ Surface tension

يعدّ الوسط ذو التوتّر السّطحيّ المرتفع نسبيّاً ملائماً لنموّ غالبيّة الجراثيم، إذ يؤدّي انخفاض التوتّر السّطحيّ للوسط إلى تغيير نفاذيّة الجدار الخلويّ (السّطح الخارجيّ) وكذلك العمليّات الفيزيولوجيّة داخل الخليّة.

9.1 الرطوبة والجفاف Moisture and Dry

يكوّن الماء نسبة كبيرة جداً من وزن الخليّة في الأحياء الدقيقة، وتزداد أهميّته للنموّ والتكاثر، فمثلاً: يبدو وجود طبقة غشائيّة من الماء ضرورياً للخليّة الفطريّة لكي تنتشر عبرها الموادّ الغذائيّة والإنزيمات، غير أنّ الرطوبة العالية لا تسمح بعمليّة تبوّغ غالبيّة الفطريّات الخيطيّة، ويكون الجفاف الشّديد مثبّطاً لنموّ الأحياء الدقيقة.

2. التأثيرات الكيميائيّة Chemical Effect

1.2 المغذّيات Nutrients

يعدّ نتروجين الأمونيا $N:NH_4^+$ المصدر النترجينيّ المفضّل من الأملاح اللاعضويّة للعوالق النباتيّة التي تستعمله في هذه الصورة مباشرة، وتكون تراكيز الأمونيا منخفضة ومتباينة في مياه البحر والمياه العذبة غير الملوّثة، غير أنّ الجراثيم المفكّكة للمادّة العضويّة والمخلّفات الحيوانيّة توفّر هذه المادّة، وتكون المستويات العالية للملوّثات العضويّة الناجمة عن المخلّفات السائلة المنزليّة أو الزراعيّة المصدر الأساسيّ للأمونيا في الأنهار التي يمكن أن تحملها إلى البحيرات أو مصبّات الأنهار.

ويعدّ نتروجين النترات $N:NO_3^-$ مصدراً مهمّاً للعوالق النباتيّة، ويوجد بتراكيز أكبر من الأمونيا في المياه غير الملوّثة، ويتّصف بتغيّرات موسميّة في المنطقة المضاءة، وتتحوّل النترات إلى أمونيا في الخلايا، ويوجد النتريت بكميات أقلّ كثيراً من النترات، ولا يوجد بكميّات معنويّة إلّا عند انخفاض تراكيز الأكسجين، ويُرجع النتريت مباشرة إلى أمونيا في الخليّة، وتنتشر الجراثيم الزّرقاء المثبّتة للنتروجين في العوالق النباتيّة بالمياه العذبة ولكنّها أقلّ شيوعاً في مياه البحر.

ويوجد الفسفور في الشكل اللاعضويّ أو العضويّ بالمياه، ويمثّل أورثوفسفات PO_4^{-3} المصدر الأساسيّ في البحيرات والبحار، ومن اللافت للانتباه أن خلايا العوالق النباتيّة تتّصف بقدرة على تكديس Accumulation احتياطات كبيرة من الفسفات تزيد على الاحتياج المباشر عند توافر المغذّيات ويدعى ذلك استهلاك الرفاهيّة Luxury Consumption إذ تكون متاحة عند انخفاض تركيز الفسفات في الوسط.

ويستعمل بعض العوالق النباتيّة الفسفور في الشكل العضويّ عند انخفاض الفسفات في البحار والمياه العذبة، إذ يرافق انخفاض الفسفات ازدياد تركيز إنزيمات Phosphatase القلويّة وبالعكس، ويمثّل استعمال هذه المركّبات، دون حدوث معدنة كاملة، مسألة مهمّة في تدوير مركّبات الفسفات العضويّة في المنطقة المضاءة.

ويتميّز السيليس في شكله المذاب بأهميّة خاصّة للمشطورات، فهو مكوّن لتركيب الجدر الخلويّة ومعدنتها بالسيليس، وتركيب الهياكل الأنبوبيّة في السوطيّات السيليسيّة، والحراشف السيليسيّة في بعض السوطيّات ذات الحراشف، ويمكن أن تتراوح كميّة السيليس في الجدر بين 26 – 63% من الوزن الجاف لبعض نماذج المياه العذبة، ويوجد السيليس المذاب في المياه الطبيعيّة بتراكيز منخفضة في أثناء النموّ الشديد للمشطورات، حتى تصبح التراكيز المنخفضة جدّاً منه في البحيرات (0.5 ملغ /ل) عاملاً مثبّطاً، وإن كان بعض الأنواع قادراً على النموّ بجدر سيليسيّة رقيقة جدّاً وحتّى بأعداد كبيرة في الانفجار الربيعيّ كالنوع البحريّ *Skeletonema*.

تحدث عمليّة تدوير السيليس في البحار ويؤدي تفتيت جدر المشطورات عند رعي العوالق الحيوانيّة دوراً أساسيّاً، وقد تزيد الأملاح المذابة معدّلات التدوير، وتؤثّر دوريّة المشطورات في المياه العذبة في معدّل تدوير السيليس الذي يختلف باختلاف نوع المشطورات السائدة، ويعدّ استنزاف السيليس فيها عاملاً محدّداً لنموّ المشطورات ويكون ذلك أقلّ أهميّة في مياه البحار بسبب سرعة التدوير.

وتكون تراكيز الكلسيوم والمغنزيوم والبوتاسيوم كافية لاحتياجات العوالق النباتيّة، ولا يبدي الكبريت تحديداً لنموّها الذي يتطلّب كميات صغيرة جدّاً من العناصر النادرة Trace، غير أنّ الكميات غير الكافية تصبح عاملاً محدّداً للنموّ (في المختبرات فقط)، ومن أكثر العناصر النادرة أهميّة: الحديد الذي يوجد في المياه بالشكلين الغرويّ والمذاب، ولا يبدي المنغنيز الثنائيّ Mn^{2+} تحديداً للنموّ مع أنّ وفرته منشّطة، وينتشر النّحاس Cu^{2+} غير أنّه يكوّن مركّبات ثابتة مع الموادّ العضويّة، ويرافق عدداً من الإنزيمات وهو مهمّ للتركيب الضوئيّ ووفرته تؤدّي إلى السمّيّة، ويكون الزنك والكوبلت والموليبدن مهمّاً للطحالب، ولم يثبت دورها عاملاً محدّداً.

وتتميّز العوالق النباتيّة بالتغذية الضوئيّة المجبرة كالنباتات الراقية، غير أنّ غالبيّة الطحالب تكون قادرة على الانتقال بسهولة جداً في شروط معيّنة إلى تمثّل المركّبات العضويّة المختلفة في التغذية الغيريّة الضوئيّة، مثل: غالبيّة أنواع الطحالب الصفراء المخضرّة والمشطورات والطحالب الخضراء وغيرها حيث تنمو وتتكاثر على المركّبات العضويّة المناسبة في الظلام أو في الضوء مع غياب CO_2، وتتطلّب أشكال من الطحالب وجود عوامل نموّ Auxotrophic من الموادّ العضويّة الفعّالة فيزيولوجيّاً ولاسيّما الفيتامينات، مثل: B_{12}, B_1 والبيوتين Biotin التي تنتجها الجراثيم في البيئة وتضاف عادة إلى أوساط الزرع، ويرتبط ذلك بالخصائص الوراثيّة للسلالة، في حين يتمكّن بعض الطحالب من إنتاج الفيتامينات.

ويوجد الكربون اللاعضويّ المفيد للعوالق النباتيّة بثلاثة أشكال مختلفة هي غاز CO_2 المذاب في المياه، وشوارد البيكربونات HCO_3^-، وشوارد الكربونات CO_3^- التي تتوازن مع بعضها وتكوّن جملة CO_2، ويعدّ CO_2 المصدر الكربونيّ المفضّل للعوالق النباتية، إذ ينتشر بسهولة من المياه إلى الخليّة ويستعمل مباشرة في عمليّة التثبيت Fixation، ومن المحتمل أن تأخذ الخليّة البيكربونات بالنقل الفعّال نتيجة مشاركة إنزيمات Carbonic anhydrase والصانعات الخضراء في تثبيت CO_2، غير أنّه لا يتمكّن جميع أنواع العوالق النباتيّة من تحقيق ذلك.

فمثلاً: تعتمد مشطورات *Asterionella formosa* في المياه العذبة على CO_2 الأمر الذي يعدّ عاملاً محدّداً لانتشار أنواع تستعمل البيكربونات عند توافرها، وفي المياه ذات التطبّق الحراريّ حيث تنتشر جماعة غزيرة من العوالق النباتية في الطبقة العليا الدافئة يمكن أن تنخفض مستويات CO_2 إلى الصفر، وتزيد فاعليّة التركيب الضوئيّ قيم pH الأمر الذي يفسح المجال لازدياد أنواع تستعمل البيكربونات.

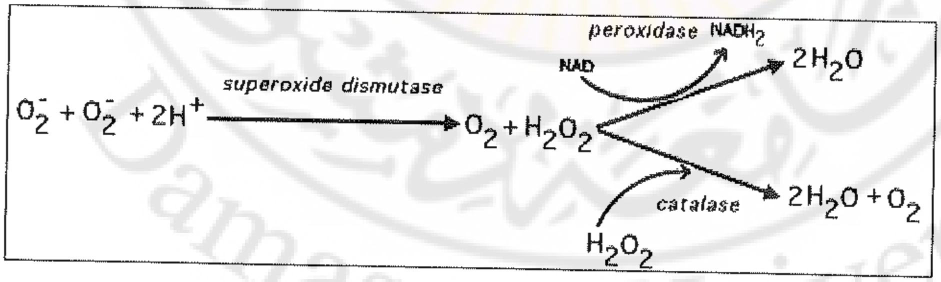
ويثبّط تراكم CO_2 في وسط الزرع نموّ الفطريّات كالنوع *Candida utilis* على نحو قابل للعكس، وتثبّط تراكيزه العالية نموّ *Phymatotrichum* من الفطريّات الناقصة، في حين تنشّط مثل هذه التراكيز العالية نموّ النوع *Blastocladia ramosa* من الفطريّات البدائيّة، وتتحمّل الفطريّات تراكيز عالية من CO_2، كالجنس

Fusarium (%75.3) والنوع *Aqualinderella fermantans* من الفطريّات البيضيّة (99 %)؛ التي لا تنمو جيّداً في وجود الأكسجين، وتنتج التراكيز العالية من CO_2 عن استقلاب الفطريّات والأحياء الأخرى.

2.2 تركيز الأكسجين Oxygen Concentration

يعدّ الأكسجين مكوّناً عاماً للخلايا التي تحصل عليه بكميّات كبيرة من الماء، غير أن بدائيّات النواة تبدي مجالاً واسعاً من الاستجابة للأكسجين O_2، وترتبط هذه الاستجابة بوجود إنزيمات متنوعة تتفاعل مع O_2 ومع جذوره المتنوعة التي تتكوّن في الخلايا، وتقسم الجراثيم وفقاً لمتطلّبتها من O_2 على النحو التالي:

(1) الجراثيم الهوائية المجبرة Obligate Aerobes: تنمو في وجود O_2 فقط، مثل: أنواع *Bacillus*، حيث يُفيد O_2 مستقبلاً نهائيّاً للإلكترونات في التنفّس، ويحتوي جميع الأحياء الهوائيّة إنزيمة Superoxide dismutase، ويحتوي جميعها تقريباً إنزيمة Catalase التي تفكك بيروكسيد الهدروجين، وهناك جراثيم أليفة قلّة الأكسجين Microaerophilic التي تمثّل مجموعة وسطيّة تنمو جيّداً في وجود كميّات ضئيلة من O_2 (دون 0.2 جو) ولا تنمو في غيابه، مثل: *Lactobacillus plantarum* وبعض أنواع *Corynebacterium*، وإن كانت جراثيم معيّنة تتحمّل الهواء Aerotolerant كجراثيم حمض اللبن التي يعوزها الكاتالاز فإنها ترجع بيروكسيد الهدروجين إلى ماء بإنزيمات Peroxidase الآخذة للإلكترونات من $NADH_2$.



فعل إنزيمات superoxide dismutase, catalase and peroxidase التي تزيل سمّية detoxify جذور الأكسجين التي تنشأ في الأحياء حتماً في وجود الأكسجين، وتحدّد مساهمة هذه الإنزيمات في الخليّة قابليّتها للحياة في وجود الأكسجين.

(2) الجراثيم اللاهوائيّة المجبرة Obligate Anaerobes: تنمو في غياب O_2، وتفتقر لإنزيمات Superoxide dismutase و Catalase و/أو Peroxidase فتخضع لأكسدة مميتة بوساطة جذور O_2 المتنوّعة عندما تتعرّض للأكسجين، مثل: *Clostridium acetobutylicum*، Methanogens، وبعض Bacteriodes. ويمكن أن تعيش بالتخمّر Fermentation والتنفس اللاهوائيّ والتركيب الضوئيّ الجرثوميّ أو بعملية إنتاج الميتان Methanogenesis.

(3) الجراثيم اللاهوائيّة Anaerobes (أو الهوائيّة Aerobes) الاختيارية Facultative: تنمو في الظروف الهوائيّة واللاهوائيّة، وتحتوي إنزيمات Catalase وSuperoxide dismutase، فهي لا تتطلّب O_2 ولكنّها تستعمله لو كان متاحاً، ففي الظروف اللاهوائيّة تنمو بالتخمّر، وفي وجود O_2 تتحوّل إلى التنفّس، مثل: الأنواع *Erwinia carotovora*، *Streptococcus cremoris*.

وتكون الجراثيم اللاهوائيّة المتحمّلة للأكسجين Aerotolerant لاهوائيّة فعلاً ولكنّها غير حسّاسة لوجود O_2، تعيش بالتخمّر أكان O_2 موجوداً أم غير موجود، مثل: أنواع من *Clostridium*، وتمتلك هذه الجراثيم إنزيمة Superoxide dismutase ولذلك فإنّ تراكم بيروكسيدالهدروجين لا يقتلها في وجود O_2، بل يثبّط نموّها.

ويحدث تسمّم للجراثيم اللاهوائيّة بسبب الفاعليّة العالية للوحدات الحرّة من فوق الأكسيد O_2^- المتكوّن نتيجة تعرّض الفلافوبروتينات المرجعة والبروتينات المرجعة الحاوية الكبريت والحديد للأكسجين، وفق المعادلة الآتية:

$$2\,O_2^- + 2\,H^+ \xrightarrow{\text{Superoxide dismutase}} H_2O_2 + O_2$$

وتوجد إنزيمة Superoxide dismutase في الجراثيم الهوائيّة والمتحمّلة للأكسجين، في حين لا توجد في الجراثيم اللاهوائيّة المجبرة.

وهناك جراثيم تنمو في وجود الأكسجين مع نسبة تتراوح بين 5 – 10% من CO_2، مثل :جراثيم النوع *Neisseria gonorhoeae*.

ويعدّ الأكسجين O_2 ضرورياً لنموّ الفطريّات، ويكون مهمّاً لتركيب الموادّ العضويّة داخل الأفطورة (المشيجة) Mycelium، كما تستعمل فطريّات النوع *Mucor rouxii* مصادر مختلفة من الكربون في وجود الأكسجين، في حين تستعمل الهكسوزات في غياب الأكسجين فقط، وتنمو في غياب تام للأكسجين أفراد النوع *Aqualinderella fermantans* من الفطريّات البيضيّة.

3.2 دالّة الهدروجين (الرقم الهدروجيني) pH

تتباين pH، أو تركيز شوارد الهدروجين $[H^+]$، في البيئة الطبيعية بين 0.5 في الترب الأكثر حموضة ونحو 10.5 في أكثر البحيرات قلويّة، وتنمو غالبيّة الجراثيم في البيئات الطبيعيّة ذات القيم القريبة من الاعتدال $pH = 7$، وتقع حدود نطاقها الحمضي بين 4 – 6 ونطاقها القلويّ بين 8 – 9، وتكون البيئات شديدة الحموضة أو القلويّة مثبّطة لنموّها وتكاثرها، ويتمكّن بعضها من النموّ في بيئات مفرطة الحموضة أو القلويّة، ولكلّ منها قيمة مثاليّة وقيمة دنيا وأخرى قصوى من pH (الشكل 2–4)، واعتماداً على الألفة لقيمة دالّة الهدروجين تقسم الجراثيم على النحو الآتي:

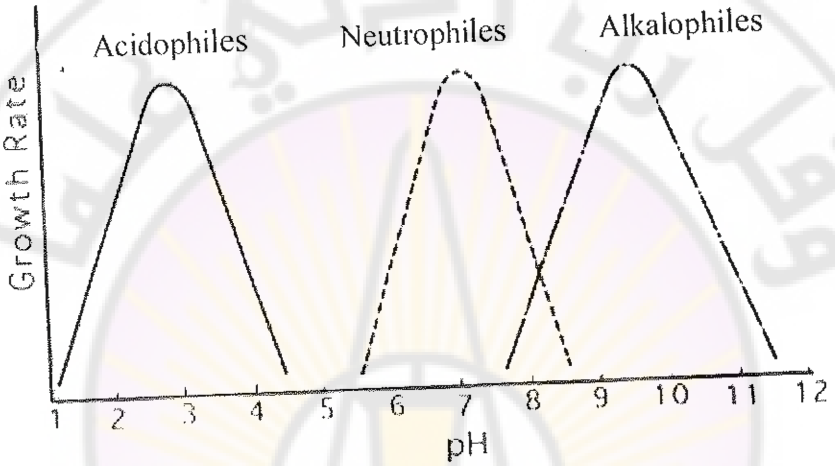
(1) أليفة الحموضة Acidophiles: تنمو على نحو أفضل في قيمة مثاليّة لدالّة الهدروجين pH دون الاعتدال (7.0)، فمثلاً: تنمو جراثيم *Acetobacter* المنتجة للخلّ Acetic acid في وسط شديد الحموضة $pH = 1$، وتكون القيمة المثاليّة لنموّ *Thiobacillus thiooxidans* بين 2 – 2.8 وتدعى مجبرة الألفة للحموضة Obligate Acidophiles، وتكون القيمة المثاليّة لنموّ البدئيّات *Archaea* كالجنس *Sulfolobus* بين 1 – 5، والجنس *Thermoplasma* بين 0.8 – 3.

(2) الجراثيم أليفة الاعتدال Neutrophiles: مجموعة الأحياء الدقيقة التي تنمو على نحو أفضل في قيمة الاعتدال لدالّة الهدروجين pH، أو قريبة منها.

(3) الجراثيم أليفة القلويّة Alkalophiles: تنمو على نحو أفضل في قيمة مثاليّة لدالّة الهدروجين pH فوق الاعتدال (7.0)، فمثلاً: تنمو جراثيم التربة في درجات مرتفعة من القلويّة، مثل: *Rhizobium*، وتكون القيمة المثاليّة لنموّ النوع *Thermomicrobium roseum* بين 8.2 – 8.5.

تنتشر الجراثيم الممرضة للإنسان والحيوانات في مجال أضيق من قيمة دالّة الهدروجين يقع بين 7.2 – 7.4، مثل: الأنواع *Streptococcus pyogenes*، *Salmonalla typhosa*، *Shigella dysenteriae*.

وبصورة عامة، لا تتحمل الجراثيم الخيطيّة الحموضة، ويعيش بعض أنواعها في قيمة مثاليّة لدالّة الهدروجين pH قريبة من 8.5.



الشكل 2-4

معدّل نمو بدائيّات النواة في المجالات الأساسيّة من pH، وتنمو غالبيّة الجراثيم حرّة العيش فوق معدّل pH نحو 3 وحدات.

ويؤدّي استعمال الأحياء الدقيقة لمختلف الموادّ الغذائيّة في وسط الاعتدال من pH إلى إنتاج حموض أو قلويّات تغيّر قيمة pH الوسط، الأمر الذي يحدّ نموّها أو يثبّطه تماماً، فمثلاً: يؤدّي استقلاب السكّريّات وتحوّلها بفعل الفطريّات إلى حموض عضويّة كالبيروفيك والستريك وغيرها إلى انخفاض قيمة pH، نتيجة تكوين حمض الكربون، ولا تتمكّن فطريّات *Sordaria* من تركيب ما تحتاجه من التيمين في قيم بين 3.6 – 3.8، إذ تكون قيمة pH مثاليّة بين 4 – 8 لفاعليّة معظم الإنزيمات، ولذلك تضاف إليها محاليل الصون Buffers، وتُضاف مادّة قلويّة غير قابلة للذوبان مثل كربونات الكلسيوم أو المغنزيوم إلى الوسط المنتِج للموادّ الحمضيّة، في حين يصعب التخلّص من التأثير القلويّ لنموّ الجراثيم المرجعة للكبريتات أو النترات.

وتؤثّر قيمة pH في بعض الشوارد الحرّة أو المعقّدات المستقرّة، فمثلاً: توجد الشوارد الحرّة للمغنزيوم والفسفات والحديد والزنك والكلسيوم في القيم المنخفضة لدالّة الهدروجين التي تؤثّر أيضاً في النفاذيّة الخلويّة، وتؤدّي القيم المرتفعة من pH إلى إشباع الغشاء السيتوبلاسميّ بشوارد الهدروكسيل، الأمر الذي يعرقل عبور الشوارد السالبة، وتؤدّي القيم المنخفضة إلى إشباع الغشاء السيتوبلاسمي بشوارد الهدروجين، الأمر الذي يعرقل عبور الشوارد الموجبة، كما تؤثّر قيمة دالّة الهدروجين في تكوين المعقّدات المستقرّة، إذ يكون حمض البارا أمينو بنزويك حرّاً وسهل التمثّل عندما تكون قيم pH منخفضة.

وتتميّز دالّة الهدروجين بأهميّة كبيرة في حياة الأحياء المائيّة، وترتبط مباشرة بجملة CO_2، إذ تنخفض تراكيز CO_2 عند نشاط التركيب الضوئيّ فتتحوّل الكربونات إلى ثنائي كربونات ويتحوّل حمض الكربون إلى غاز CO_2، أمّا في الوسط الحمضيّ فيميل التوازن باتجاه إنتاج CO_2 وبالعكس تزداد نسبة ثنائي الكربونات في الوسط القلويّ حتى ينفد CO_2 عندما تزيد القلويّة على 9.

تتراوح قيم pH في المياه العذبة الطبيعيّة بين 6.5 – 9، وتبلغ في مياه البحار نحو 8.3، وقد ترتفع قليلاً في الطبقات السطحيّة في أثناء نشاط التركيب الضوئيّ، وتنخفض في الأعماق حتى 7.5 بسبب تفكيك المواد العضويّة على عمق 800 م، وتتّصف مياه البحر عموماً بصفة محاليل الصون، ويمكن استعمال الطحالب دالّات على تغيّرات قيم pH ولاسيّما المشطورات، فمثلاً: يعدّ انخفاض أعداد العوالق النباتيّة مثل أنواع *Cyclotella* من الدالّات الأوليّة على انخفاض قيم دالّة الهدروجين.

4.2 الموادّ الكيميائيّة Chemicals

تخفّض المنظّفات Detergents التوتّر السطحيّ للسوائل أو الموادّ المبلّلة، مثل: أنواع الصابون المختلفة، وتعدّ متوسّطة القوّة في تأثيرها، وتُضاف اليوم بعض المواد الكيميائيّة المطهّرة إلى الصابون كالفينول ومركّبات الأمونيوم الرباعيّة وحمض البوريك وغيرها وفقاً لاستعمالاته المختلفة، فيبدو أكثر فاعليّة في التنظيف والتطهير.

وتتميّز المنظّفات الشـــارديّة السالبة Anionic بتأثير شواردها، مثل: كبريتات

لوريل الصوديوم Sodium lauryl sulfate، وتتميّز المنظّفات الشارديّة الموجبة Cationic بتأثير شواردها التي تبدو أكثر فاعليّة في إبادة الأحياء الدقيقة، وتتمثّل بمركّبات الأمونيوم الرباعيّة، مثل: كلوريد السيتيلبريدينوم Cetylpridenum chloride، ولها أسماء تجاريّة مختلفة، وتؤثّر في الجراثيم الموجبة والسالبة بصبغة غرام بتراكيز مبيدة بين 0.1 – 0.01 %، وتثبّط التراكيز المنخفضة جداً نموّ الجراثيم (ولها تأثير مبيد للفطريات وبعض الأوالي الحيوانيّة، وتكون الفيروسات أكثر مقاومة لتأثيرها)، ولذلك فهي تستعمل على نطاق واسع للتطهير والتعقيم في مصانع الأغذية والمشروبات الغازية والألبان، في حين لا يتّصف النّمط غير الشارديّ Nonionic detergents بتأثير مطهر.

يستعمل المحلول المائي **للفينول** 2 – 5% لتعقيم الأدوات والأجهزة والمناضد والأرضيات، وتقاومه الفيروسات والأبواغ الجرثوميّة بوضوح، وتكون مركّباته موادّ سامّة تقتل الخلايا الإعاشيّة، ويعدّ **الإيتانول** بتركيز 50 – 70% أكثر الكحولات استعمالاً للتطهير الخارجيّ ولكنّه لا يُستعمل في التعقيم لأنّ تراكيزه المؤثّرة في الخلايا الإعاشيّة غير مؤثّرة في الأبواغ، ويكون **الميتانول** أقلّ قدرة منه على التعقيم، وتؤدّي الكحولات إلى تجفاف الخلايا وموتها، واللافت للانتباه أنّ الكحول المطلق عامل مثبّط بسبب سرعة التجفاف، ويعدّ **اليود** أهمّ المطهّرات السطحيّة للجلد في الأعمال الطبيّة، ويتميّز صبغ اليود بتأثير مبيد لِطَيف واسع من الجراثيم وكذلك للفطريّات والفيروسات، إذ يُستعمل محلوله في الكحول (7% يود في محلول يود البوتاسيوم في 83% إيتانول) أو في محلول مائي من يود البوتاسيوم (5% يود في محلول 10% يود البوتاسيوم) بكثرة في معالجة الجروح والخدوش للوقاية من الإنتانات الجلديّة.

ويعدّ **غاز الكلور** أو مركّباته المُطلِقة لغاز الكلور من أهم المطهّرات الكيميائيّة، ويستعمل الغاز المضغوط في تعقيم المياه، ويمكن استعمال عدد من مركّباته السامّة:

يُستعمل الكلورين Chlorine أو الهيبوكلوريتات على نطاق واسع في التطهير بتراكيز مختلفة في صورة سائل أو مسحوق، إذ تُستعمل المركبات الحاوية 5 – 7% هيبوكلوريت الكلســيوم في تطهير الأدوات والأجهزة بمعامل الألبان والأغذية ومعامل

تعبئة المياه الغازيّة وفي حمّامات السباحة، ويمكن استعمال محلول 1% من هيبوكلوريت الكلسيوم في تطهير الأدوات المنزلية.

وتعدّ الكلورأمينات Chloramines أكثر ثباتاً من مركّبات الهيبوكلوريتات Hypochlorites وبذلك تضمن فترة أطول للتعقيم، وأبسطها المونوكلورأمين، ويُستعمل .Chloramine T الأكثر تعقيداً بكثرة مطهّراً قويّاً في عدد من الأغراض، ويعود التأثير المعقّم للكلور لتكوين حمض تحت الكلوريّ Hypochlorous (HCl) مع انطلاق الأكسجين المؤكسد الشديد عند إضافة الكلور إلى الماء.

وتبدي غالبيّة **الفلزات الثقيلة** أو مركباتها تأثيراً ساماً في الأحياء الدقيقة، ويكون تأثيرها بتراكيز ضئيلة جدّاً عادة، وتُستعمل موادّاً مطهّرة أو معقّمة، ومن أهمّها: مركّبات الزئبق اللاعضويّة، مثل: كلور الزئبق، ومركّبات الزئبق اللاعضويّة، مثل: الدواء الأحمر (Mercurochrome) ونترات الفضة وكبريتات النحاس.

ويُستعمل **غاز الفورم ألدهيد** الثابت فقط عندما يوجد في تراكيز مرتفعة أو على درجات مرتفعة من الحرارة فهو يتصلّب في درجة حرارة الغرفة، ويمكن الحصول عليه في صورة محلول مائيّ يدعى الفورمالين ذي التركيز 37 - 40% فورم ألدهيد، وهو يفيد في تطهير الأماكن.

وتكون غالبيّة الجراثيم حسّاسة **للحموض والقلويّات**، ولذلك تُستعمل الحموض الضعيفة المثبّطة لنموّ الجراثيم، مثل: حموض البنزويك Benzoic والبروبيونيك Propionic والستريك Citric في حفظ الأغذية، ويمكن لبعض أنواع الجراثيم، مثل: *Mycobacterium tuberculosis* تحمّل حتى 2% من هدروكسيد الصوديوم (NaOH).

وتؤثّر أنواع الصبغة Dyes في الجراثيم على نحو متباين، فمثلاً: تمنع صبغة البلّورة البنفسجيّة بتركيز 10^{-5} في الآغار المغذيّ نموّ الجراثيم الموجبة بصبغة غرام دون أن تؤثر في الجراثيم السالبة بصبغة غرام، باستثناء الجراثيم المقاومة للحموض الحسّاسة لهذه الصبغة، ويمكن لصبغة الخُضرة الزاهية Brilliant green وأخضر المالاكيت أن تمنع نموّ الجراثيم الموجبة بصبغة غرام دون تلك الســالبة بهذه الصبغة،

الأمر الذي ساعد في دراسة درجة حساسيّة الجراثيم تجاهها وكذلك إيجاد أوساط غذائيّة اصطفائيّة Selective لتنمية الجراثيم، ولاسيّما في المجالات الطبيّة والصحّة العامّة، إلى جانب ذلك يمكن استعمال بعض الصباغ مواداً مطهّرة.

وتُستعمل مركّبات **السلفوناميد** Sulfonamides الصُنْعيّة بمفردها أو مع Trimethoprim في علاج عدد من الأمراض الجرثوميّة، فهي مثبّطة لنموّ الجراثيم، مثل: *Escherichia coli* المسبّبة لإنتانات الجهاز البولي، وكذلك جراثيم الأنواع *Streptococcus* pneumonia، *Haemophilus influenzae* المسبّبة للإلتهاب الرئوي في الأطفال، وجراثيم *Shigella*، *Nocardia* وغيرها، والسلفوناميدات رخيصة الثمن وتتميّز بتأثيرات جانبيّة.

وتتميّز **الصادّات** Antibiotics بتأثير مبيد للأحياء الدقيقة أو مثبّط لنموّها أو أنشطتها بتراكيز منخفضة لتأثيرها، وتُستعمل مواداً كيميائيّة طبيعيّة في العلاج الطبّيّ للأمراض التي تسبّبها الأحياء الدقيقة، ونتيجة للطّلب المتزايد أمكن الوصول إلى إنتاج بعضها في الصناعة الكيميائيّة على نطاق واسع، وأما البقيّة فلا بدّ من إنتاجها اعتماداً على الأحياء الدقيقة الصناعيّة، وكثيراً ما تنتج معامل الأدوية اليوم خليطاً لنوعين أو أكثر من الصّادّات المتباينة في تركيبها وغير المتداخلة في كفاءتها لمكافحة السلالات والطافرات المقاومة، كما أمكن الحصول على نتائج جيّدة في حال خلط الصّادّات الحيويّة بمركبات السلفوناميد.

وتثبّط **المبيدات** Pesticides نموّ الأحياء الدقيقة، فمثلاً: تثبّط Triforine وTriarimol نموّ الفطريّات، وتثبّط الصّادّات الفطريّة، مثل: Nystatin طيفاً واسعاً من الفطريّات والخمائر، مثل: Candida، ويكون Ketokonazole واسع الطيف ضدّ الفطريّات Candida.

ويتميّز بعض مبيدات الأعشاب والحشرات وديدان النيماتودا بتأثير سلبيّ في بعض الفطريّات في ظروف معيّنة، وربّما لا يؤثّر في بعضها الآخر، وإنّ بعض مستخلصات النباتات كالذّرة أو مستخلصات الفطريّات يمكن أن تبدي تأثيراً مثبّطاً في بعض الفطريّات.

3. التأثيرات الحيويّة Biological Effect

تخضع الأحياء الدقيقة في الأوساط الطبيعيّة (كغيرها من الأحياء) لتأثير مباشر أو غير مباشر لأفراد جماعات الأحياء الدقيقة ذاتها، فتنشأ بينها تآثرات محدّدة ترتبط بالخواصّ الحيويّة للأنواع النامية وكميّة الموادّ الغذائيّة وتيسّرها وخواصّ الو- الفيزيائيّة والكيميائيّة، وترتبط غالبيّة أنواع الأحياء الدقيقة بعلاقة معيّنة مع الأحيـ الأخرى كالنباتات والحيوانات والإنسان، وتكون علاقات التعايش إيجابيّة أو سلبيّة، وتتميّز العلاقات الإيجابيّة بفائدتها، مثل: التكافل والتبادل، في حين تتميّز العلاقات السلبيّة بضررها، مثل: التطفّل والإمراض والمقاومة.

أنماط التعايش Symbiosis

التعايش هو وجود فردين متباينين أو أكثر يعيشان معاً في علاقة مغلقة، وهناك ثلاثة أنماط من علاقات التعايش Symbiotic relationships، هي: التّكافل Commensalism، التّبادل Mutualism، والتّطفّل Parasitism [Prescott et al. 1996]، ويمكن أن تكون العلاقة في كلّ منها ذات تعايش خارجيّ Ectosymbiotic أو علاقة تعايش داخليّ Endosymbiotic، ويبقى أحد الفردين خارج الآخر في علاقة التعايش الخارجيّ Ectosymbiosis، في حين يكون أحد الفردين موجوداً ضمن الآخر في علاقة التعايش الداخليّ Endosymbiosis.

(1) <u>التكافل Commensalism</u>

هو ارتباط شريكين متميّزين من الأحياء يعيشان معاً بطريقة نافعة للشريك الأول ومتعادلة للآخر، فمثلاً: تعيش جراثيم *E. coli* في أمعاء الإنسان وتستمدّ منها المغذّيات، وتستوطن الضمّات *Vibrio* عادة السطح الخارجيّ للأسماك والحيوانات البحريّة الأخرى، وتوجد بأعداد كبيرة في أمعاء الحيوانات وفي برازها، وتبلغ أعدادها الحدّ الأعظم في أثناء النموّ الشديد للعوالق الحيوانيّة Zooplankton في المياه، وتستوطن أنماط كثيرة من الطحالب جذوع النباتات المائيّة الكبيرة وفروعها وأوراقها، وتسمى الطحالب الملتصقة Epiphytes (علاقة موطِن)، وتنمو طحالب *Basicladia* على ظهور سلاحف المياه العذبة فقط (علاقة موطِن) [بوني 1998].

(2) **التبادل Mutualism**

هو ارتباط شريكين متميّزين من الأحياء يعيشان معاً، وتتداخل حياة أحدهما مع حياة الآخر تداخلاً وثيقاً، ويتبادلان المنفعة الغذائيّة Nutritional benefit ويتقاسمان الوظائف التي يصبح فيها تبادل نواتج الاستقلاب حتميّاً، ويُلاحظ التبادل بوضوح بين المجموعات المختلفة من عالَم الأحياء الدقيقة كالجراثيم والجراثيم الخيطيّة *Actinobacteria* والطحالب والفطريّات والأعفان.

فمثلاً: ترتبط الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* ذات الحويصلات المتغايرة التي تنتشر في المناطق القطبيّة بعلاقة حتميّة مع الجراثيم عديمة الحويصلات المتغايرة، إذ تعمل هذه الجراثيم عند تحقيق استقلابها على تخفيض مستويات الأكسجين في منطقة الحويصلة المتغايرة, الأمر الذي يساعد في تنشيط عمل إنزيمات النتروجيناز Nitrogenase الحسّاسة للأكسجين التي تقوم بعمليّة تثبيت النتروجين داخل الحويصلات المتغايرة [Paerl et al. 1978].

ومن الأمثلة الرائعة، وجود واحة من ديدان أنبوبيّة عملاقة (بطول حتّى متر) ولافقاريّات أخرى قابعة في الظلام على عمق 2600 متر، اكتُشفت في عام 1977 حول فوهات المياه الحارّة في المحيط الهادي [تشيلدرِس وآخرون 1987]، فقد تبيّن أنّ الينابيع الحارّة غنيّة بكبريت الهدروجين وتعدّ موطناً بيئيّاً للجراثيم الحرّة المؤكسدة للكبريت (ذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة) التي تكوّن القاعدة الغذائيّة للفوهات، ولكن الديدان الرفتية Riftia pachyptila أكياس مغلقة، لذلك أقامت مع الجراثيم علاقة تعايش داخليّ Endosymbiosis يستفيد منها كلاهما، إذ تتلقّى الديدان جزيئات الكربون المرجَعة من الجراثيم وتزوّدها بالموادّ الخام الضروريّة للاستقلاب (H_2S، O_2، CO2) التي ينقلها جهاز الدوران إلى الجراثيم الموجودة في الجسم الغذائيّ وفق آليّة فريدة، إذ يمنع الهيموغلوبين H_2S من تسميم التنفّس ويحميه من الأكسدة عند انتقاله إلى الجسم الغذائيّ، حيث تؤكسده الجراثيم، وقد طوّرت الرخويّات (البطليموس الأبيض *Calyptogena magnifica* وبلح البحر *Bathymodiolus thermophilus*) طرائق أخرى للعلاقة التعايشية مع جراثيم الكبريت في فوهات المياه الحارّة.

وتعدّ الأشن *Lichens* أمثلة رائعة للتبادل فهي تمثّل علاقة بين الزقيّات Ascomycetes (فطريّات) وجملة من أجناس الطحالب الخضراء Green Algae أو الجراثيم الزرقاء Cyanobacteria، وتتميّز الأشن بعلاقات مورفولوجيّة واستقلابيّة، وتأخذ أسماءها المستقلّة على الرغم من أنّ مكوّناتها أحياء معرو التصنيف ومستقلّة، ولها أنماط مختلفة كالقشريّة Crustose والورقيّة Foliose والثمريّة Fruticose.

وتدخل المجترّات والجراثيم المخمّرة في علاقة تبادل وثيقة، إذ توجد في المنفحة (المعدة الأولى للمجترّات، مثل: البقرة والمواشي والزرافة والجمل وغيرها) أنواع الجنس *Ruminococcus* مثل *R. albus* و *R. flavefaciens* التي تعمل على هضم السليلوز وتؤدّي دوراً لا نظير له في تغذية الحيوانات، وبالمقابل تستمدّ المغذّيات وتعيش في حرارة مناسبة لعمليّات التفكيك.

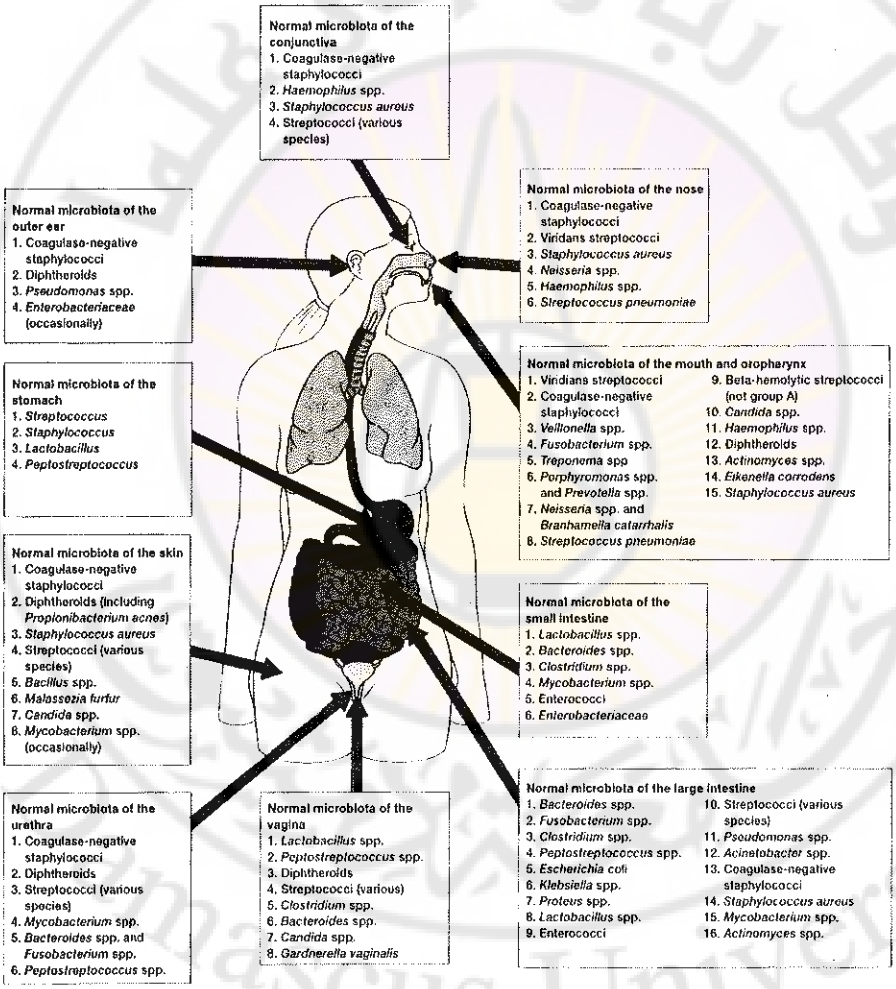
(3) **علاقة توزّع الميكروفلورا مع الأحياء**

أ. ميكروفلورا جسم الإنسان: يبيّن الشكل 2-5 الأحياء الدقيقة الطبيعيّة في الإنسان، وكثيراً ما تعيش مثل هذه الأحياء الدقيقة مرتبطةً مع الحيوانات.

ب. ميكروفلورا المحيط الجذريّ

يعدّ المحيط الجذريّ Rhizosphere بيئة مناسبة لتنامي مجموعات فيزيولوجيّة متباينة من الأحياء الدقيقة بغزارة فائقة، خاصّة الجراثيم، مثل: *Agrobacterium*، *Alcaligenes*، *Flavobacterium*، *Pseudomonas*، وتكون هذه البيئة موطناً للتنافس الشديد بسبب غزارة الأحياء الدقيقة وتنفّسها إلى جانب تنفّس الجذور، الأمر الذي يفسح المجال لانتشار السلالات الأكثر فاعليّة ولوجود الجراثيم اللاهوائيّة، وهو ما يترك تأثيراً عميقاً في الخصائص الإجماليّة لهذه البيئة، وتفرز الجذور النباتيّة مواداً مغذّية مختلفة جدّاً وتعمل على تحسين تهوية التربة، إلى جانب تفكّك البقايا النباتيّة، وبالمقابل تستهلك النباتات المواد اللاعضويّة الناتجة عن عمليّات المعدنة والضارّة بالأحياء الدقيقة ذاتها، ويمكن أيضاً أن تفرز الجذور النباتيّة بعض المركّبات الكيميائية الضارّة بالأحياء الدقيقة، وتتأثّر النباتات في الوقت ذاته بنواتج استقلاب الأحياء الدقيقة.

تؤثّر العوامل البيئيّة في الأحياء الدقيقة بالمنطقة الجذريّة، إذ تزداد أعدادها وفاعليّتها مع اقترابها من سطوح الجذور، ويكون توزّع غزارتها على نحو منتظم في هذه المنطقة، ويرتبط بنوع النباتات وعمرها وطبيعة التربة إلى جانب الشروط الفيزيائية الكيميائية الأخرى المحيطة، وتقلّ غزارة الأحياء الدقيقة ذات الفاعليّة على نحو واضح بازدياد العمق، وبالمقابل تفرز الأحياء الدقيقة بعض الموادّ الغذائيّة والموادّ المحفّزة للنموّ، وتدخل في علاقات تبادل مع النباتات ولاسيّما البقوليّات.



الشكل 2-5

Normal Microbiota of a Human جملة الأحياء الدقيقة الطبيعيّة في الإنسان

ج. ميكروفلورا المحيط الورقيّ

توجد الأحياء الدقيقة المختلفة ولاسيّما الجراثيم في علاقة مع النباتات، مثل: *Pseudomonas* و *Xanthomonas* و *Corynebacterium* و *Micrococcus*، وليس بالضرورة أن تحدث الأمراض، ويشمل ذلك الأوراق، إذ توجد مجموعة من الأحياء الدقيقة التي يرتبط وجودها عموماً مع الأوراق التي تكوّن بيئة نوعيّة تدعى المحيط الورقيّ Phyllosphere [Delova & Kuznetsova 1988]، ويرتبط وجود الأحياء الدقيقة على الأوراق بنوع النباتات وفاعليّتها الحيويّة، إذ تفرز مواد طيّارة أو غير طيّارة منشّطة للأحياء الدقيقة أو مثبّطة لها [Verner 1964].

د. ميكروفلورا المحيط الطحلبيّ

يمثّل المحيط الطحلبيّ Phycosphere [Bell et al., 1972] المنطقة الواقعة حول الطحالب التي تتكوّن نتيجة وجود تركيز متدرّج من نواتج الخلايا الخارجيّة, ويتطلّب بقاء مثل هذه المنطقة إنتاج الموادّ الخلويّة الخارجيّة بصورة مستمرة، غير أنّ المركّبات التي تفرزها يمكن أن تتّصف بتأثيرات منشّطة للجراثيم أو مثبطة لها. فمثلاً: تتميّز مشطورات النوع *Skeletonema costatum* عند نموّها الشديد بتأثير مثبّط لنموّ جراثيم *Pseudomonas* وبتأثير منشّط لنموّ جراثيم *Flavobactrium* [(Kogure et al., 1979], وتبيّن أنّ نموّ الجراثيم يزداد في مزارع مشطورات *Skeletonema* القديمة [Droop et al., 1966]، وكذلك ارتباط النموّ النّشط للجراثيم بخلايا العوالق النباتيّة ذات القدرة المنخفضة على التحمّل [Sieburth 1968, 1979]، وتكون الجراثيم المرتبطة مع العوالق النباتيّة من المجموعات السالبة بصبغة غرام، وتتضمّن الموادّ التي تنتجها الطحالب السليمة عند النموّ النّشط كميّة كبيرة من الموادّ المختلفة، وتشمل الحموض العضويّة والسكّريّات والحموض الأمينيّة والفيتامينات وموادّ النموّ والصّادّات والإنزيمات والمركّبات السّامّة.

وتحرّر الجراثيم الزرقاء Cyanobacteria نسبة كبيرة من النتروجين الذي تقوم بتثبيته، ويتميّز إنتاج المستقلَبات Metabolites بأهميّة كبيرة في الكتلة المائيّة، وفي الأحياء التي تنمو لاحقاً فيها.

(4) التّطفّل Parasitism

هو علاقة سلبيّة بين فردين من الأحياء ينتميان إلى نوعين متميّزين، وتكون مفيدة لأحدهما ويدعى الطفيليّ Parasite وضارّة بالآخر أو قاتلة له وهذا الثوي (المضيف) Host، ويعيش الطفيليّ على الثوي أو في داخله ويتغذّى على حسابه، وتنتشر الجراثيم الطفيليّة في المياه والتربة بسبب إمكان التحوّل إلى التغذية الرميّة.

فمثلاً: تتطفل أنواع من الفطريات الطحلبيّة Phycomycetes على المشطورات ولاسيّما في البحيرات جيّدة التغذية [Canter et al., 1951]، كالنّوع *Rhizofidium planktonicum* الذي يتطفّل على طحالب *Asterionella*، ومن الممكن أن تؤدّي الإصابة إلى هلاك الخلايا ولاسيّما في أواخر الصيف. ويتطفّل النوع *Labyrinthula macrocystis* على الطّحالب مثل أعشاب البحر *Zostera marina* ويتلفها وعلى مغلّفات البذور البحريّة، كما تتطفل أنواع من *Mycosphaerella* وبعض الزقّيّات الدورقيّة Pyrenomycetes الأخرى وبعض الفطريّات الناقصة على بعض الطّحالب السّمراء في البحار، وتهاجم بعض الزقّيّات الدورقيّة، مثل: Ceriosporopsis، وتفتّت الأخشاب المغمورة في البحار.

ويعدّ بعض الجراثيم الصغيرة، مثل: *Microvibrio* و *Bdellovibrio* طفيليّات مجبرة على الخلايا المضيفة الكبيرة كالجراثيم.

وتسبّب المفترسات هلاك فرائسها خلال وقت قصير عند الافتراس Predation في حين لا تؤدّي الطفيليّات بالضرورة إلى موت الثوي، أو إنّها تستغرق وقتاً طويلاً نسبيّاً, وغالباً ما يكون الطفيليّ أصغر حجماً بكثير من الثوي بعكس ما هو عليه بالنسبة للافتراس حيث تكون الفريسة أصغر بكثير، ويكون وسيلة لضبط عدد الفرائس.

وتتغذّى يرقات الحيوانات اللافقاريّة (عوالق) بالسوطيّات الدقيقة عند توافرها بكميّات كافية, وتتغذّى الرخويّات القاعيّة عن طريق الترشيح بالأحياء التي لها الحجم نفسه, وربما تفضّل التغذية بمشطورات معيّنة تغزر جدّاً في الازدهار الربيعيّ.

وكثيراً ما تهاجم العوالق الحيوانية *Zooplankton* الأحياء الصغيرة، وربّما تتمكّن من رعي الجراثيم في المحيطات والحدّ بشدة من تعدادها.

(5) الإمراض **Pathogenicity**

تحدث العدوى Infection نتيجة دخول العوامل الممرضة من الأحياء الدقيقة إلى جسم الإنسان أو الحيوانات وتطوّرها وتكاثرها، وتكون كامنة أو تسبّب الإنتانات (الأخماج)، وتتطفّل على النسج وتتكاثر فيها، الأمر الذي يؤدّي إلى حدوث المرض نتيجة أحد التأثيرات الآتية:

تنتقل المتدثّرات *Chlamydia psittasi* من الطيور إلى الإنسان عن طريق جهاز التنفّس، وتتكاثر في النسيج الخلاليّ، ثم تعبر إلى الدم فتظهر أعراض الانسمام العامّ، وتسبّب جراثيم السلّ *Mycobacterium tuberculosis* مرض السل الذي يصيب الرئتين على نحو خاصّ، إضافة إلى الغدد اللمفاويّة والعظام والمفاصل والسحايا والكليتين والجلد وغيرها.

وتنتج جراثيم السلمونيلا التيفيّة *Salmonella typhi* ونظيرة التيفيّة *Salmonela paratyphi*، والنيسيريا السحائيّة *Neisseria meningitidis*، ذيفانات داخليّة Endotoxins تتحرّر نتيجة تخريب الخليّة.

في حين تنتج جراثيم الخنّاق *Corynebacterium* ذيفانات خارجيّة مختلفة Dermonecrotic- Hemolysin وغيرها، وتنتج جراثيم الكزاز *Clostridium tetani* ذيفانات خارجيّة تعوق تقلّص العضلات وتسبّب شللها أحياناً، وتسبّب الذيفانات الخارجيّة Ectotoxins التسمّم عند إفرازها.

وتنتج جراثيم *Vibrio cholerae* المسبّبة للهيضة نوعين من الذيفانات المعويّة: داخليّة وخارجيّة مسؤولة عن اضطراب السوائل والشوارد في البدن، الأمر الذي يؤدّي إلى نشوء إسهالات وإقياءات شديدة تؤدّي إلى النكز (التجفاف) والحماض.

وتسبّب جراثيم العصيّات الزحاريّة *Shigella dysenteria* الزحار العصويّ بسبب إنتاجها نوعاً من الذيفان الداخليّ وذيفانات خارجيّة منها الذيفان المعويّ Enterotoxin المسؤول عن طرح السوائل والأملاح إلى الأمعاء والذيفان الخلويّ Cytotoxin الذي يخرّب أغشية الخلايا الظهاريّة المعويّة، ويمكن أن يكون تأثير العوامل الممرضة نتيجة التكاثر وإنتاج الذيفانات معاً.

وتسبّب الفيروسات الأمراض المختلفة للنباتات والحيوانات والإنسان، ويمكن أن تحمل كثيراً من المخاطر، وحسبنا أن نذكر أنّ أمراضاً فيروسيّة وبائيّة تظهر بين وقت وآخر في المزارع النباتية وقطعان الحيوانات ومجتمعات بني الإنسان.

وفوق ذلك، فإن الفطريّات تسبّب الأمراض لمجمل الأحياء، ومن الممكن أن تحمل معها المخاطر الجديّة في المزارع النباتية على نحو خاصّ.

(6) المقاومة Resistance

يمكن أن تكون المقاومة تصاديّة Antagonism، وهي علاقة سلبيّة عدائيّة تنشأ بسبب تثبيط نشاط جماعة معيّنة من الأحياء الدقيقة بتأثير جماعة أخرى غير متأثّرة بهذه العلاقة التي تدعى التصادّ الحيويّ Antibiosis، ويعتمد ذلك على إنتاج مادّة استقلابيّة سامّة تؤدّي إلى تثبيط الشريك الآخر أو موته تماماً، وهناك أسباب مختلفة لهذا التصادّ، مثل: نضوب الموادّ الغذائيّة والتغيّرات الفيزيائيّة والكيميائيّة للوسط وإفراز إنزيمات محلمهة للبروتينات وموادّ سامّة في الوسط وغيرها.

ويبدو التصادّ الحيويّ أكثر شيوعاً عند الجراثيم الخيطيّة *Actinobacteria* ثمّ الفطريّات، وأكثر الجراثيم الصادّة حيويّاً هي القادرة على التبوّغ Sporulation.

ويتميز التصادّ الحيويّ للأحياء الدقيقة في الوسط الطبيعي بدور كبير في التنقية الذاتية Self-purification للوسط، وقد وضعَتْ دراسةُ هذه الظاهرة أساساً للحصول على الصادّات Antibiotics واستعمالها التطبيقيّ في الصناعة والطبّ والزراعة، ومن أشهر الأمثلة، فطريّات البنسليوم *Penicillium* التي تنتج البنسلين Penicillin المادّة الحيويّة التي تُتلف العديد من أنواع الجراثيم, كما يُنتِج العديد من الفطريّات موادّاً استقلابيّة مثبّطة لنموّ الجراثيم.

وتتّصف طحالب الكلوريلا *Chlorella* بقدرتها على إنتاج مادّة مثبّطة لتغذية برغوث الماء *Daphnia*، وتنتج طحالب *Prymnesium parvum* مادّة البرمنزين Prymnesin ذات الطبيعة البروتينيّة السامّة للأسماك التي يمكن التخلص من سميتها بإضافة كبريتات الأمونيوم إلى برك الأسماك, وتساعد عوامل محدّدة في الوصول إلى التأثيرات السميّة.

وتكتسب البطاريق التي تتغذّى بقشريات الكرل krill تصادّاً حيويّاً في أحشائها بسبب نشاط حمض الأكريل الصادّ للجراثيم الذي يتكوّن في القشريات ابتداءً من مركّب متوافر في بعض أنواع العوالق *Phaeocystis pouchettii* التي تتغذّى بها، وتكتسب أحشاء النوارس التي تتغذّى بالجراثيم الزرقاء، مثل: *Oscillatoria erythrea* الموجودة في البحار الاستوائيّة تصادّاً حيويّاً أيضاً.

وتنتج مشطورات *Asterionella japonica* و *Chaetocereus louderi* مركّبات تؤثّر على نحو خاصّ في الجراثيم الموجبة بصبغة غرام، وتزداد كميّتها بازدياد الشدّة الضوئيّة في البحار، وتستوطن الطحالب الملتصقة Epihpytes النباتات الكبيرة Macrophytes التي تتّصف بآليات دفاعيّة ضدّ الجراثيم بتكوين موادّ فعّالة حيويّاً.

ويتميّز جسم الإنسان بوسائل دفاعيّة ضدّ العوامل الممرضة، فمثلاً: يقاوم الجلد وجهاز التنفّس الأحياء الدقيقة الممرضة الغازية، كما يتميّز الجسم بالدفاع الخلوي والمناعي.

الفصـل الثالث

اسـتقلاب الطاقة

Energy Metabolism

Damascus University

أولاً. الإنزيمات Enzymes

1. دور الإنزيمات في عمليّة الاستقلاب

الإنزيمات جزيئات بروتينيّة ذات وزن جزيئيّ عالٍ يتراوح بين 10 آلاف وبضعة ملايين، وهي حفّازات متخصّصة ووسائط فعّالة جدّاً إذ إنّ جزيئة واحدة من إنزيمات بيتا سكراز تحلّل في ثانية واحدة ألف جزيئة من السكروز، وتتوسّط هذه البروتينات الحفّازة آلاف التفاعلات الكيميائيّة التي تعتمد على الإنزيمات.

ويتكوّن بعض الإنزيمات من بروتينات بسيطة في حين يتكوّن بعضها الآخر من بروتينات معقّدة، وإلى جانب القسم البروتيني Apoenzyme يوجد قسم آخر يدعى القرين الإنزيمي (كو إنزيمة) Coenzyme، وهو غير بروتينيّ ومؤلّف من جزيء واحد أو عدّة جزيئات بسيطة، ويدعى أحياناً الزمرة المنضمّة Prosthetic Group، ولكي يستمرّ نشاط الإنزيمات يجب أن يبقى القسمان معاً، ومن الضروريّ التمييز بين الإنزيمات والعوامل المساعدة في عمليّات الاستقلاب، إذ يتمكّن كثير من مساعدات الإنزيمات من القيام بدور مساعد لإنزيمات عديدة مختلفة في تخصّصها، وهي في هذه الحال تربط تفاعلات مختلفة، ويكون مساعد الإنزيمة في بعض الأحيان شاردة معدنيّة، مثل: شوارد الحديد والموليبدن والكوبلت والزنك والنحاس وغيرها.

2. أقسام الإنزيمات

تقسم الإنزيمات إلى ستة أقسام أساسيّة هي:

(1) إنزيمات أوكسيدو ريدُكتاز Oxidoreductase: هي إنزيمات تعمل على نقل ذرّات الهدروجين أو نقل الإلكترونات من مادّة لأخرى، مثل:

إنزيمات الديهدروجيناز Dehyrogenases (NAD وNADH وFAD)

والسيتوكرومات Cytochromes (a_2، a، c_1 ، c، b).

(2) إنزيمات الترانسفِراز Transferase: هي إنزيمات تعمل على نقل زُمَر معيّنة من مادة لأخرى، مثل:

إنزيمات الكيناز Kinases، ومنها إنزيمات غلوكوكيناز Glucokinase التي تعمل على نقل زمرة الفسفوريل Phosphoryl (PO_3^{-2}) من ATP إلى مستقبِل ما.

$$Glucose + ATP^{-4} \longrightarrow Glucose\text{-}6\text{-}phosphate^{-2} + ADP^{-3} + H^+$$

(3) إنزيمات الهيدرولاز Hydrolases: هي إنزيمات تعمل على تحقيق الحلمهة، ومنها إنزيمات الإستيراز Esterases.

$$R_1COOR_2 + H_2O \longrightarrow R_1COOH + R_2OH$$

(4) إنزيمات اللياز Lyases: هي إنزيمات تعمل على كسر روابط (كربون – كربون) و (كربون – أكسجين)، (كربون – نتروجين) أو (كربون – كبريت) أكثر ممّا يتمّ بالحلمهة.

$$R_1CHR_2COOH \longrightarrow R_1CH_2R_2 + CO_2$$

(5) إنزيمات الإيزوميراز Isomerases: هي إنزيمات تساعد في تنظيم المكوّنات الداخليّة للخليّة، ومن أمثلتها: إنزيمات الراسِماز Racemase التي تعمل على تفاعلات من النمط:

$$L\text{-}aminoacid \longrightarrow D\text{-}aminoacid$$

(6) إنزيمات الليغاز Ligases: هي إنزيمات تساعد في تكوين روابط بين (كربون – أكسجين)، (كربون – كبريت)، (كربون – نتروجين)، أو (كربون – كربون)، مع هدم ATP أو غيره من نُوكليوزيد ثلاثي الفسفات، مثل: الإنزيمات المحفّزة للحموض الأمينيّة Aminoacid activating enzymes

$$Aminoacid + ATP^{-4} + tRNA \rightarrow Aminoacyl\text{-}tRNA + Pyrophosphate^{-4}$$

وتقسم الإنزيمات، اعتماداً على تركيبها، إلى قسمين أساسيّين هما:

(1) إنزيمات تتكوّن من بروتينات بسيطة وتدعى البروتينات، وتتضمّن، الإنزيمات المحلّلة، في حين يضمّ القسم الثاني إنزيمات الأكسدة والنقل لمختلف المجموعات الكيميائيّة.

(2) إنزيمات تتكوّن من بروتينات معقّدة (بروتيدات)، وتتضمّن، إنزيمات تتكوّن من جزء غير بروتينيّ إضافة إلى الجزء البروتينيّ، ويحدّد الجزء غير البروتينيّ نشاط الإنزيمات ويدعى مساعد (أو قرين) الإنزيمة، ويكتسب الجزءان صفة الإنزيمة عند اتّحادهما، في حين يفقدان الفاعليّة عندما يكونان منفردين.

ويمكن أن يكون مساعد الإنزيمة شوارد معدنيّة أو مركّبات عضويّة تعمل كمساعد إنزيمة (عادة موادّ وسيطة تحمل الإلكترونات والذّرات والزمر التي تتّحد في نهاية تفاعلات الإنزيمات في مركّب آخر)، ويرتبط بعض المساعدات الإنزيميّة بقوّة مع الإنزيمات البروتينيّة، وتدعى أحياناً الزمرة المضافة Prosthetic group، وعدد من المساعدات الإنزيميّة هو فيتامينات المجموعة B أو مشتقّاتها، مثل: التيمين B_1 يدخل في تركيب فيتامين بيروفسفوكيناز الذي يفيد في استقلاب حمض البيروفيك، كما يدخل حمض النيكوتين (أحد مشتقّات الفيتامين B) في تركيب NAD و NADP. إضافة إلى ذلك، فإنّ الإنزيمات تعمل على تسريع العمليّات الكيميائيّة، ولكنّها تتميّز عن غيرها من الحفّازات بأنّ الإنزيمة الواحدة تحفّز تفاعلاً واحداً محدّداً.

3. العوامل المؤثّرة في فاعليّة الإنزيمات

تؤثّر في نشاط الإنزيمات بصورة عامّة عوامل مختلفة، مثل: التركيز النسبيّ للإنزيمات، والمادّة المغذّية، ودرجة حرارة التفاعل، وقيمة دالّة الهدروجين pH، فلكلّ إنزيمة درجة حرارة مثاليّة وكذلك قيمة pH، وتحدث تفاعلات عكوسة لعدد كبير من الإنزيمات.

وعلى الرغم من صغر حجم الخليّة في الأحياء الدقيقة فهي تتميّز بقدرة شديدة على تركيب عدد كبير من الإنزيمات التي تقوم بمختلف الوظائف، إذ تشارك الإنزيمات عادة في الاستقلاب بنشاط داخل الخليّة، وتدعى الإنزيمات الداخليّة Endoenzymes، وتفرز الخليّة بعض الإنزيمات إلى الوسط وتدعى لذلك الإنزيمات الخارجيّة Exoenzymes التي تعمل عل تفكيك جزيئات المادّة الغذائيّة الكبيرة وغير القادرة على الدخول إلى داخل الخليّة.

ثانياً. الهدم Catabolism

1. هدم السكّريّات Catabolism of Carbohydrates

1.1 هدم الغلوكوز Catabolism of Glucose

تتّصف الأحياء الدقيقة بقدرتها على استعمال عدد من مسارات الاستقلاب لهدم الغلوكوز والسكّريّات الأخرى، وتكون تفاعلات الاستقلاب مثيرة للارتباك بسبب تنوّع تلك المسارات، وتجنّباً لهذا الارتباك أو الخلط حسبنا أن نضع المسارات التي تحدث في الأحياء الدقيقة لهدم السكّريّات إلى البيروفات (حمض البيروفيك Pyruvic acid) ونواتج وسطيّة أخرى، في ثلاثة مسارات أساسيّة، هي:

(1) مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway

يدعى مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway مسار إمبدن – ميرهوف Embden – Meyerhof Pathway EMP أو فركتوز ثنائيّ الفُسفات ويدعى أيضاً اختصاراً التحلّل السكّريّ Glycolysis الذي اكتشف في الخمائر ثمّ في الجراثيم، ويتحقّق في الشروط اللاهوائيّة الإجباريّة والاختياريّة.

(2) مسار البنتوزفسفات Pentose Phosphate PP

يدعى مسار بنتوزفسفات Pentose Phosphate PP أو هكسوز أحادي فسفات Hexose monophosphate Pathway، وهو من التفاعلات التي تحدث في العديد من الأحياء الدقيقة ضمن بدائيّات النواة وحقيقيّات النواة، في الشروط الهوائيّة أو اللاهوائيّة، ويكون مهمّاً جدّاً في عمليّات البناء والهدم.

(3) مسار إنتنر– دودوروف Entnre-Doudoroff Pathway ED

يوجد مسار إنتنر– دودوروف Entnre-Doudoroff Pathway E.D في جراثيم *Pseudomonas* و *Rhizobium* و *Azotobacter* و *Agrobacterium* وعدد قليل آخر من أجناس الجراثيم السالبة بصبغة غرام، وعدد قليل جدّاً من الجراثيم الموجبة بصبغة غرام، إضافة إلى أنّ النوع *Entrococcus faecalis* يستعمل هذا المسار في حالات نادرة.

مسار التحلّل السكّري Glycolytic Pathway أو مسار EMP

يعدّ مسار التحلّل السكّريّ من أكثر مسالك تفاعلات هدم الغلوكوز إلى البيروفات في المرحلة الثانية من عمليّات الهدم، ويوجد هذا التفاعل في مجمل المجموعات الأساسيّة من الأحياء الدقيقة، ويجري في وجود الأكسجين أو في غيابه.

ويحدث التحلّل السكّري Glycolysis (من اليونانيّة Glyco وتعني حلواً وlysis تعني التفكّك أو التحلّل) في سيتوبلاسما الأحياء الدقيقة حقيقيّة النواة، ويمكن تقسيمه إلى مرحلتين هما (الشكل 3-1):

(1) مرحلة ذرات الكربون الستّ الأوليّة Initial Six –Carbon Stage حيث تحدث فسفرة الغلوكوز مرّتين، ويتحوّل إلى فركتوز 1،6- ثنائيّ فسفات Fructose 1,6-Bisphosphate، وتدخل السكّريّات الأخرى عادة في هذا التفاعل بتحوّلها إلى غلوكوز 6 – فسفات أو فركتوز 6 – فسفات.

ولا تعطي هذه المرحلة أيّة طاقة، وفي الحقيقة فإنّ جزيئتين من ATP تصرفان لكلّ جزيئة غلوكوز، وهذه الخطوات الأوليّة (بإضافة فسفات إلى كلّ نهاية من نهايات السكّر) وهذه الفسفات تستعمل بعدها لإنتاج ATP.

(2) مرحلة ذرّات الكربون الثلاث Three- carbon Stage

تبدأ هذه المرحلة عندما تساعد إنزيمة فركتوز 1،6- ثنائيّ فسفات ألدولاز Fructose 1,6-Bisphosphate Aldolase على انقسام فركتوز 1،6 – ثنائيّ فسفات إلى جزأين لكلّ منهما مجموعة فسفات.

ويكون أحد هذه النواتج الغليسر ألدهيد 3- فسفات التي تتحوّل مباشرة إلى البيروفات في تفاعل خماسيّ الخطوات، ونظراً إلى أنّ الناتج الآخر ثنائيّ هدروكسي أسيتون يمكن أن يتغيّر بسهولة إلى الغليسر ألدهيد 3- فسفات، فإنّ كلّاً من نصفيّ الفركتوز 1،6 – ثنائيّ فسفات يُستعمل في مرحلة ذرات الكربون الثلاث.

يتأكسد الغليسر ألدهيد 3- فسفات أولاً بوساطة NAD^+ المستقبل للإلكترونات، ويستعمل الفسفات تلقائيّاً جزيئة ذات طاقة عالية تدعى 1،3 – ثنائيّ فسفوغليسرين.

تُعطى الفسفات ذات الطاقة العالية المرتبطة بذرّة الكربون الأولى إلى ADP من أجل إنتاج ATP، ويدعى هذا التفاعل عمليّة الفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة Substrate-level Phosphorylation، نظراً إلى أنّ فسفرة ADP تترافق مع تفكيك كبير لجزيئات المواد ذات الطاقة العالية.

وهكذا فإنّ الفسفرة التأكسديّة Oxidative Phosphorylation هي تكوين ATP نتيجة نقل الإلكترونات.

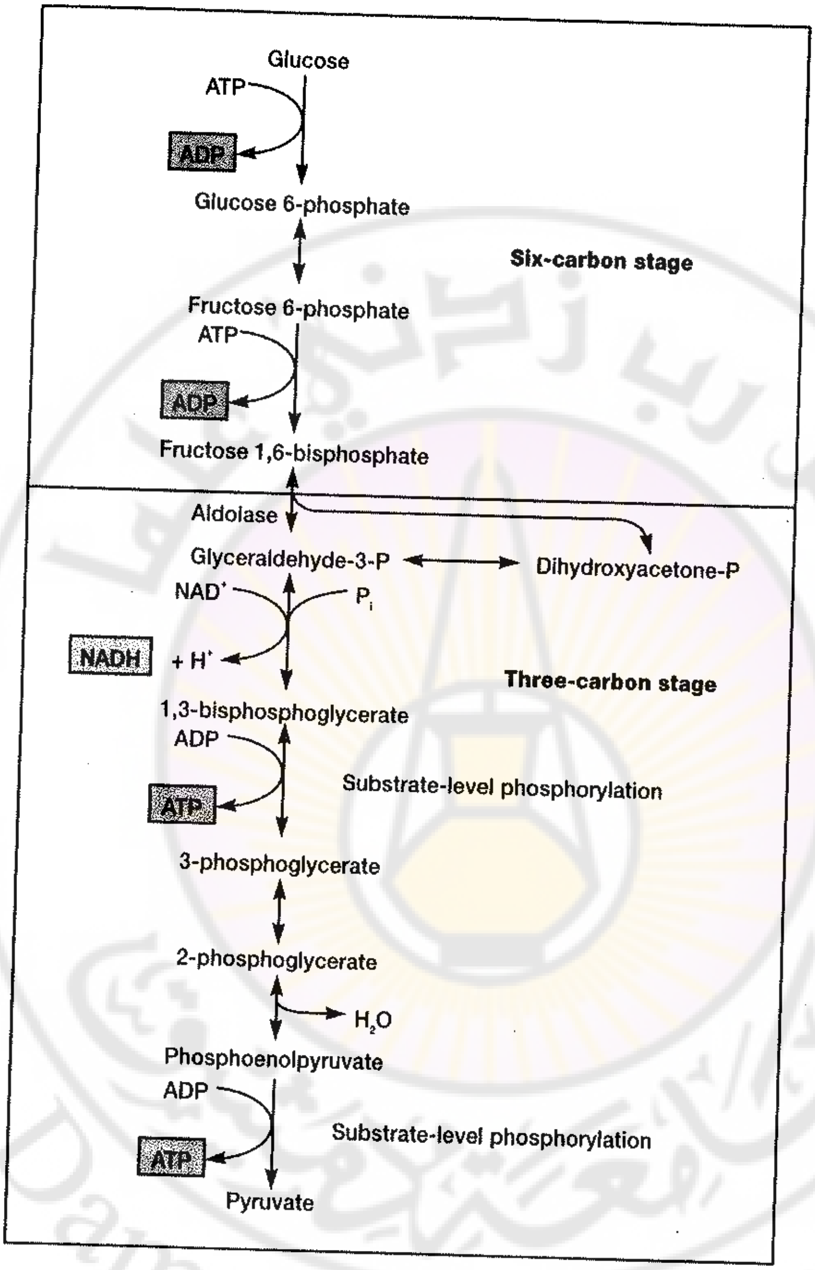
ويفكّك مسار التحلل السكّري EMP جزيئة غلوكوز واحدة إلى جزيئتين من البيروفات Pyruvate خلال التفاعلات المذكورة سابقاً، وينتج خلاله أيضاً ATP وNADH، ويمكن حساب كميّة ATP و NADH في المرحلتين (6 ذرّات كربون، و 3 ذرّات كربون) كلّاً على حدة.

وتُستعمل جزيئتان من ATP في المرحلة الأولى (6 ذرات كربون) لتكوين مركّب فركتوز 1،6- فسفات، وتتحوّل كلّ جزيئة من غليسرألدهيد 3- فسفات إلى بيروفات وجزيئة واحدة من NADH وجزيئتين من ATP.

ونظراً إلى أنّ جزيئتين من غليسر ألدهيد 3- فسفات تتكوّنان من جزيئة واحدة من الغلوكوز (جزيئة وسطيّة من ثنائيّ هدروكسي أسيتون فسفات، فإنّ مرحلة ذرّات الكربون الثلاث (المرحلة الثانية) تكوّن أربع جزيئات من ATP واثنتين من NADH لكلّ جزيئة غلوكوز (الشكل 3-4).

وتعطي إعادة ربط ATP المستعملة في مرحلة ذرّات الكربون الستّ مع ذلك الناتج في مرحلة ذرّات الكربون الثلاث، ما مجموعه جزيئتان من ATP لكلّ جزيئة غلوكوز، لذلك فإنّ هدم الغلوكوز إلى البيروفات في مسار تفاعل التحلّل السكّري يمكن توضيحه بالمعادلة الآتية:

$$\text{Glucose} + 2\,\text{ADP} + 2\text{Pi} + 2\,\text{NAD}^+ \rightarrow 2\,\text{Pyruvate} + 2\,\text{ATP} + 2\,\text{NADH} + 2\text{H}^+$$



الشكل 3-1

مسار التحلّل السكّريّ Glycolysis (EMP)

أو مسار إمبدن-ميرهوف (تفكيك الغلوكوز إلى حمض البيروفيك في مرحلتين)

مسار البنتوز فسفات Pentose Phosphate Pathway

ربّما يُستعمل هذا التفاعل في الوقت ذاته مع المسار الأوّل (التحلّل السكّريّ) والمسار الثالث (مسار إنتنر- دودوروف)، ويمكن أن يحدث في الشروط الهوائيّة أو اللاهوائيّة، الأمر الذي يكسبه أهميّة في عمليّات البناء وفي عمليّات الهدم.

ويبدأ هذا المسار بأكسدة غلوكوز 6- فسفات Glucose 6- phosphate إلى مركّب 6- فسفوغلوكونات 6- phosphogluconate ثم إلى بنتوز ريبولوز 5- فسفات Pentose Ribulose 5- phosphate وثنائيّ أكسيد الكربون CO_2، وينتج NADPH خلال عمليّات الأكسدة هذه.

ثمّ يتحوّل ريبولوز 5- فسفات إلى مزيج من فسفات السكّر Sugar Phosphate ثلاثيّة ذرات الكربون خلال فسفات سكّر سباعيّة ذرات الكربون.

ويتميّز نوعان من الإنزيمات بدور جوهريّ في تحوّلات هذا التفاعل:

- إنزيمات ترانس كيتولاز Transketolase التي تساعد في نقل زمر الكيتو الثنائيّة الكربون.
- إنزيمات ترانس ألدولاز Transaldolase التي تنقل مجموعة الثلاث ذرّات كربون من سيدو هيبتولوز 7- فسفات Sedoheptulose 7- phosphate إلى غليسر ألدهيد 3- فسفات Glyceraldehyde 3 - Phosphate.

وهكذا تتحوّل ثلاث جزيئات من غلوكوز 6- فسفات إلى جزيئتين من فركتوز 6- فسفات Fructose 6-phosphate، وغليسر ألدهيد 3- فسفات، وثلاث جزيئات من ثنائيّ أكسيد الكربون CO_2، وفق المعادلة الآتية:

$$\begin{aligned} 3 \text{ Glucose 6-phosphate} + 6\,NADP^+ + 3\,H_2O \rightarrow \\ 2 \text{ Fructose 6-phosphate} + \\ \text{Glyceraldehyde 3-phosphate} + \\ 3\,CO_2 + 6\,NADPH + 6H^+ \end{aligned}$$

وتُستعمل هذه النواتج الوسطيّة في مسارين:

أ. يمكن أن يعود فركتوز 6- فسفات إلى غلوكوز 6- فسفات، في حين يتحوّل الغليسر ألدهيد 3- فسفات إلى البيروفات بتأثير إنزيمات محلّلة للسكّر.

ب. يمكن أن يعود الغليسر ألدهيد 3- فسفات إلى مسار البنتوز فسفات من خلال تكوين غلوكوز 6- فسفات، الأمر الذي يؤدّي إلى التفكيك الإجماليّ لمركّب غلوكوز 6- فسفات إلى CO_2 وإنتاج كميّة كبيرة من NADH، وفق المعادلة الآتية:

$$\text{Glucose 6- phosphate} + 12\,NADP^+ + 7\,H_2O \rightarrow 6\,CO_2 + 12\,NADPH + 12\,H^+ + Pi$$

ويمكن إيجاز وظائف الهدم والبناء لمسار بنتوز فسفات، على النحو الآتي:

(1) يفيد NADPH الناتج عن مسار بنتوز فسفات مصدراً للإلكترونات من أجل إرجاع الجزيئات خلال عمليّات التركيب الحيويّ Biosynthesis.

(2) يركّب هذا المسار سكّريّات ذات أربع – وخمس – ذرّات كربون لعدد من الأغراض:

– يُستعمل السكّر الرباعيّ الكربون إريثروز 4- فسفات Erythrose 4- phosphate لتركيب الحموض الأمينيّة العطريّة Aromotic Amino Acids.

– يعدّ السكّر الخماسيّ الكربون ريبوز 5- فسفات Ribose 5- phosphate المكوّن الأساسيّ للحموض الأمينيّة.

– ويكون السكّر الخماسيّ الكربون ريبولوز 1، 5- ثنائيّ فسفات المستقبِل الأوليّ لثنائيّ أكسيد الكربون CO_2 في عمليّة التركيب الضوئيّ.

يُلاحظ أنّه في الأحياء الدقيقة التي تنمو على وسط غذائيّ مصدر الكربون فيه هو البنتوز، يؤمّن مسار البنتوز فسفات الكربون من أجل إنتاج الهكسوز Hexose، فمثلاً: يكون الغلوكوز مهمّاً لتركيب الببتيدوغليكان Peptidoglycan.

(3) يمكن استعمال النواتج الوسطيّة في مسار البنتوز فسفات Pentose Phosphate PP من أجل إنتاج ATP، ويمكن أن يدخل الغليسر ألدهيد 3- فسفات الناتج في هذا التفاعل في مرحلة ذرّات الكربون الثلاث من المسار الأوّل EMP ويتحوّل إلى ATP والبيروفات، ومن الممكن أن تتأكسد البيروفات في حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل من أجل إنتاج طاقة أكثر.

إضافة إلى ذلك، يمكن أن يتحوّل بعض NADPH إلى NADH الذي يعطي ATP عندما يتأكسد وفق مسار سلسلة نقل الإلكترونات.

ونظراً لأنّ السكّريّات الخماسيّة الكربون هي نواتج وسطيّة في مسار البنتوز فسفات، فمن الممكن استعمال هذا المسار من أجل تفاعلات هدم السكّريّات الخماسيّة والسداسيّة (الشكل 3-2).

وعلى الرغم من أنّ مسار البنتوز فسفات يمكن أن يكون مصدراً للطّاقة من العديد من الأحياء الدقيقة فإنّها أكثر أهميّة غالباً من عمليّات التركيب الحيويّ.

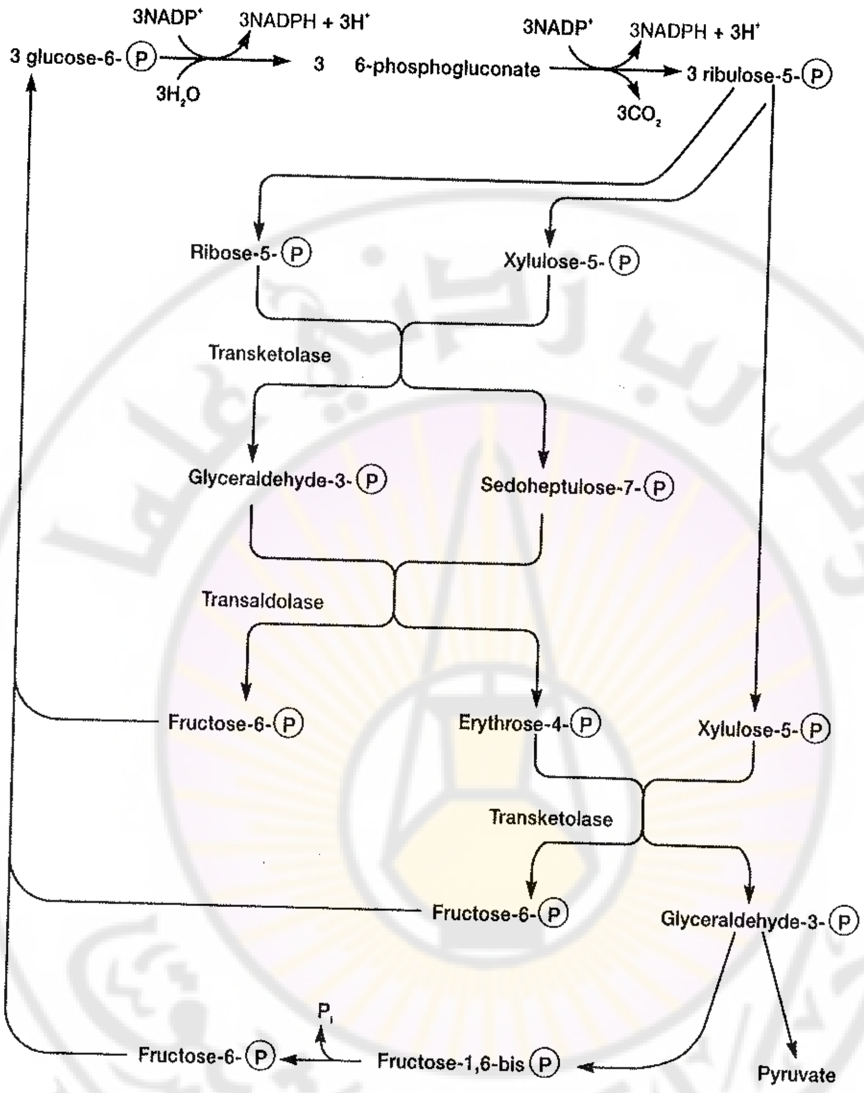
<u>The Transketolase reaction</u>

Xylulose 5- phosphate		Sedoheptulose 7- phosphate
+	→	+
Ribose 5-phosphate		Glyceraldehyde 3-phosphate

<u>The Transaldolase reaction</u>

Sedoheptulose 7- phosphate		Fructose 6-phosphate
+	→	+
Glyceraldehyde 3-phosphate		Erythrose 4- phosphate

Damascus University



الشكل 3-2

The Pentose Phosphate Pathway مسار البنتوز فسفات

تتحوّل ثلاث جزيئات من غلوكوز 6- فسفات إلى: أ. جزيئتين من فركتوز 6- فسفات، ب. وغليسر ألدهيد 3- فسفات، ويعود الفروكتوز 6- فسفات إلى غلوكوز 6- فسفات ويتحوّل غليسر ألدهيد 3- فسفات إلى البيروفات أو ينضمّ مع جزيئة من ثنائي هدروكسي أسيتون فسفات لإنتاج الفروكتوز 6- فسفات.

مسار إنتنر– دودوروف Entner-Doudoroff Pathway

على الرغم من أنّ المسار الأوّل EMP هو الأكثر شيوعاً في تحوّل السكّريّات السداسيّة الكربون إلى البيروفات، فقد تبيّن وجود مسار آخر له دور مشابه وهو مسار إنتنر– دودوروف، الذي يبدأ بالتفاعلات ذاتها الموجودة في مسار البنتوز فسفات وهي تكوّن الغلوكوز 6– فسفات ومركّب 6– فسفوغلوكونات 6-Phosphogluconate لإنتاج مركّب 2– كيتو 3– دي أوكسي –6 فسفوغلوكونات 2-Keto -3 Deoxy -6 Phosphogluconate KDPG، وهو البادئ للنواتج الوسطيّة في هذا المسار.

ويتحوّل KDPG بتأثير إنزيمات KDPG aldolase إلى البيروفات وغليسر ألدهيد 3– فسفات، وهذا في دوره يتحوّل إلى البيروفات في الجزء الأخير من مسار التحلّل السكّري (الأوّل) (الشكل 3–3).

إذا كان مسار إنتنر– دودوروف يفكّك سكّر الغلوكوز إلى البيروفات على هذا النحو، فإنّه ينتج جزيئة ATP واحدة، وجزيئة NADPH واحدة، وجزيئة NADH واحدة لكلّ جزيئة غلوكوز تخضع للتمثُّل.

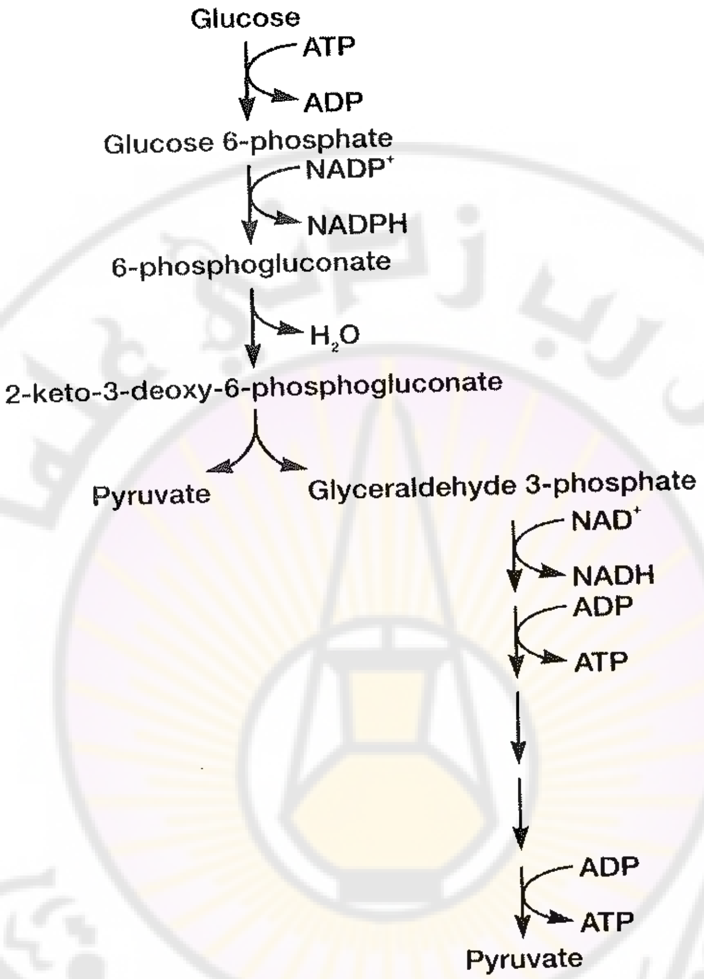
وتسلك غالبيّة الجراثيم المسارين الأوّل (EMP) والثانيّ (البنتوز فسفات)، ولكنّ بعضها يستعيض بالمسار الثالث (ED) لتحلّل الغلوكوز.

وبصورة عامة، يوجد المسار الثالث في جراثيم:

Pseudomonas
Rhizobium
Azotobacter
Agrobacterium

وكذلك في عدد قليل آخر من أجناس الجراثيم السالبة بصبغة غرام.

ويسلك عدد قليل من الجراثيم الموجبة بصبغة غرام هذا المسار في حالات نادرة باستثناء جراثيم *Enterococcus*.



الشكل 3-3

مسار إنتنر – دودوروف

حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل Tricarboxylic Acid Cycle TCA

وعلى الرغم من أنّ بعض الطّاقة ينتج من هدم الغلوكوز إلى البيروفات خلال مسارات التفاعلات الثلاثة المذكورة، فإنّ الكثير منها يتحرّر عند هدم البيروفات إلى ثنائي أكسيد الكربون في الشروط الهوائيّة في المرحلة الثالثة من مراحل الهدم.

ويؤكسد معقّد البيروفات دي هدروجيناز Pyruvate dehydrogenase البيروفات أوّلاً لتكوين ثنائي أكسيد الكربون وأستيل كو إنزيمة (A) Acetyl Co-A، وترتبط جزيئة كو إنزيمة (A) Coenzyme –A ذات المحتوى العالي من الطّاقة بحمض الأستيك Acetic برابطة إستر كبريتيّة Thiol- ester bond عالية الطّاقة.

وتتكوّن جزيئة أستيل كو إنزيمة (A) Acetyl Co-A نتيجة هدم عدد قليل من السكّريّات أو الدّهون أو الحموض الأمينيّة، ويمكن أن يتعرّض لهدم أكبر في حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل.

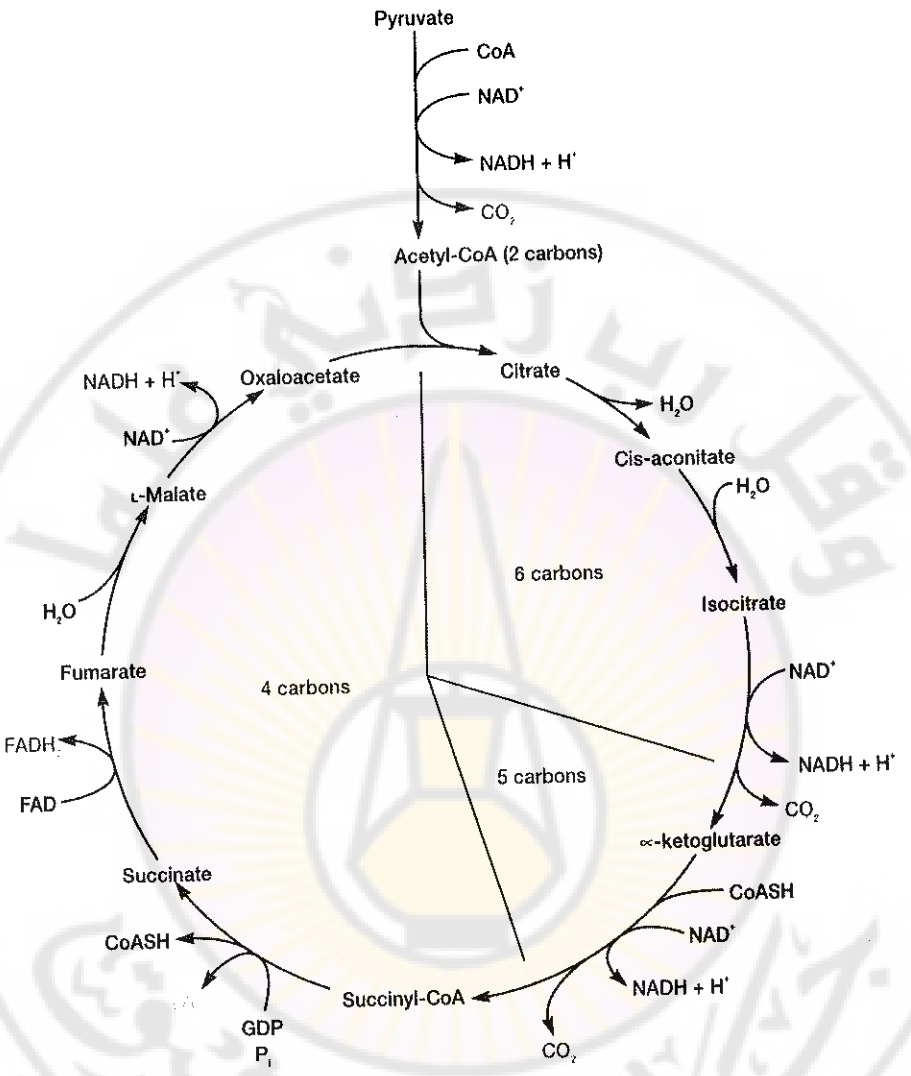
تعدّ جزيئة أستيل كو إنزيمة (A) Acetyl Co-A المداد الأساسيّ لحلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA أو حلقة حمض الليمون Citric Acid Cycle أو حلقة كريبس Krebs.

في التفاعل الأول، تتكثّف جزيئة Acetyl Co-A مع ناتج وسطيّ رباعيّ الكربون هو أوكزالوأسيتات Oxaloacetate لتكوين السيترات Citrate وهي كحول ثالثيّ Tertiary alcohol، وللبدء بمرحلة الستّ ذرّات كربون يعاد ترتيبه لكي يعطي إيزوسيترات Isocitrate وهو الكحول الثانويّ الأكثر جاهزيّة للتأكسد، وعند أكسدة هذا الكحول تحدث عمليّة نزع زمرة الكربوكسيل مرّتين لتكوين ألفا- كيتو غلوتارات α-Ketoglutarate ثم مركّب سوكسينيل كو (A) Succcinyl-Co A.

وفي هذه المرحلة تتكوّن جزيئات من NADH وتُفقد ذرّتا كربون من الحلقة في هيئة ثنائي أكسيد الكربون، ونظراً إلى إضافة ذرتيّ كربون في هيئة Acetyl- Co A في البداية، يبقى التوازن قائماً، ولا يُفقد كربون نقيّ.

وهنا تدخل الحلقة مرحلة ذرّات الكربون الأربع التي تحدث خلالها مرحلتا تأكسد فتتكوّن جزيئة واحدة من $FADH_2$ وجزيئة واحدة من NADH لكلّ جزيئة من Acetyl- Co A (الشكل 3-4).

إضافة إلى ذلك، فإنّ جزيئة غوانين ثلاثيّة الفسفات GTP (عالية الطاقة وتعادل ATP) تنتج من السوكسينيل كو (A) Succcinyl-Co A بعمليّة الفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة Substrate-level Phosphorilation.



الشكل 3-4

حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA

يُلاحظ أنّه يمكن تقسيم الحلقة إلى ثلاث مراحل اعتماداً على حجم النواتج الوسطيّة، وهي مراحل مستقلّة بتفاعلين لنزع مجموعات الكربوكسيل (حيث تفقد في هذا التفاعل مجموعة الكربوكسيل و CO_2)، ويتكوّن معقّد بيروفات دي هدروجيناز Acetyl- Co A من خلال أكسدة البيروفات.

وبعد ذلك، يُعاد تكوين أوكزالو أسيتات التي تكون جاهزة للارتباط بجزيئة أخرى من Acetyl- Co A، وتُنتج حلقة TCA جزيئتين من CO_2، و3 من NADH، وواحدة من $FADH_2$ وواحدة من GTP لكلّ جزيئة من Acetyl- Co A تتأكسد، وتبدو الحلقة أكثر فاعليّة في الجراثيم الهوائيّة والأوالي الحيوانيّة وأغلب الطّحالب والفطريّات، لأنّها مصدر مهمّ جداً للطّاقة، ولا تستعمل *E. coli* اللاهوائيّة المجبرة هذه الحلقة كاملة في الشروط اللاهوائيّة أو عندما يكون تركيز الغلوكوز عالياً، وتتّصف حلقة TCA بقدرتها على توفير هياكل الكربون اللازمة للتركيب الحيويّ ولاسيّما تركيب البروتينات والحموض الأمينيّة في التفاعلات العكوسة.

سلسلة نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة

تتكوّن 4 جزيئات مباشرة عند أكسدة جزيئة غلوكوز إلى 6 جزيئات CO_2 في مسار التحلّل السكّريّ وحلقة TCA، ويحصل معظم ATP المتكوّن في الشروط الهوائيّة نتيجة أكسدة NADH و$FADH_2$ في سلسلة نقل الإلكترونات.

سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain

تتكوّن هذه السلسلة من جملة ناقلات للإلكترونات Electron Carriers تعمل معاً لنقل الإلكترونات من الجزيئات المانحة لها، مثل: NADH و$FADH_2$، إلى مستقبِلات الإلكترونات مثل O_2، وتتدفّق الإلكترونات من الحاملات ذات كمون الإرجاع السلبيّ Negative Reduction Potentials إلى ذات الكمون الإيجابي Positive Potentials التي تتّحد في النهاية مع O_2 وH^+ لتكوين الماء، ويكون الاختلاف في كمون الإرجاع بين O_2 و NADH نحو 1.14 فولت، الأمر الذي يجعل تحرير كميّة كبيرة من الطاقة أكثر إمكاناً. وعلى الرغم من الانخفاض الإجماليّ في كمون الإرجاع فإنّ ثلاثة إمكانات توجد في سلسلة نقل الإلكترونات في الخلايا حقيقيّة النواة، حيث يكون تكوين ATP بكميّة كافية فعلاً ممكناً: بين (1) NADH وCoenzyme Q. (2) السيتوكروم b و C_1. (3) السيتوكروم a و O_2. وتفكّك سلسلة نقل الإلكترونات مسار تحرير الطاقة ككلّ إلى خطوات أصغر، ويمكن أخذ بعض الطـاقة المتحرّرة في صيـغة ATP، ويمكن أن ينتِج نقل الإلكترونات في هذه

النقاط البروتون والممالات الكهربائيّة Electric gradients التي يمكنها عندئذ قيادة عمليّة تكوين ATP.

وتكون حاملات سلسلة نقل الإلكترونات بجانب الغشاء الداخليّ للميتاكوندريا أو في الغشاء السيتوبلاسميّ الجرثوميّ، ويكون جهاز الميتوكوندريا مرتّباً في أربعة مركّبات معقّدة تعمل حامل للإلكترونات، ويكون كلّ من هذه المركّبات القادرة على نقل الإلكترونات جزءاً من المسار إلى O_2.

وتربط الكو إنزيمة (Q) Coenzyme Q والسيتوكروم c المركّبات المعقّدة الحاملة للإلكترونات مع بعضها، أما حاملات الإلكترونات في الجراثيم فهي منظّمة على نحو جيّد في الغشاء السيتوبلاسميّ.

إنّ العمليّة التي يجري فيها تكوين ATP باستعمال الطاقة الناتجة من قبل الإلكترونات تدعى الفسفرة التأكسديّة Oxidative Phosphorilation، حيث إنّ ثلاث جزيئات ATP يمكن أن تتكوّن من ADP و Pi، عندما يمرّ شفع من الإلكترونات من NADH إلى ذرّة واحدة من الأكسجين.

وهذا مشابه للقول بإنّ نسبة الفسفور إلى الأكسجين (P/O) تساوي 3، لأنّ الإلكترونات من $FADH_2$ فقط تمرّر نقطتين من الفسفرة التأكسديّة، وأعلى نسبة من (P/O) المرتبطة مع $FADH_2$ تساوي 2، ويمكن أن تكون نسبة (P/O) الحقيقيّة أقلّ من 3 و 2 في ميتاكوندريا الأحياء الدقيقة حقيقيّة النواة.

ويظهر بعض السلاسل الجرثوميّة سلسلة الميتاكوندريا، وهي متباينة جدّاً، حيث تختلف في حاملات الإلكترونات مثل السيتوكرومات، ويمكن أن تكون شديدة التفرّع، وتدخل الإلكترونات غالباً من عدّة نقاط، وتغادر من خلال عدد من الإنزيمات التأكسديّة النهائيّة Terminal Oxidase، حتّى إنّ سلسلة *E. coli* كذلك التركيب في مستوى O_2، ومن الممكن أن تكون السلاسل الجرثوميّة أقصر وأن تمتلك نسبة من (P/O) أقلّ من تلك التي توجد في سلاسل النقل بالميتاكوندريا، لذلك فإنّ الأحياء الدقيقة البدائيّة النواة والحقيقيّة النواة تتباين في تفاصيل توجّه التفاعلات، على الرغم من استعمال التفاعلات القواعد الأساسيّة ذاتها.

الفسفرة التأكسديّة Oxidative Phosphorylation

تحدث عمليّة الفسفرة التأكسديّة بآليّة استأثرت بالبحث والدراسة سنوات، الأمر الذي سمح بوضع عدد من الفرضيّات حول كيفيّة حدوثها، وكانت أهمّها فرضيّة الحلول الكيميائيّ وفرضيّة التغيّر التأكيديّ.

(1) فرضيّة الحلول الكيميائيّ Chemiosmotic hypothesis

كان البريطاني الاختصاصيّ بالكيمياء الحيوية بيتر ميشيل Peter Mitchell أوّل من وضع فرضيّة الحلول الكيميائيّ في عام 1961، ويمكن تلخيصها على النحو التالي: تنتظم سلسلة نقل الإلكترونات عند عملها، الأمر الذي يؤدّي إلى تحرّك البروتونات إلى الخارج من داخل الميتاكوندريا، وتنتقل الإلكترونات إلى الداخل، ومن المحتمل أن تنشأ حركة البروتونات من العُرى الحاملة Carrier loops، أو بفعل دافعات أو مضخّات للبروتونات نوعيّة تحصل على الطاقة من نقل الإلكترونات.

وتكون النتيجة قوة دفع البروتون Protonmotive force PMF التي تتركّب من تدرّج البروتونات وكمون الغشاء يعود للتوزيع غير المنتظم للشّحنات، وعندما تعود البروتونات إلى الميتاكوندريا مدفوعة بقوّة دفع البروتونات PMF يتركّب ATP في تفاعل حلمهة عكسيّ للأدينوزين الثلاثي الفسفات ATP.

ويمكن الوثوق بحدوث تفاعل مشابه في الجراثيم، مع تدفّق للإلكترونات يجعل حركة البروتونات إلى الخارج عبر الغشاء السيتوبلاسميّ Plasma membrane.

ويحدث تركيب ATP عندما تنتشر البروتونات راجعة إلى الخليّة، ويمكن لقوّة دفع البروتونات PMF أن تقود نقل الجزيئات عبر الأغشية، ودوران السياط الجرثوميّة Bacterial Flagella.

وتعدّ فرضيّة الحلول الكيميائيّ فرضيّة مقبولة عند معظم الاختصاصيين بالأحياء الدقيقة، وتوجد أدلّة مقنعة حول توليد البروتونات وتدرّج الشّحنات خلال الأغشية، وعلى كل حال، فإنّ الدليل على تدرّج البروتونات بمثابة قوّة مباشرة للفسفرة التأكسديّة ليس قطعياً حتى الآن.

(2) فرضيّة التغيّر التأكيديّ Conformational change hypothesis

تتحرّر الطّاقة عن طريق تحفيز نقل الإلكترونات للتغيّرات في الشكل أو الإنزيمة التي تركّب ATP، وتقود التغيّرات بالشكل تكوين ATP، ربّما عن طريق تغيير مقدرة ATP، ADP وربط الفسفات بموقع الهدم Catalytic Site من الإنزيمة، وهذه الفرضيّة تبدو مقبولة لأنّ التغيّرات التأكيديّة تحدث في بروتينات الغشاء الداخلي للميتاكوندريا عند نقل الإلكترونات.

وتتوافر مجموعة من المركّبات الكيميائيّة التي تثبّط تكوين ATP في الشروط الهوائيّة، وتقسم هذه المثبّطات إلى مجموعتين:

(1) الموادّ التي تسبّب القطع المباشر لنقل الإلكترونات، مثل: الصّادّة الحيويّة بيريسيدين Piericidin التي تنافس الكو إنزيمة Coenzyme Q (Q)، والصادة الحيويّة أنتيميسين Antimycin A (A) التي تقطع نقل الإلكترونات بين السيتوكرومات b و c، ويوقف السيانيد والأزيد Cyanide & Azide نقل الإلكترونات بين السيتوكروم a و O_2 لأنّهما نظيران بنيويّان Structural analogs للأوكسجين.

(2) المثبّطات المعيقة للضمّ Uncouplers التي توقف تركيب ATP دون تثبيط نقل الإلكترونات بالذات، ويكون النقل الطبيعي للإلكترونات باقتران محكم مع الفسفرة التأكسديّة حيث تكون سرعة تكوين ATP أكبر في الفسفرة التأكسديّة، وكلّما كانت سلسلة نقل الإلكترونات أسرع كان تأمين الطاقة المطلوبة.

وتفصل هذه المثبّطات المعيقة للضمّ الفسفرة التأكسديّة عن نقل الإلكترونات، لذلك فإنّ الطاقة المتحرّرة من السلسلة تعطى حرارة أكثر مما تعطى كأدينوزين ثلاثيّ الفسفات ATP، ومن الأمثلة نذكر: ثنائيّ نتروفينول Dinitrophenol وفالينوميسين Valinomycin التي يمكن أن تسمح بمرور شوارد الهدروجين والبوتاسيوم وغيرها عبر الغشاء دون تفعيل الإنزيمات المحلّلة لمركّب ATP، وبذلك يحدث التفكيك والتدرّج الشارديّ. ويمكن أن يرتبط الفالينوميسين أيضاً مباشرة مع الإنزيمات المحلّلة لمركّب ATP (F_1F_0 ATPase) وتثبيط فاعليّتها.

تتضمّن الأجهزة الجرثوميّة التي تحول الطاقة الكيميائيّة والإشعاعيّة إلى صورة حيويّة عمليّات التنفّس والتخمّر والتركيب الضوئيّ، وتكون جزيئة الأكسجين المستقبِل النهائيّ في عمليّة التنفّس، في حين تتحلّل المواد الغذائيّة في عمليّة التخمّر عادة إلى جزيئتين تتأكسد إحداهما بالأخرى، أمّا في عمليّة التركيب الضوئيّ فتُختزن الطاقة الضوئيّة في طاقة كيميائيّة.

وبغض النظر عن آليّة استخلاص الطاقة في صورتها المفيدة يرافق تكوين جزيئات الأدينوزين الثلاثي الفسفات ATP التفاعل في جميع أنواع الخلايا، وتعدّ ATP الوسيط الشائع للطاقة المحفّزة التي تتطلّبها التفاعلات، وهي تزوّد الآليّات التي يمكنها توجيه الطاقة المختزنة إلى طاقة تتطلّبها تفاعلات التركيب الحيويّ للخلايا، وإنّ معدّل سرعة انقسام خلايا الجراثيم وارتفاع معدّل عمليّات الهدم في الخلايا الحيّة يؤكّد النشاط الاستقلابي الكبير لها، وما يرافق هذه العمليّة وهو جدير بالملاحظة أنّ توليد الحرارة أكبر بكثير مقارنة بالأحياء الأخرى، في حين إنّ الحرارة المتحرّرة خلال عمليّات الاستقلاب تمثّل جزءاً من مجموع الطاقة الحرّة المتحوّلة - التي لا تستفيد منها الأحياء في إنجاز أفعالها الحيويّة، وتكون الجراثيم عموماً أقل قدرة على تحويل الطاقة الحرّة من الأحياء التي تتّصف بمعدّل استقلابيّ أبطأ، وتعدّ الخلايا الجرثوميّة، مبدئيّاً، أجهزة فيزيائيّة كيميائيّة يظهر نشاطها في جزء كبير عن طريق تدفّق الطاقة الكيميائيّة.

طاقة المركّبات العضويّة

تستمدّ الخلايا الجرثوميّة غيريّة التغذية طاقتها بصورة أساسيّة من الطاقة الكيميائيّة المختزنة في جزيئات مداد الكربون، إذ تحرّر الأكسدة الكاملة للغلوكوز 686 ألف حريرة/مول:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O$$

$$\Delta G^{o} = -686{,}000\ \text{cal}$$

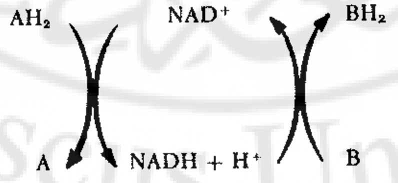
وعموماً، من أجل الحصول على الفائدة العظمى من الطاقة الناتجة فإنّ أكسدة الغلوكوز تجزّيء سلسلة تفاعلات الأكسدة المتتالية التي يجري فيها الانتفاع بالطاقة المتحرّرة، وتكون الصفة الأساسيّة في الأكسدة الحيويّة وكذلك في الأكسدة الكيميائيّة هي نقل الإلكترونات من المادة التي ستؤكسد، في حين إنّ أغلب الأكسدة الحيويّة في الخلايا الحيّة هي نزع للهدروجين، ويمكن القول إنّ الأكسدة الحيويّة في الخلايا الحيّة هي نزع للهدروجين، مع عدم إغفال أنّ مثل هذا النقل يعني فقداناً للإلكترون:

$$AH_2 + B = A + BH_2$$

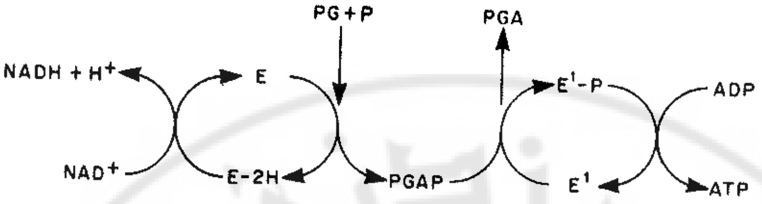
حيث يتأكسد المداد AH_2 إلى A وللمادّة B سلوك مستقبِل للهدروجين وتُرجع إلى BH_2.

وعند نقل الهدروجين من المداد إلى المستقبِل النهائيّ للإلكترون تُرجع المكافئات المرجعة في الوقت ذاته، وتمرّ عبر سلسلة متدرّجة من جمل الأكسدة والإرجاع بحيث إنّ المشتقّات الناتجة في إحدى المراحل تُرجع وتُؤكسد، ويعطي حدوث العديد من تفاعلات الأكسدة والإرجاع العكوسة بين المداد الأساسيّ والمؤكسد النهائيّ توليداً متدرّجاً للطاقة، وبذلك تكتمل الدارة في الجهاز بحيث تؤمّن الأكسدة كميّات كبيرة من الطاقة الناتجة عن الأكسدة الكاملة للسكّريّات التي تمّت تجزئتها إلى مراحل عديدة من التفاعلات المتكاملة، والطاقة إمّا أن تخزن أو أن تحرّر في أجزاء صغيرة، وتنقل الطاقة الكيميائيّة في هذه التفاعلات المتتالية من تفاعل لآخر عن طريق وسائط معروفة أو عوامل ترافق.

فمثلاً: الوسيط الأساسيّ الشائع هو ترافق أكسدة المداد الأوّل (AH_2) وإرجاع الآخر (B) عن طريق إنزيمات الديهدروجيناز النوعيّة لمركّبي AH_2 و BH_2 مع وجود عامل ترافق نوعي هو NAD الذي يُرجع أو يؤكسد.



وإنّ أغلب وسيط شائع ومهمّ وهو يعمل على نقل الطاقة الكيميائيّة هو ATP كونه يربط أو يرافق التفاعلات الإنزيميّة التي تتضمّن نقل زمر الفسفات وفق الآتي:



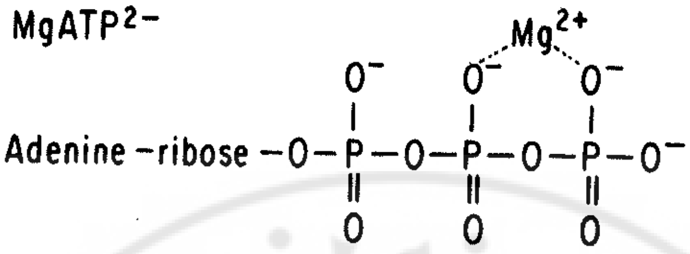
وهي أولى ترافق كيميائيّ بين فسفرة ADP و ATP المرتبط بأكسدة 3-فسفوغليسر ألدهيد (PG) إلى فسفوغليسرات (PGA) عبر 1،3 - ثنائي فسفوغليسرات (PGAP). E-2H/E و E'-P/ E'

ويرمز لإنزيمة 3-فسفوغليسر ألدهيد ديهدروجيناز و 3-فسفوغليسرات كيناز على الترتيب.

تغيّرات الطاقة الحرّة لتفاعلات الأكسدة والإرجاع

يعتمد حساب تغيّرات الطاقة الحرّة لتفاعلات الأكسدة والإرجاع على كمون الأكسدة والإرجاع، والقياس الكمّي لقدرة الجهاز على استقبال أو منح إلكترونات عكوسيّ مع الإشارة إلى إلكترود الهدروجين القياسيّ، وتمكّن الفاعليّة الطبيعيّة لجهازيّ الأكسدة والإرجاع في الجملة الحيويّة من التنبّؤ باتجاه التفاعل، فالجهاز ذو الفاعليّة الإيجابيّة الطبيعيّة لتفاعل الأكسدة والإرجاع يكون الأكثر ميلاً لاستقبال الإلكترونات أي هو عامل مؤكسد أقوى، ويمكن حساب تغيّر الطاقة الحرّة العياريّة للتفاعلات المؤكسدة (المقيسة) بالحريرة / مول من معطيات التوازن.

تحوّل الطاقة الناتجة عن الأكسدة بمجملها إلى ATP في جميع الخلايا اللاهوائيّة والهوائيّة لكي تُستعمل في توجيه التفاعلات المتطلِّبة للطاقة المشتركة في التركيب الحيويّ للموادّ الخلويّة، إذ تعتمد عليها الأحياء في استعمالها في عمليّات استقلابها التخمريّة أو في الأكسدة الكاملة للمواد إلى CO_2 و H_2O، وتنتج ATP في جميع أنواع الخلايا، وفي الخلايا ذات $pH = 7$ تتشرّد الجزيئة بصورة كاملة، وتظهر في صورة معقّد متّحد مع Mg^{2+} (الشكل 3-5).



الشكل 3-5

المعقّد المغنزيوميّ لجزيئة ATP

وتكون الطاقة الناتجة عن حلمهته أكثر على نحو واضح من الإسترات البسيطة، والغليكوزيدات والعديد من المركّبات المفسفرة، والجزيئات مثل ATP التي تتظاهر بطاقة حرّة من الحلمهة عند pH = 7 أكثر سلبيّة من 7 كيلوحريرة/مول التي توضع مع المركّبات عالية الطاقة.

وتتضمّن المركّبات عالية الطاقة عدداً من الجزيئات المهمّة، مثل: أستيل فسفات وأمينوأسيل أدينيلات وفسفواينول بيروفات وأستيل CoA وحمض الليبويك التي تمثّل جميعاً قوىً موجّهة لتفاعلات مولّدة للطاقة في الخليّة (الجدول 3-1).

الجدول 3-1

الطاقة الحرّة العياريّة لحلمهة المركّبات الفسفوريّة

المركّب	الطاقة الحرّة كيلوحريرة	اتجاه نقل زمرة الفسفات
Phosphoenolpyruvate	-14.8	↓
1,3-Diphoaphoglycerate	-11.8	
Acetyl phosphate	-10.1	
ATP	-7.3	
Glucose 1-phosphate	-5.0	
Fructose 6-phosphate	-3.8	
Glucose 6-phosphate	-3.3	

Damascus University

تمتلك المركّبات ذات القيمة الأكثر سلبيّة ثابت توازن مرتفع أكثر من تلك المنخفضة في سلّم الجدول، ولذلك فهذا السلّم قياس كميّ لألفة المركّبات لزمرة الفسفات، وتميل المركّبات الموجودة في أعلى الجدول لفقدان زمر الفسفات في حين تميل المنخفضة في السلّم لأن تبقى مصانة وتأخذ زمر الفسفات، وفي الوقت ذاته تعد الطاقة الحرّة للحلمهة في جزيئة ATP نقطة الوسط في هذا التدرّج الترموديناميكي للمركّبات الفسفوريّة، ويتحدّد الاتجاه الإنزيميّ لزمر نقل الفسفات بهذا السلّم، وتنقل زمر الفسفات فقط من المركّبات العالية الطاقة المختزنة لمستقبِلات منخفضة الطاقة الكامنة، أي تعمل جملة ATP - ADP ناقلاً وسيطاً لزمر الفسفات ويكون ADP مستقبِلاً نوعيّاً لزمر الفسفات من مركّبات الفسفات العضويّة ذات أشكال الطاقة العالية عند أكسدة هذه المركّبات في الخليّة.

Phosphoenolpyruvate + ADP = Pyruvate + ATP

ويتكوّن ATP ثمّ يعطي زمرة الفسفات النهائيّة إنزيميّاً لجزيئة تستقبل الفسفات مثل الغلوكوز محوّلاً إيّاه إلى مشتقّ فسفوريّ ذي طاقة عالية.

ATP + D-glucose = ADP + D-glucose 6-phosphate

وتمتلك الجراثيم نمطين من التفاعلات لتوليد الطاقة (إنتاج ATP): يتكوّن النّمط الأول من التفاعلات المنتِجة لجزيئة ATP والمركّبات الغنيّة بالطاقة عن طريق فسفرة الأمددة الموافقة، مثل التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway وتخمّر الأرجِنين Arginine Fermentation وعدد من العمليّات المنتجة لجزيئة ATP الغريبة المميّزة للجنس *Clostridium*، وفي هذه التفاعلات تحتفظ الأحياء بجزء من الطاقة المتحرّرة في مركّبات عالية الطاقة تنتج عن تفاعلات إنزيمات الديهدروجيناز Dehydrogenase (أو اللياز Lyase)، ثمّ تنتقل إلى جملة ATP عن طريق تفاعل إنزيمات الكيناز Kinase، ويتكوّن النّمط الثاني من التفاعلات المنتِجة لجزيئة ATP من عمليّة الفسفرة التأكسديّة أو الفسفرة الضوئيّة، في هذه التفاعلات عند نقل الإلكترونات من الحامل الإلكترونيّ الأوّل إلى المستقبِل النهائيّ للإلكترون في تتالي الإرجاع الهدميّ الناشئ في آلية فسفرة نقل الإلكترون.

ناتج استقلاب طاقة غيريّات التغذية

Energy-yielding Heterotrophic Metabolism

التخمّر Fermentation

لا يتأكسد NADH عادة عن طريق سلسلة نقل الإلكترونات في غياب الأكسجين، بسبب عدم وجود مستقبلات إلكترونات خارجيّة، لذلك فإنّ الناتج منه في المسار الأوّل خلال أكسدة غليسر ألدهيد 3- فسفات إلى 1،3- ثنائيّ فسفوغليسرات يجب أن يستمرّ بالتأكسد عكسيّاً إلى NAD^+ (الشكل 3-6).

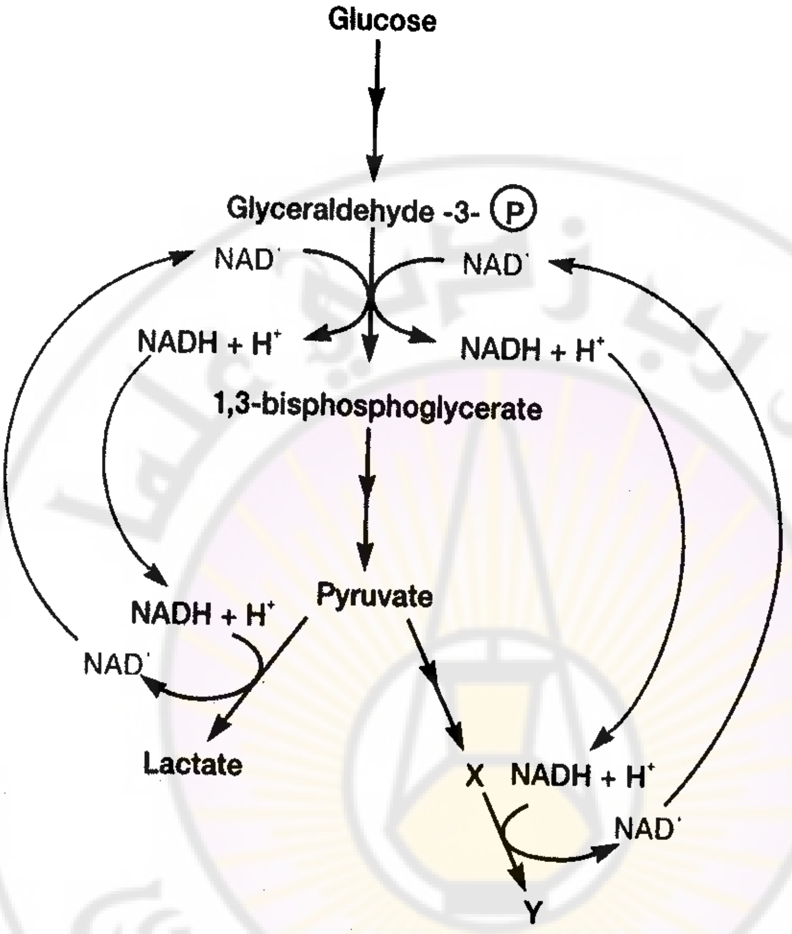
وعندما لا يعاد تكوين NAD^+ فإنّ عمليّة أكسدة الغليسر ألدهيد 3- فسفات ستنتهي، وبذلك يتوقّف مسار التفاعل الأوّل، ويتجاوز العديد من الأحياء الدقيقة هذه المشكلة عن طريق تخفيض أو توقّف فاعليّة إنزيمات البيروفات ديهدروجيناز، واستعمال البيروفات أو مشتقّاتها Derivatives مستقبِلاً للإلكترونات والهدروجين في تفاعل إعادة أكسدة مركّب NADH، الأمر الذي يمكن أن يؤدّي إلى إنتاج ATP أكثر، ولذلك تعدّ العمليّة المنتجة للطّاقة، التي تفيد فيها الجزيئات العضويّة مانحاتٍ للإلكترونات ومستقبِلاتٍ لها، عمليّة التخمّر Fermentation.

وتوجد عدّة أنواع من التخمّر، وهي غالباً ما تميّز مجموعات معيّنة من الأحياء الدقيقة، ويمكن هنا أن نذكر عدداً من أكثر عمليّات التخمر شيوعاً، وهي بشكل أساسيّ عمليّات التخمّر الكحوليّ وعمليّات التخمّر الحمضيّ.

ويوجد أمران يوحّدان تخمّرات الأحياء الدقيقة التي لا بدّ من أخذها في الحسبان، وهي: - أكسدة NADH إلى NAD^+.

- كون البيروفات أو أحد مشتقّاتها مستقبلاً للإلكترونات.

ويتّصف العديد من الفطريّات وبعض الجراثيم، والطحالب، والأوالي الحيوانيّة بالقدرة على تخمير السكّريّات إلى كحول و CO_2 في عمليّة تدعى التخمّر الكحوليّ Alcoholic Fermentation، حيث تُزال زمرة الكربوكسيل -CCOH- من **البيروفات الذي** يتحوّل إلى أستي ألدهيد Acetaldehyde الذي يُرجع عندئذ إلى **الإيثانول بفعل** إنزيمات الكحول ديهدروجيناز مع NADH مانحاً للإلكترونات.



الشكل 3-6

إعادة أكسدة NADH خلال عملية التخمّر

Reoxidation of NADH During Fermentation

يعاود NADH الناتج من تفاعل التحلّل السكّريّ أكسدته باستعماله لإرجاع البيروفات أو أحد مشتقات البيروفات (X)، وتنتج اللاكتات أو مركب مرجع (Y).

أمّا في تخمّر حمض اللبن Lactic acid Fermentation فتُرجع البيروفات إلى اللاكتات، وهو الأكثر شيوعاً، فهو يحدث في جراثيم حمض اللبن وعصيّات *Bacillus*، وطحالب *Chlorella* وبعض أعفان المياه والأوالي الحيوانيّة، حتّى بعض العضلات الهيكليّة للحيوانات.

وتقسم الأحياء الدقيقة المخمّرة لحمض اللبن إلى:

(1) مخمّرات حمض اللبن المتجانس Homolactic Fermenters: وهي تستعمل المسار الأوّل وترجِع مباشرة البيروفات Pyruvate إلى اللاكتات Lactate بتأثير إنزيمات اللاكتات ديهدروجيناز Lactate Dehydrogenase.

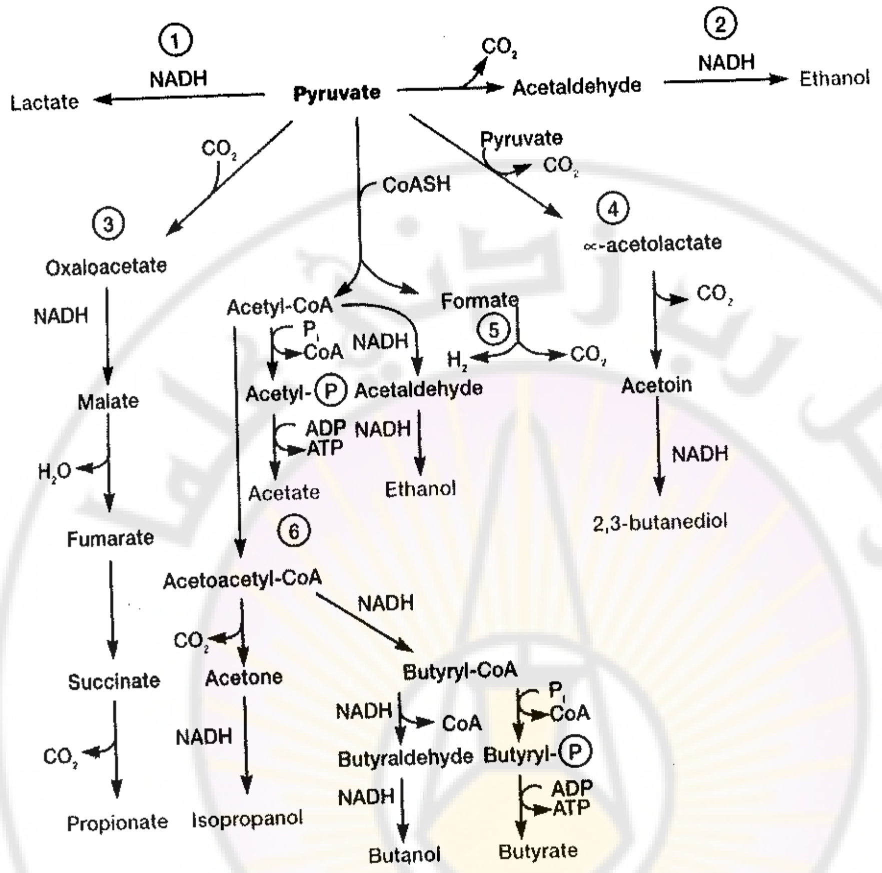
(2) مخمرّات حمض اللبن غير المتجانس Heterolactic Fermenters: وهي تكوّن كميّات جيّدة من النواتج غير اللاكتات، والعديد منها ينتج اللاكتات والإيتانول و CO_2 عن طريق مسار فسفو كيتولاز Phosphoketolase.

ويمكن أن يستقلب العديد من الجراثيم، ولاسيّما أفراد فصيلة الأمعائيّات Enterobacteriaceae، البيروفات إلى حمض الفورميك Formic acid (HCOOH) ونواتج أخرى في تفاعل يدعى أحياناً تخمّر حمض الفورميك الذي يتحوّل إلى الهدروجين وثنائي أكسيد الكربون CO_2 بتأثير إنزيمات الفورميك هدروجينلياز Formic Hydrogenlyase (وهو اتحاد بين إنزيمتين على الأقل).

ويوجد نمطان من تخمّر حمض الفورميك:

(1) تخمّر المزيج الحمضيّ Mixed Acid fermentation الذي ينتِج الكحول ومزيجاً معقّداً من الحموض، مثل: حموض الخلّ Acetic واللبن Lactic والسوكسنيك Succinic والفورميك Furmic، ففي وجود إنزيمات هدروجينلياز سيتحلّل حمض الفورميك إلى الهدروجين H_2 وثنائي أكسيد الكربون CO_2، ويمكن رؤية هذا النموذج في أجناس، مثل: *Escherichia coli* و *Salmonella* و *Proteus* وغيرها.

(2) تخمّر البوتانديول Butanediol Fermentation، المميّز للأجناس الآتية: *Enterobacter* و *Serratia* و *Erwinia* وبعض أنواع *Bacillus*، حيث تتحول البيروفات إلى الأسيتون الذي يرجع إلى 2،3- بوتانديول بتأثير NADH، كما تنتج كميّة كبيرة من الإيتانول مترافقة مع كميّات أقلّ من الحموض التي توجد في **تخمّر المزيج الحمضيّ** (الشكل 3-7).



1. جراثيم حمض اللبن (*Lactobacillus, Streptococcus*)، *Bacillus*.
2. الخمائر *Yeast*، *Zymomonas*.
3. جراثيم حمض البروبيونيّ (*Propeonibacterium*).
4. *Enterobacter*، *Serratia*، *Bacillus*.
5. الجراثيم المعويّة Enteric Bacteria (*Escherichia*، *Enterobacter*، *Salmonella*، *Proteus*).
6. *Clostridium*.

الشكل 3-7

التخمّرات الشائعة في بعض الأحياء الدقيقة (على نحو مبسّط)، وتكوّن المركّبات الأساسيّة، مع إهمال النواتج الوسطيّة الأقلّ أهميّة.

التنفّس اللاهوائيّ Anaerobic Respiration

إنّ الإلكترونات المشتقّة من السكّريّات Sugars والجزيئات العضويّة الأخرى تُمنح عادة لمستقبِلات للإلكترونات عضويّة (وهذه عمليّة التخمّر)، أو تُمنح للأكسجين الجزيئي O_2 عن طريق سلسلة نقل الإلكترونات (وهذه عمليّة التنفّس الهوائيّ).

وفي عمليّة التنفّس اللاهوائيّ، تعمل سلاسل نقل الإلكترونات في بعض الجراثيم مع مستقبِلات للإلكترونات هي جزيئة لاعضويّة مؤكسَدة - غير الأكسجين O_2، وتدعى لذلك التنفّس اللاهوائيّ Anaerobic Respiration، وتكون مستقبِلات الإلكترونات الأساسيّة اللاعضويّة هي النتريت NO_3^- والكبريتات SO_4^{2-} و CO_2، غير أنّ المعادن مثل الحديد يمكنها أن ترجَع أيضاً.

ويمكن أن يستعمل بعض الجراثيم النترات NO_3^- مستقبِلاً للإلكترونات في نهاية سلسلتها لنقل الإلكترونات وتستمرّ بإنتاج ATP، ويدعى هذا التفاعل في الغالب تفاعل إرجاع النترات المتباين Dissimulatory Nitrate Reduction، إذ يمكن أن ترجَع النترات إلى نتريت NO_2^- بإنزيمات نترات ريدكتاز Nitrate reductase الذي يحلّ محلّ إنزيمات السيتوكروم أكسيداز Cytochrome oxidase.

$$NO_3^- + 2e^- + 2H^+ \rightarrow NO_2^- + H_2O$$

ومع ذلك، فإنّ إرجاع النتريت إلى نترات يعدّ عمليّة غير مؤثّرة لتكوين ATP، لأنّه يتطلّب كميّة كبيرة من النتريت للنموّ، إذ إنّ جزيئة نتريت واحدة تستقبل اثنين فقط من الإلكترونات، والنتريت المتكوّن سامّ جدّاً، ولذلك تُرجع النترات غالباً باستمرار إلى غاز النتروجين غير السامّ، وهذه العمليّة تدعى نزع النتروجين Denitrification، عندما تستقبل كل جزيئة نترات خمسة إلكترونات.

$$2NO_3^- + 10\,e^- + 12\,H^+ \rightarrow N_2 + 6\,H_2O$$

وتبيّن أنّ نزع النتروجين عمليّة عديدة الخطوات يشارك فيها أربع إنزيمات:

(1) نترات ريدكتاز Nitrate reductase.

(2) نتريت ريدكتاز Nitrite reductase.

(3) نتريك أكسيد ريدكتاز Nitric oxide reductase.

(4) نتروز أكسيد ريدكتاز Nitrous oxide reductase.

$$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$$

ومن اللافت للانتباه أنّ جزيئة أكسيد النتريك Nitric oxide NO، وهو أحد النواتج الوسيطة، تعمل في الثدييات نواقل عصبيّة Neurotransmitter، وتساعد في تنظيم ضغط الدّم، وتستعمل في البالعات الكبيرة Macrophage لإتلاف الجراثيم وخلايا الأورام Tumor Cells.

ويبيّن الجدول 3-2 بعض مستقبِلات الإلكترونات المستعملة في التنفّس.

الجدول 3-2

بعض مستقبِلات الإلكترونات المستعملة في التنفّس

نوع التنفس	مستقبِل الإلكترونات	النواتج المرجعة	أمثلة من الأحياء الدقيقة
هوائي	O_2	H_2O	جميع الجراثيم الهوائيّة الفطريّات، الأوالي الحيوانيّة، الطحالب
لا هوائي	NO_3^-	NO_2^-	الجراثيم المعويّة
	NO_3^-	N_2, N_2O, NO_2^-	*Bacillus* *Pseudomonas*
	SO_4^{-2}	H_2S	*Desulfotomaculum, Deaulfovibrio*
	CO_2	CH_4	جميع جراثيم الميتان
	S5	H_2S	*Thermoproteus, Desulfuromonas*
	Fe_3^+	Fe_2^+	*Bacillus* *Pseudomonas*

يوجد نمطان من إنزيمات نتريت ريدُكتاز الجرثوميّة Nitrite reductase التي تحضّ على تكوين NO، ويتضمّن أحدهما السيتوكروم c و d_1، مثل: جراثيم *Pseudomonas aeruginosa*، والآخر هو بروتين نحاسيّ Copper protein، مثل *Alcaligenes*، وتحضّ إنزيمات نتريك أكسيد ريدكتاز Nitric oxide reductase على تكوين N_2O من NO، ويعدّ معقّد رابطة الغشاء- السيتوكروم Membrane- bond cytochrome *bc* complex :*bc*، ويمكن أن تنتج الجراثيم غير النازعة للنتروجين، مثل: *Bacillus cereus* و *E. coli* و *Serratia marcescens*، أكسيد النتريك في ظروف معيّنة.

وتجري عمليّة نزع النتروجين Denitrification في بعض ممثّلات الأجناس *Pseudomonas* و *Bacillus*، بديلاً عن التنفّس الهوائيّ الطبيعيّ، ويمكن ألّا تعدّ لاهوائيّة مخيّرة، لأنّ وجود O_2 يجعلها تستعمل التنفّس الهوائيّ، وتسبّب عمليّة نزع النتروجين في التربة اللاهوائيّة فقدان النتروجين منها وانخفاض خصوبة التربة.

إضافة إلى ذلك، توجد مجموعتان كبيرتان من الجراثيم اللاهوائيّة المجبرة تستعملان التنفّس اللاهوائيّ، إذ إنّ جراثيم الميتان *Methanogens* ترجع CO_2 أو الكربونات مستقبِلاً نهائيّاً للإلكترونات إلى الميثان، ويمكن أن تفيد الكبريتات مستقبِلاً نهائيّاً للإلكترونات في *Desulfovibrio*، حيث تُرجع الكبريتات إلى كبريتيد (S^{2-} أو H_2S)، وتستقبِل ثمانية إلكترونات، وفق الآتي:

$$SO_4^{2-} + 8\ e^- + 8\ H^+ \rightarrow S^{2-} + 4H_2O$$

ولا يكون التنفّس اللاهوائيّ فعّالاً في تكوين ATP مقارنة بالتنفّس الهوائيّ، لأنّ ناتج ATP بفعل الفسفرة التأكسديّة لا يكافئ الناتج باستعمال النترات والكبريتات و CO_2 مستقبِلاتٍ نهائيّة، وينخفض هذا الناتج لأنّ كمون الإرجاع لمستقبِلات الإلكترونات البديلة هذه موجب أقلّ مما للأكسجين، ويكون أقلّ بين المانح NADH والنترات مما هو عليه بين NADH و O_2، وترتبط الطاقة الناتجة القليلة مباشرةً فتبدو غير متوافرة في التنفّس اللاهوائيّ الذي يبقى مفيداً لأنّه أكثر فاعليّة من التخمّر ويسمح بتكوين ATP عند نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة في غياب O_2.

الناتج من ATP في التحلّل السكّريّ والتنفّس الهوائيّ

Yield of (ATP) in Glycolysis and Aerobic Respiration

يمكن حساب أعلى كميّة من ATP في الخلايا حقيقيّة النواة Eukaryotes في تفاعلات التحلّل السكّريّ Glycolysis، وحلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل Tricarboxylic Acid Cycle TCA، وسلسلة نقل الإلكترونات Electron transport Chain، إذ إنّ تحوّل الغلوكوز Glucose إلى جزيئتين من البيروفات Pyruvate والتحلّل السكّريّ يعطي ما مجموعه جزيئتين من ATP وجزيئتين من NADH، ونظراً إلى أنّ كلّ جزيئة NADH تعطي ثلاث جزيئات ATP كحدّ أعلى عند نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة، فإنّ الناتج الإجماليّ في الشروط الهوائيّة في مسار التحلّل السكّريّ هو ثماني جزيئات من ATP (الجدول 3-3).

وفي الظروف اللاهوائيّة، عندما لا يتأكسد NADH في مسار سلسلة نقل الإلكترونات فإنّ جزيئتين فقط من ATP تتكوّنان في تحلّل الغلوكوز إلى بيروفات، وعند وجود الأكسجين وفي حال عمل سلسلة نقل الإلكترونات تتأكسد البيروفات إلى أستيل كو إنزيمة (A) Acetyl-Co A (وهو المادّة البادئة في حلقة TCA)، ويعطي هذا التفاعل جزيئتين من NADH لأنّ جزيئتين من البيروفات تنتُجان من جزيئة غلوكوز، ولذلك تتكوّن ستّ جزيئات أخرى من ATP.

وتعطي أكسدة جزيئتين من الأستيل كو إنزيمة (A) في حلقة TCA جزيئتين من الغوانين ثلاثيّ الفسفات GTP أو ATP، وستّ جزيئات من NADH وجزيئتين من $FADH_2$، وهكذا يتأكسد NADH و $FADH_2$ في الحلقة من خلال سلسلة نقل الإلكترونات ويتكوّن نحو 24 جزيئة من ATP.

وإنّ الأكسدة الهوائيّة للغلوكوز إلى 6 جزيئات من CO_2 تُنتج 38 جزيئة من ATP كحدّ أعلى، وتتكوّن جزيئتان من ATP فقط من التحوّل اللاهوائيّ للغلوكوز إلى البيروفات في التحلّل السكّريّ، حيث تكون نسبة الفسفور/ الأكسجين (O/P) في جملة نقل الإلكترونات في الجراثيم أقل مما هي في جملة نقل الإلكترونات في حقيقيّات النواة المذكورة سابقاً، وناتج ATP في الجراثيم الهوائيّة هو أقلّ.

من الواضح أنّ التنفّس الهوائيّ يعدّ أكثر تأثيراً من التفاعلات اللاهوائيّة التي لا تتضمّن نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة، وإنّ العديد من الأحياء الدقيقة يقلّل سرعته بوضوح في هدم السكّر وتحوّله إلى التنفّس الهوائيّ (عندما تنتقل من الشروط اللاهوائيّة إلى الهوائيّة)، وهذه ظاهرة تنظيميّة تدعى تأثير باستور Pasteur effect، وهو مفيد عندما يكون في الإمكان استعمال تفاعلات هوائيّة أكثر كفاءةً.

الجدول 3-3

ناتج ATP من الأكسدة الهوائيّة للغلوكوز في خلايا حقيقيّات النواة.

التفاعل	ناتج ATP (جزيئة)
1. التحلّل السكّريّ (المسار الأوّل)	
– الفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة (ATP)	ATP : 2
– الفسفرة التأكسديّة بوساطة 2 NADH	ATP : 6
2. البيروفات إلى 2 أستيل كو إنزيمة A	
– الفسفرة التأكسدية بوساطة 2 NADH	ATP : 6
3. حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA	
– الفسفرة على مستوى المادة الأولية GTP	ATP : 2
– الفسفرة التأكسدية ب 6 NADH	ATP : 18
– الفسفرة التأكسدية ب 2 FADH2	ATP : 4
الناتج الإجمالي في الظروف الهوائيّة	ATP : 38

ملاحظة:

احتُسبت ATP الناتجت بتقدير نسبة الفسفور/ الأكسجين (O/P) وتعادل 3 لجزيئات NADH و 2 لجزيئات $FADH_2$.

2.1 هدم عديدات السكّر والبوليميرات المدّخرة في الخليّة Catabolism of Polysaccharides and Intracellular Reserve Polymers

يمكن للأحياء الدقيقة أن تهدم جملة من عديدات السكّر إضافة إلى الغلوكوز، ويكون مصدر هذه السكّريّات من خارج الخلايا أو من داخلها، وغالباً ما تختلف الخطوات الأوليّة لتفكيك عديدات السكّر الخارجيّة عن تلك المستعملة لتفكيك البوليميرات المدّخرة في الخليّة، وهناك مسارات مختلفة لتحوّل السكّريّات، إذ تحدث فسفرة السكّريّات الأحاديّة، مثل: الغلوكوز والفركتوز والمانوز باستعمال ATP، وتدخل بسهولة إلى مسار EMP، وبالمقابل فإنّ الغالاكتوز لا بدّ أن يتحوّل إلى يوريدين ثنائيّ فُسفات غالاكتوز بعد الفسفرة الأوليّة، ثمّ يتحوّل إلى غلوكوز 6- فسفات في عمليّة ثلاثيّة الخطوات.

تتحوّل السكّريّات الثنائيّة إلى سكّريّات أحاديّة وفق آليّتين على الأقل، إذ يمكن أن يتحلمه اللاكتوز والمالتوز والسكروز إلى مكوّناتها من السكّريّات الأحاديّة، أو أن يتفكّك العديد من السكّريّات الثنائيّة، مثل: المالتوز والسليبيوز والسكروز نتيجة قطع الرابطة بين السكّرين الأحاديّين بوساطة زمرة الفسفات في تفاعل يدعى التحلّل الفسفوري Phosphorolysis، وكذلك فإنّ عديدات السكّر تتحوّل، كما في حال السكّريّات الثنائيّة، وفق تفاعليّ الحلمهة والتحلّل الفسفوريّ إلى سكّريّات أحاديّة.

وتفكّك الجراثيم والفطريّات عديدات السكّر الخارجيّة بتأثير إنزيماتها التي تحوّل عديدات السكّر إلى جزيئات أصغر يمكن استعمالها، إذ تتحلمه جزيئات النشاء والغليكوجين بتأثير إنزيمات الأميلاز إلى الغلوكوز والمالتوز ونواتج أخرى، في حين يبدو السليلوز أكثر صعوبة للهضم.

وينتج العديد من الفطريّات وبعض الجراثيم، مثل: *Clostridium* والجراثيم الخيطيّة *Actinomycetes* إنزيمات السليلاز Cellulases التي تحلمه السليلوز إلى السليبيوز والغلوكوز، ويفرز بعض أفراد الجنس *Cytophaga* المعزولة من مضيفات بحريّة إنزيمات الأغاراز التي تحلّل الآغار، ويحلّل العديد من جراثيم التربة والجراثيم الممرضة للنباتات البكتين أيضاً.

تتمكّن الأحياء الدقيقة من البقاء حيّة مدّة طويلة في غياب المغذّيات الخارجيّة، حيث تعتمد على هدم المدّخرات الخلويّة، مثل: الغليكوجين والنشاء وبولي بيتا هدروكسي البيوترات Poly- β-hydroxybutyrate PHB وغيرها.

ويتفكّك الغليكوجين والنشاء بتأثير إنزيمات فسفوريلاز Phosphorylase التي تساعد على تفاعلات تحلّل مركّبات الفسفور حيث تقطع جزيئاً واحداً من الغلوكوز في سلسلة السكّر المعقّد وتعطي الغلوكوز 1- فسفات، وفق المعادلة الآتية:

$$(\text{Glucose})^{n} + P_1 \rightarrow (\text{glucose})^{n-1} + \text{glucose- 1-P}$$

ويمكن لمركّب الغلوكوز 1- فسفات أن يدخل في مسار التفاعل الأوّل – مسار غلوكوز 6- فسفات، وقد درست عمليّة هدم مركب PHB بفعل جراثيم تثبيت النتروجين *Azotobacter* التي تحلمه هذا المركّب إلى 3- هدروكسي البيوترات Hydroxy butyrate وهذا يتأكسد في دوره إلى أسيتو أسيتات Acetoacetate، وهذا الأخير يتحوّل إلى أستيل كو (A) Acetyl- Co A الذي يمكن أن يتأكسد في حلقة الحمض الثلاثي الكربوكسيل TCA.

وفيما يلي تفاعلات تفكّك السكّريّات الثنائيّة:

1	Maltose	+	H_2O	→	2 glucose		
	Maltose	+	Pi	→	β - D- glucose 1-P	+	glucose
2	Cellobiose	+	Pi	→	α-D-glucose-1-P	+	glucose
3	Sucrose	+	H_2O	→	glucose	+	fructose
	Sucrose	+	Pi	→	α-D-glucose -1- P	+	fructose
4	Lactose	+	H_2O	→	galactose	+	glucose

تساهم في التفاعلات الإنزيمات الآتية:

1. maltase، ثمّ maltose phosphorylase
2. cellobiose phosphorylase
3. sucrase، ثمّ sucrose phosphorylase
4. β-galactosidase.

Damascus University

2. هدم الدّهون Lipid Catabolism

تستعمل الأحياء الدقيقة الدهون باستمرار مصدراً للطّاقة، إذ إنّ التري غليسريدات أو التري أسيل غليسرولات، وإسترات الغليسرول والحموض الدسمة هي مصادر شائعة للطاقة يمكنها أن تتحلمه إلى غليسرول وحموض دسمة بتأثير إنزيمات الليباز في الأحياء الدقيقة (الإنزيمات المحلّلة للدّهون)، وتجري فسفرة الغليسرول بعدئذ إلى ديهدروكسي أسيتون فسفات Dihydroxyacetone phosphate الذي يتعرّض للهدم في المسار الأوّل (التحلّل السكّريّ).

وتتأكسد الحموض الدسمة الناتجة عن التري أسيل غليسرولات والدّهون الأخرى في مسار الأكسدة بيتا β – oxidation pathway (الشكل 3-8) بعد التحوّل إلى إسترات كو إنزيمة- (A) Co enzyme – A esters وفي مسار التفاعل الحلقيّ هذا تتفكّك الحموض الدسمة إلى أستيل كو (A) Acetyl- CoA الذي يمكن أن يدخل حلقة TCA أو يستُعمل في عمليات التركيب الحيويّ Biosynthesis.

وتنتِج دورة واحدة في الحلقة Acetyl- CoA، NADH، FADH2، ويمكن أكسدة المركّبين الأخيرين بوساطة سلسلة نقل الإلكترونات لإنتاج المزيد من ATP.

ويتم تقصير مركّب أستيل كو- A (Acetyl- CoA) الدهني بذرتيّ كربون، فيكون جاهزاً لدورة جديدة في الحلقة، وتكون الحموض الدسمة مصدراً غنيّاً بالطّاقة اللازمة لنموّ الأحياء الدقيقة، وفي حال مشابهة ينمو بعض الأحياء الدقيقة نمواً جيّداً على السكّريّات المضاف إليها البترول في ظروف هوائية.

3. هدم البروتينات والحموض الأمينية

Proteins and Amino Acids Catabolism

يمكن لبعض الجراثيم والفطريات ولاسيّما الممرضة، والأحياء الدقيقة المفسدة للأغذية، وكذلك الأحياء الدقيقة في التربة، أن تستعمل البروتينات مصدراً للكربون والطاقة، فهي تفرز إنزيمات Protease التي تحلمه البروتينات وعديدات الببتيد إلى حموض أمينيّة قابلة للانتقال إلى داخل الخليّة حيث تُهدم فيها.

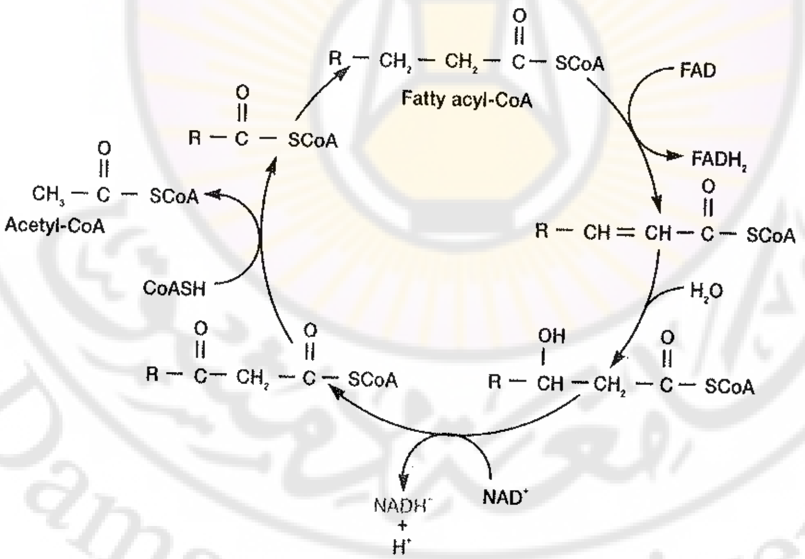
ويعدّ نزع زمرة الأمين Deamination الخطوة الأولى في هدم الحموض الأمينيّة، وهو عمليّة نزع زمرة الأمين من الحمض الأمينيّ، ثمّ تستكمل هذه العمليّة بعمليّة أخرى هي نقل زمرة الأمين Transamination من حمض أمينيّ إلى حمض ألفا كيتو المستقبِل α – Keto acid acceptor.

ويمكن أن يتحوّل الحمض العضويّ الناتج من نزع زمرة الأمين إلى البيروفات، وأستيل كو إنزيمة A، أو النواتج الوسطيّة لحلقة TCA التي تتأكسد بعدئذ خلال حلقة TCA لتحرير الطّاقة، وكذلك يمكن استعمال الحمض العضويّ مصدراً للكربون لتركيب موادّ الخليّة، وربّما يطرح النتروجين الفائض الناتج عن عمليّة نزع الأمين شواردَ الأمونيوم الأمر الذي يجعل الوسط قاعديّاً.

$$\text{Alanine} + \alpha - \text{Ketoglutarate} = \text{Pyruvate} + \text{Glutamate}$$

إيضاح عمليّة نقل زمرة الأمين Transamination

هي عمليّة نقل مجموعة ألفا – أمينو من الحمض الأمينيّ (ألانين) إلى المستقبِل وهو ألفا – كيتو غلوتارات لتكوين البيروفات والغلوتامات.



الشكل 3-8

مسار الأكسدة بيتا β – oxidation pathway

4. أكسدة الجزيئات اللاعضويّة

Oxidation of Inorganic Molecules

تؤكسد الأحياء الدقيقة الجزيئات العضويّة، مثل: السكّريّات والدهون والبروتينات وإنتاج ATP مع تحرير الطّاقة، ومستقبِلات الإلكترونات هي (الشكل 3-9):

(1) جزيئات عضويّة متأكسدة في عمليّة التخمّر.

(2) الأكسجين O_2 في التنفّس الهوائيّ.

(3) جزيئات لاعضويّة متأكسدة (فيما عدا الأكسجين) في التنفّس اللاهوائيّ.

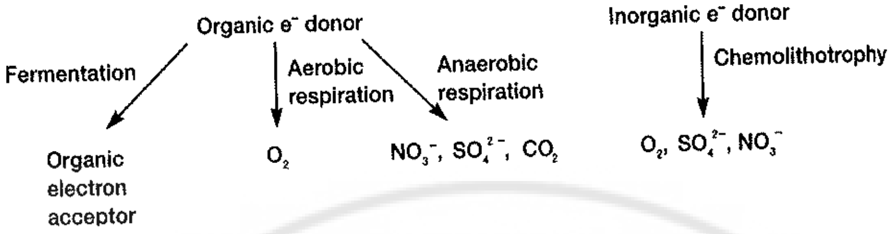
ويتكوّن ATP في التنفّس الهوائيّ والتنفّس اللاهوائيّ نتيجة تأثير سلسلة نقل الإلكترونات التي يمكن الحصول عليها في هذه السلسلة من المغذّيات اللاعضويّة، ومن الممكن الحصول على الطاقة من أكسدة الجزيئات اللاعضويّة أكثر مما في حال الحصول عليها من المغذّيات العضويّة.

وتعود هذه القابليّة لمجموعة صغيرة من الأحياء الدقيقة هي الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة Chemolithotrophs، ويختصّ كلّ نوع منها بأنماط من مانحات الإلكترونات ومستقبِلاتها (الجدول 3-4)، ويكون المستقبِل عادة O_2 لكنّ الكبريتات والنترات تستعملان أيضاً.

وإنّ أكثر مانحات الإلكترونات شيوعاً هي الهدروجين، ومركّبات النتروجين المرجعة، ومركّبات الكبريت المرجعة، وشوارد الحديدي Fe^{2+}.

وتستعمل الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة حلقة كالفن لتثبيت CO_2 ليكون مصدراً للكربون، ويتمكّن بعض هذه الأحياء الدقيقة من القيام بدور أحياء غير ذاتيّة التغذية Heterotrophs عند توافر مركّبات عضويّة مرجعة.

ويتطلّب إرجاع CO_2 إلى سكّريّات الكثير من الطاقة، إذ إنّ استعمال جزيئة واحدة منه في حلقة كالفن يتطلّب ثلاث جزيئات ATP واثنتين من NADPH وأكثر من ذلك تتوافر طاقة أكسدة الجزيئات اللاعضويّة (الجدول 3-5) أقلّ بكثير من تلك الناتجة عن الأكسدة الكاملة للغلوكوز إلى CO_2 التي تترافق مع تغيير قياسيّ في الطاقة قدره (686 كيلوحريرة/ مول).



الشكل 3-9

نماذج إنتاج الطاقة

يمكن أن يعطي مانح الإلكترونات إلكتروناتٍ إلى مستقبِل عضويّ (في التخمّر)، وإلى الأكسجين (في التنفّس الهوائيّ)، أو مستقبِل لاعضويّ فيما عدا الأكسجين (في التنفّس اللاهوائيّ)، وفي الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة تعطي جزيئة لاعضويّة مرجعة الإلكترونات اللازمة لإنتاج الطاقة.

الجدول 3-4

الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة المعدنيّة ومصادر طاقتها

الجراثيم	مانح الإلكترون	مستقبِل الإلكترون	النواتج
Alcaligenes, Hydrogenophaga, Pseudomonas	H_2	O_2	H_2O
Nitrobacter	NO_2^-	O_2	NO_3^-, H_2O
Nitrosomonas	NH_4^+	O_2	NO_2^- , H_2O
Thiobacillus denitrificans	S^0, H_2S	NO_3^-	SO_4^{2-}, N_2
Thiobacillus theooxidans	Fe^{2+}, S^0, H_2S	O_2	Fe^{3+}, H_2O, H_2SO_4

وتكون نسب الفسفور إلى الأكسجين في الفسفرة التأكسديّة في الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة المعدنيّة على الأغلب بحدود 1.0 (وفي أكسدة الهدروجين هي أعلى بكثير)، وبسبب قلّة ناتج ATP فإنّ هذه الأحياء مضطرّة لأكسدة كميّة كبيرة من الموادّ اللاعضويّة للنموّ والإنتاج، وهذا ما يحدّد تأثيرها البيئيّ.

الجدول 3-5

ناتج الطاقة عن الأكسدة المستعملة بفعل الجراثيم ذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة

التفاعل	الطاقة الحرّة $\Delta G^{o'}$ (kcal/mole)[a]
$H_2 + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O$	-56.6
$NO_2^- + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_3^-$	-17.4
$NH_4^+ + 1\frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + 2H^+$	-65.0
$S^0 + \frac{1}{2}O_2 + H_2O \rightarrow H_2SO_4$	-118.5
$S_2O_3^{2-} + 2O_2 + H_2O \rightarrow 2SO_4^{2-} + 2H^+$	-223.7
$2Fe^{2+} + 2H^+ + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow 2Fe^{3+} + H_2O$	-11.2

إن الطاقة الحرّة لأكسدة الغلوكوز إلى CO_2 هي -686 كيلوحريرة/مول، وتعادل الكيلوحريرة 4.184 كيلوجول.

ويمكن للعديد من أجناس الجراثيم أن يؤكسد غاز الهدروجين وإنتاج الطاقة إذ تمتلك الجراثيم إنزيمات الديهدروجيناز التي تساعد في أكسدة الهدروجين.

$$H_2 \rightarrow 2H^+ + 2e^-$$

وتسلّم الإلكترونات إمّا إلى سلسلة نقل الإلكترونات أو إلى NAD^+، اعتماداً على إنزيمات الديهدروجيناز، وعند إنتاج جزيئة NADH يمكن استعمالها في إنتاج ATP بوساطة نقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة، مع وجود O_2 مستقبِلاً نهائيّاً للإلكترونات.

واستقطبت الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة المعدنيّة *Chemolithotrophs* المؤكسدة للنتروجين اهتماماً كبيراً ولاسيّما جراثيم النترجة Nitrifying Bacteria ذات الأهميّة البيئيّة الكبيرة في التربة والبيئة المائيّة، وتعتمد أكسدة الأمونيا إلى نتريت على فاعليّة جنسين مختلفين من هذه الجراثيم، فمثلاً: تؤكسد *Nitrosomonas* الأمونيا إلى نتريت.

$$NH_4^+ + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + 2H^+$$

ويمكن أكسدة النتريت أكثر بفعل جراثيم *Nitrobacter* للحصول على النترات

$$NO_2^- + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow NO_3^-$$

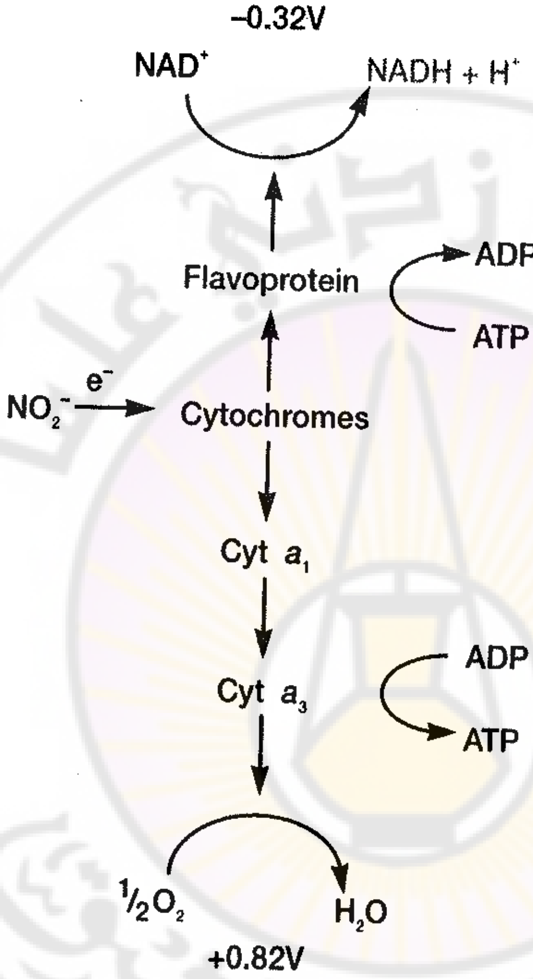
وعندما يعمل الجنسان: *Nitrosomonas* و *Nitrobacter* تتأكسد الأمونيا في التربة إلى نترات في عمليّة النترجة Nitrification.

وتُستعمل الطاقة المتحرّرة من أكسدة الأمونيا والنترات في إنتاج ATP في عمليّة الفسفرة التأكسديّة، وتكون الأحياء الدقيقة بحاجة إلى مصدر للإلكترونات (قوّة إرجاع) كاحتياجها إلى مصدر ATP لإرجاع CO_2 وجزيئات أخرى، وتمتلك جزيئات الأمونيا والنتريت قدرة إرجاع موجبة أكبر من تلك التي تمتلكها جزيئة NAD^+، الأمر الذي يمكّنها من إعطاء إلكتروناتها مباشرة لإنتاج NADH وNADPH المطلوبين نتيجة الحركة التلقائيّة للإلكترونات من الجزيئات المانحة بقدرة إرجاع سالبة أكثر إلى المستقبِلات ذات قدرة الإرجاع الموجبة الأكبر.

وتواجه الجراثيم المؤكسدة للكبريت الصعوبة ذاتها، ويحلّ النوعان المختلفان من الأحياء الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة هذه المشكلة باستعمال قوّة دفع البروتونات أو ATP لتعكس جريان الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات، وترجع NAD^+ بوساطة الإلكترونات من مانحات النتروجين والكبريت (الشكل 3-10)، ويكون ناتج ATP قليلاً نسبيّاً لأنّ الطاقة تستعمل NADH وATP.

ويمكن أن تكون الأحياء الدقيقة الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة غير فعّالة أو غير مؤثّرة إذا لم تكن لها منافسة جديّة على مصادرها المحدّدة من الطاقة.

وتعدّ الجراثيم المؤكسدة للكبريت ثالث مجموعة رئيسة من الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة، وقد دُرس الاستقلاب في *Thiobactcillus* التي تؤكسد الكبريت S^0، وكبريت الهدروجين H_2S، والتيوكبريتات $S_2O_3^{2-}$، ومركّبات أخرى مرجعة إلى حمض الكبريت H_2SO_4، لذلك فهي ذات أهميّة بيئيّة كبيرة، وتنتج هذه الجراثيم ATP بوساطة الفسفرة التأكسديّة والفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة Substrate Level Phosphorylation باستعمال جزيئة الأدينوزين 5- فسفوكبريتات (APS) عالية الطاقة وتتكون من الكبريتيت و AMP (الشكل 3-11).



الشكل 3−10

التدفّق العكسيّ للإلكترونات Reversed Electron Flow

تدفّق الإلكترونات في سلسلة النقل في جراثيم *Nitrobacter*، حيث تتدفّق (تتحرّك) الإلكترونات من النتريت إلى الأكسجين (أسفل تدرّج كمون الإرجاع) وتحرّر الطاقة، ويتطلّب ذلك قوّة دفع للبروتونات PMF أو ATP لإرغام الإلكترونات على التحرّك في الاتجاه المعاكس من النتريت إلى NAD^+.

(a) **Direct oxidation of sulfite**

$$SO_3^{2-} \xrightarrow{\text{sulfite oxidase}} SO_4^{2-} + 2e^-$$

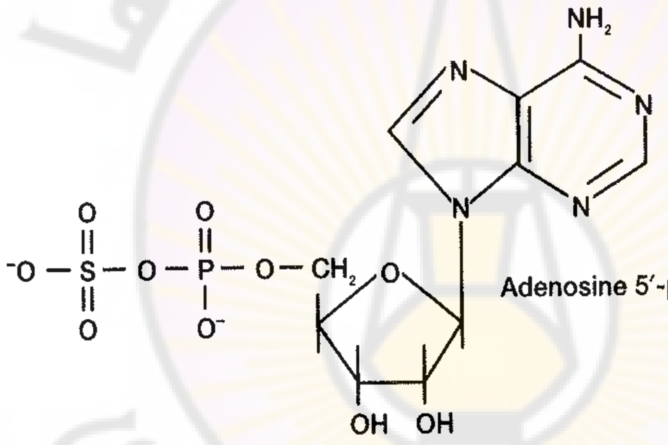
(b) **Formation of adenosine 5′-phosphosulfate**

$$2SO_3^{2-} + 2AMP \longrightarrow 2APS + 4e^-$$

$$2APS + 2P_i \longrightarrow 2ADP + 2SO_4^{2-}$$

$$2ADP \longrightarrow AMP + ATP$$

$$2SO_3^{2-} + AMP + 2P_i \longrightarrow 2SO_4^{2-} + ATP + 4e^-$$



Adenosine 5′-phosphosulfate

الشكل 3-11

إنتاج الطاقة بأكسدة الكبريت

Energy Generation by Sulfur Oxidation

أ. يمكن أن يتأكسد الكبريتيت مباشرة لتوفير إلكترونات للنقل الإلكترونيّ ولعمليّة الفسفرة التأكسديّة.

ب. يمكن للكبريتيت أن يتأكسد أيضاً ويتحوّل إلى APS، وينتج هذا التفاعل أيضاً إلكترونات لاستعمالها في نقل الإلكترونات وإنتاج ATP بعمليّة الفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة بوساطة APS.

وإنّ بعض الجراثيم المؤكسدة للكبريت هي جراثيم مرنة على نحو كبير في عمليّات الاستقلاب، فمثلاً: تتمكّن جراثيم *Sulfolobus brierleyi* وأنواع قليلة أخرى من النموّ هوائيّاً في صورة جراثيم مؤكسدة للكبريت Sulfur- oxidizing bacteria، وفي حال غياب الأكسجين فهي تستمرّ باستعمال التنفّس اللاهوائيّ مع وجود الكبريت الجزيئيّ مستقبلاً للإلكترونات.

ويمكن أن تستعمل الجراثيم المؤكسدة للكبريت كما هو الحال في الجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة المعدنيّة Chemolithotrophs، ثنائي أكسيد الكربون CO_2 مصدراً للكربون، والعديد منها يمكن أن ينمو بطريقة التغذية الغيريّة، إذا ما جهّزت بمركّبات عضويّة مرجعة مصدراً للكربون، مثل: الغلوكوز والحموض الأمينيّة.

5. التركيب الضوئيّ Photosynthesis

تحصل الأحياء الدقيقة على الطاقة من أكسدة المركّبات العضويّة واللاعضويّة، إضافة إلى أنّ العديد منها يأخذ الطاقة الضوئيّة Light Energy ويستعملها في تركيب ATP و NADH أو NADPH، ولذلك فإنّ التفاعل الذي تُؤخذ فيه طاقة الضوء وتحوّل إلى طاقة كيميائيّة يدعى التركيب الضوئيّ، والأحياء التي تستعمل التركيب الضوئيّ تُرجع وتستعمل CO_2، وتعدّ هذه التفاعلات جزءاً من عمليّة التركيب الضوئيّ.

ويعدّ التركيب الضوئيّ من أهمّ عمليّات الاستقلاب على كوكب الأرض، لأنّ غالبيّة الطاقة التي تتوافر لدينا مشتقّة من الضوء، فهي تزوّد الأحياء الدقيقة التي تقوم بعمليّة التركيب الضوئيّ بجزيئات ATP و NAD(P)H الضروريّة لتكوين الموادّ العضويّة التي يتطلّبها النموّ، وبالمقابل فهذه الأحياء الدقيقة تفيد أساساً لمعظم سلاسل الغذاء Food Chains في المحيط الحيويّ Biosphere.

ويكون التركيب الضوئيّ أيضاً مسؤولاً عن استمرار تزويدنا بالأكسجين الضروريّ لاستمرار الحياة، وهو تفاعل متميّز يقوم به عدد كبير من الأحياء حقيقيّة النواة وبدائيّة النواة (الجدول 3-6).

الجدول 3-6

تنوّع الأحياء الدقيقة التي تقوم بعمليّة التركيب الضوئيّ

الأحياء بدائيّات النواة Prokaryotic Organisms	الأحياء حقيقيّات النواة Eukaryotic organisms
▪ الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* (الطحالب الزرقاء المخضرّة blue green Algae) ▪ الجراثيم الكبريتية الخضراء Green sulfur bacteria ▪ الجراثيم الخضراء اللاكبريتيّة Green nonsulfur bacteria ▪ الجراثيم الأرجوانيّة الكبريتيّة Purple sulfur bacteria ▪ الجراثيم الأرجوانية اللاكبريتيّة Purple nonsulfur bacteria ▪ Prochloron	▪ النباتات الراقية Higher Plants ▪ الطحالب عديدة الخلايا الخضراء والسمراء والحمراء Multicellular green, brown and red Algae ▪ الطحالب الوحيدة الخليّة Unicellular algae مثل: اليوغلينات Euglenoids والسوطيّات الناريّة Dinoflgellates والمشطورات Diatoms

يقسم التركيب الضوئيّ إلى قسمين هما:

(1) تفاعلات الضوء Light reactions، حيث تُقتنص أو تصطاد الطاقة الضوئيّة وتحول إلى طاقة كيميائيّة.

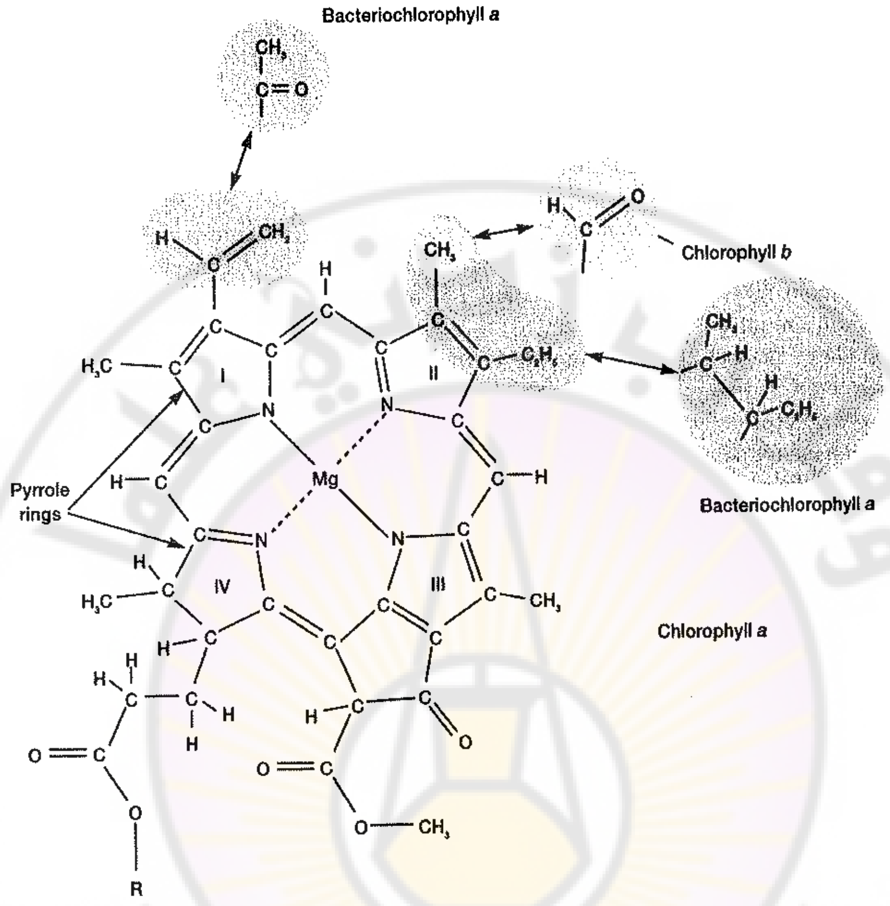
(2) تفاعلات الظلام Dark reactions، حيث تستعمل الطاقة الكيميائيّة المتكوّنة في تفاعلات الضوء لإرجاع أو تثبيت CO_2 وتركيب مكوّنات الخليّة.

التفاعلات الضوئيّة في حقيقيّات النواة والجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*

تتّصف الأحياء الدقيقة التي تقوم بعمليّة التركيب الضوئيّ جميعاً بامتلاكها صباغاً قادرة على امتصاص الضوء، وأهمّ هذه الصباغ هي اليخضور Chlorophyll، وهي حلقات كبيرة تضمّ أربع حلقات بيرول Pyrrole مع ذرة مغنزيوم Mg، وترتبط بأربع ذرّات مركزيّة من النتروجين (الشكل 3-12)، وهناك عدّة أنماط من اليخضور في حقيقيّات النواة أكثرها أهميّة اليخضور a واليخضور b، ويختلف هذان النمطان قليلاً في التركيب والخصائص الضوئيّة، فعند إذابة اليخضور بالأسيتون يبدو لليخضور a منحنى امتصاص الضوء عند 665 نانومتراً، في حين يبدو لليخضور b منحنى امتصاص الضوء عند 645 نانومتراً، إضافة إلى امتصاص الضوء الأحمر يمتصّ اليخضور الضوء الأزرق بشدّة، وتكون غالبيّة الأحياء التي تقوم بالتركيب الضوئيّ خضراء اللون، ويساعد الذيل الطويل الكاره للماء Hydrophobic الملتصق بحلقة اليخضور على التصاقها بالأغشية التي تمثّل موضع تفاعلات الضّوء.

وتوجد صباغ أخرى تقوم بالتركيب الضوئيّ قادرة على أخذ الضوء أيضاً، وأكثرها انتشاراً هي صباغ الكاروتينويدات Carotenoids، وهي جزيئة طويلة مصفرّة اللون عادة، ولها جهاز طويل من الروابط المضاعفة، ومنها الكاروتينات بيتا ß – carotene في *Prochloron* وأغلب أقسام الطحالب، وصباغ الفوكوزانتين Fucoxanthin موجودة في المشطورات والسوطيّات الناريّة والطحالب السمراء.

وتمتلك الطحالب الحمراء والجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* صباغاً تقوم بالتركيب الضوئيّ وتدعى الصباغ الملحقة غالباً (الشكل 3-13)، وهي صباغ الفيكوبيليبروتين Phycobiliprotein التي تتكوّن من بروتين له أربع حلقات بيرول Pyrrole، وصباغ اليحمور Phycoerythrin (أعلى امتصاص للضوء 550 نانومتراً)، وصباغ اليزروق Phycocyanin (أعلى امتصاص للضوء بين 620 – 640 نانومتراً).



الشكل 3-12

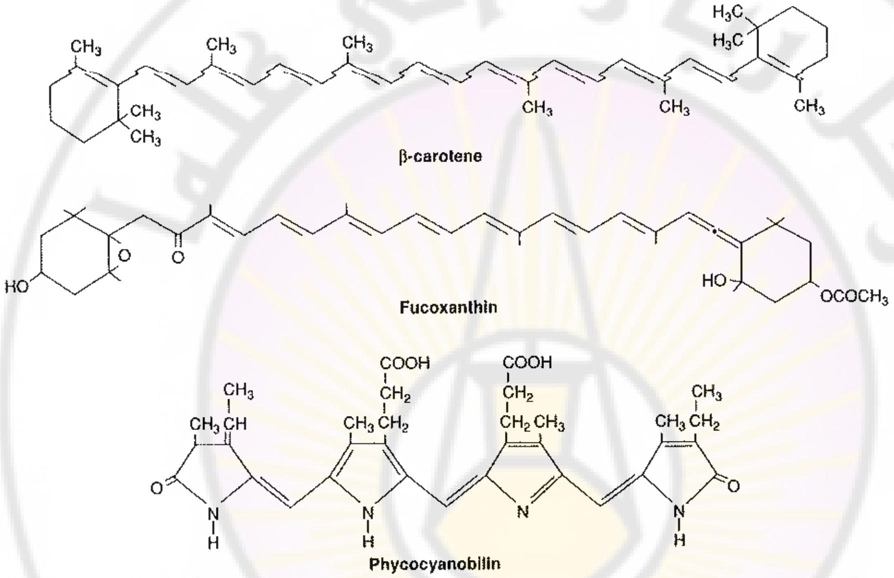
بنية اليخضور Chlorophyll Structure

بنية اليخضور a واليخضور b واليخضور الجرثوميّ a.

لاحظ التركيب الكامل لليخضور a في الشكل، تتغيّر زمرة واحدة لإنتاج اليخضور b، ويوجد تعديلان في الحلقة لتغيير اليخضور a إلى اليخضور الجرثوميّ a، وإنّ السلسلة الجانبيّة R لليخضور الجرثوميّ a يمكن أن تكون الفيتيل Phytyl (وهي سلسلة من 20 ذرّة كربون موجودة أيضاً في اليخضور a واليخضور b)، أو تكون جيرانيل جيرانيل (وهي سلسلة جانبيّة من 20 ذرّة كربون شبيهة بالفيتيل، ولكنّها ذات ثلاث روابط مضاعفة).

ولا يتمكّن اليخضور من امتصاص طاقة الضوء على نحو فعّال في منطقة الأخضر - الأزرق خلال المدى ونقل الطاقة المأخوذة إلى اليخضور، وبهذه الطريقة يكون التركيب الضوئيّ أكثر فعاليّة على مدى أوسع من الأطوال.

وتحمي الصباغ الملحقة الأحياء الدقيقة من أشعّة الشمس القويّة التي يمكن أن تؤكسد وتخرّب مناطق التركيب الضوئيّ في حال غياب الصباغ الملحقة.



الشكل 3-13

أمثلة عن الصباغ الملحقة Accessory Pigments

يوجد الكاروتين بيتا carotene - β وهو من الكاروتينويدات Carotenoids في الطحالب والنباتات الراقية، لاحظ أنّه يمتلك سلسلة طويلة من الروابط المضاعفة والروابط المفردة، وتدعى الروابط ثنائيّة الازدواج. والفوكوزانتين Fucoxanthin صباغ ملحقة في عدّة أقسام من الطحالب، والفيكوسيانوبيلين مثال لرباعيّ البيرول الخطيّ الذي يرتبط بالبروتين لتكوين الفيكوبيليبروتين Phycobiliprotein.

ويترتّب اليخضور والصباغ الملحقة به أو ينتظم في هيئة فائقة التنظيم تدعى الأنتينات أو قرون الاستشعار Antennas، ويهدف ذلك إلى توفير مساحة سطحيّة لالتقاط المزيد من الفوتونات Photons كلّما أمكن ذلك، ولكلّ أنتينا نحو 300 جزيئة يخضور، ويُنقل فيها الضوء من جزيئة يخضور لأخرى إلى أن تصل إلى مركز تفاعل خاصّ باليخضور Special reaction centre chlorophyll الذي يشترك مباشرة في نقل إلكترونات التركيب الضوئيّ.

وهناك نوعان من الأنتينات في خلايا حقيقيّات النواة والجراثيم الزرقاء، ويرتبطان بنظامين ضوئيّين مختلفين هما:

(1) النظام الضوئيّ الأوّل Photosystem I، الذي يمتصّ الضوء بالموجات الضوئيّة الأطول (680 نانومتراً على الأقلّ)، وينقل الطاقة إلى جزيئة خاصّة من اليخضور a تدعى P700 التي تؤكّد أنّ هذه الجزيئة تمتصّ الضوء بطول موجيّ 700 نانومتر على نحو أكثر فاعليّة.

(2) النظام الضوئيّ الثاني Photosystem II، الذي يقتنص الضوء بالموجات الضوئيّة الأقصر (680 نانومتراً على الأكثر)، وينقل طاقتها إلى يخضور خاصّ يدعى P680.

وعندما تنقل أنتينا النظام الضوئيّ الأوّل طاقة الضوء إلى مركز تفاعل اليخضور P700 فإنّ هذا الأخير يمتصّ الطاقة ويتحفّز، ويصبح كمون إرجاعه سالباً جدّاً، فيمنح إلكتروناته المحفّزة العالية الطاقة إلى مستقبِل معيّن هو غالباً جزيئة خاصّة من اليخضور a، أو بروتين مرتبط بعنصريّ الحديد والكبريت، وينتقل الإلكترون في النهاية إلى مركّب الفيريدوكسين Ferredoxin ثمّ ينتقل وفق أحد اتّجاهين:

يتحرّك الإلكترون في مسار حلقيّ خلال سلسلة من حاملات الإلكترون رجوعاً إلى جزيئة P700 المتأكسدة، ويدعى المسار الحلقيّ Cyclic Pathway، لأنّ الإلكترون يعود من P700 إلى P700 بعد انتقاله في سلسلة نقل الإلكترونات بالتركيب الضوئيّ Photosynthetic electron transport chain، ويتكوّن ATP عند الانتقال الحلقيّ للإلكترون في منطقة السيتوكروم b6، وهذا التفاعل يدعى

الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة Cyclic Photophosphorylation لأنّ الإلكترونات تنتقل في مسار حلقي وتتكوّن ATP، وهنا يشترك النظام الضوئيّ الأوّل فقط، وتنتقل الالكترونات أيضاً في مسار غير حلقيّ باستعمال النظامين الضوئييّن، ويتحفّز اليخضور P700 ويعطي الإلكترونات إلى الفيريدوكسين كما ذكرنا، وفي هذا المسار غير الحلقيّ يقوم الفيريدوكسين المرجع بإرجاع $NADP^+$ إلى NADPH، وبسبب عدم إمكان استخدام إلكترونات $NADP^+$ في إرجاع P700 المؤكسد فإنّ النظام الضوئيّ الثاني يكون مطلوباً.

وفي النظام الضوئيّ الثاني، تعطى الإلكترونات إلى P700 المؤكسد، ويتكوّن ATP عندئذ، وتمتصّ أنتينا النظام الضوئيّ الثانيّ طاقة الضوء وتحفّز P680 الذي يرجع الفيوفيتين Pheophytin a (a)، وهو اليخضور a تحلّ فيه ذرتان من الهدروجين محلّ المغنزيوم المركزيّ، وتنتقل الإلكترونات بانتظام إلى Q (وهي على الأكثر بلاستوكينون Plastoquinone) وتستمرّ إلى أسفل سلسلة نقل الإلكترونات إلى P700.

ويحصل اليخضور P680 المؤكسد بعدئذ على إلكترون من أكسدة الماء إلى الأكسجين، لذلك تتدفّق الإلكترونات من الماء في كامل المسار إلى $NADP^+$ بمساعدة الطاقة من النظامين الضوئيّين، ويتكوّن ATP في مسار الفسفرة الضوئيّة غير الحلقيّة Noncyclic photosphorylation، ويبدو أنّ جزيئة واحدة من ATP وجزيئة NADPH واحدة تتكوّنان عند انتقال إلكترونين في المسار غير الحلقي.

وإنّ نقل الإلكترونات في عمليّة التركيب الضوئيّ يحصل ضمن الأغشية، إذ تحتوي أغشية الصانعات الخضراء على كلا النظامين الضوئييّن والأنتينات، وتجري عمليّة الفسفرة الضوئيّة غير الحلقيّة نتيجة آلية الحلول الكيميائيّ، ومن المؤكّد أنّه في صُفيحات الحشية Stromal lamellae تحدث عمليّة التركيب الضوئيّ وفق النظام الضوئيّ الأوّل وعمليّة الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة فقط، وتحدث التفاعلات الضوئيّة في التركيب الضوئيّ في الجراثيم الزرقاء في الأغشية أيضاً.

وتتطلّب تفاعلات الظلام Dark reaction ثلاث جزيئات ATP واثنتين من ADPH لإرجاع جزيئة CO_2 واحدة واستعمالها في تركيب السكّريّات وفق المعادلة:

$$CO_2 + 3ATP + 2NADPH + 2H^+ + H_2O \rightarrow (CH_2O) + 3ADP + 3P_i + 2NADP^+$$

وينتج النظام غير الحلقيّ جزيئة واحدة من NADPH وجزيئة واحدة من ATP لكل شفع من الإلكترونات، لذلك فإنّ مرور أربعة إلكترونات في هذا النظام ينتج اثنين من NADPH واثنين ATP، الأمر الذي يجعله بحاجة إلى 8 quanta من الطاقة الضوئيّة (4 كوانتات لكلّ نظام ضوئيّ) لنقل الإلكترونات الأربعة من الماء إلى $NADP^+$، ونظراً إلى أنّ نسبة ATP إلى NADPH المطلوبة لتثبيت CO_2 هي 2/3 أو (3:2) فإنّه يبدو ضرورياً تجهيز جزيئة واحدة إضافيّة من ATP على الأقلّ، ومن الممكن أن تعمل الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة باستقلاليّة لإنتاج ATP إضافيّة بامتصاص 2 – 4 كوانتات، ويقتضي ذلك أنّ الطاقة الضوئيّة المطلوبة لإرجاع جزيئة واحدة من CO_2 واستعمالها في التركيب الضوئيّ هي 10 – 12 كوانتات.

ويبيّن الشكل 3-14 التركيب الضوئيّ في النباتات الراقية.

التركيب الضوئيّ في الجراثيم الخضراء والأرجوانيّة
Photosynthesis in Green and Purple Bacteria

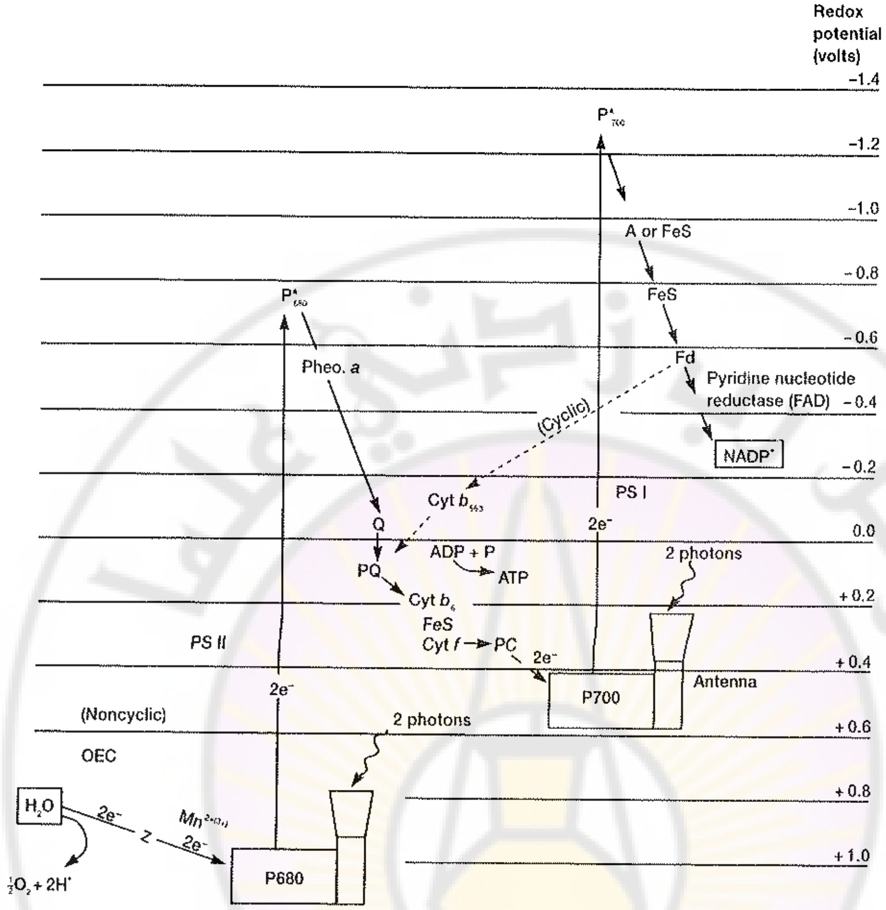
يختلف التركيب الضوئي في الجراثيم الخضراء والأرجوانيّة عمّا هو عليه في الجراثيم الزرقاء وحقيقيّات النواة، وفق الآتي:

(1) لا تستعمل الأرجوانيّة الماء مصدراً للإلكترونات وإنتاج O_2 في التركيب الضوئيّ فهي لاأوكسجينيّة Anoxygenic، على عكس المجموعات الأخرى.

(2) لا تنتج جزيئات NADPH مباشرة في التفاعلات الضوئيّة في الأرجوانيّة.

(3) يمكن أن ترجع NAD^+ مباشرة في التفاعلات الضوئيّة في الخضراء.

(4) تستعمل الخضراء والأرجوانيّة مانحاً للإلكترونات لتكوين NADPH، مثل كبريت الهدروجين، وعنصر الكبريت، ومركّبات عضويّة لها كمون إرجاع سالبة أكثر من الماء، ولذلك فإنّ أكسدتها تكون أسهل (مانحات إلكترونات أفضل).



الشكل 14-3

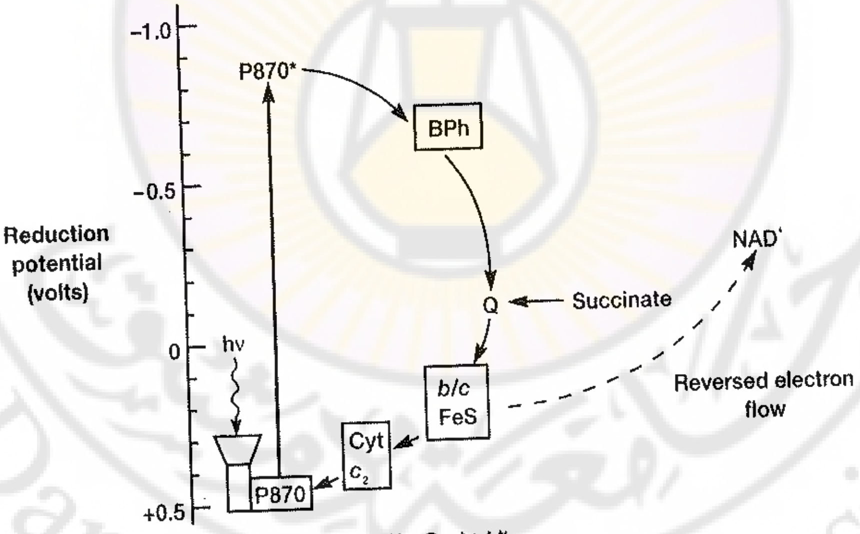
التركيب الضوئيّ في النباتات الخضراء

تتدفّق الإلكترونات في التركيب الضوئيّ في النباتات الراقية، وتتشابه الجراثيم الزرقاء والطحالب حقيقيّة النواة مع النباتات بوجود نظامين ضوئيين فيها جميعاً، وربّما تتباين في بعض التفاصيل. وحاملات الإلكترونات في عمليّة نقل الإلكترونات هي **Fd** وهي الفيريدوكسين وبروتين مرتبط بالحديد والكبريت **FeS**، والسيتوكرومات b_6، b_{563}، **f**، والبلاستوكينون (PQ)، والنحاس المتضمّن البلاستوسيانين (PC)، الفيوفيتين **a** (**Pheo** **a**)، وربّما اليخضور **a** (A)، وكينون غير معروف (Q) الذي يحتمل أن يكون بلاستوكينون. وقد استعمل كلا النظامين الضوئيين **PSI** و **PSII** في عمليّة الفسفرة الضوئيّة غير الحلقيّة، ويستعمل **PSI** فقط في الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة.

5. أخيراً، تستعمل الخضراء والأرجوانيّة في عمليّة التركيب الضوئيّ صباغاً مختلفة قليلاً هي اليخضور الجرثوميّ مع قدرة امتصاص للضوء بموجات أطول، فلها أعلى امتصاص للضوء في الإيتر (775 و 790 نانومتراً على التوالي).

وتبيّن أنّ أكثر الاختلافات تعود لغياب النظام الضوئيّ الثانيّ، فهذه الجراثيم (الأرجوانيّة والخضراء) لا تتمكّن من استعمال الماء مانحاً للإلكترونات في نقل الإلكترونات غير الحلقيّ، وفي غياب النظام الضوئيّ الثانيّ لا يمكنها إنتاج الماء في التركيب الضوئيّ، وهي مضطرّة لاستعمال عمليّة الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة، وفي الواقع تكون غالبيّة الجراثيم من هاتين المجموعتين تقريباً لاهوائيّة مجبرة.

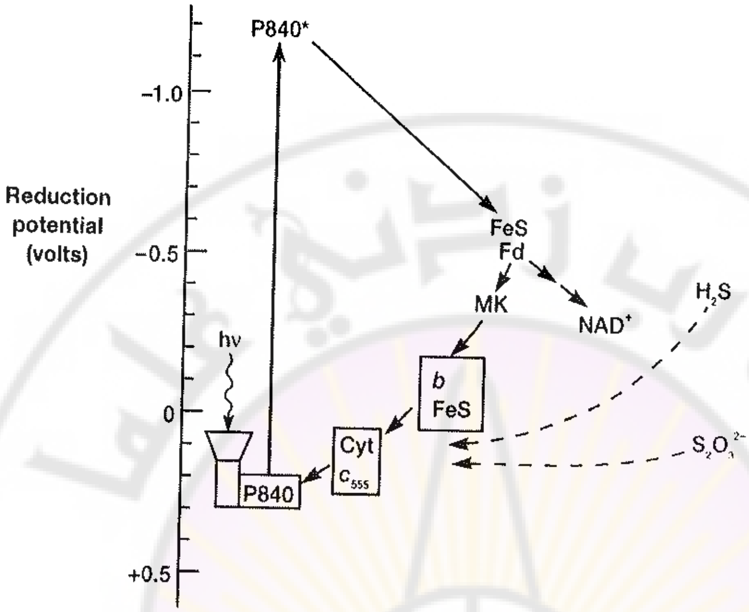
ويكون اليخضور المركزيّ في عمليّة التركيب الضوئيّ في هذه الجراثيم اليخضور P870، الذي يتحفّز ويعطي الإلكترونات إلى الفيوفيتين الجرثوميّ، وعندئذ تتدفّق الإلكترونات إلى الكينونات Quinones في سلسلة نقل الإلكترونات رجوعاً إلى P870 عند تركيب ATP (الشكل 3-15).



الشكل 3-15

التركيب الضوئي في الجراثيم الأرجوانيّة اللاكبريتيّة: جهاز نقل الإلكترونات في النوع *Rhodobacter sphaeroids* في التركيب الضوئيّ، Ubiquinone (Q) شبيه جدّاً بالكو إنزيمة Q، الفيوفيتين الجرثوميّ BPh، Succinate مصدر الإلكترونات.

ويبيّن الشكل 3-16 التركيب الضوئيّ في الجراثيم الخضراء الكبريتيّة.



الشكل 3-16

التركيب الضوئيّ في الجراثيم الخضراء الكبريتيّة، مثل: *Chlorobium limicola* التي تستعمل الطاقة الضوئيّة لتركيب ATP بوساطة الفسفرة الضوئيّة الحلقيّة وتحرك الإلكترونات من الكبريت المانح إلى NAD^+، وتمتلك سلسلة نقل الإلكترونات أحد الكينونات الذي يدعى الميناكينون Menaquinone MK.

الفصـل الرابع

استعمال الطاقة في التركيب الحيويّ

The Use of Energy in Biosynthesis

Damascus University

1. المبادئ المحدّدة لعمليّة التركيب الحيويّ

Principles Governing Biosynthesis

تحتوي الخليّة الجرثوميّة كميّات كبيرة من البروتينات، والحموض النوويّة، وعديدات السكّر، وجميع هذه المركّبات جزيئات كبيرة Macromolecules أو جزيئات ضخمة تكوّن عديدات الجزيئة (البوليميرات) Polymers من وحدات أصغر مرتبطة مع بعضها تدعى أحاديّات الجزيئة (المونوميرات) Monomers.

وإنّ بناء جزيئات كبيرة ومعقّدة من الوحدات البنائيّة الأصغر المسماة أحاديّات الجزيئة Monomers يوفّر سعة خزن وراثيّة Genetic Storage Capacity، وموادّاً أوليّة للتركيب الحيويّ، وطاقة، وتوضّح عمليّة تركيب البروتينات ذلك، إذ إنّ البروتينات (أيّاً كان حجمها أو شكلها أو وظيفتها) تتكوّن من عشرين حمضاً أمينيّاً فقط ترتبط مع بعضها بروابط ببتيديّة Peptide bonds، وتحتوي مختلف البروتينات حموضاً أمينيّة مختلفة في الترتيب والعدد، ولكن ليست حموضاً جديدة وغير مشابهه لما موجود منها.

إذا تصوّرنا البروتينات مكوّنة من 40 حمضاً أمينيّاً مختلفاً عوضاً عن 20 حمضاً أمينيّاً، فإنّ الخليّة تحتاج عندئذ إلى إنزيمات التركيب بمقدار ضعف عدد الحموض الأمينيّة (أو إنّها تتطلّب مزيداً من الحموض الأمينيّة في الغذاء لبقائها)، ويتطلّب ذلك أيضاً وجود مورّثات للإنزيمات الإضافيّة، ولذلك تحتاج الخليّة إلى موادّ جديدة وطاقة للتركيب الجديد من المورّثات، والإنزيمات والحموض الأمينيّة، ومن الواضح أنّ استعمال الوحدات البنائيّة الصغيرة أحاديّة الجزيئة المرتبطة بروابط مشتركة منفردة يجعل كفاءة تركيب الجزيئات الكبيرة عالية، وتبنى غالبيّة بنيات الخليّة من نحو 30 جزيئة بادئة صغيرة.

وتخزن الخليّة عادة موادّاً إضافيّة وطاقة باستعمال العديد من الإنزيمات الفاعلة في عمليّات الهدم والبناء، فمثلاً: تُستعمل غالبيّة إنزيمات التحلّل السكّريّ Glycolytic enzymes في بناء الغلوكوز وهدمه.

وإن كان العديد من إنزيمات التفاعلات الثنائيّة الاتّجاه Amphibolic Pathway تستعمل في تفاعلات الهدم والبناء (التركيب) فإنّ بعض الخطوات في كلّ منها يحفّز بإنزيمتين مختلفتين: إحداهما تحفّز التفاعل في اتّجاه البناء والأخرى في اتّجاه الهدم، أي تعكس التفاعل (الشكل 4-1).

الشكل 4-1 مسار التركيب الحيويّ الافتراضيّ
A Hypothetical Biosynthetic Pathway

ارتباط المركّب G مع المركّبات X، و Y، و Z وهي نواتج البناء Anabolic على نحو نقيّ لأنّها تستعمل فقط في بناء النواتج النهائيّة، ومسار التفاعل من A إلى G هو مسار ثنائيّ الاتجاه، حيث يؤدّي وظائف الهدم والبناء، وتستعمل غالبيّة التفاعلات في دورين، وعلى كل حال فإنّ تبادل التحوّل للمركّبات C و D يحفّز بإنزيمتين منفصلتين هما: E1 (الهدم) و E2 (البناء).

ولذلك فإنّ مسارات تفاعلات الهدم والبناء لا تتشابه أبداً وإن كان العديد من الإنزيمات مشتركاً بينهما، وإنّ استعمال إنزيمات في اتّجاهين منفصلين لخطوة تفاعل منفردة يسمح بتنظيم مستقلّ لتفاعلات الهدم والبناء.

ومن الملاحظ أنّ تنظيم تفاعلات البناء يختلف عن تنظيم تفاعلات الهدم، ويمكن تنظيم كلا المسارين بالنواتج النهائيّة وكذلك بتركيز مركّبات ATP، ADP، AMP، NAD^+، ومع ذلك فإنّ تنظيم النواتج النهائيّة يكتسب أهميّة أكبر في تفاعلات البناء.

ولكي تُركّب الجزيئات بكفاءة يجب أن تجري تفاعلات البناء في الخليّة بشكل غير عكسيّ نحو التركيب الحيويّ الذي يتحقّق بربط بعض تفاعلاته مع تفكيك ATP والنكليوزيدات الثلاثيّة الفسفات Nucleosidtriphosphates الأخرى، وعند اتّحاد هذين التفاعلين تتوافر الطاقة الحرّة في عمليّة تفكيك النكليوزيدات الثلاثيّة الفسفات التي تقود تفاعلات التركيب الكيميائيّ إلى النهاية بشكل تام.

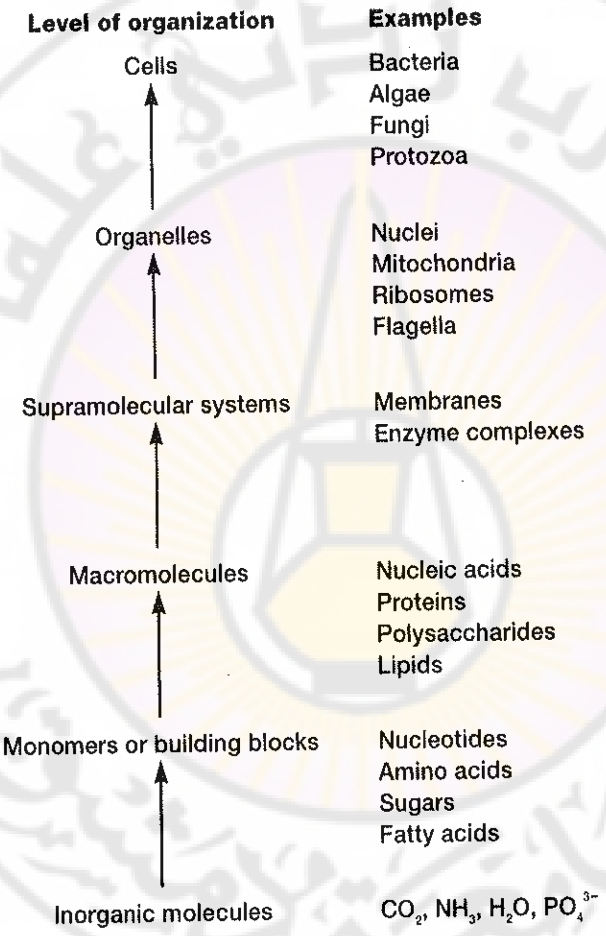
وتحدث مسارات التركيب الحيويّ في الأحياء الدقيقة الحقيقيّة النواة دائماً في أقسام من الخليّة تختلف عن الأقسام المختصّة بمسارات الهدم ذات الصلة، فمثلاً: يحدث تركيب الحموض الدسمة في منطقة السيتوبلاسما Cytoplasm matrix، في حين تحدث أكسدة الحموض الدسمة ضمن الميتاكوندريا، وهذا الاختلاف في أقسام الخليّة يسهّل التفاعلات لكي تحدث بصورة تلقائيّة، وعلى نحو مستقلّ.

أخيراً، غالباً ما تستعمِل مسارات الهدم والبناء عواملَ مساعدة Cofactors مختلفة، وتُنتج عمليّات الأكسدة في تفاعلات الهدم NADH عادة، وهي المادّة الأوليّة لنقل الإلكترونات، وبالمقابل فإنّ وجود أحد المركّبات المرجعة خلال التركيب الحيويّ يكون مطلوباً، ويؤدّي NADPH دور مانح للإلكترونات أكثر من NADH.

ويقدّم استقلاب الحموض الدسمة مثالاً آخر، حيث تتأكسد جزيئات أسيل كو إنزيمة A الدسم Fatty acyl co- A لإنتاج الطاقة، في حين يتطلّب تركيب الحموض الدسمة حاملاً للأسيل، وهو الإسترات الكبريتيّة البروتينيّة Protein thioesters.

وبعد بناء الجزيئات الكبيرة من البادئات الأبسط، فإنّها تتجمّع في تراكيب أكثر تعقيداً مثل الأجهزة الجزيئيّة الكبيـرة أو الأعضاء الصغيرة (الشكل 4-2)، وتحتوي

الجزيئات الكبيرة عادة المعلومات الضروريّة لتكوّنها بصورة تلقائيّة في عمليّة تدعى التجمّع الذاتيّ Self- assembly، فمثلاً: تعدّ الريبوزومات ممثّلات كبيرة لعدد من البروتينات وجزيئات الحموض النوويّة الريبيّة Ribonucleic acid molecules، ولذلك فهي تظهر عند التجمّع الذاتيّ لمكوّناتها دون استعمال عوامل إضافيّة.



الشكل 4-2

بناء الخليّة

مستوى التنظيم لعمليّات البناء بدءاً من الجزيئات اللاعضويّة وصولاً إلى الخلايا التي تتمّ بها كلّ مرحلة.

Damascus University

2. تثبيت CO_2 في عمليّة التركيب الضوئيّ

Photosynthetic Fixation of CO_2

على الرغم من أنّ غالبيّة الأحياء الدقيقة يمكن أن تستعمل أو تثبّت CO_2، على الأقلّ في التفاعلات التعويضيّة Anaplerotic Reactions للنواتج الوسطيّة في حلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA، فإنّ الأحياء الدقيقة الذاتيّة التغذية Autotrophs وحدها تستعمل CO_2 مصدراً وحيداً أو أساسيّاً للكربون، ويحتاج إرجاع CO_2 واستعماله إلى كثير من الطاقة.

وتحصل الأحياء الدقيقة الذاتيّة التغذية عادةً على الطاقة باصطياد الضوء في عمليّة التركيب الضوئيّ، لكنّ بعضها يحصل على الطاقة بأكسدة المركّبات اللاعضويّة المانحة للإلكترونات أو إرجاعها، وتعدّ عمليّة تثبيت CO_2 بفعل الأحياء الذاتيّة التغذية أمراً ضروريّاً أو جوهريّاً للحياة على الأرض، لأنّه يوفّر المادّة العضويّة التي تعتمد عليها الأحياء الدقيقة الغيريّة التغذية Heterotrophs.

ويستعمل جميع الأحياء الدقيقة الغيريّة التغذية تقريباً CO_2 في مسارات استقلاب خاصّة توصف بتسميات عديدة، وفق الآتي:

(1) حلقة كالفن Calvin Cycle.

(2) حلقة كالفن – بينسون Calvin – Benson cycle.

(3) حلقة بنتوز فسفات المرجع Reductive Pentose Phosphate Cycle.

تجري حلقة كالفن Calvin Cycle في الأحياء الدقيقة الحقيقيّة النواة الذاتيّة التغذية، وبالتحديد في حشية الصانعة الخضراء Chloroplast Stroma، إذ تمتلك الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*، وبعض جراثيم النترجة، والجراثيم الكبريتيّة Thiobacilli، كربوكسيزومات Carboxysomes، وهذه جسيمات متجمّعة تحتوي إنزيمات الريبولوز 1، 5- ثنائي فسفات الكربوكسيلاز Ribulose- 1,5- biphosphate carboxylase، ويمكن أن تكون هذه الجسيمات موضع تثبيت CO_2 أو ربّما تخزن إنزيمات الكربوكسيلاز Carboxylase وبروتينات أخرى.

ويمكن تقسيم حلقة كالفن تبسيطاً للدراسة إلى ثلاثة أطوار هي الآتية:

(1) طور الكربُكسلة Carboxylation phase.

(2) طور الإرجاع Reduction phase.

(3) طور إعادة التكوين Regeneration phase.

طور الكربكسلة Carboxylation phase

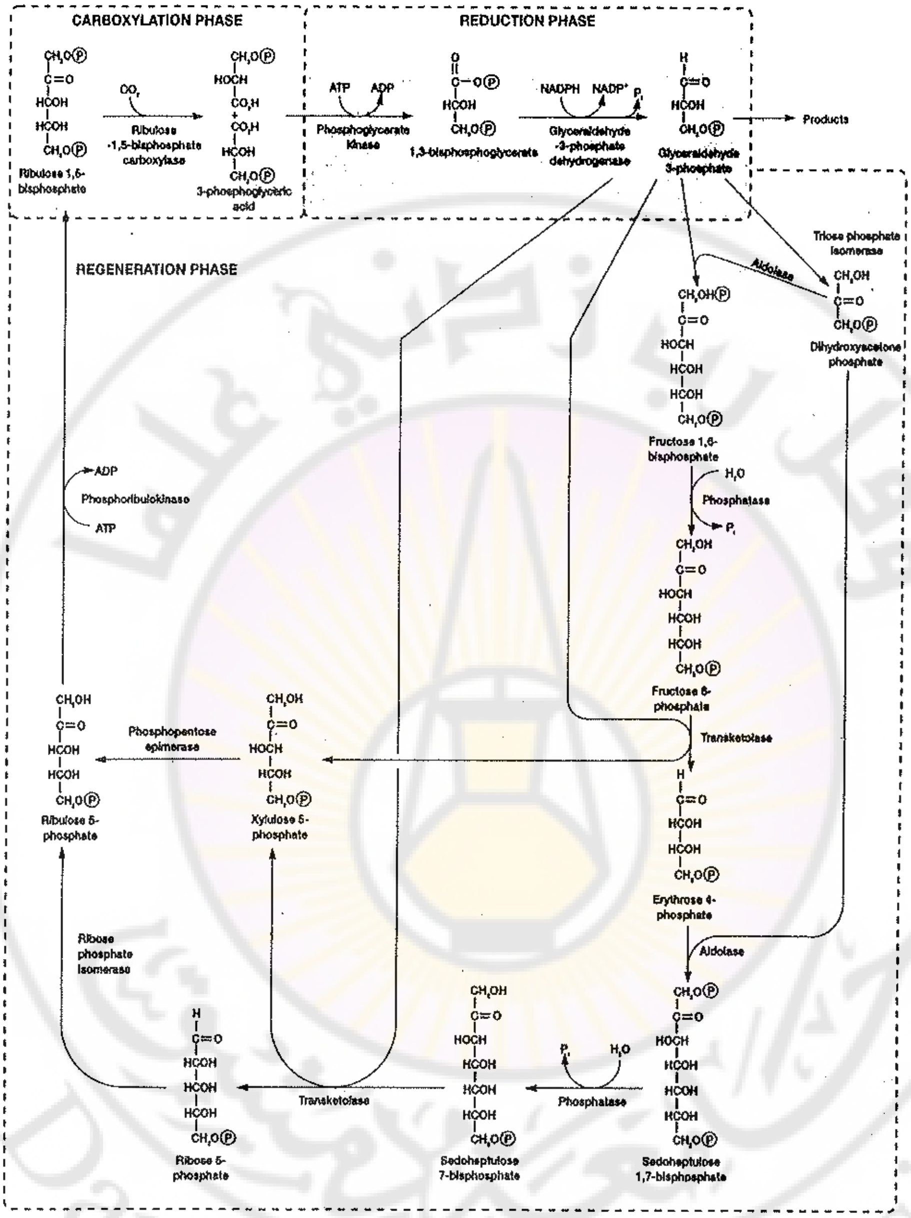
يُثبّت CO_2 بنجاح بتأثير الريبولوز 1، 5- ثنائي فسفات الكربوكسيلاز Ribulose- 1,5- biphosphate carboxylase RuBP الذي يساعد على إضافة CO_2 إلى هذه الإنزيمات لتكوين جزيئتين من 3- فسفو غليسرات 3- Phosphoglycerate PGA الذي يمثّل حمض فسفو الغليسريك Phosphoglyceric acid.

طور الإرجاع Reduction phase

بعد تكوين 3- فسفو غليسرات 3-Phosphoglycerate PGA عن طريق عمليّة تكوين الكربوكسيل، فإنّه يرجع إلى غليسر ألدهيد 3- فسفات Glyceraldehyde 3-phosphate، وتجرى عمليّة الإرجاع بتأثير إنزيمتين وهي بصورة أساسيّة إعادة جزء عن طريق مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway، وعلى الرغم من أنّ إنزيمات الغليسر ألدهيد 3- فسفات ديهدروجيناز تختلف عن إنزيمات التحلّل السكّري Glycolytic enzymes باستعماله $NADP^+$ أكثر من NAD^+ (الشكل 4-3).

طور إعادة التكوين Regeneration phase

وفيه تحدث إعادة تكوين الريبولوز 1، 5- ثنائي فسفات الكربوكسيلاز Ribulose- 1,5- biphosphate carboxylase، وينتج السكّريّات، مثل: الغليسرألدهيد 3- فسفات، والفركتوز، والغلوكوز، وهذا الجزء من الحلقة شبيه بمسار البنتوز فوسفات PP، ويتطلّب تفاعلات الترانس كيتولاز والترانس ألدولاز، وتكتمل حلقة كالفن عندما يعيد الفسفوريبولوكيناز تكوين RuBP.



الشكل 4-3

حلقة كالفن Calvin Cycle بأطوارها الثلاثة

Damascus University

ومن أجل تركيب فركتوز 6- فسفات Fructose 6-phosphate أو غلوكوز 6- فسفات Glucose 6-phosphate من CO_2 يجب أن تعمل الحلقة ستّ مرّات لإنتاج الهكسوز Hexose المطلوب وإعادة تكوين ست جزيئات من الريبولوز 1، 5- ثنائي فسفات الكربوكسيلاز Ribulose- 1,5- biphosphate carboxylase RuBP.

$$\begin{matrix} 6RuBP \\ + \\ 6\,CO_2 \end{matrix} \rightarrow 12PGA \rightarrow \begin{matrix} 6RuBP \\ + \\ \text{Fructose 6-P} \end{matrix}$$

وإنّ اتّحاد إحدى جزيئات CO_2 مع مادّة عضويّة يتطلّب ثلاث جزيئات من ATP وجزيئتين من NADPH، ويمكن أن يحصل تكوين الغلوكوز من CO_2 عن طريق المعادلة الآتية:

$$6\,CO_2 + 18ATP + 12NADPH + 12H + 12H_2O \rightarrow \text{Glucose} + 18\,ADP\ 18Pi + 12NADP^+$$

وتجهّز ATP و NADPH بوساطة التفاعلات الضوئيّة في التركيب الضوئيّ، أو بوساطة أكسدة الجزيئات اللاعضويّة في الجراثيم الذاتيّات التغذية الكيميائيّة، والسكّريّات المتكوّنة في حلقة كالفن يمكن عندئذ استعمالها في تركيب الجزيئات النهائيّة الأخرى.

ملاحظة:

NADP	نيكوتين أميد ثنائيّ الفسفات Nicotin amide Diphosphate	مساعدات إنزيمية
NAD	نيكوتين أميد Nicotin Amide	
FAD	فلافين أدينين نكليوتيد Flavin adenine Neucleotide	فلافين ديهدروجيناز

3. تركيب السكّريّات وعديدات السكّر

Synthesis of Sugars and Polysaccharides

لا يمكن للعديد من الأحياء الدقيقة القيام بالتركيب الضوئي، وهي غيريّة التغذية، أي لا بدّ لها من تركيب السكّريّات ابتداءً من الجزيئات العضويّة على نحو أكثر من استعمالها CO_2، وإنّ عمليّة تركيب (أو بناء) سكّر الغلوكوز من بادئات غير سكّريّة تدعى تركيب السكّر Gluconeogenesis، ولا يشبه مسار تركيب السكّر Gluconeogenic Pathway مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic Pathway، ولكنّه يشترك معه بسبعة إنزيمات (الشكل 4-4).

توجد ثلاث خطوات محلّلة للسكّر، غير عكسيّة في الخليّة، وهي:

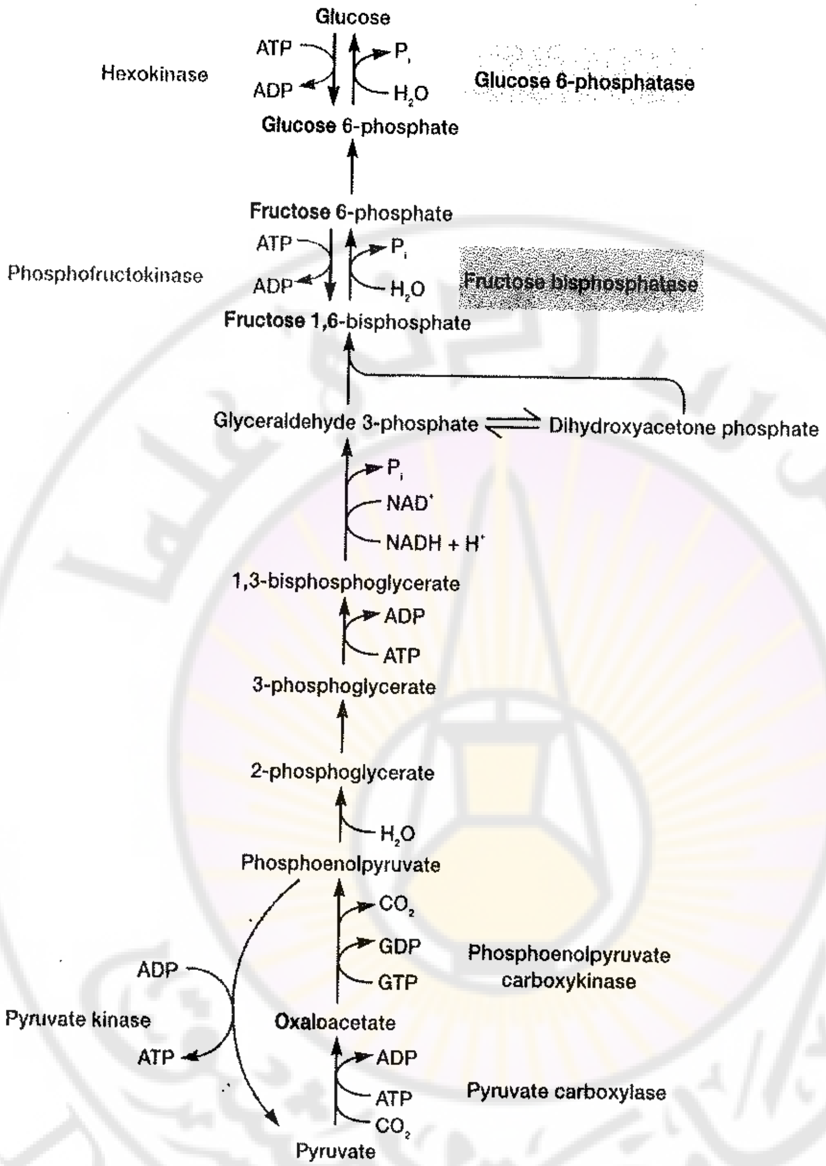
(1) تحوّل فسفو إينول البيروفات Phosphoenol pyruvate إلى البيروفات Pyruvate.

(2) تكوين الفركتوز 1،6- ثنائيّ فسفات Fructose 1,6- bisphosphate من الفركتوز 6- فسفات.

(3) فسفرة الغلوكوز Phosphorylation of glucose.

من الضروريّ حدوث هذه العمليّات عندما يكون مسار التفاعل جارياً من أجل التركيب الحيويّ Biosynthesis، فمثلاً: يحدث تكوين الفركتوز 1،6- ثنائيّ فسفات Fructose 1,6- bisphosphate بتأثير إنزيمات فسفو فروكتو كيناز Phosphofructokinase، عكسيّاً بفعل إنزيمة أخرى هي الفركتوز ثنائيّ فسفات Fructose bisphosphate، حيث يزيح الفسفات من الفركتوز ثنائيّ فسفات بالحلمهة، وتعمل إنزيمتان على الأقل عادة، على تحوّل البيروفات Pyruvate إلى فسفو إينول البيروفات Phosphoenol pyruvate، وهو التحوّل العكسيّ لبيروفات الكيناز Pyruvate kinase، وعند تركيب سكّر الفركتوز وسكّر الغلوكوز فإنّه من الممكن تركيب سكّريّات معروفة أخرى (الشكل 4-4)، فمثلاً، ينتج سكّر المانوز مباشرة من الفركتوز بمجرد إعادة ترتيب بسيط وفق الآتي:

$$\text{Fructose 6-phosphate} = \text{Mannose 6-phosphate}$$



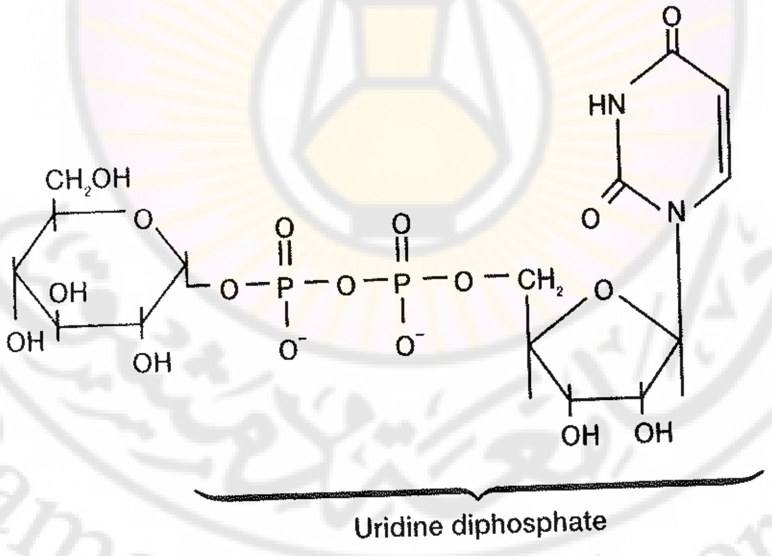
الشكل 4-4 تركيب السكّر Gluconeogenesis

يوجد تفاعل تركيب السكّر في العديد من الأحياء الدقيقة، لاحظ أسماء الإنزيمات المساعدة في المسارات المختلفة عن تلك التي في مسار التحلّل السكّريّ وضعت في إطار مزدوج، أما الخطوات في مسار التحلّل السكّريّ Glycolytic steps فوضعت في إطار مفرد مقارنة بسهم صغير يدلّ على نواتج التفاعل.

يتركّب عدد من السكّريّات عندما ارتباطها بنكلوزيد ثنائيّ الفسفات Nucleoside diphosphate، ومن أهم نكليوزيدات السكّر يوريدين ثنائيّ فسفات غلوكوز UDPG Uridine diphosphate glucose.

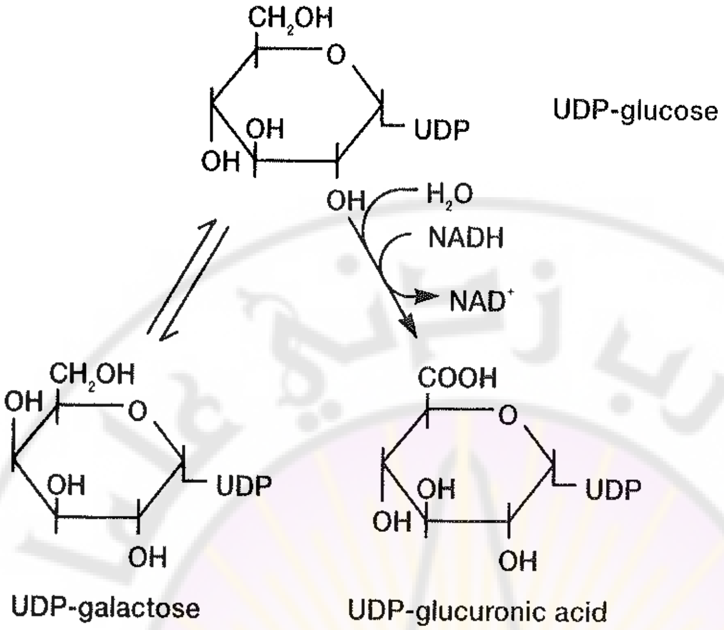
ويتحفّز السكّر عند ارتباطه ببيروفسفات اليوريدين ثنائيّ الفسفات في التفاعل مع اليوريدين ثلاثيّ فسفات Uridine triphosphate (الشكل 4-5)، ويتميّز جزء UDP من UDPG بالإنزيمات وهو يحمل الغلوكوز حول الخليّة من أجل المساهمة في التفاعلات الإنزيمية، وهو شديد الشبه بمركّب ADP الذي يحمل الفسفات في هيئة ATP.

ويتكوّن اليوريدين ثنائيّ فسفات غالاكتوز UDP- galactose من UDPG عند إعادة ترتيب زمرة هدروكسيل OH واحدة، وتساعد إنزيمة أخرى مختلفة في تكوين UDP- حمض غلوكورونيك UDP-glucoronic acid عند أكسدة UDPG (الشكل 4-6).



الشكل 4-5

اليوريدين ثنائيّ فسفات غلوكوز (الغلوكوز في الناحية اليسرى).



الشكل 4-6

اليوريدين ثنائيّ فسفات غالاكتوز وغلوكورونات

تركيب UDP- غالاكتوز وحمض UDP- غلوكورونيك من UDP- غلوكوز.

تؤدّي سكّريّات نكليوزيدات ثنائيّة الفسفات Nucleoside diphosphate sugars دوراً جوهريّاً في تركيب عديدات السكّر Polysaccharides، مثل: النشاء Starch والغليكوجين Glycogen، ونؤكّد ثانيّة أنّ التركيب الحيويّ Biosynthesis ليس عكساً مباشراً لعمليّة الهدم، إذ يهدم الغليكوجين والنشاء بالحلمهة Hydrolysis لتكوين سكّريّات حرّة Free sugars، أو بإضافة الفسفات إلى تلك البوليميرات وإنتاج الغلوكوز 1- فسفات Glucose 1-phosphate.

ولا يشترك سكّر النكليوزيد ثنائيّ الفسفات في هذا التفاعل، وبالمقابل، فإنّ سكّر الأدينوزين ثنائيّ فسفات غلوكوز Adenosine diphosphate glucose يتكوّن من غلوكوز 1- فسفات، عند تكوين الغليكوجين والنشاء في الجراثيم والطحالب، ويعطي الغلوكوز بعدئذ إلى نهاية السلاسل النامية في الغليكوجين والنشاء.

$$ATP + glucose\ 1\text{-}phosphate \rightarrow ADP\text{-}glucose + pp_i$$

$$(glucose)_n + ADP\text{-}glucose \rightarrow (glucose)_{n+1} + ADP$$

تشارك سكّريّات النكليوزيدات ثنائيّة الفسفات أيضاً في تركيب جزيئات معقّدة Complex molecules كتلك الموجودة في جدار الخليّة الجرثوميّة.

4. تمثّل الفسفور والكبريت والنتروجين اللاعضويّة في الخليّة

The Assimilation of Inorganic Phosphorus, Sulfur, and Nitrogen

تحتاج الأحياء الدقيقة، إضافة إلى الكربون والأكسجين، إلى كميّات كبيرة من الفسفور والكبريت والنتروجين في عمليات التركيب الحيويّ Biosynthesis، وتحدث عمليّة التمثّل لهذه العناصر الثلاثة في جزيئات عضويّة بوساطة مسارات تفاعلات متباينة.

تمثّل الفسفور Phosphorus Assimilation

يوجد الفسفور في الحموض النووية، والبروتينات، والدهون الفسفورية، وفي جزيئة ATP، والكو إنزيمات، مثل: NADP، وأكثر مصادر الفسفور شيوعاً هي الفسفات اللاعضويّة وإسترات الفسفات العضويّة، وتُستعمل الفسفات اللاعضويّة عند تكوين ATP بإحدى الطرائق الثلاث:

(1) عمليّة الفسفرة Phosphorylation.

(2) الفسفرة التأكسديّة Oxidative Phosphorylation.

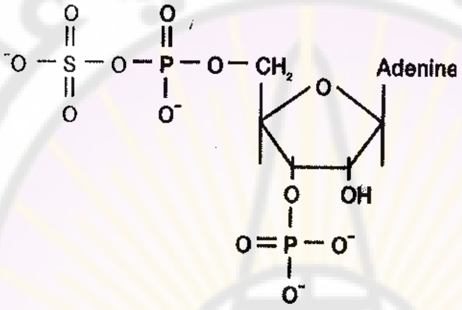
(3) الفسفرة على مستوى المادّة الأوليّة Substrate-level Phosphorylation.

ويعدّ التحلّل السكّريّ Glycolysis مثالاً عن التفاعل الأخير، حيث يرتبط الفسفات بالغليسر ألدهيد 3- فسفات لإنتاج 1،3- ثنائي فسفوغليسرات التي تستعمل بعدئذ لتكوين ATP.

$$Glyceraldehyde\ 3\text{-}P + P_i + NAD^+ \rightarrow 1,3\text{-}\ bisphosphoglycerate + NADH + H^+$$

$$1,3\text{-}\ bisphosphglycerate + ADP \rightarrow 3\text{-}\ phosphoglycerate + ATP$$

ربما تحصل الأحياء الدقيقة على الفسفات العضويّ من محيطها في صورته المذابة أو المعلّقة، وكثيراً ما تحلمه إنزيمات الفسفاتاز Phosphtase enzymes إسترات الفسفات العضويّة لتحرير الفسفات اللاعضويّة، وتمتلك الجراثيم السالبة بصبغة غرام إنزيمات الفسفاتاز في السيتوبلاسما المحيطيّة بين جدار الخليّة والغشاء السيتوبلاسميّ الذي يسمح للفسفات بأن تؤخذ مباشرة بعد تحرّرها، ومن ناحية أخرى فإنّ الأواليّ الحيوانيّة Protozoa يمكن أن تستعمل مركّبات الفسفات العضويّة بعد أخذها أو حلمهتها في الليزوزومات Lysosomes وتستعمل الفسفات.



الشكل 4-7

فسفوأدينوزين 5- فسفوكبريتات (زمرة الكبريت في الجهة اليسرى من الشكل)
Phosphoadenosine 5- phosphor sulfate (PAPS)

تمثّل الكبريت Sulfur Assimilation

يكون عنصر الكبريت ضرورياً في عمليّة تركيب الحموض الأمينيّة (السيستين Cysteine والميتيونين Methionine) وعدد من الإنزيمات المساعدة مثل الكو إنزيمة (A) والبيوتين Biotin، ويمكن الحصول عليه من مصدرين.

ويستعمل العديد من الأحياء الدقيقة السيستين والميتيونين المأخوذة إما من مصادر خارجيّة أو من الحموض الأمينيّة المخزّنة ضمن الخليّة، إضافة إلى ذلك، يمكن أن تزوّد الكبريتات بالكبريت لعمليات التركيب الحيويّ، حيث تتأكسد ذرّة الكبريت في الكبريتات أكثر من تلك الموجودة في السيستين وجزيئات عضويّة أخرى، لذلك يجب أن ترجع الكبريتات قبل تمثّلها Assimilation.

ويمكن التفريق بين تفاعل إرجاع الكبريتات التمثّلي Assimilatory sulfate reduction وتفاعل إرجاع الكبريتات غير التمثّلي Dissimilatory sulfate reduction الذي يحصل عندما تعمل الكبريتات مستقبِلاً للإلكترونات في التنفّس اللاهوائيّ، ويتطلّب إرجاع الكبريتات التمثّلي تنشيطها عن طريق تكوين فسفوأدينوزين 5- فسفو كبريتات Phosphoadenosine 5- phosphor sulfate (PAPS)، ويحدث التفاعل عندما ترجع الكبريتات في PAPS أوّلاً إلى كبريتيت $SO3^{-2}$ ثمّ إلى كبريتيد الهدروجين Hydrogen sulfide.

ويمكن تركيب السيستين من كبريتيد الهدروجين في مسارين، ففي التفاعل الأوّل يظهر أنّ الفطريّات تدمج كبريتيد الهدروجين مع السيرين Serine لتركيب السيستين، أمّا في التفاعل الثانيّ فإنّ عدداً من الجراثيم يربط كبريتيد الهدروجين مع O- أستيل السيرين O-acetyl serine بديلاً للسيرين.

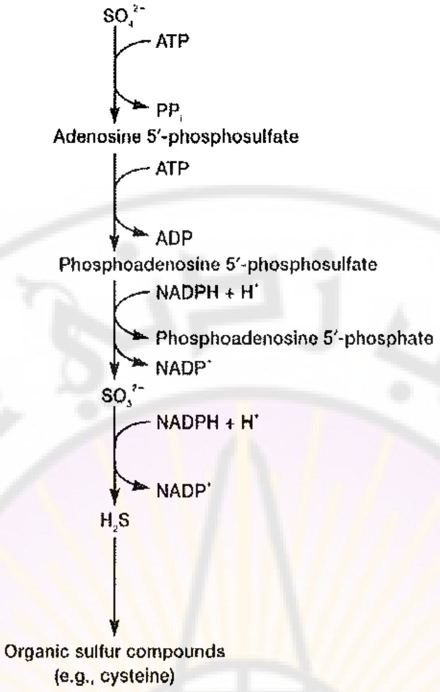
(1) H_2S + Serine → Cystine + H_2O

(2) Serine + acetyl-CoA → CoA

O-acetylserine + H_2S → Cystine + acetate

وحالما يتكوّن السيستين، يكون من الممكن إدخاله أو استعماله في تركيب موادّ عضويّة أخرى حاوية الكبريت، ويبدو ذلك جليّاً في مخطط توضيحي لمسار إرجاع الكبريتات (الشكل 4-8)، ومخطط دورة الكبريت (الشكل 4-9).

وتسهم الأحياء الدقيقة بشكل كبير في دورة الكبريت Sulfur Cycle، حيث تنقل الأحياء الدقيقة ذات التركيب الضوئيّ الكبريت باستعمالها الكبريتيد مصدراً للإلكترونات، وفي غياب الضوء يدخل الكبريتيد في البيئات المؤكسدة، ويسمح لجراثيم الجنس *Thiobacillus* والأجناس ذات التغذية الذاتيّة الكيميائيّة اللاعضويّة الأخرى لتحقيق وظائفها، وبالمقابل عندما تنتشر الكبريتات إلى المواطِن المرجعة Reduced habitats، فإنّها تقدّم فرصة لزمر مختلفة من الأحياء الدقيقة للقيام بإرجاع الكبريتات.

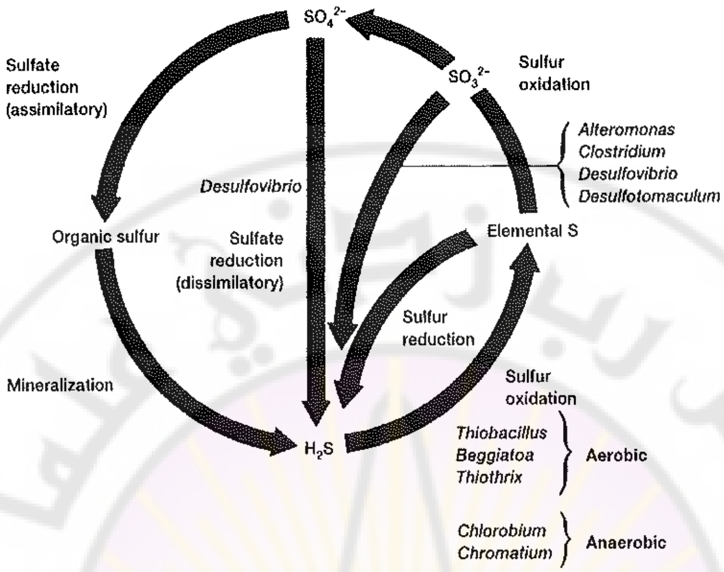


الشكل 4-8

مسار إرجاع الكبريتات The Sulfate Reduction Pathway

فمثلاً: عند توافر مركّب عضويّ مرجع يمكن لجراثيم *Desulfovibrio* أن تأخذ الطاقة باستعمال الكبريتات مادّة مؤكسِدة، وإنّ استعمال الكبريتات مادّة مستقبلة للإلكترونات لتكوين الكبريتي الذي يتجمّع في البيئة المحيطة هو مثال على تفاعل الإرجاع غير التمثّلي Dissimilatory reduction والتنفّس اللاهوائيّ.

وبالمقارنة، فإنّ إرجاع الكبريتات لتكوين الحموض الأمينيّة والبروتينات هو تفاعل إرجاع تمثّلي Assimslatory reduction، حيث تعمل الأحياء الدقيقة الأخرى على الإرجاع التمثّلي لعنصر الكبريت، مثل: *Desulfotomaculum*، والجراثيم البدئيّة *Archaeobacteria* الأليفة الحرّ، والجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria* في الرواسب الشديدة الملوحة، وتقوم تنوّعات واسعة من الجراثيم بإرجاع الكبريتيت إلى كبريتيد، مثل: *Alteromonas*، *Clostridium*، *Desulfovibrio* و *Desulfotomaculum*.



الشكل 4-9

دورة الكبريت The Sulfur Cycle

تقوم الأحياء الدقيقة ذات التركيب الضوئيّ الكيميائيّ باستعمال الكبريت في دورة الكبريت بالبيئة، وتحدث عمليّات إرجاع الكبريتات والكبريتيت اللاهوائيّ بفعل جراثيم *Desulfovibrio* وأحياء دقيقة أخرى وهي تفاعلات غير تمثّليّة. ويمكن أن يحدث إرجاع الكبريتات أيضاً في تفاعلات التمثّل منتجة أشكالاً عضويّة للكبريت، وترجع عنصر الكبريت إلى كبريتيد *Desulfuromonas* والجراثيم البدئيّة الأليفة الحرّ أو الجراثيم الزرقاء في الرواسب الشديدة الملوحة، وتحدث أكسدة الكبريت بفعل الأحياء الدقيقة الكيميائيّة التغذية الهوائيّة والذاتيّة التغذية الضوئيّة اللاهوائية.

تمثّل النتروجين Nitrogen Assimilation

تكتسب قابليّة الخليّة لتمثّل النتروجين اللاعضويّ أهميّة فريدة، فهو مكوّن أساسيّ للبروتينات والحموض النوويّة والكو إنزيمات Coenzymes والعديد من المكوّنات الأخرى بالخليّة، وعلى الرغم من أنّ غاز النتروجين واسع الانتشار في الجوّ غير أنّ عدداً قليلاً من الأحياء الدقيقة يمكنه إرجاع الغاز واستعماله مصدراً للنتروجين، إذ إن غالبيّة الأحياء الدقيقة تستعمل الأمونيا أو النتريت.

يمكن استعمال نتروجين الأمونيا في موادّ عضويّة بسهولة وعلى نحو مباشر، فهو مرجع أكثر من مركّبات النتروجين اللاعضويّة الأخرى، ويركّب بعض الأحياء الدقيقة الحمض الأمينيّ الألانين Alanine في تفاعل إضافة الأمين المرجع Reductive amination بمساعدة إنزيمة الألانين ديهدروجيناز Alanine dehyrogenase.

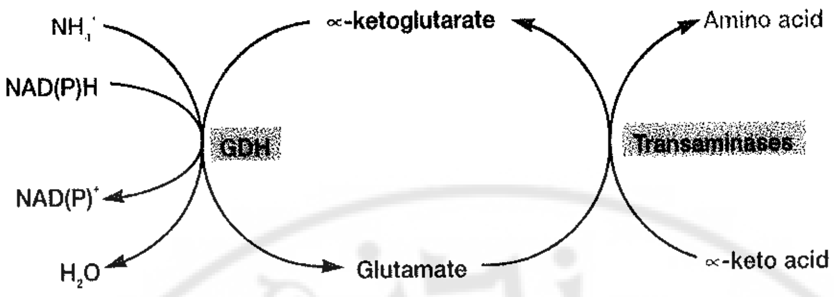
$$\text{Pyruvate} + NH_4^+ + \text{NADH (NADPH)} + H^+ = \text{L-alanine} + NAD^+ (NADP^+) + H_2O$$

ويكون المسار الأساسيّ لاستعمال الأمونيا في الغالب بتكوين الغلوتامات Glutamate من ألفا- كيتوغلوتارات α- Ketoglutarate، وهو أحد النواتج الوسيطة لحلقة TCA، فالعديد من الجراثيم والفطريّات يستعمل إنزيمة غلوتامات ديهدروجيناز Glutamate dehydrogenase على الأقلّ عندما يكون تركيز الأمونيا عالياً، وتتفاوت أنواع مختلفة من الأحياء الدقيقة في قدرتها على استعمال NADPH و (NADH) عواملاً مرجعة في تركيب الغلوتامات Glutamate.

$$\alpha\text{-Ketoglutarate} + NH_4^+ + \text{NADPH (NADH)} + H^+ = \text{Glutamate} + \text{NADP} + (NAD^+) + H_2O$$

وحالما يتكوّن الألانين أو الغلوتامات فإنّ زمرة ألفا- أمين α-amino group المتكوّنة حديثاً يمكن أن تنتقل إلى هيكل كربون ثانٍ بتأثير إنزيمة Transaminases من حموض أمينيّة مختلفة.

وتعطي إنزيمات نقل الأمين قرين الإنزيمة بيريدوكسال فسفات Pyridoxal phosphate المسؤولة عن نقل زمرة الأمين، وتتّصف الأحياء الدقيقة بامتلاكها عدداً من إنزيمات نقل الأمين التي تساعد في تكوين عدد من الحموض الأمينيّة مستعملة الحموض الأمينيّة ذاتها مانحة لزمرة الأمين، وعندما تعمل إنزيمة غلوتامات ديهدروجيناز بالاشتراك مع إنزيمة نقل الأمين فإنّه يمكن إدخال الأمونيا في عدد من الحموض الأمينيّة (الشكل 4-10).



الشكل 4-10

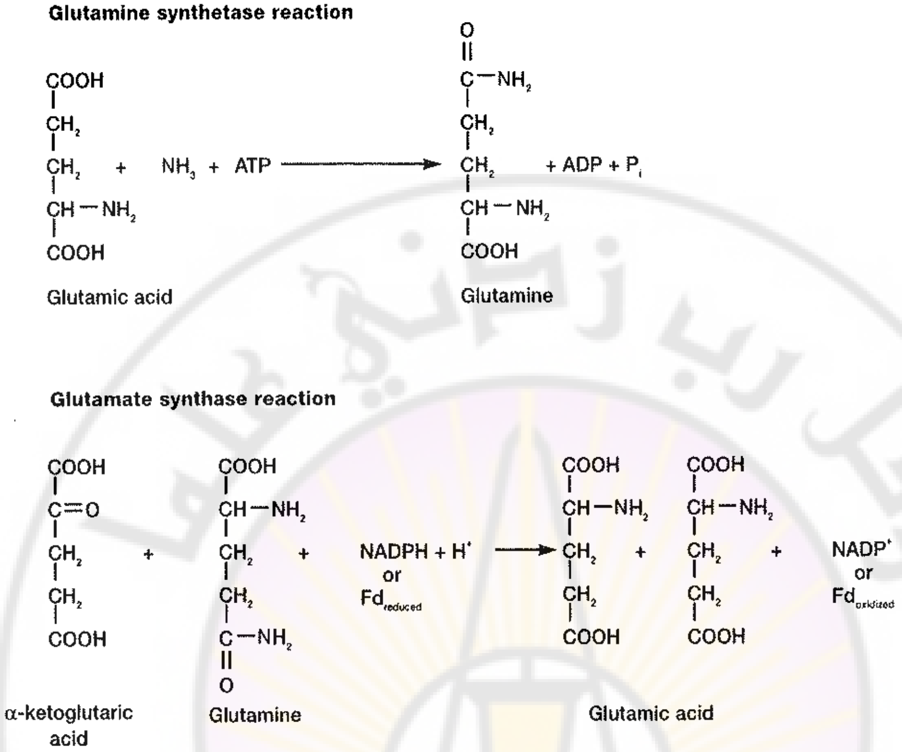
مسار تمثّل الأمونيا

Ammonia Assimilation Pathway

تمثّل الأمونيا باستعمال غلوتامات ديهدروجيناز Glutamate dehydrogenase (GDH) وترانس أميناز Transaminase، إمّا NADP وإمّا NAD المعتمد على غلوتامات ديهدروجيناز قد يكون مستعملاً في التفاعل.

ويتطلّب المسار الثاني لاستعمال الأمونيا وجود اثنتين من الإنزيمات التي تعمل بتتابع، وهما: الغلوتامين سينِتتاز Glutamine synthetase والغلوتامات سينتاز Glutamate synthase (الشكل 4-11) فتستعمل الأمونيا لتكوين الغلوتامين من الغلوتامات، ثم نقل النتروجين الأميديّ Amide nitrogen في الغلوتامين إلى ألفا- غلوتارات α- glutarate لتوليد جزيئة جديدة من الغلوتامات.

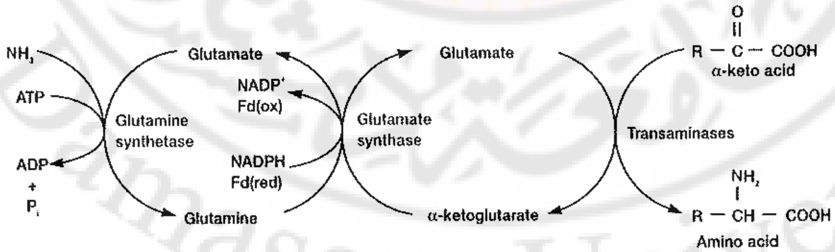
ونظراً إلى أنّ الغلوتامات تعمل مانحاً للأمين في تفاعلات إنزيمة ترانس أميناز Transaminase، فإنّ الأمونيا ربّما تستعمل لتكوين جميع الحموض الأمينيّة المعروفة في وجود ترانس أميناز ملائم (الشكل 4-12)، الأمر الذي يتطلّب وجود ATP وأحد مصادر الإلكترونات، مثل: NADPH أو فيريدوكسين Ferredoxin المرجع، ويحدث هذا التفاعل في جراثيم *E. coli* و *Bacillus megaterium* وجراثيم أخرى، وتعمل الإنزيمتان بتتابع وبكفاءة عالية مع تركيز قليل من الأمونيا، ولا تشبه بذلك مسار الغلوتامات ديهدروجيناز Glutamate dehydrogenase.



الشكل 4-11

Glutamine synthetase and Glutamate synthase

تستعمل تفاعلات غلوتامين سينتتاز وغلوتامات سينتاز في تمثّل الأمونيا، ويستعمل بعض غلوتامين سينتتاز NADPH مصدراً للإلكترونات، في حين تستعمل الأخريات الفيريدوكسين Fd المرجع.



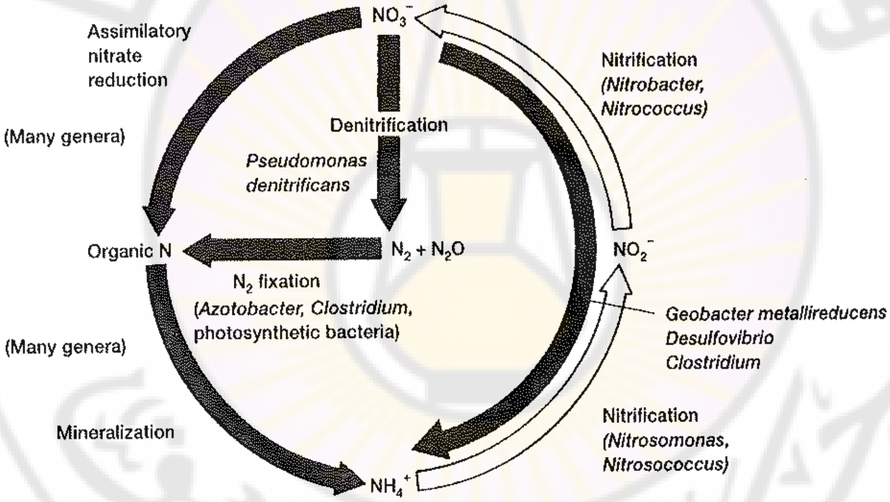
الشكل 4-12

استعمال الأمونيا بتأثير غلوتامين سينتتاز وغلوتامات سينتاز

الإرجاع التمثّلي للنترات Assimilatory Nitrate Reduction

يتأكسد النتروجين الموجود في النترات NO_3^- أكثر من النتروجين في الأمونيا، ويرجع النترات أولاً إلى أمونيا قبل أن يتحول إلى أحد المركّبات العضويّة، وتدعى العمليّة الإرجاع التمثّليّ للنترات Assimilatory Nitrate Reduction الذي لا يشبه التفاعل الحاصل في التنفّس اللاهوائيّ والإرجاع غير التمثّلي للنترات Dissimilatory nitrate reduction.

وفي تفاعل النترات التمثّليّ، تستعمل النترات في مادّة عضويّة ولا تسهم في توليد الطاقة، وهذا التفاعل واسع الانتشار في الجراثيم والفطريّات والطحالب، وفق ما هو وارد في دورة النتروجين في البيئة (الشكل 4-13).



الشكل 4-13

مخطط دورة النتروجين في البيئة

The Environmental Nitrogen Cycle

حدوث التفاعلات في ظروف هوائية (الأسهم الفارغة من الشكل)، والتفاعلات اللاهوائيّة (بالخط القاتم)، أمّا التفاعلات التي تحدث في الظروف الهوائيّة واللاهوائيّة فأُشير إليها بالأسهم المنقطة (الجزء الأيسر من الشكل)، مع ذكر أمثلة من الأجناس المهمّة ذات العلاقة بدورة النتروجين في البيئة.

وتكون الخطوة الأولى في تمثّل النترات NO_3^- هي إرجاع النتريت NO_2^- بإنزيمة نترات ريدكتاز Nitrate reductase، وهي إنزيمة تحتوي FAD والموليبدن Molybdenum ومصدراً للإلكترونات هو NADPH.

$$NO3- + NADPH + H^+ \rightarrow NO_2^- + NADP^+ + H_2O$$

ويرجع النتريت بعد ذلك إلى أمونيا بسلسلة من أشفاع الإضافات الإلكترونيّة المحفّزة بنتريت ريدكتاز Nitrite reductase وإنزيمات أخرى محتملة، ويتكوّن ناتج وسطيّ هو الهدروكسيل أمين Hydroxylamine.

$$NO_2^- + 2e- \text{ x } 2e- [NH_2OH] + 2e- + 2H^+ = H_2O + NH_3$$

وترتبط الأمونيا بالحموض الأمينيّة في المسار الذي ذكر أعلاه.

تثبيت النتروجين Nitrogen Fixation

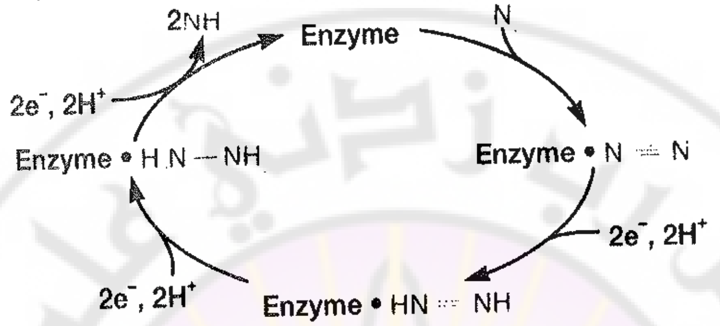
تدعى عمليّة تفاعل إرجاع غاز النتروجين الجويّ إلى أمونيا تثبيت النتروجين Nitrogen Fixation، لأنّ مستويات الأمونيا والنترات غالباً ما تكون منخفضة، ويتمكّن عدد قليل فقط من بدائيّات النواة من القيام بعمليّة تثبيت النتروجين، إذ تفتقر الخلايا الحقيقيّة النواة تماماً لهذه القابلية، وتحدّد السرعة الإجماليّة لهذه العمليّة النموّ في عدّة حالات، ويحدث تثبيت النتروجين في المجموعات الآتية:

(1) الجراثيم حرّة المعيشة Free- living bacteria، مثل: الآزوتوباكتير *Azotobacter*، والكليبسيلا *Klebsiella*، والكلوستريديوم *Clostridium* والميثانوكوكس *Methanococcus*.

(2) الجراثيم المتعايشة مع النباتات Bacteria living in symbiotic association with plants كالبقوليّات Legumes، مثل: جراثيم عقد النتروجين *Rhizobium*.

(3) الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*، مثل: الأنابينا *Anabaena*، والنوستوك *Nostoc*.

ويُرجع النتروجين إلى الأمونيا بتأثير إنزيمات النتروجيناز Nitrogenase، وعلى الرغم من أنّ النواتج الوسطيّة المرتبطة بالإنزيمات غير معروفة حتى الآن، فإنّه يُعتقد أنّ إرجاع النتروجين يحدث بإضافة إلكترونين (الشكل 4-14).



الشكل 4-14

إرجاع النتروجين

المخطّط الافتراضيّ لإرجاع النتروجين بإنزيمة النتروجيناز

ويتميّز إرجاع النتروجين الجزيئيّ إلى أمونيا بطاقة تنشيط عالية لأنّه غاز خامل وله رابطة ثلاثيّة بين ذرّتي النتروجين، لذلك فإنّ إرجاع النتروجين عمليّة مكلفة جدّاً وتتطلّب الكثير من ATP، والمطلوب 8 إلكترونات و16 جزيئة ATP على الأقلّ حيث يتطلّب كلّ شفع من الإلكترونات 4 جزيئات ATP.

$$N_2 + 8H^+ + 8e^- + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16p_i$$

وتأتي الإلكترونات من الفيريدوكسين Ferredoxin الذي أُرجع بطرائق عديدة وفقاً للأحياء الدقيقة، وهي:

التركيب الضوئيّ في الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*.

تفاعلات التنفّس في مثبّتات النتروجين الهوائيّة Aerobic nitrogen fixers.

التخمّر في الجراثيم اللاهوائيّة Anaerobic Bacteria، مثل: الجراثيم اللاهوائيّة *Clostrium pasteurianum* التي ترجع الفيريدوكسين عند أكسدة البيروفات، في حين تستعمل جراثيم *Azotobacter* الهوائيّة الإلكترونات من NADPH لإرجاع الفيريدوكسين.

وإنزيمة النتروجياز Nitrogenase نظام معقّد يتكوّن من بروتينين رئيسين:

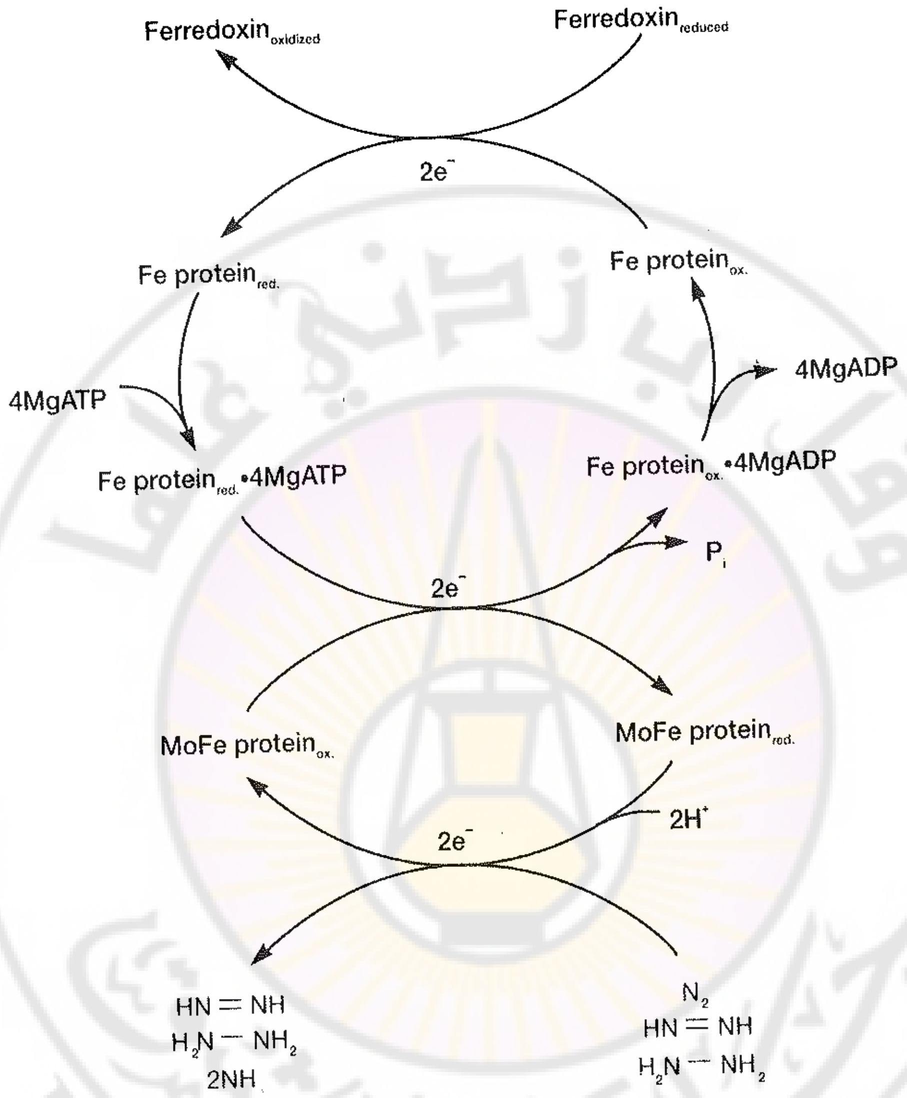
أ. بروتين الموليبدن والحديد MoFe ذو الوزن الجزيئيّ 220 ألفاً، ويحتوي ذرتين من الموليبدن و 28 – 32 ذرّة حديد، حيث يرتبط ببروتين أو باثنين من بروتينات الحديد Fe.

ب. بروتينات الحديد Fe ذات وزن جزيئي 64 ألف، ويمتلك بروتين الحديد 4 ذرّات حديد، حيث يُرجع أوّلاً بوساطة الفيريدوكسين ثمّ يربط ATP (الشكل 4-15).

ويخفّض ارتباط ATP كمون الإرجاع للبروتين Fe، مؤدّياً إلى عدم تمكّنه من إرجاع البروتين MoFe، ويتحلمه ATP عند حدوث نقل الإلكترونات، وأخيراً فإنّ البروتين MoFe المرجع يمنح الإلكترونات إلى النتروجين الذريّ، وتكون إنزيمات النتروجيناز حسّاسة جدّاً للأكسجين ويجب حمايتها من الأكسجين الذي يجعلها خاملة داخل الخليّة.

وتجري عمليّة إرجاع النتروجين N_2 إلى NH_3 في ثلاث خطوات، كلّ منها يتطلّب شفعاً من الإلكترونات (الشكلان 4-14، 4-15)، وتأخذ ستّ عمليّات نقل للإلكترونات مجالها ويتطلّب ذلك ما مجموعه 12 جزيئة ATP لكل N_2 مرجعة، ويتطلّب التفاعل الإجماليّ فعلياً 8 إلكترونات و 16 ATP على الأقل، لأنّ إنزيمة النتروجيناز ترجع الماء أيضاً إلى H_2 الذي يتفاعل مع ثنائيّ الأمين diimine (NH=NH) لتكوين N_2 و H_2، وتعمل هذه الحلقة غير المكتملة إلى حدّ ما في شروط ملائمة وتجعل تثبيت النتروجين أكثر تكلفة.

وتتمكّن الجراثيم المثبّتة للنتروجين تعايشيّاً من استهلاك نحو 20% من ATP التي تنتجها النباتات المضيفة، ففي الريزوبيوم تنتشر الأمونيا خارج الخليّة الجرثوميّة فتتمثّلها خلايا البقل المحيطة، ويبدو المسار الأوليّ لتمثّل الأمونيا في تفاعل تركيب للغلوتامين بتأثير إنزيمة Glutamine synthetase- glutamate synthase (الشكل 4-11)، ومع ذلك، تتركّب موادّ أخرى مثل مشتقات البيورين وتستعمل في نقل النتروجين إلى أجزاء أخرى من النباتات.



الشكل 4-15

آلية عمل إنزيمة النتروجيناز

Mechanism of Nitrogenase Action

أشير إلى تدفّق الإلكترونات من الفيريدوكسين إلى النتروجين N_2. ويعاد هذا التفاعل ثلاث مرّات لإرجاع النتروجين إلى جزيئتين من الأمونيا وأشفاع المواد الناتجة لكل خطوة من التفاعل يشار إليها في أسفل الشكل.

وتبدو دورة النتروجين Nitrogen cycle أبسط من دورات الكربون والكبريت نظراً إلى غياب استعمالات الأحياء الدقيقة ذات التركيب الضوئي على نحو مميّز ومختلف (الشكل 4-13)، وعلى الرغم من البساطة فإنّ عدداً من المظاهر المهمّة يجب التركيز عليها، وهي عمليّة النترجة Nitrification وعمليّة نزع النتروجين Denitrification وعمليّة تثبيت النتروجين Nitrogen Fixation.

عمليّة النترجة Nitrification

النترجة هي تفاعل هوائيّ لأكسدة شوارد الأمونيوم NH_4^+ إلى نتريت NO_2^- ثمّ أكسدة النتريت إلى نترات NO_3^-، فمثلاً: تؤدّي جراثيم الأجناس نتروزوموناس *Nitrosomonas* ونتروزوكوكس *Nitrosococcus* أدواراً مهمّة في المرحلة الأولى، في حين تحقّق جراثيم النتروباكتر *Nitrobacter* والجراثيم الذاتيّة التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة Chemolithoautotropic المرتبطة بالمرحلة الثانية، إضافة إلى ذلك فإنّ النترجة الغيريّة التغذية Heterotrophic Nitrification تحدث بفعل الجراثيم وبعض الفطريّات التي تسهم بامتياز في هذه التفاعلات في البيئات الأكثر حمضيّة More Acidic Environments.

عمليّة نزع النتروجين Denitrification

تتطلّب عمليّة نزع النتروجين جملةً مختلفةً من الظروف البيئيّة، إذ تستعمل غيريّات التغذية عادة عمليّة غير تمثّليّة تُستهلك النترات فيها في صورة مادّة مؤكسدة في التنفّس اللاهوائيّ، مثل: *Pseudomonas denitrification*، وتتضمّن النواتج الرئيسة لهذه العمليّة غاز النتروجين N_2 وأكسيد النتروز N_2O، وكذلك يمكن أن يتكدّس النتريت NO_2^- الذي يعدّ ذا أهميّة بيئيّة سلبيّة فقد يسهم في تكوين النتروز أمينات المسرطنة Carcinogenic nitrosamines.

أخيراً، يمكن أن تتحوّل النترات إلى أمونيا في عمليّة إرجاع غير تمثّليّ بفعل تنوّع من الجراثيم التي تضمّ *Geobacter metallireducens* وأنواع من الجنس *Desulfovibrio* والكلوستريديوم *Clostridium*.

وحدث تمثّل للنتروجين عند استعمال النتروجين اللاعضويّ مادّةً مغذّية وارتباطه لتكوين كتلة حيويّة Biomass جديدة للأحياء الدقيقة، ويمكن ربط شاردة الأمونيا NH_4^+ المرجعة دون استهلاك كبير للطاقة، ومع ذلك، يجب إرجاع النترات مع استهلاك مؤثّر للطاقة عند تمثّلها، ومن الممكن أن يتكدّس النتريت في هذا التفاعل ناتجاً وسطيّاً ناقلاً.

تثبيت النتروجين Nitrogen Fixation

يمكن أن تحدث عمليّة تثبيت النتروجين Nitrogen Fixation بفعل الجراثيم الهوائيّة أو اللاهوائيّة، ففي الظروف الهوائيّة يسهم عدد كبير من أجناس الجراثيم الحرّة المعيشة، مثل: *Azotobacter* و *Azospirillium* في هذا التفاعل، في حين تعدّ أفراد جراثيم الجنس *Clostridium* من أهمّ مثبّتات النتروجين الحرّة المعيشة في الظروف اللاهوائيّة.

ويمكن أن يؤدّي تثبيت النتروجين بفعل الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*، مثل: *Anabaena* و *Oscillatoria*، إلى إغناء المياه العذبة والمالحة بالنتروجين، إضافة إلى ذلك، يمكن أن يحدث تثبيت النتروجين عند نشاطات الجراثيم المتعايشة مع النباتات التي تتضمّن *Rhizobium* و *Bradyrhizobium* المتعايشة مع البقوليّات، و *Frankia* المتعايشة مع عدد من الشجيرات، و *Anabaena* (من الجراثيم الزرقاء) المتعايشة مع *Azolla* (من سراخس الماء) المهمّة في زراعة الرز.

وتتضمّن عمليّة تثبيت النتروجين عدداً من خطوات إرجاع متتابعة تتطلّب صرفاً أساسيّاً للطاقة، ويُرجع النتروجين إلى الأمونيا التي ترتبط فوراً بالموادّ العضويّة كما في الأمين، وتكون تفاعلات الإرجاع حسّاسة جدّاً للأكسجين، ويجب أن تحدث في ظروف لاهوائيّة حتّى في الأحياء الدقيقة الهوائيّة، حيث تُصان إنزيمات تثبيت النتروجين بآليّات عديدة بما فيها الحواجز الفيزيائيّة، كما في الحويصلات المتغايرة Heterocysts في بعض الجراثيم الزرقاء، والجزيئات المزيلة للأكسجين، والنسب العالية من الفاعليّة الاستقلابيّة، ويحفّز تثبيت النتروجين بتأثير إنزيمة النتروجيناز باستعمال الفيريدوكسين المرجع في صورة مصدر مباشر لقوّة الإرجاع.

5. التركيب الحيويّ للحموض الأمينيّة

Biosynthesis of Amino Acids

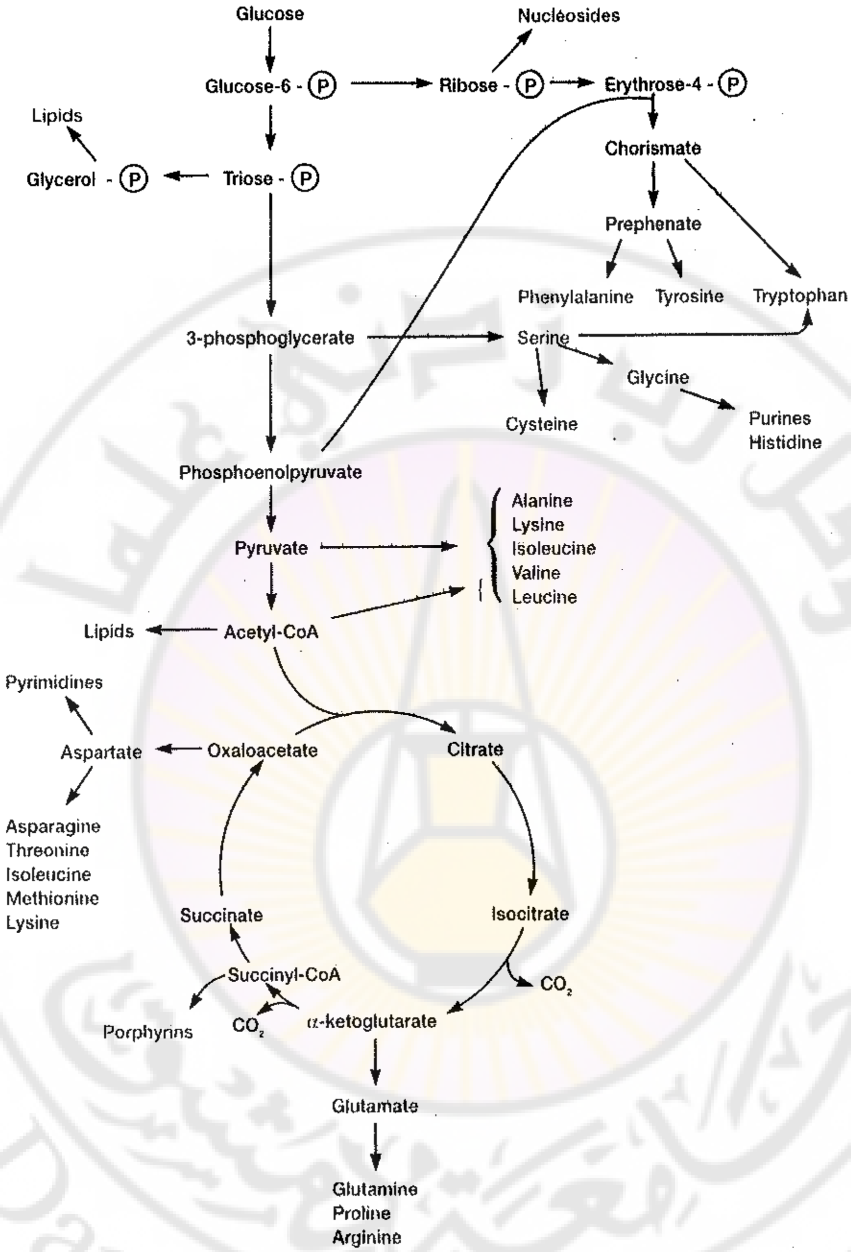
تتنوّع الأحياء الدقيقة وفقاً لنمط مصدر النتروجين الذي تستعمله، غير أنّ معظمها يتمكّن من تمثيل بعض صيغ النتروجين اللاعضويّ كما أوضحنا أعلاه، ويتطلّب تركيب الحموض الأمينيّة بناء هيكل مناسب من الكربون، ويكون هذا في الغالب تفاعلاً معقّداً يتضمّن عدداً من الخطوات التي تُعنى بها الكيمياء الحيويّة.

وتؤخذ هياكل الحموض الأمينيّة من أستيل كو إنزيمة (A) ومن النواتج الوسطيّة لحلقة TCA والتحلّل السكّريّ ومسار البنتوز فسفات PP (الشكل 4-16)، ومن أجل زيادة الكفاءة يُجهّز عدد قليل من مسارات التفاعل الثنائيّة الاتجاه أسلاف الحموض الأمينيّة، ويتفرّع التسلسل الذي يؤدّي إلى الحموض الأمينيّة المنفردة من المسارات المركزيّة المذكورة.

ويتركّب حمض الألانين Alanine وحمض الأسبارتات Aspartate وحمض الغلوتامات Glutamate بعمليّة نقل الأمين Transamination مباشرة من مركّبات البيروفات Pyruvate، وأوكزالو أسيتات Oxaloacetate، وألفاكيتو غلوتارات α – ketoglotarate على الترتيب.

وتكون غالبيّة مسارات التركيب الحيوي معقّدة، وتستعمل غالبيّة النواتج الوسطيّة المعروفة في التركيب الحيويّ لمجموعات الحموض الأمينيّة المرتبطة أو المتقاربة لغرض اقتصاديّ، فمثلاً:

تتركّب الحموض الأمينيّة: الليسين Lysine والتريونين Threonine والإيزوليوسين Isoleusine والمتيونين Methionine من أوكزالو أسيتات Oxaloacetate في مسار استقلابيّ متفرّع (الشكل 4-17)، ومسارات التركيب الحيويّ للحموض الأمينيّة العطريّة Aromatic amino acids وهي فينيل ألانين Phenylalanine وتيروزين Tyrosine وتربتوفان Tryptophane تشترك أيضاً بعدّة نواتج وسطيّة (الشكل 4-18).

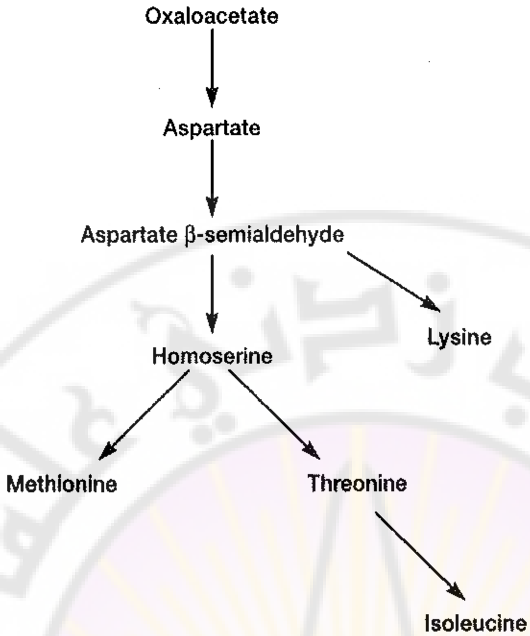


الشكل 4-16

The Organization of Anabolism تنظيم البناء

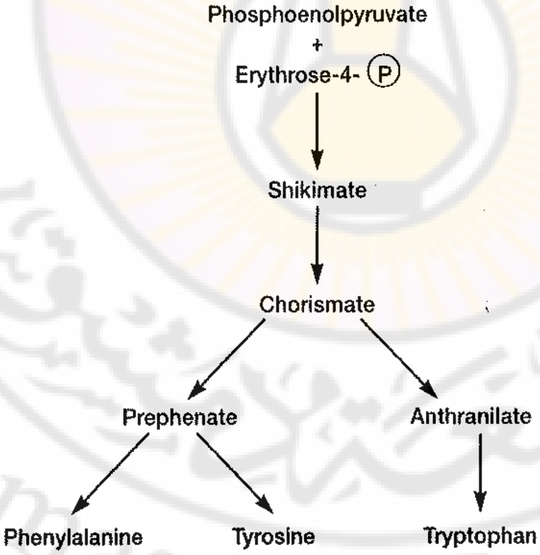
تشتقّ نواتج التركيب الحيويّ من المركّبات الوسطيّة بالمسارات الثنائيّة الاتجاه

Amphibolic pathways



الشكل 4-17

المسار المتفرّع لتركيب الحموض الأمينيّة



الشكل 4-18

تركيب الحموض الأمينيّة العطريّة

Damascus University

التفاعلات التعويضيّة Anaplerotic Reactions

لو أمعنّا النظر في مخطط تنظيم البناء الاستقلابيّ (الشكل 4-16) لرأينا أنّ النواتج الوسطيّة لحلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA تُستعمل في تركيب البيريميدينات Pyrimidines وعدد كبير من الحموض الأمينيّة، وفي الحقيقة، تعدّ وظيفة هذا المسار أساسيّة جدّاً لأنّ أغلبه يجب أن يجري لاهوائيّاً للتزويد بأسلاف Precursors التركيب الحيويّ، ومع ذلك فإنّ NADH لا يكون مطلوباً لنقل الإلكترونات والفسفرة التأكسديّة في غياب الأكسجين.

لذلك فإنّه يوجد عبء كبير على TCA لتزويد عمليّات التركيب الحيويّ بالكربون، ويمكن أن تنتهي النواتج الوسطيّة للحلقة إذا لم يحدث أمر لإدامة مستوياتها، وإن كانت الأحياء الدقيقة تمتلك تفاعلات لتجديد النواتج الوسطيّة للحلقة من أجل أن تتمكّن حلقة TCA من الاستمرار في وظيفتها عند حدوث عمليّات التركيب الحيويّ الفعّال، وتدعى التفاعلات التي تعوّض النواتج الوسطيّة لحلقة TCA التفاعلات التعويضيّة Anaplerotic Reactions.

ويمكن أن تعوّض غالبيّة الأحياء الدقيقة بعمليّة تثبيت CO_2 النواتج الوسطيّة لحلقة الحمض الثلاثيّ الكربوكسيل TCA، ويجب التأكيد هنا على أنّ التفاعلات التعويضيّة لا تؤدّي وظيفة مسار تثبيت CO_2 الذي تزوّد الأحياء الدقيقة الذاتيّة التغذية بالكربون المطلوب فيه، حيث يؤمّن مسار تثبيت CO_2 في الأحياء الدقيقة الذاتيّة التغذية جميع الكربون المطلوب للنموّ أو غالبيّته.

وإنّ التفاعلات التعويضيّة في مسار تثبيت CO_2 تعوّض ببساطة النواتج الوسطيّة لحلقة TCA وتديم التوازن الاستقلابيّ Metabolic balance.

ويضاف CO_2 إلى إحدى الجزيئات المستقبِلة، إما البيروفات Pyruvate وإمّا الفسفو إينول بيروفات Phosphoenol pyruvate لتكوين الناتج الوسطيّ للحلقة وهو أوكزالو أسيتات Oxaloacetate.

ويستعمل بعض الأحياء الدقيقة، مثل: النوع *Arthrobacter globiformis* والخمائر *Yeasts* إنزيمة بيروفات كربوكسيلاز Pyruvate carboxylase في هذا

الدور، وتتطلّب هذه الإنزيمة البيوتين Biotin في صورة عامل مساعد واستعمال طاقة ATP لربط البيروفات بثنائي أكسيد الكربون CO_2.

$$Pyruvate + CO_2 + ATP + H_2O \rightarrow oxaloacetate + ADP + P_i$$

ويعدّ البيوتين Biotin فيتاميناً للعديد من أنواع الأحياء الدقيقة نظراً إلى عامل مساعد للإنزيمات المستعملة في تفاعل الكربكسلة Carboxylation.

وتمتلك الأحياء الدقيقة الأخرى، مثل: *E. coli* و *Salmonella typhimurium*، فسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز Phosphoenolpyruvate carboxylase التي تساعد في التفاعل الآتي:

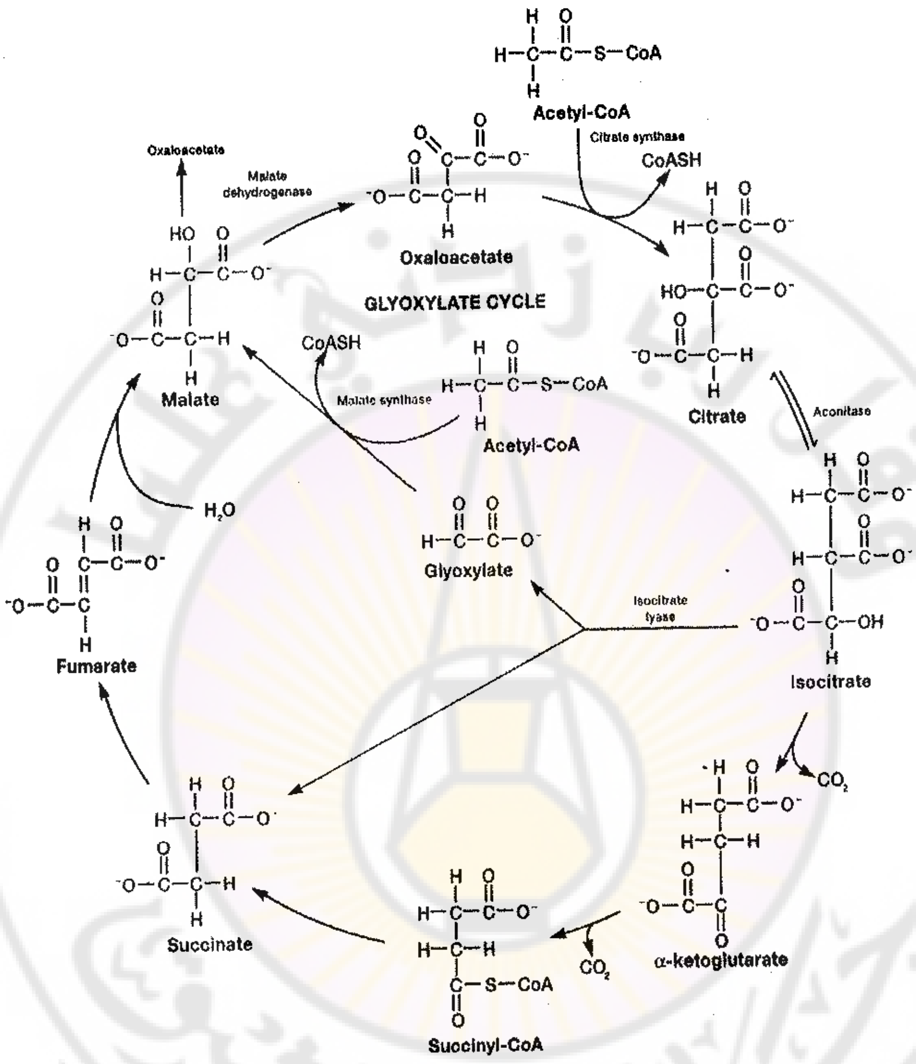
$$Phosphoenolpyruvate + CO_2 \rightarrow Oxaloacetate + P_i$$

ويتمكّن بعض الجراثيم والطحالب والفطريّات والأوالي الحيوانيّة من النموّ في وجود الأسيتات مصدراً رئيساً للكربون باستعماله في تركيب النواتج الوسطيّة لحلقة TCA في حلقة الغليوكزيلات Glyoxylate cycle (الشكل 4-19)، وتصبح هذه الحلقة ممكنة بتأثير إنزيتمين متخصّصتين هما: إيزوسترات لاياز Isocitrate layase ومالات سينتاز Malate synthase وفق الآتي:

$$Isocitrate \xrightarrow{\text{Isocitrate layase}} Succinate + Glyoxylate$$

$$Glyoxylate + Acetyl\text{-}CoA \xrightarrow{\text{Malate synthase}} Malate + CoA$$

وحلقة الغليوكزيلات Glyoxylate cycle هي في الواقع حلقة TCA معدّلة، إذ إنّ عمليتيّ نزع الكربوكسيل في حلقة TCA (خطوات إنزيمتيّ الإيزوسترات ديهدروجيناز Isocitrate dehydrogenase والألفاكيتوغلوتارات ديهدروجيناز α - ketoglutarate dehydrogenase) تجريان في صورة تجعل في الإمكان تحويل الأستيل كوإنزيمة (A) لتكوين أوكزالوأسيتات Oxaloacetate دون فقدان كربون الأستيل كوإنزيمة (A) كما هو حال CO_2، وفي هذا النمط من التفاعل يحفّز الأسيتات وأيّة جزيئة أخرى لتقديم الكربون لهذه الحلقة.



Overall equation:
2 Acetyl-CoA + FAD + 2NAD$^+$ + 3H_2O ⟶ Oxaloacetate + 2CoA + $FADH_2$ + 2NADH + 2H$^+$

الشكل 4-19

حلقة الغليوكزيلات

The Glyoxylate Cycle

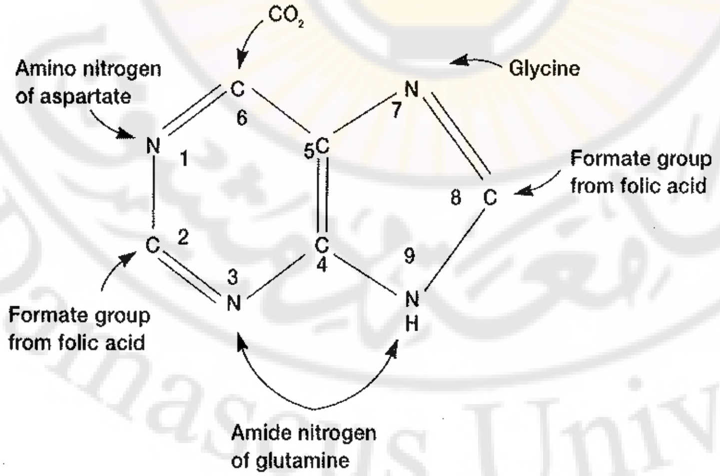
وُضعت التفاعلات والإنزيمات المميزة لهذه الحلقة في إطار مظلّل

تركيب البيورينات والبيريميدينات والنكليوتيدات

Synthesis of Purines, Pyrimidines and Nucleotides

يعدّ التركيب الحيويّ للبيورينات والبيريميدينات والنكليوتيدات ضرورياً جداً لجميع الخلايا، لأنّ هذه الجزيئات تستعمل في تركيب ATP، وعدد من الإنزيمات المساعدة، والحموض النوويّة رنا RNA ودنا DNA ومكوّنات أخرى مهمّة للخليّة، ويمكن أن يركّب جميع الأحياء الدقيقة تقريباً البيورينات والبيريميدينات فهي من أكثر المركّبات أهميّة لوظائف الخليّة الأخرى.

والبيورينات والبيرميدينات هي أسس نتروجينيّة حلقيّة لها عدّة روابط مضاعفة وصفات عطريّة متميّزة، وتتكوّن البيورينات من حلقتين مرتبطتين، في حين تتكوّن البيريميدينات من حلقة واحدة (الشكلان 4-20، 4-22). ويوجد في الأحياء الدقيقة بصورة عامّة الأدينين Adenine والغوانين Guanine من البيورينات، واليوراسيل Uracil والسيتوزين Cytosine والتيمين Thymine من البيريمدينات، ويكون أساس البيورين أو البيريميدين مرتبطاً بالسكّر الخماسيّ الريبوز أو الريبوز منقوص الأوكسجين لتكوين النكليوزيد Nucleoside، في حين إنّ النكليوتيد Nucleotide هو نكليوزيد مع زمرة أو أكثر من الفسفات المرتبطة بجزيئة السكّر.



الشكل 4-20

التركيب الحيويّ للبيورينات Purine Biosynthesis

التركيب الحيويّ للبيورينات Purine Biosynthesis

يكون مسار التركيب الحيويّ للبيورينات معقّداً ومكوّناً من 11 خطوة متتابعة فيها سبع جزيئات مختلفة تقدّم أجزاءً إلى الهيكل النهائيّ للبيورينات (4–20)، ولمّا كان المسار يبدأ بالريبوز 5– فسفات ويبنى هيكل البيورين على هذا السكّر، وأوّل ناتج لهذا المسار هو نكليوتيد حمض الإينوسينيك Inosinic، وهو ليس أساساً للبيورين حرّاً، والعامل المساعد حمض الفوليك Folic Acid مهمّ جدّاً في التركيب الحيويّ للبيورين، وتقدّم مشتقات حمض الفوليك كربون الرقم 2 و8 إلى هيكل البيورين.

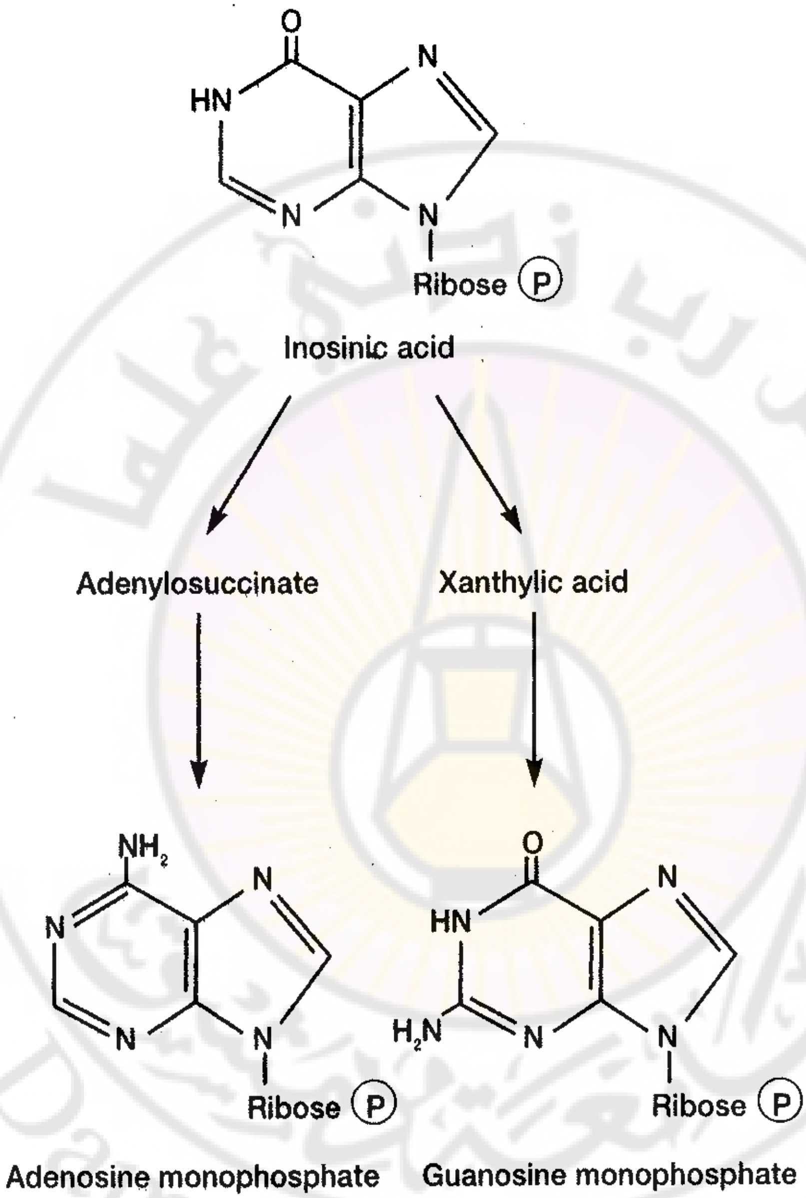
وفي الواقع، يثبّط عقار السلفوناميد Sulfonamide النموّ الجرثوميّ بطريقة حصر تركيب حمض الفوليك، وهذا يتداخل مع التركيب الحيويّ للبيورين والتفاعلات الأخرى التي تتطلّب وجود حمض الفوليك.

وحالما يتكوّن حمض الإينوسينيك فإنّ مسارات قصيرة نسبياً تبني الأدينوزين أحادي الفسفات Adenosine-monophsphate والغوانين أحادي الفسفات Guanine- monophsphate (الشكل 4–21)، وينتج نكليوزيد ثنائيّ الفسفات وثلاثيّ الفسفات بنقل الفسفات من ATP.

ويحتوي DNA دي أوكسي ريبو نكليوتيدات Deoxyribonucleotides (ينقص الريبوز زمرة هدروكسيل على ذرّة الكربون الثانية) عوضاً عن الريبونكليوتيدات في RNA، وتنشأ دي أوكسي ريبونكلوتيدات Ribonucleotides من إرجاع نكليوزيد ثنائيّ الفسفات أو نكليوزيد ثلاثيّ الفسفات بوساطة اثنين من المسارات المختلفة.

ويُرجع بعض الأحياء الدقيقة الفسفات الثلاثيّة في نظام يتطلّب الفيتامين B_{12} في صورة عامل مساعد، في حين ترجع أحياء دقيقة أخرى، مثل: *E. coli* الريبوز في نكليوزيد ثنائيّ الفسفات.

ويستعمل كلا النظامين بروتيناً صغيراً يحتوي الكبريت يدعى التيوريدوكسين Thioredoxine في صورة عامل مرجع.



الشكل 4-21

تركيب الأدينوزين أحادي الفسفات Adenosine monophosphate والغوانوزين أحادي الفسفات Guanosine monophosphate

Damascus University

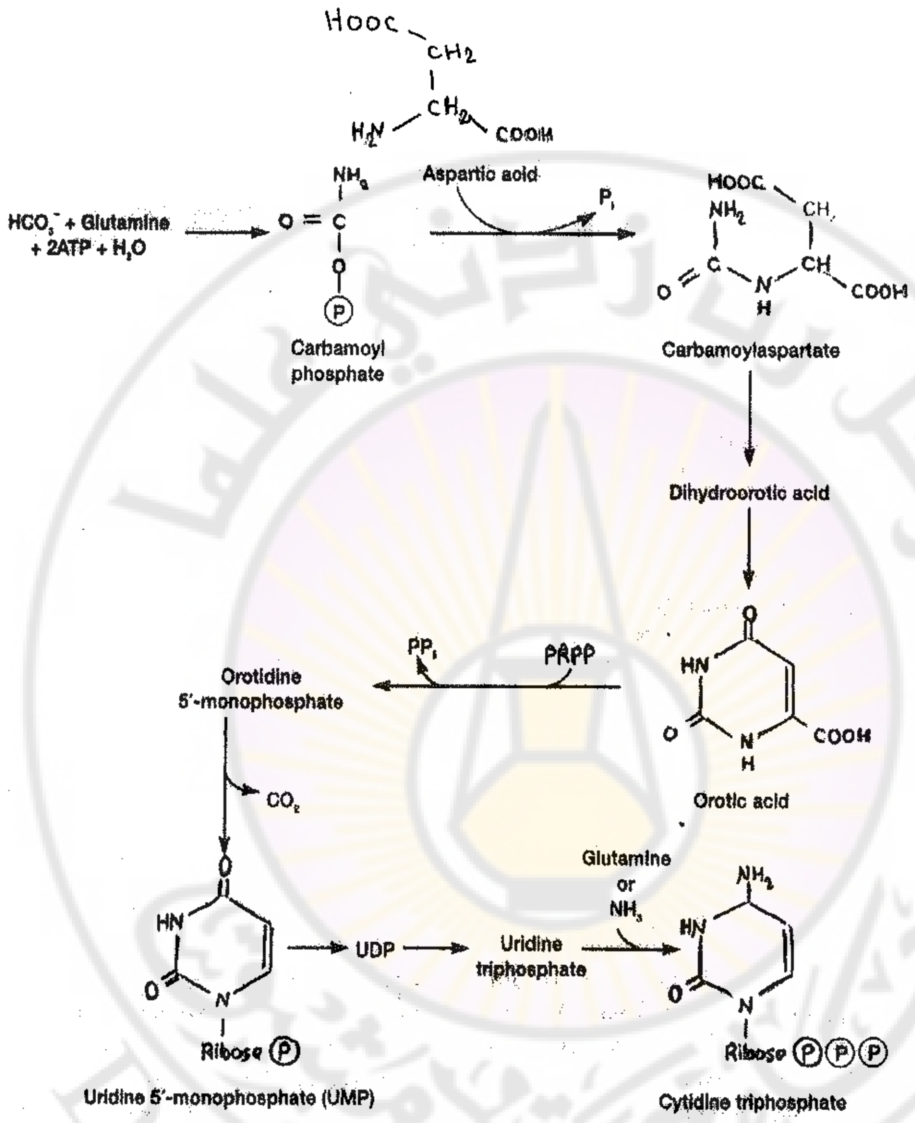
التركيب الحيويّ للبيريميدين Pyrimidine Biosynthesis

يبدأ التركيب الحيويّ للبيريميدين بحمض الأسبارتيك Aspartic والكرباموبل فسفات Carbamoyl phosphate وهي جزيئة عالية الطاقة تركّب من CO_2 والأمونيا (الشكل 4-22)، وتساعد إنزيمات الكرباموبل ترانس أميناز Carbamoyltransaminase على تكثّف هاتين المادّتين لتكوين الكرباموبل أسبارتات Carbamoylaspartate التي تتحوّل عندئذ إلى الناتج الأوليّ من البيرميدين، وهو حمض الأوروتيك Orotic.

وبعد تركيب هيكل البيريميدين، ينتج نكليوتيد بإضافة الريبوز 5- فسفات Ribose 5- phosphate باستعمال الناتج الوسطيّ عالي الطاقة 5- فسفو ريبوزيل 1- بيروفسفات 5-Phosphoribosyl 1-pyrophosphate، ولذلك فإنّ بناء حلقة البيريميدين يستكمل قبل إضافة الريبوز، على عكس عمليّة تركيب حلقة البيورين الذي يبدأ في وجود الريبوز 5- فسفات.

وإنّ تفاعل إزالة الكربوكسيل من أورتيدين أحادي الفسفات Ortidine monophosphate ينتج يوريدين أحادي فسفات Uridine monophosphate وأحياناً يوريدين ثلاثي الفسفات Uridine tri-phosphate وسيتيدين ثلاثيّ الفسفات Cytidine triphosphate.

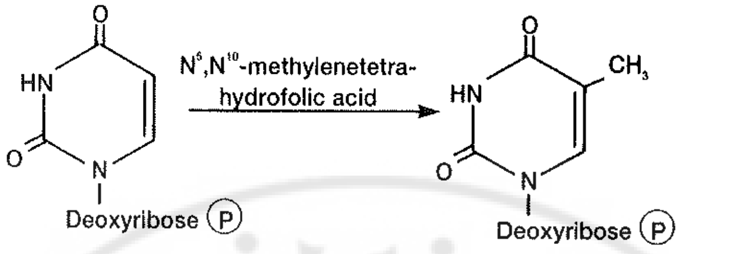
ويكون التيمين Thymine الأساس النتروجينيّ الثالث من البيريميدينات، وهو أحد مكوّنات الدنا DNA، ويرجع الريبوز في بيريميدين النكليوتيدات بالطريقة ذاتها كما بيورين النكليوتيدات، ثمّ تضاف زمرة ميتيل إلى دي أوكسي يوريدين أحادي الفسفات Deoxy uridine monophosphate مع مشتق من حمض الفوليك لتكوين المركّب دي أوكسي تيميدين أحادي الفسفات Deoxythymidine monophosphate (الشكل 4-23).



الشكل 4-22

Pyrimidine Synthesis تركيب البيريميدين

PRPP ترمز إلى دي أوكسي تيميدين أحادي الفسفات -5-phosphoribose 1
Ribose 5- الذي يتضمّن سلسلة الريبوز 5- فسفات pyrophosphoric acid
phosphate



الشكل 4-23

تركيب دي أوكسي تيميدين أحادي الفسفات

Deoxythymidine Monophosphate Synthesis

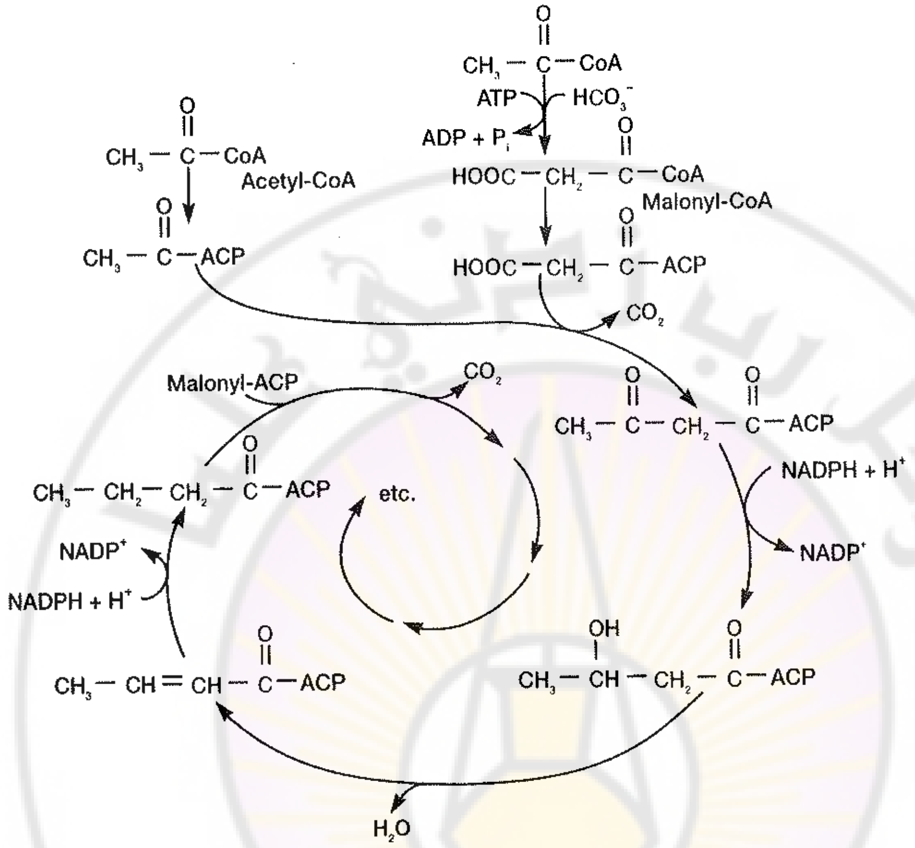
يختلف دي أوكسي تيميدين عن دي أوكسي يوريدين بامتلاكه زمرة الميتيل CH_3

6. تركيب الدهون Lipid Synthesis

توجد في الأحياء الدقيقة دهون مختلفة ولاسيّما في أغشية الخليّة، وتحتوي غالبيّتها الحموض الدسمة Fatty acids أو مشتقّاتها، والحموض الدسمة هي حموض أحاديّة الكربوكسيل Monocarboxylic acids ذات سلاسل ألكيل Alkyl chains طويلة تحتوي عادة عدداً زوجيّاً من ذرّات الكربون (طول السلسلة 18 ذرّة كربون)، ويمكن أن يكون بعض الحموض الدسمة غير مشبع Unsatarated (أي لها واحد أو أكثر من الروابط المضاعفة)، وتكون غالبيّة الحموض الدسمة في الجراثيم ذات سلاسل مستقيمة مع أنّ بعضها ذو سلاسل متفرّعة.

وتتّصف الجراثيم السالبة بصبغة غرام في الغالب باحتوائها الحموض الدسمة حلقيّة البروبان Cyclopropane fatty acids، وهي حموض دسمة توجد في سلاسلها واحدة أو أكثر من حلقات البروبان.

ويحفّز تركيب الحموض الدسمة بوساطة معقد إنزيمة فاتي أسيد سينتِتاز Fatty acid synthetase مع أستيل كو (A) Acetyl CoA ومالونيل كو (A) Malonyl_CoA مواداً أوليّة Substrates و NADPH مادّةً مرجعة، ويشتقّ مالونيل كو A بإضافة الكربوكسيل بوساطة ATP إلى أستيل كو A (الشكل 4-24).



الشكل 4-24

تركيب الحموض الدسمة Fatty Acid Synthesis

تعاد الحلقة حتى بناء طول السلسلة الملائم، وكربون CO_2 والباقي من مالونيل كو A موضحة على الشكل، ويبقى ACP بروتيناً حاملاً للأسيل Acyl.

ويجري التركيب بعد نقل الأسيتات والمالونات من الكو إنزيمة A إلى زمرة السلفِدريل Sulfhydryl group في البروتين الحامل للأسيل Acyl carrier protein ACP، وهو بروتين صغير يحمل سلسلة حمض الدسم النامية خلال عمليّة التركيب، وتضيف إنزيمة السينتِتاز ذرّتي كربون إلى النهاية الكربوكسيليّة في سلسلة حمض الدسم النامية في تفاعل ذي مرحلتين (الشكل 4-24).

المرحلة الأولى

يتفاعل مالونيل – ACP مع أسيل – ACP الدهنيّ لإنتاج CO_2 وأسيل ACP – الدهنيّ بذرّتي كربون أطول، أي زيادة ذرّتي كربون، ويقود فقدان CO_2 هذا التفاعل إلى نهايته التامّة، ونلاحظ أنّ ATP يستعمل لإضافة CO_2 إلى أستيل كو A مكوّناً مالونيل كو A، ويفقد CO_2 نفسه عندما يمنح مالونيل ACA ذرّات الكربون إلى السلسلة، لذلك فإنّ CO_2 هو أساسيّ جدّاً لعمليّة تركيب الحموض الدسمة ولكنّه لا يندمج على نحو دائم.

وفي الواقع، يحتاج بعض الأحياء الدقيقة إلى CO_2 لتحقيق نموّ جيّد، غير أنّها يمكن أن تعمل دونه في وجود حموض دسمة، مثل: حمض الأوليك Oleic acid وهو حمض دسم غير مشبع له 18 ذرّة كربون.

المرحلة الثانية

تنشأ زمرة بيتا- كيتو β - Keto عن تكثّف Condensation التفاعل في عمليّة ثلاثيّة الخطوات تتطلّب تفاعليّ إرجاع وتفاعل إزاحة جزيئة ماء واحدة Dehydration يكون الحمض الدسم بعدها جاهزاً لإضافة اثنتين أو أكثر من ذرّات الكربون، وتُركّب الحموض الدسمة بطريقتين في الأحياء الدقيقة:

تجري حقيقيّات النواة والجراثيم الهوائيّة، مثل: *Bacillus megaterium* مساراً هوائيّاً باستعمال NADPH و O_2.

$$R - (CH_2)_9 - \overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C} - SCoA + NADPH + H^+ + O_2 \longrightarrow$$

$$R - CH = CH - (CH_2)_7 - \overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C} - SCoA + NADP^+ + 2H_2O$$

وتتكوّن رابطة مضاعفة بين ذرّات الكربون التاسعة والعاشرة، ويرجع O_2 إلى ماء مع إلكترونات مصدرها الحمض الدسم و NADPH، وتنشئ الجراثيم اللاهوائيّة وبعض الهوائيّة روابط مضاعفة في عمليّة تركيب الحموض بوساطة حلمهة الحوض

Damascus University

الدسمة الهدروكسيّة Hydroxy Fatty acids، ولا يكون الأكسجين مطلوباً لتركيب الروابط المزدوجة في هذا المسار.

ويكون المسار اللاهوائيّ موجوداً في:

(1) عدد من الجراثيم السالبة بصبغة غرام، مثل:

E. coli, *Salmonella typhimerium*

(2) في الجراثيم الموجبة بصبغة غرام، مثل:

Lactobacillus plantarum, Clostridium pasteurianum

(3) وفي الجراثيم الزرقاء *Cyanobacteria*.

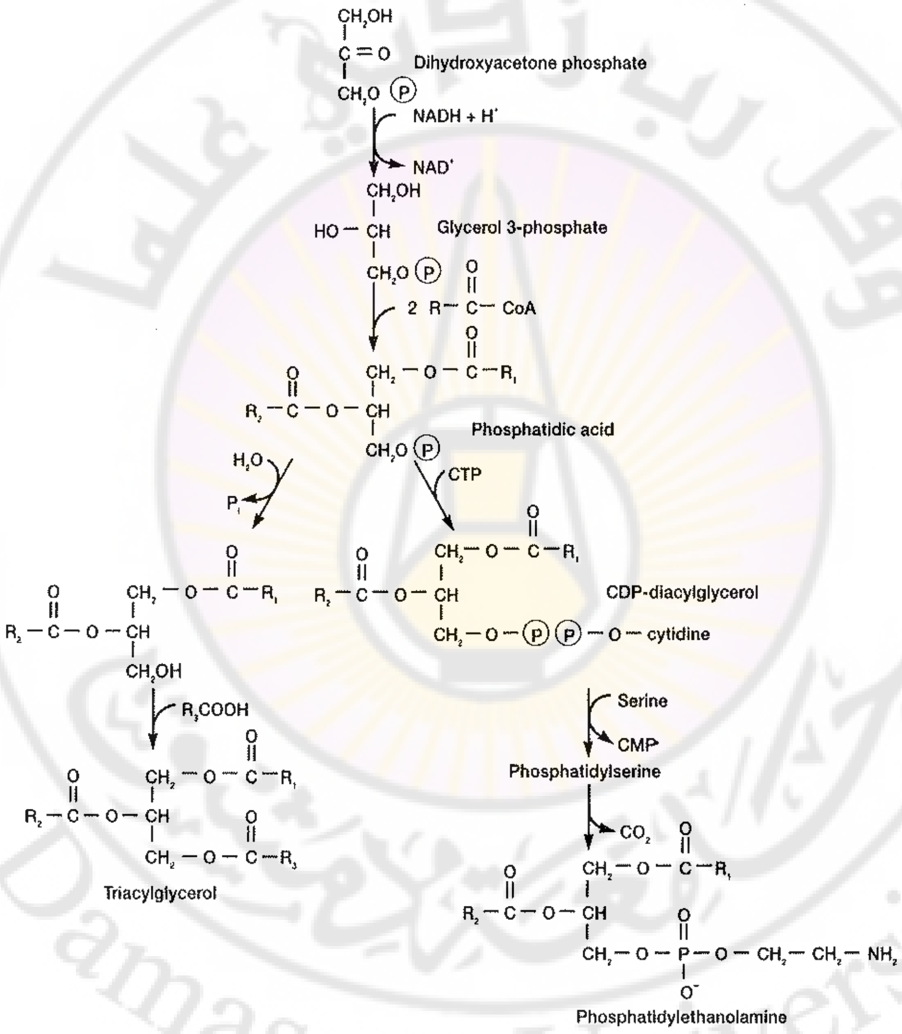
وتخزن الأحياء الدقيقة البدائيّة النواة باستمرار الكربون والطاقة في صورة ثلاثي أسيل الغليسرول Triacylglycerol، وهو غليسرول مؤستر إلى ثلاث حموض دسمة.

وينشأ الغليسرول من إرجاع النواتج الوسطيّة لتحلّل السكّريّات، وهي ثنائي هدروكسي أسيتون فسفات إلى غليسرول 3- فسفات الذي يؤستر بعد ذلك مع حمضين دسمين لتكوين حمض الفسفاتيديك Phosphatidic acid منتجاً ثنائي أسيل الغليسرول Diacylglycerol ويرتبط الحمض الدسم الثالث لإعطاء ثلاثي أسيل الغليسرول Triacylglycerol.

وإنّ الدهون الفسفوريّة هي مكوّنات أساسيّة لأغشية الخلايا في حقيقيّات النواة ومعظم بدائيّات النواة، ويجري تركيب هذه الدهون عادة عن طريق حمض الفسفاتيديك Phosphatidic acid، ويؤدّي حامل نوعيّ هو السيتيدين ثنائي الفسفات Cytidine diphosphate CDP دوراً مشابهاً لدور حاملات اليوريدين والأدينوزين ثنائي الفسفات في عمليّة التركيب الحيويّ للسكّريّات. فمثلاً:

تركّب الجراثيم الفسفاتيديل إيثانول أمين Phosphatidylethanolamine، وهو أحد المكوّنات الرئيسة لغشاء الخليّة، عند التكوين الأوليّ لمركّب CDP – ثنائي الغليسرول (الشكل 4- 25).

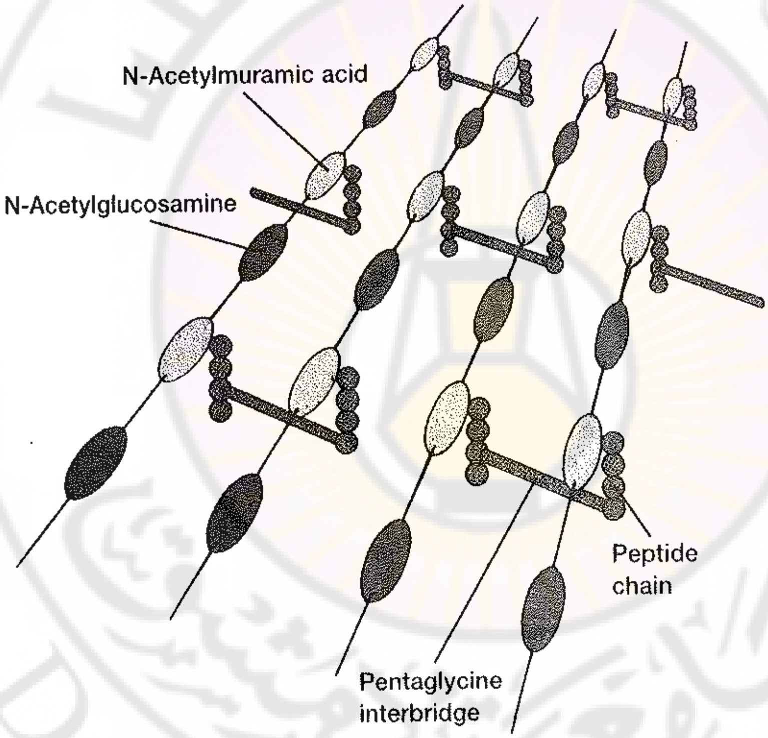
ويتفاعل المشتقّ CDP هذا بعدئذ مع السيرين Serine لتكوين فسفوليبيد فسفاتيديل سيرين Phospholipid phosphatidylseriene وتنتج عمليّة نزع الكربوكسيل مركّب فسفاتيديل إيتانول أمين Phosphatidylethanolamine، وفي هذه الطريقة يبنى دهن غشاء معقّد من نواتج التحلّل السكّري Glycolysis، والتركيب الحيويّ للحموض الدسمة والتركيب الحيويّ للحموض الأمينيّة.



الشكل 4-25 تركيب ثلاثي أسيل الغليسرول والدهون الفسفورية
Triacylglycerol and Phospholipid Synthesis

7. تركيب الببتيدوغليكان Peptedoglycan Synthesis

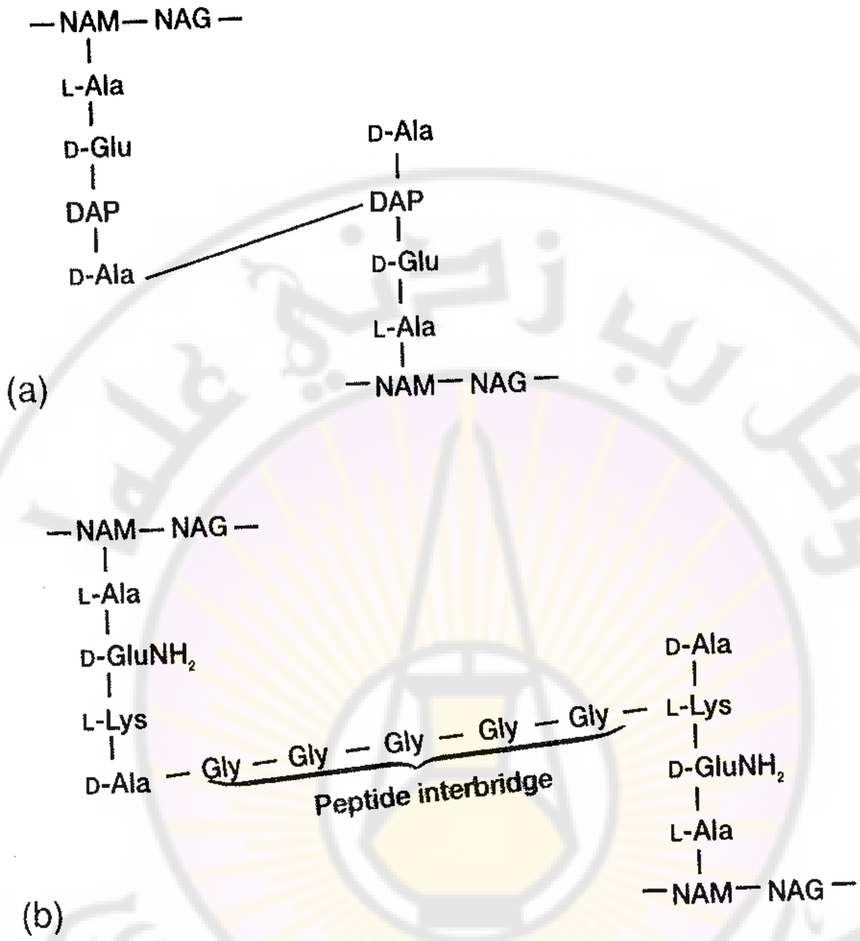
تحتوي غالبيّة جدر الخلايا الجرثوميّة جزيئة معقّدة كبيرة من الببتيدوغليكان مركّبة من سلاسل طويلة من عديدات السكّر Polysaccharides تتكوّن من حمض N - أستيل موراميك N-acetylmuramic acid NAM وبقايا من N - أستيل غلوكوز أمين N-Acetylglucoseamine NAG بالتعاقب، وترتبط سلاسل عديدات السكّر بوساطة ببتيدات خماسيّة Pentapeptides أو بوساطة جسور داخليّة Interbridges (الأشكال 4-26، 4-27، 4-28).



الشكل 4-26

بنية الببتيدوغليكان Peptidoglycan Structure

يبدي جزء الببتيدوغليكان سلاسل عديدات السكّر والببتيد الرباعي داخل السلاسل والجسور الداخليّة الببتيديّة

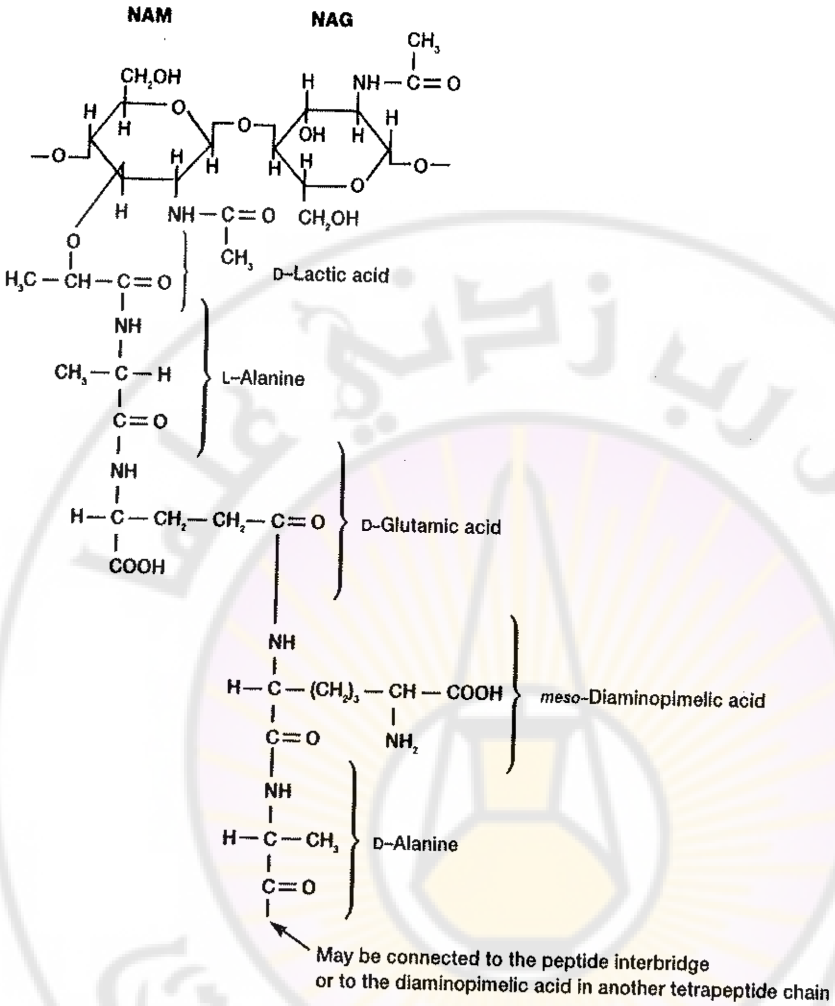


الشكل 4-27

الارتباط المتقاطع في الببتيدوغليكان Peptidoglycan Cross-Links

(a) الببتيدوغليكان في *E. coli* بارتباطه المتقاطع المباشر، وهو نموذجيّ للعديد من الجراثيم السالبة بصبغة غرام.

(b) الببتيدوغليكان في *Staphylococcus aureus* من الجراثيم الموجبة بصبغة غرام، NAM هو حمض N – أستيل موراميك، NAG هو مركّب N – أستيل غلوكوز أمين. Gly هو الغليسين، وكذلك رُسمت سلاسل عديدات السكّر متقابلة. (لاحظ الشكل 4-26).



الشكل 4-28

مكوّنات الوحدة البنائيّة في الببتيدوغليكان

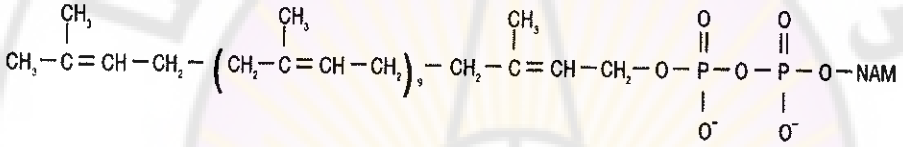
الوحدة البنائيّة في ببتيدوغليكان *E. coli* وفي غالبيّة الجراثيم السالبة بصبغة غرام، والعديد من الجراثيم الموجبة بصبغة غرام.

NAM هو حمض N – أستيل موراميك، NAG هو مركّب N – أستيل غلوكوز أمين (NAG يرتبط بحمض اللاكتيك بالإيتر، والببتيد الرباعي ضمن السلسلة معقّد الصيغتين -L ,-D للحموض الأمينيّة، وعندما يرتبط حمض ميزو- دي أمينوبيميليك خلال كربونه -D، NAM وسلسلة الببتيد الرباعي المرتبطة به في الجزء الأيسر من الشكل.

وليس مستغرباً أن يتطلّب تركيب معقّد الببتيدوغليكان عمليّة تركيب حيويّ معقّدة، نظراً إلى أنّ هذه التفاعلات تحدث داخل الخلية وخارجها، فعمليّة تركيب الببتيدوغليكان هي تفاعل عديد الخطوات، دُرس بعناية في الجراثيم الموجبة بصبغة غرام *Staphylococcus aureus*، حيث يسهم حاملان (الشكل 4-29) هما:

(1) اليوريدين ثنائي الفسفات Uridine diphosphate UDP.

(2) الباكتوبرينول Bactoprenol، وهو كحول ذو 55 ذرّة كربون يرتبط مع NAM (حمض N- أستيل موراميك) بزمرة بيروفوسفات Pyrophosphate ويحرّك مكوّنات الببتيدوغليكان عبر الغشاء الكاره للماء Hydrophobic membrane.



الشكل 4-29

الباكتوبرينول بيروفسفات مرتبط بحمض N- أستيل موراميك (NAM).

ومن الممكن إيجاز تركيب الببتيدوغليكان الذي يجري في ثمانية مراحل كالآتي:

(1) تُركّب مشتقات اليوريدين ثنائي الفسفات UDP لحمض N - أستيل موراميك NAM، و N- أستيل غلوكوز أمين N-Acetylglucoseamine NAG في الستوبلاسما.

(2) تضاف الحموض الأمينيّة بترتيب إلى NAM-UDP لتشكيل سلسلة الببتيد الخماسيّ (يضاف D- ألانين إلى النهايتين في صورة ببتيد ثنائيّ)، وتستعمل طاقة ATP لتكوين روابط الببتيد، ولكنّ tRNA والريبوزومات غير معنيّة بذلك.

(3) تنقل سلسلة NAM- ببتيد خماسيّ من UDP إلى باكتوبرينول فسفات على سطح الغشاء.

(4) تضيف NAG-UDP N- أستيل غلوكوز أمين NAG إلى سلسلة NAM- ببتيد خماسيّ لتشكيل وحدة الببتيدوغليكان المتكرّرة. وكلّما تطلّب الغليسين الخماسيّ الجسر الداخليّ فإنّ الغليسينات تضاف باستعمال جزيئات خاصّة من الغليسيل-tRNA، ولا الريبوزومات.

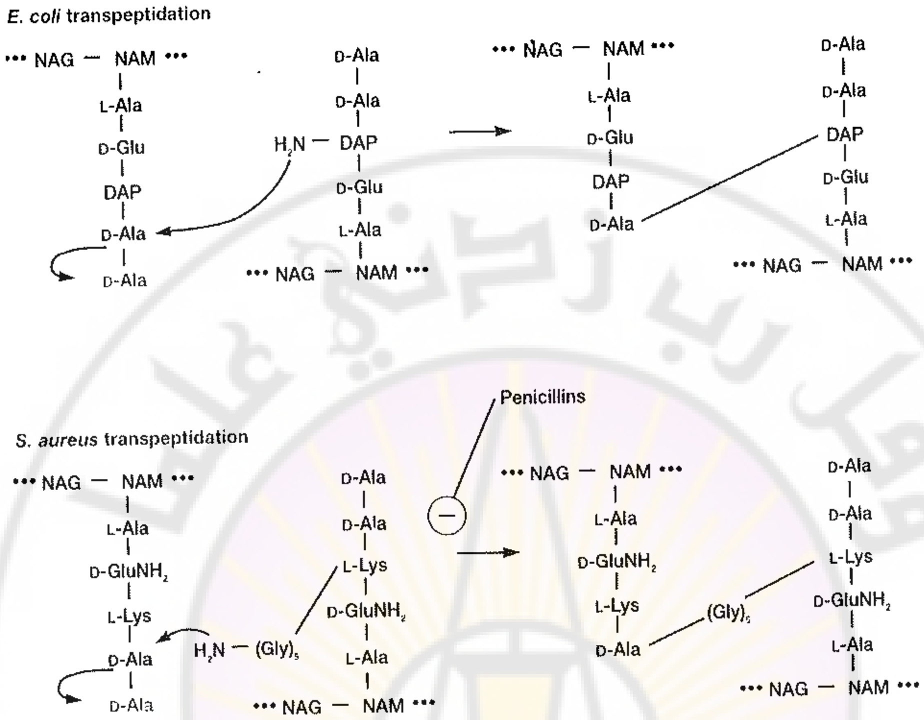
(5) تنقل الوحدة المتكرّرة المكتملة من NAG-NAM ببتيدوغليكان عبر الغشاء إلى سطحه الخارجيّ بوساطة حامل الباكتوبرينول فسفات.

(6) ترتبط وحدة الببتيدوغليكان بالنهاية النامية من سلسلة الببتيدوغليكان لإطالتها بوساطة وحدة متكرّرة واحدة.

(7) يعود حامل الباكتوبرينول إلى داخل الغشاء، وتتحرّر الفسفات خلال هذا التفاعل لتكوين الباكتوبرينول فسفات الذي يمكن أن يستقبل سلسلة NAM- ببتيد خماسيّ.

(8) أخيراً، تتشكّل الروابط الببتيدية المتقاطعة Cross-links بين سلاسل الببتيدوغليكان بوساطة عمليّة نقل الببتيد Transpeptidation (الشكل 4-30)، ففي جراثيم E. coli تهاجم زمرة الأمين الحرّة لحمض دي أمينو باميليك Diamino pamilic acid مركّب D- ألانين تحت النهائيّ sub-terminal للسلسلة لإعطاء بقايا D- ألانين.

ويستعمل ATP لتشكيل رابطة الببتيد النهائيّ (نهاية السلسلة) داخل الغشاء، ولا يتطلّب نقل الببتيد Transpeptidation إلى خارج الغشاء طاقة ATP إضافية، ويحدث التفاعل ذاته عندما يتطلّب الجسر الداخليّ، وتختلف الزمرة التي تتفاعل مع D- ألانين تحت النهائيّ Sub-terminal D-alanine.



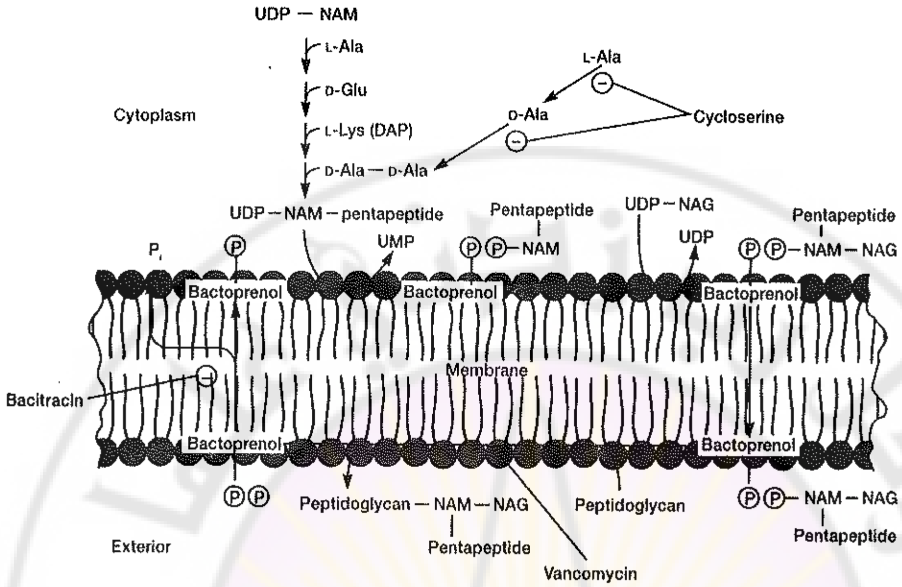
الشكل 4-30

عمليّة نقل الببتيد Transpeptidation

تفاعلات نقل الببتيد في تشكيل ببتيدوغليكان جراثيم *Escherichia coli* و*Staphylococcus aureus*.

ويكون تركيب الببتيدوغليكان في الواقع حسّاساً للتمزّق وقابلاً للعطب بفعل العوامل الصادّة للجراثيم، ولذلك فإنّ تثبيط أيّة مرحلة من مراحل التركيب يضعف جدار الخليّة، ويمكن أن يؤدّي إلى تلف (تحلّل) حلوليّ Osmotic lysis.

وتتداخل Interfere صادّات Antibiotics عديدة في تركيب الببتيدوغليكان، فمثلاً: يعمل البنسلين Penicillin على تثبيط تفاعل نقل الببتيد Transpeptidation Reaction (الشكل 4-30)، ويعمل الباستراسين Bacitracin على حصر إزالة الفسفرة dephosphorylation للباكتوبرينول فسفات (الشكل 4-31).



الشكل 4-31

تركيب الببتيدوغليكان

NAM هو حمض N – أستيل موراميك، NAG هو مركّب N – أستيل غلوكوز أمين، ويحتوي الببتيد الخماسيّ Pentapeptide – الليسين في ببتيدوغليكان *S. aureus*، وحمض دي أمينو بيميليك (DAP) في *E. coli*.

نماذج تكوين الجدار الخلويّ

Patterns of cell wall formation

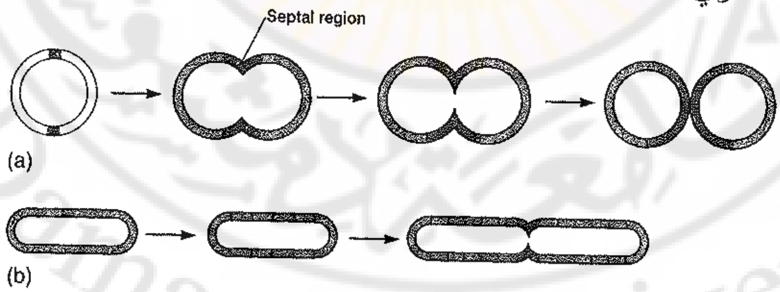
تتطلّب عمليّة نموّ الخليّة الجرثوميّة وانقسامها على نحو سليم إضافة ببتيدوغليكان جديد إلى الجدار الخلويّ بطريقة دقيقة ومنظّمة جيّداً، في حين تستمرّ إدامة شكل الجدار وصلابته في وجود ضغط حلوليّ عالٍ.

ونظراً إلى كون الببتيدوغليكان في جدار الخليّة هو بالفعل شبكة هائلة فريدة، فإنّ الخليّة الجرثوميّة النامية تكون قادرة على تفكيكه فقط بالقدر الذي يؤمّن نهايات مستقبلة لضمّ وحدات جديدة من الببتيدوغليان، وعليها كذلك أن تعيد تنظيم بنية الببتيدوغليكان عند الضرورة.

ويُنجز هذا الهضم Digestion المحدود للببتيدوغليكان بتأثير إنزيمات تدعى المحلّلات الذاتيّة Autolysins يهاجم بعضها سلاسل عديدات السكّر، في حين يحلمه بعضها الآخر روابط الببتيدات المتقاطعة، وتبقى فاعليّة المثبّطات Autolysins رهن الرقابة الدقيقة، وعلى الرغم من أنّ مواقع فعاليّة تركيب الجدار وتوزيعها تختلف باختلاف الأنواع هناك نموذجان عامّان لتكوين الجدار الخلويّ (الشكل 4-32).

<u>النموذج الأوّل</u>: إنّ العديد من الجراثيم الموجبة بصبغة غرام، مثل: المكوّرات المعويّة البرازيّة *Enterococcus faecalis* و *Streptococcus pyogenes* يمتلك منطقة نموّ واحدة أو عدداً قليلاً منها، ومنطقة النموّ الأساسيّة هي عادة في جانب أو منطقة تكوين الحاجز Septum، وتبنى الأنصاف الجديدة للخلايا في هيئة ظهر إلى ظهر back-to-back.

<u>النموذج الثاني</u>: يحدث تركيب الببتيدوغليكان الفعّال في منطقة تكوين الحاجز تماماً كما في النموذج الأوّل، في الجراثيم العصويّة، مثل: *E. coli* و *Salmonella* و *Bacillus*، غير أنّ مناطق النموّ تتوزّع على طول المسافة الأسطوانيّة للعصيّة، لذلك فإنّ النموّ يتوزّع أيضاً على نحو منتشر في الجراثيم العصويّة أكثر ممّا في الجراثيم المكوّرة العقديّة، ويكون من الضروريّ استطالة الخلايا العصويّة في هذا التركيب كما يقسمها، وهذا يعطي الاحتمالات المؤدّية إلى الاختلافات في أساليب نموّ الجدار الخلويّ.



الشكل 4-32

نماذج تركيب الجدار

a. في *Streptococci*، b. في *E. coli*

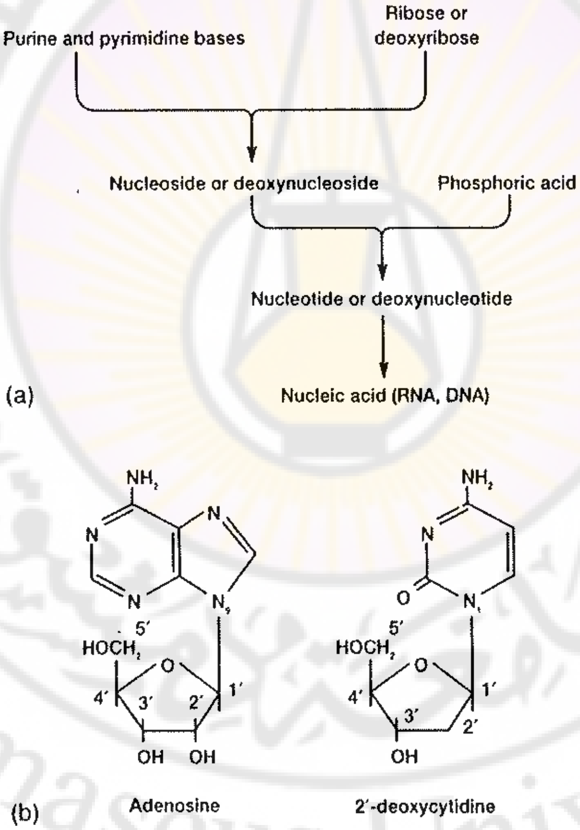
8. تركيب الحموض النوويّةThe Synthesis of Nucleic Acids

يبدو أنّ توضيح المفاهيم الآتية ضروريّ في عمليّة تركيب الحموض النوويّة:

1. تختلف الحوض النوويّة بنوعيها، الحمض النوويّ الريبي منقوص الأكسجين دنا DNA، والحمض النوويّ الريبي رنا RNA) عن بعضها بالمكوّنات الكيميائيّة والتركيب الكيميائيّ، ويمثل DNA في الخلايا – الحقيقيّة النواة والبدائيّة النواة– مستودعَ الذّخيرة الوراثيّة.
2. يرتبط الدنا DNA بالبروتينات الأساسيّة في الخليّة، وهي بروتينات هستونيّة في الخلايا الحقيقيّة النواة وغير هستونيّة في الخلايا البدائيّة النواة.
3. تجري المعلومات الوراثيّة عادة من الدنا خلال RNA إلى البروتين، ويؤثّر ترتيب الحموض الأمينيّة البروتينيّة في ترتيب النكليوتيد المورثيّ في الدنا DNA.
4. تتطلّب عمليّة تضاعف الدنا DNA المعقّدة أنواعاً من البروتينات وعدداً من الخطوات المصمّمة للعمل بسرعة، حيث تقلّل الأخطاء وتصحّح تلك التي تظهر عند نسخ ترتيب الدنا DNA.
5. تنسخ إنزيمات RNA بوليميراز الترتيب المناسب على اتّجاه طبعه أو قالب شريط الدنا لإنتاج نسخة مكمّلة من رنا المورّثة، وتتباين عملية النسخ في عدد من المسارات في حقيقيّات النواة، مع أنّ الآليّة الأساسيّة لفعل إنزيمات RNA بوليميراز متشابهة في الأساس.
6. يتحوّل ترتيب النكليوتيدات في الرنا الرسول إلى ترتيب الحموض الأمينيّة (في عمليّة الترجمة) في عديد الببتيد خلال فاعليّة الأجسام الريبيّة والرنا الناقل، وإنزيمات أمينوأسيل –رنا الناقل سينتِتاز Aminoacyl-tRNA synthetase، وطاقة ATP و GTP، وعوامل بروتينيّة متنوّعة، وقد صُمّمت هذه العمليّة المعقّدة، كما في عمليّة تضاعف الدنا DNA، لتقليل الأخطاء.

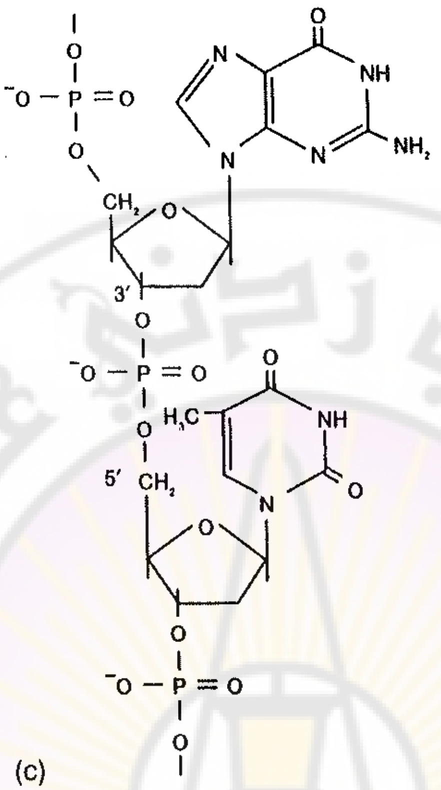
بنية الحمض النوويّ Nucleic Acid Structure

تُكوّن النكليوتيدات نوعين من الحموض النوويّة (الشكل 4- 33: a)، يحتوي الدنا 2`- نكليوزيد منقوص الأكسجين للأدنين والغوانين والسيتوزين والتيمين (الشكل 4- 33: b)، ويتكوّن الرنا من ريبونكليوزيدات الأدنين والغوانين والسيتوزين واليوراسيل (عوضاً عن التيمين)، وفي كلاهما ترتبط النكليوزيدات بزمر الفسفات لتكوين سلاسل طويلة من عديدات النكليوتيد (الشكل 4- 33: c)، وتكمن الاختلافات في بنية سلاسل السكّريّات والأسس البريميدينيّة، إذ يتضمّن الدنا سكّر الريبوز منقوص الأكسجين والتيمين، في حين يتضمّن الرنا سكّر الريبوز واليوراسيل.



الشكل 4-33

مكوّنات الحموض النوويّة: a. مخطط العلاقة بين مكوّنات الحموض النوويّة المختلفة، b. أمثلة على النكليوزيدات، يُشار إلى ذرّات الكربون في سكّريّات النكليوزيد بالأرقام.

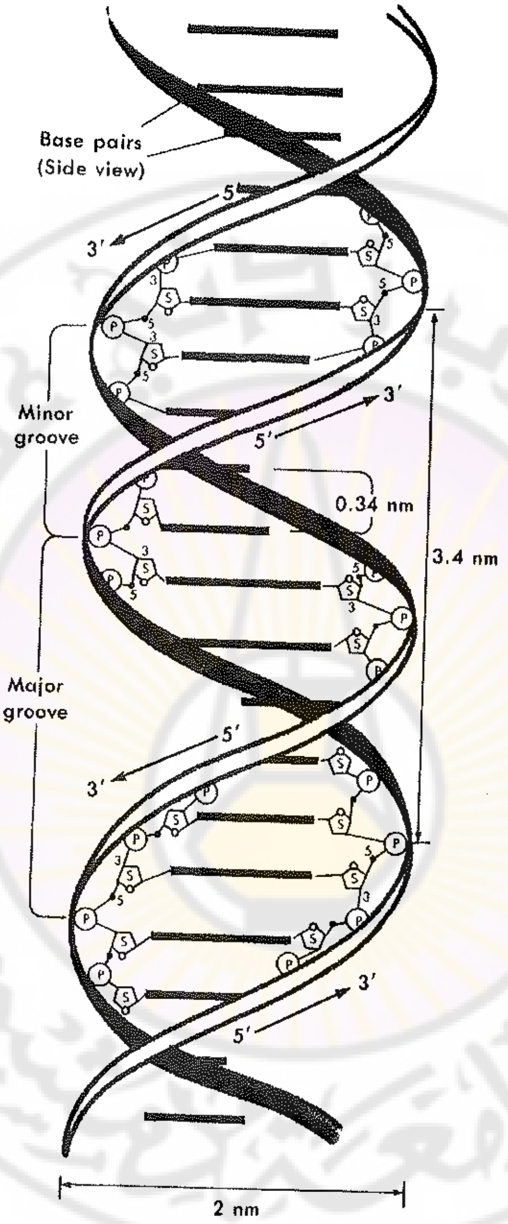


الشكل 4-33

مكوّنات الحموض النوويّة: c. جزء من سلسلة عديد النكليوتيد وتتضمّن جزيئتين من النكليوزيدات، دي أوكسي غوانوزين وتيميدين، وترتبط برابط فسفو ثنائيّة الإستر بين ذرّات الكربون 3 ` و 5 ` سكّريّات دي أوكسي ريبوز المتاخمة.

بنية الدنا DNA Structure

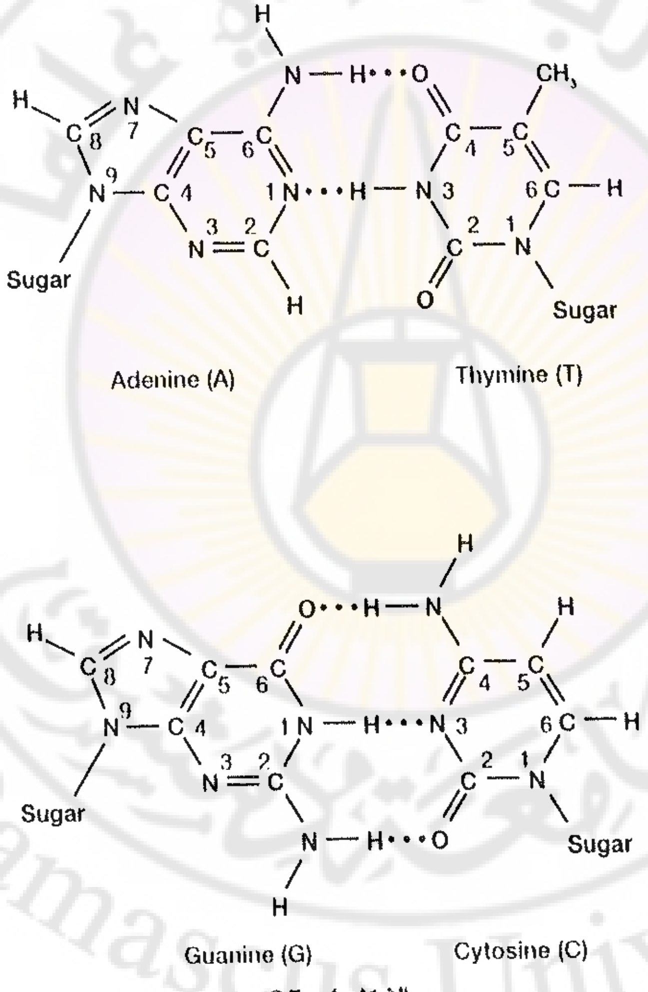
الحموض النوويّة الريبيّة منقوصة الأكسجين دنا DNA هي جزيئات كبيرة جدّاً وتتكوّن عادة من سلسلتين من عديدات النكليوتيد تلتفّ معاً لتكوين لولب مزدوج بقطر 0.2 نانومتراً (الشكل 4-34)، وتحتوي كلّ سلسلة نكليوزيدات منقوصة الأكسجين البيورين والبريميدين مرتبطة بجسور فسفوريّة ثنائيّة الإستر (الشكل 4- 33: c)، وترتبط جزيئتان من الريبوز منقوص الأكسجين بجزيئة حمض الفسفوريك المؤستر إلى 3`-هدروكسيل لسكر واحد و 5`- هدروكسيل لسكّر آخر.



الشكل 4-34

The Structure of the DNA Double Helix بنية لولب دنا المزدوج

وترتبط أسس البيورين والبريميدين بجزيئة `1- كربون لسكّريّات الريبوز منقوص الأكسجين، وتمتدّ باتجاه وسط الأسطوانة المتكوّنة بوساطة السلسلتين، وتلتصقان بالجهة العليا لكل منهما في المركز، شفع أساسيّ واحد كلّ 0.34 نانومتراً، ويزدوج الأدنين (A) مع التيمين (T) بوساطة اثنتين من الروابط الهدروجينيّة، في حين يزدوج الغوانين (G) مع السيتوزين (C) بوساطة ثلاث روابط هدروجينيّة (الشكل 4-35).



الشكل 4-35

أساس دنا تكاملي للازدواج، لاحظ الروابط الهدروجينيّة (...).

ويعني هذا الازدواج بين الأدنين – التيمين AT والغوانين – سيتوزين GC أنّ الشريطين في اللولب المزدوج للدنا متكاملان، إذ تتطابق الأسس في الشريط الأوّل مع تلك الموجودة في الشريط الآخر، وفق القاعدة المذكورة أعلاه، ولمّا كان ترتيب الأسس في السلاسل يمثّل المعلومات الوراثيّة فإنّ جهوداً كبيرة خُصّصت لبيان ترتيب أسس الدنا والرنا في عدد كبير من الأحياء الدقيقة.

مقارنة ترتيب الحموض النوويّة في تصنيف الأحياء الدقيقة

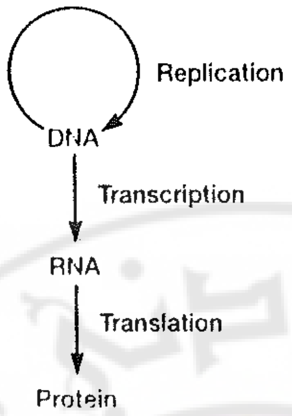
ينتظم الشريطان اللولبيّان معاً بسبب التكامل في ازدواج الأسس، غير أنّ الشريطين لا يواجه أحدهما الآخر مباشرة في الأسطوانة اللولبيّة، ولذلك فإنّه عند التفاف كلا الشريطين على بعضهما، يتشكّل أخدود أساسيّ عريض وآخر ثانويّ ضيّق بالهيكل الخلفيّ، ويستدير كل شفع من الأسس 36° حول الأسطوانة بالنسبة للشفع المتاخم، ولذلك توجد عشرة أشفاع لكلّ لفّة (استدارة) في اللّولب، ولكلّ استدارة طول عموديّ قدره 3.4 نانومتراً.

بنية الرنا RNA

يتكوّن الرنا RNA عادة من شريط مفرد أكثر منه مزدوج كما في غالبيّة الدنا DNA، إلى جانب اختلافه الكيميائيّ عن الدنا، بالتفاف شريط الرنا على ذاته لتكوين بنية شبيهة بدبّوس الشعر مع ازدواج تكامليّ للأسس وتنظيم لولبيّ، وله في الخلايا ثلاثة أنماط: رنا رسول ورنا ريبوزومي ورنا ناقل، وهي متباينة في الوظيفة والبنية وموقع التركيب في حقيقيّات النواة.

تضاعف الدنا DNA Replication

يتميّز الدنا بعلاقة وثيقة مع الرنا والبروتينات (الشكل 4-36)، ويُنسخ الدنا بدقّة عند تركيبه أو تضاعفه، فيبدأ بتركيب نسخة رنا من ترتيب الدنا لتكوين المورّثة، وهذه عمليّة نسخ Transcription حيث تُنسخ أسس الدنا في ترتيب أسس الرنا، ويحمل الرنا الرّسول mRNA معلومات من الدنا ويوجّه تركيب البروتين حيث تُترجم المعلومات الوراثيّة (ترتيب نكليوتيد رنا الرسول) وتتحكّم بتركيب البروتين، إذ إنّ ترتيب نكليوتيد رنا الرّسول هو نسخة مكمّلة لمورّثات الدنا DNA Genome.



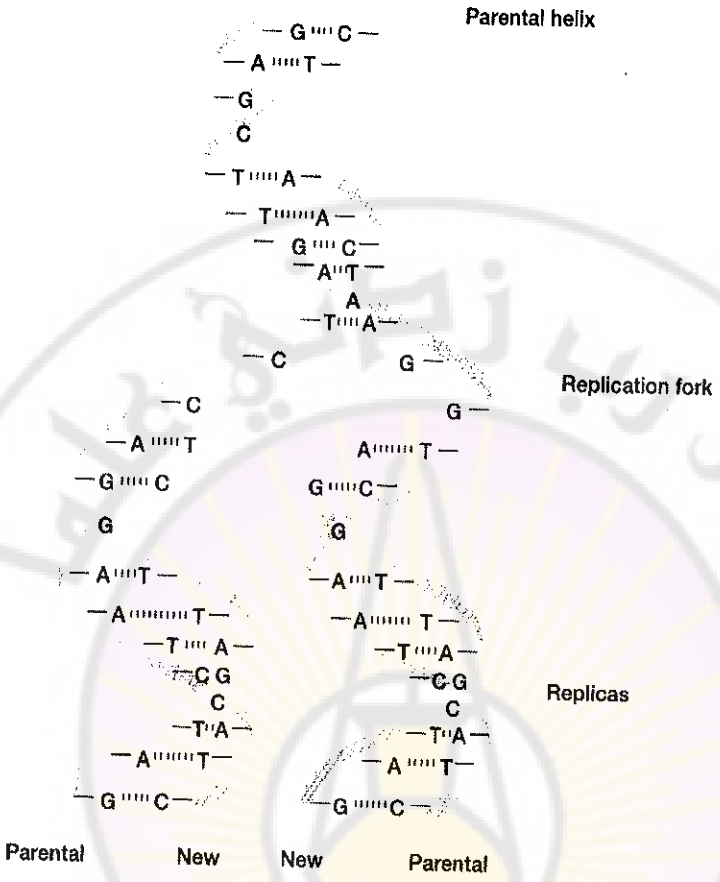
الشكل 4-36

العلاقات بين الدنا والرنا والبروتينات

Relationships between DNA, RNA, and Protein

نموذج تركيب الدنا Pattern of DNA Synthesis

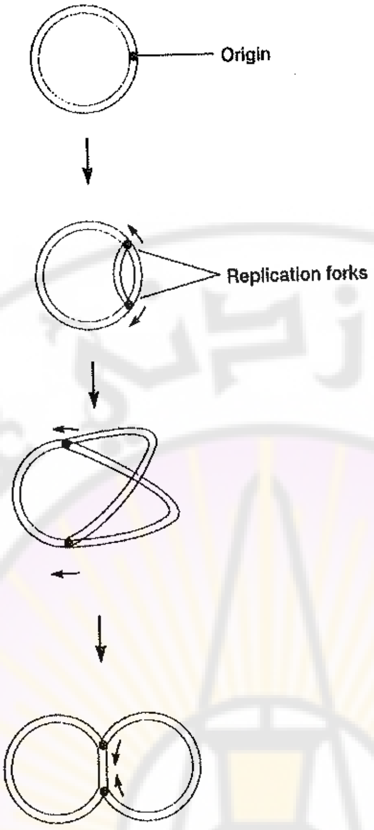
ينفصل شريطا اللولب المزدوج (الشكل 4-37) وعندئذ تصطف النكليوتيدات الحرّة على طول الشريطين المتوازيين خلال ازدواج الأساس المكمّل: الأدنين مع التيمين والغوانين مع السيتوزين (الشكل 4-35)، وعند ارتباط هذه النكليوتيدات معاً بتأثير واحدة أو أكثر من الإنزيمات تنتج نسختان, يحتوي كلّ منها شريط الدنا الموازي والشريط الجديد، وترسم عمليّة تضاعف جزيئة الدنا شكل الحرف Y كما يوضّحه الشكل 4-37، وتختلف نماذج التضاعف قليلاً في بدائيّات النواة وحقيقيّات النواة، فمثلاً: عند نسخ صبغيّ الدنا الحلقيّ في الإشريكيا المعويّة *E. coli* يبدأ التضاعف في نقطة مفردة هي نقطة النشوء، وتتحرّك شعبتا التضاعف ابتداءً من النشوء حتى تحصل عمليّة النسخ، فجزء الجينوم يتضمّن النشوء ويتضاعف وحدة واحدة، وعندما تتحرّك شعبتا التضاعف حول الحلقة ترسمان بنية شبيهة بالحرف الإغريقيّ ø (theta) (الشكل 4-38)، ولمّا كان الصبغي الجرثوميّ مفرداً فإنّ الشُعَب يقابل أحدها الآخر ويتحرّر شفع الصبغيّات المنفصلة، وترتبط هذه العمليّة والإنزيمات الفاعلة فيها بالغشاء السيتوبلاسميّ الجرثوميّ، إذ يتحرّك الدنا خلال جهاز التضاعف (المثبّت بالغشاء) أكثر من شعبة التضاعف المتحرّكة حول الدنا.



الشكل 4-37

تضاعف الدنا مع الاحتفاظ بنصفه (أحد الشريطين)

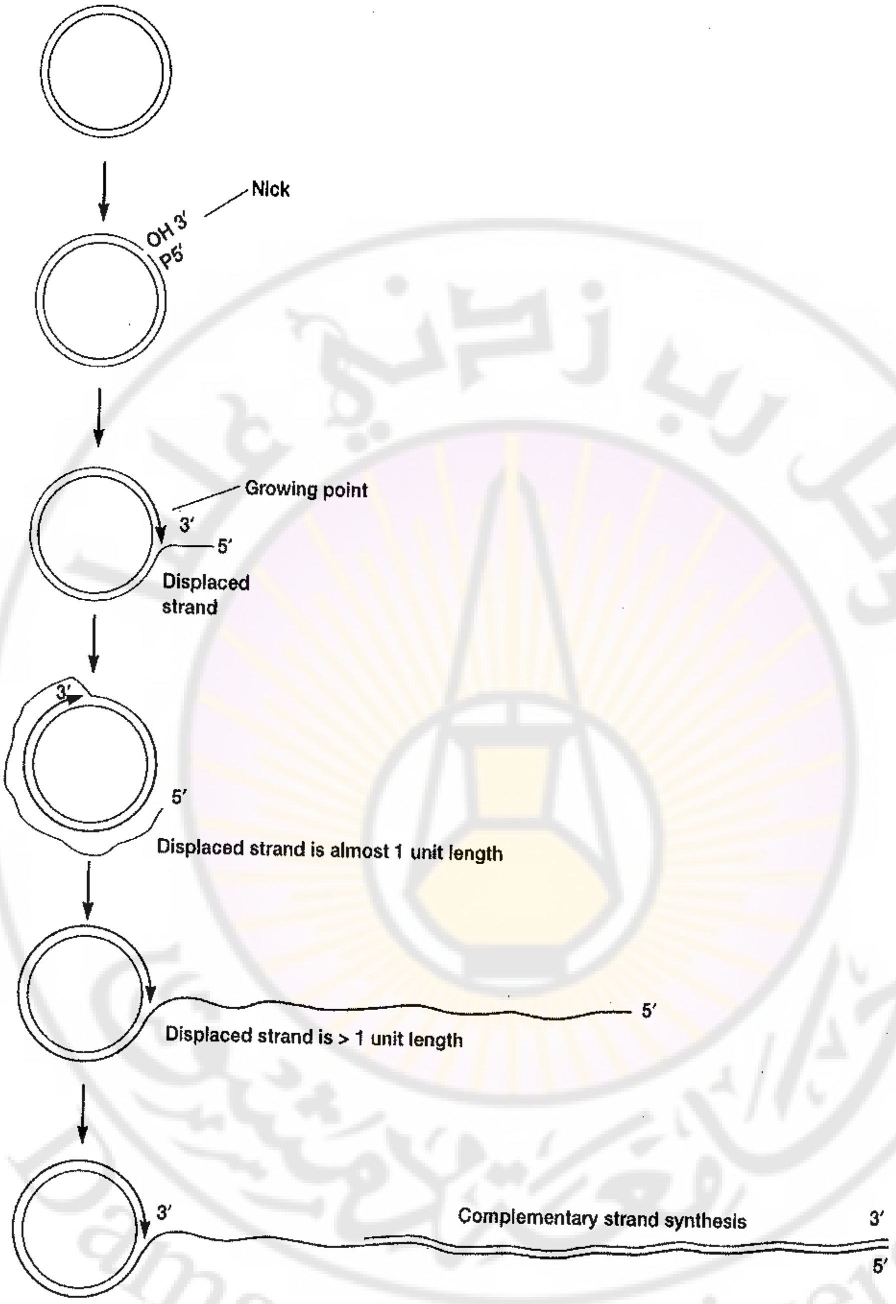
ويبدو نموذج مختلف لتضاعف الدنا عند اقتران *E. coli* وتكاثر عاثيات الجراثيم Bacteriophages، مثل العاثيات Lambda، ففي آليّة الدائرة المتدحرجة (الشكل 4-39) ينفكّ أحد الشريطين ويحرّر النهاية `3- هدروكسيل التي تمتدّ بتأثير إنزيمات التضاعف، وعند استطالة النهاية `3 تنمو نقطة التدحرج نحو القالب الدائريّ، ويتغيّر مكان النهاية `5 من الشريط لتشكيل ذيل مستمرّ الاستطالة، وقد يركّب ذيل الشريط المفرد شريطاً مكمّلاً، وهذه الآليّة مفيدة جدّاً للفيروسات مثل øX174، إذ تسمح بالإنتاج السريع المستمرّ لعدّة نسخ من الجينوم من حادثة بدء مفردة.



الشكل 4-38

التضاعف ثنائيّ الاتّجاه Bidirectional Replication

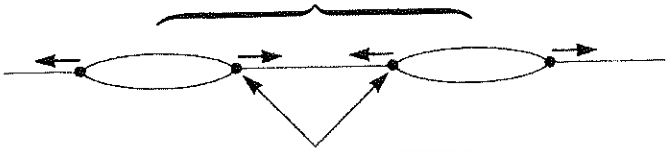
يكون دنا حقيقيّات النواة مستقيماً وأطول ممّا هو عليه في دنا بدائيّات النواة فطوله في *E. coli* نحو 1400 µm في حين يكون في نوى الصبغيّات 46 في الإنسان نحو 1.8 m (أي أطول بنحو 1400 مرّة)، وينسخ العديد من الشُعب الدنا في حقيقيّات النواة على نحو متواقت، ولذلك تتضاعف الجزيئة في وقت قصير جزئيّاً، ويوجد العديد من التضاعفات حيث تكون منشأ لكلّ 10 – 100 µm على طول الدنا، وتتحرّك شُعَب التضاعف إلى خارج تلك الأماكن وبالضرورة تقابل الشُعب التي تنسخ خيط الدنا المتاخم أو القريب (الشكل 4-40)، وفي هذا النموذج تنسخ الجزيئات الكبيرة على نحو سريع.



الشكل 4-39

نموذج تضاعف الحلقة المتدحرجة

Damascus University

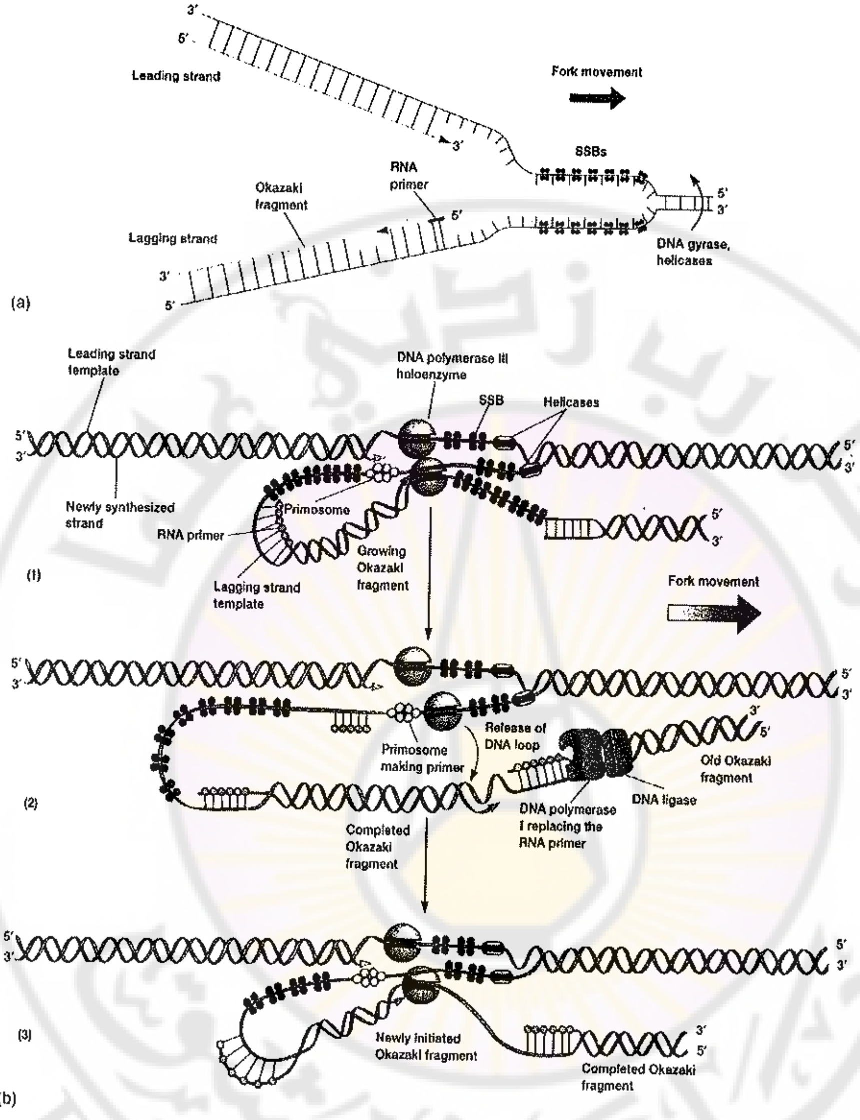


الشكل 4-40 تضاعف دنا حقيقيّات النواة

وتحدث عمليّة تضاعف الدنا بأربع خطوات هي:

1. ينفكّ اللّولب بتأثير إنزيمات توبوإيزوميراز Topoisomerases مثل إنزيمات دنا جيراز DNA Gyrase المفكّكة للدنا، ويبدو أنّ DnaB protein هو الأكثر فاعليّة في التضاعف، ولكنّ ń protein يشارك أيضاً في فكّ اللّولب، وتحافظ الأشرطة المفردة على التفكيك بوساطة بروتينات روابط دنا SSBs.

2. من المحتمل أن يتضاعف دنا باستمرار بتأثير DNA polymerase III عندما ينسخ الشريط المتحكّم، أمّا شريط التضاعف المقيّد فيكون غير مستمرّ، وتركّب الأجزاء في اتّجاهات 5` إلى 3` تماماً كما في تركيب الشريط المتحكّم: أولاً تركّب إنزيمات بوليميراز رنا نوعيّة تدعى Primase بادئاً قصيراً للرنا RNA Primer، بطول نحو 10 نكليوتيدات عادة، مكمّلاً للدنا، وهذا ضروريّ جدّاً لأنّ إنزيمات DNA polymerases I, III لا يمكنها أن تركّب الدنا من دون بادئ، ويبدو أنّ Primase يتطلّب مساعدة عدد آخر من البروتينات، ومعقّد Primase مع البروتينات الملحق يدعى Primosome و DNA polymerases III هو الإنزيمة التامّة Holoenzyme، وعندئذ يركّب بداية دنا المكمّلة في نهايات 3` من بادئ رنا، ويحدث تركيب كلا الشريطين المتحكّم والمقيّد على معقّد عديد البروتين مفرد، وإذا كانت هذه الحال فإنّ طبعة الشريط المقيّد يجب أن تتوضّع حول المعقّد (الشكل 4-41)، وتكون الأجزاء النهائيّة في الطول بحدود 1000 – 2000 نكليوتيد في الجراثيم ونحو 100 نكليوتيد في الطول في الخلايا الحقيقيّة النواة وتدعى أجزاء أوكازاكي Okazaki Fragments نسبة إلى مكتشفها ريجي أوكازاكي.



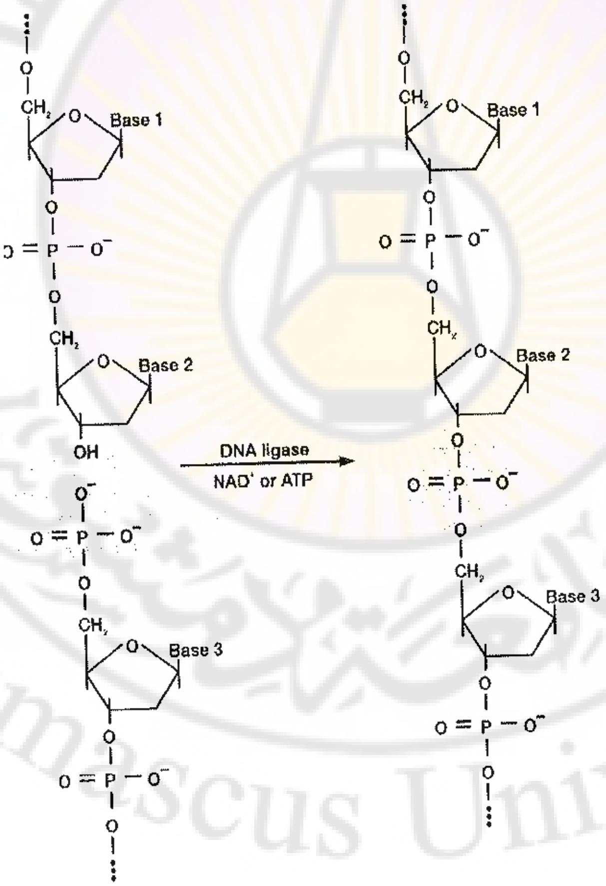
الشكل 4-41

تضاعف الدنا الجرثوميّ Bacterial DNA Replication

تركيب الدنا في جراثيم العصيّة المعويّة، a. مخطط إجمالي للعمليّة، b. نموذج افتراضيّ للفاعليّة في شعبة التضاعف، (1) تمتلك Replisome معقّدين من إنزيمات دنا بوليميراز الثالثة التامّة تنسخ إحداها باستمرار الشريط المتحكّم والمقيّد حوله، (2) تحرير الشريط المقيّد، (3) الإنزيمات التامّة تربط الشريط المقيّد ببادئ جديد وتبدأ بتركيب جزء أوكازاكي آخر.

3. بعد أن يتضاعف معظم الشريط المقيّد بتكوين أجزاء أوكازاكي تحرّك إنزيمة Polymerase أو RNase بادئ رنا، ويركّب DNA polymerases I الدنا المكمّل ليملأ الفراغ الناتج عن إلغاء رنا، ويبدو أنّ Polymerase يحرّر بادئ نكليوتيد واحد في وقت ويستبدلها بريبونكليوتيد منقوص الأكسجين مكمّل، ويمكن تملأ إنزيمات Polymerase III التامّة الفراغ أيضاً.

4. أخيراً، ترتبط الأجزاء بإنزيمة DNA ligase حيث تشكّل رابطة فسفوريّة ثنائيّة الإستر بين 3`- هدروكسيل في الشريط النامي و 5`- فسفات في إحدى أجزاء أوكازاكي (الشكل 4-42)، وتستعمل إنزيمات الليغاز الجرثوميّة رابطة البيروفسفات من NAD^+ مصدراً للطاقة، ويستعمل عدد آخر منها ATP بديلاً لمصدر الطاقة.

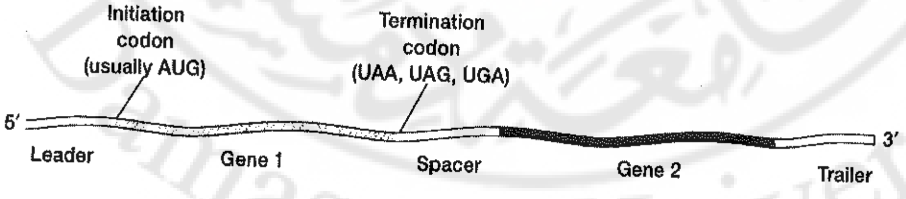


الشكل 4-42 تفاعل بوليميراز دنا وآليّته

نسخ الدنا أو بناء الرنا DNA Transcription (RNA Synthesis)

يدعى تركيب الرنا بتوجيه الدنا النسخ، ويتّصف الرنا الناتج بترتيب مكمّل لطبعة دنا الموجّهة لتركيبها (A-U، G-C، C-G، T-A)، ولا يوجد التيمين عادة في الرنا الرسول والرنا الريبيّ، ويوجّه الأدنين استعمال التيمين عند تضاعف الدنا غير أنّه يرمّز لليوراسيل عادة عند تركيب الرنا الذي يُنتج النسخ منه ثلاثة أنواع: هي الرنا الرسول Messenger RNA الذي يحمل الرسائل لتركيب البروتين، والرنا الناقل Transfer RNA الذي يحمل الحموض الأمينيّة عند تركيب البروتين، والرنا الريبيّ Ribosomal RNA الذي تكون جزيئاته مكوّنات من الريبوزومات.

النسخ في بدائيّات النواة: يكون شريط الرنا الرسول مفرداً بأطوال متباينة ويحتوي توجيهات لتركيب واحد إلى بضعة من عديدات الببتيد، وتمتلك جزيئات الرنا الرسول أيضاً ترتيباً لا يرمّز لعديدات الببتيد (الشكل 4-43)، ويوجد ترتيب متحكّم غير مترجم لعدد من الأسس 25 – 150 في النهاية 5`، إضافة إلى أنّ الرنا الرسول عديد المنشأ (الموجّه لتركيب أكثر من عديد ببتيد واحد، يمتلك مناطق فاصلة تفيد في فصل الشُدف المرمّزة (المشفّرة) لعديدات الببتيد التي تعمل عادة سويّة بطريقة ما (كجزء من مسار الاستقلاب ذاته)، وفي النهاية 3` التي تلي آخر نهاية مشفّرة يوجد أثر غير مترجم، ويُركّب الرنا الرسول بتوجيه الدنا بوساطة إنزيمة RNA polymerase، ويمكن أن تتضمّن خلية *E. coli* العديد من جزيئات هذه الإنزيمة مثل 7000 جزيئة غير أنّ 2000 – 5000 جزيئة منها يمكن أن تكون فعّالة في وقت واحد، ويكون التفاعل مشابهاً تماماً للتفاعل الذي تحفّزه دنا بوليميراز.



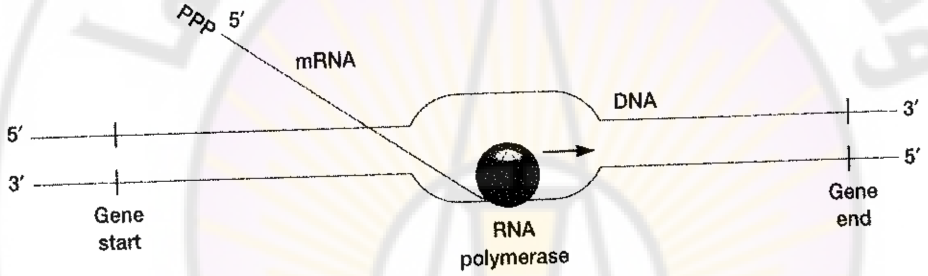
الشكل 4-43 رنا الرسول الجرثوميّ عديد المنشأ

A Polygenic Bacterial Messenger RNA

تستعمل ATP و GTP و CTP و UTP لإنتاج نسخة الرنا بترتيب الدنا، وكما ذكرنا سابقاً، تحتوي هذه النكليوتيدات الريبوز عوضاً عن الريبوز منقوص الأكسجين

$$n[ATP, GTP, CTP, UTP] \xrightarrow[\text{DNA template}]{\text{RNA polymerase}} RNA + nPP_i$$

ويحدث تركيب الرنا، مثل تركيب الدنا، في اتّجاه 5` إلى 3` مع نكليوتيدات جديدة تضاف إلى النهاية 3` في السلسلة النامية بسرعة 40 نكليوتيد في الثانية في درجة حرارة 37ْ م (الشكل 4-44).



الشكل 4-44

نسخ الرنا الرسول من الدنا

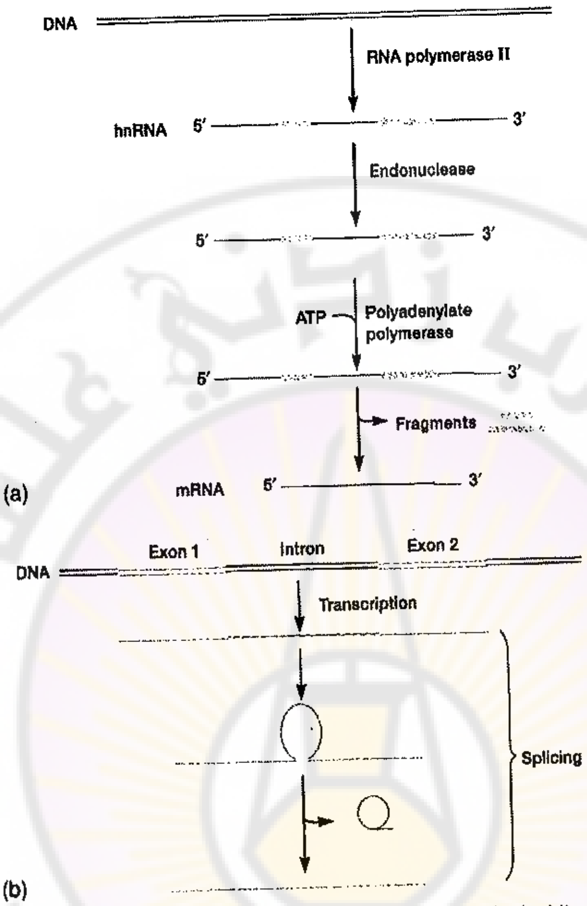
mRNA Transcription from DNA

ويجب ملاحظة أنّ البيروفسفات تنتج عن تفاعلات دنا ورنا بوليميراز كلاهما، حيث تُزاح البيروفسفات عندئذ بالحلمهة إلى أورثوفسفات Orthophosphate في تفاعل تحفّزه إنزيمة البيروفسفاتاز، وتجعل إزاحة ناتج البيروفسفات تركيب الدنا والرنا غير عكوسيّ، إذا كان مستوى البيروفسفات عالياً جدّاً فإنّ الدنا والرنا تتفكّك في تفعالات عكوسة للبوليميراز.

النسخ في حقيقيّات النواة: تختلف عمليّات النسخ في الأحياء الدقيقة الحقيقيّة النواة (والخلايا الحقيقيّة النواة الأخرى) بطرائق عديدة عن النسخ في بدائيّات النواة، فهناك ثلاث إنزيمات رئيســة من رنا بوليميراز وليس واحداً كما في بدائيّات النواة،

وتكون الرنا بوليميراز II المرتبطة بالكروماتين في المادّة النوويّة مسؤولةً عن تركيب الرنا الرسول وتركّب البوليميراز I و III الرنا الريبيّ والرنا الناقل على التوالي، ويمثّل البوليميراز II في حقيقيّات النواة تجمّعاً كبيراً بحدود 500 ألف دالتون في الحجم، بنحو 10 تحت وحدات أو أكثر، ويُثبّطه Octapeptide α-amanitin، وعلى عكس البوليميراز الجرثوميّ فهو يتطلّب عوامل نسخ إضافيّة لتمييز بادئاته، ويرتبط البوليميراز قرب نقطة البدء، وترتبط عوامل النسخ بباقي البادئات، وتختلف بادئات حقيقيّات النواة أيضاً عن تلك الموجودة في بدائيّات النواة بامتلاكها مكوّنات من عناصر عديدة، وتكون الثلاثة الأكثر شيوعاً منها علبة TATA، يتوضّع نحو 30 شفعاً من الأسس قبل نقطة البدء أو أعلى المجرى)، وعلبة CAAT (نحو 75 شفعاً من الأسس بأعلى المجرى) وعلبة GC (نحو 90 شفعاً من الأسس بأعلى المجرى).

وتبيّن أنّ البروتين الرابط TATA-binding protein يحني الدنا على نحو حادّ عند الالتصاق فيجعل الدنا أكثر تقبّلاً لعوامل البدء الأخرى، واكتُشف عدد من العوامل العامّة للنسخ وعوامل بادئات نوعيّة وعناصر البادئات في خلايا مختلفة من حقيقيّات النواة التي تبدو كلّ مورّثة فيها منظّمةً على نحو مختلف وتتطلّب أبحاثاً أكثر لفهم تعليمات النسخ المورّثي في حقيقيّات النواة. وينشأ الرنا الرسول في حقيقيّات النواة من التحوير التالي للنّسخ لعدد كبير من أسلاف الرنا بطول 5000 – 50000 نكليوتيد وتدعى جزيئات الرنا النوويّ المتباين المورّثي Heterogeneous nuclear RNA (hnRNA)، وهذه هي نواتج فعاليّة إنزيمات الرنا بوليميراز II (الشكل 4-45)، وبعد تركيب hnRNA تخترق إنزيمة Endonuclease رنا السلف لإنتاج زمرة 3`-OH مناسبة، وعندئذ تحفّز إنزيمة Polyadenylate polymerase إضافة حمض الأدنيل إلى النهاية 3` إلى hnRNA لإنتاج ترتيب Poly-A بطول يقارب 200 نكليوتيد، وأخيراً، يُخترق hnRNA لتوليد رنا الرسول الوظيفيّ المميّز في حقيقيّات النواة بوجود القمّة 5` المكوّنة من 7-methylguanosine مرتبطة بالزمرة 5`-hydroxyl برابطة ثلاثيّ الفسفات (الشكل 4-46)، وقد تحدث عمليّة إضافة الميتيل إلى النكليوتيد القريب.



الشكل 4-45 تركيب رنا الرسول في حقيقيّات النواة

تتميّز 3` وعديد القمّة 5` في الرنا الرسول في حقيقيّات النواة عن الرنا الرسول في بدائيّات النواة، إذ يكون الرنا الرسول في حقيقيّات النواة وحيد المورّثة عادة بعكس ما هو عليه في بدائيّات النواة الذي غالباً ما يكون عديد المورّثات، ووظائفها غير واضحة تماماً، ويحمي عديد الرنا الرسول من التفكيك الإنزيميّ السريع ويجب تقصير ذيل العديد إلى نحو 10 نكليوتيدات قبل أن يتمكّن الرنا الرسول من التفكّك، ويبدو العديد أيضاً مساعداً في ترجمة الرنا الرسول القمّة 5` على رُسل لحقيقيّات النواة ربّما تحفّز الربط الأوليّ للريبوزومات إلى الرسول، وربّما تحمي القمّة الرسول من المهاجمة أيضاً.

الفصـل الخامس

الفيزيولوجيا البيئيّة

Physiological Ecology

Damascus University

مقدمة

اعتمد التطوّر المبكّر للبيولوجيا الجزيئيّة Molecular Biology، في الأربعينات وحتّى السبعينات من القرن العشرين، على الدّراسات الجرثوميّة التي أُجريت في شروط المختبرات، وحاليّاً أصبح واضحاً على نحو كبير أنّه يمكن دراسة الأحياء الدقيقة في بيئاتها الطبيعيّة، وعلى الرغم من أنّ الأسئلة المطروحة قديمة فإنّ الإجابة عنها كانت باستعمال التقنيّات الجزيئيّة الحديثة، وليس من الممكن حاليّاً إعطاء إجابات محدّدة عن هذه المشكلات الرئيسة في الفيزيولوجيا البيئيّة للأحياء الدقيقة، وقد استحوذ هذا المجال على اهتمام كثير من الباحثين، ويستأثر بأهميّة في الوقت الحاضر ويفتح مجالات للتطوير والتقدّم، وفي هذا الفصل يقتصر الحديث عن "الحياة الاجتماعية للجراثيم Social Life of Bacteria".

لا تعيش الجراثيم، في معظم البيئات الطبيعيّة، على نحو منعزل بل تساكن مجموعات أخرى من الأحياء الدقيقة في موقعها، مثل: الفطريّات والأوالي الحيوانيّة وجراثيم أخرى، إضافة إلى أنّ الجراثيم تتآثر Interact مع الحيوانات والنباتات في حالتها السليمة والمرضيّة، ويكون التعقيد في التآثرات ضروريّاً جدّاً ولا يؤدي بذاته إلى التحليل البسيط، إذ إنّ الجراثيم تواجه عمليّاً في بيئاتها الطبيعيّة ثلاثة أنماط رئيسة من المشكلات المرتبطة بفيزيولوجيّتها وتطوّرها:

(1) الجوع Starvation أو على الأقلّ الاستنزاف التدريجيّ Gradual Depletion لبعض المغذّيات الأساسيّة Essential Nutrients، وهذا الاستنزاف يمكن أن ينتج عن الفاعليّات الاستقلابيّة Metabolic Activities للأحياء الدقيقة ذاتها أو لتلك الأنواع الأخرى الموجودة في الوسط ذاته.

(2) المنافسة على المواقع السطحيّة Competition for Surface Sites، إذ تلتصق غالبيّة الجراثيم على السطوح الطبيعيّة، مثل: المسالك الهضميّة، وأوراق النباتات والجسيمات الدقيقة للتربة، وغالباً ما تكون عدّة أنواع قادرة على الالتصاق على السطح ذاته، ولذلك فهي تتنافس على احتلال الموطئ Niche ذاته.

(3) التعرّض للمركّبات الكيميائية الضارّة Exposure to noxious Chemicals التي تنتجها الأحياء الدقيقة ذاتها، إذ إنّ هذه المركّبات يمكن أن تنتجها الأحياء ذاتها، مثل: الحمض الناتج عن عمليّة التخمّر Fermentation، أو بوساطة بعض أنواع الأحياء الدقيقة الأخرى، وكذلك تطرح الجراثيم ذيفانات نوعيّة Specific Toxins تدعى الموادّ المبيدة للجراثيم Bacteriocins، والموادّ المبيدة للأنواع الدقيقة الأخرى Microcins.

ومن الممكن أن يرتبط الجزء الأكبر من جينوم Genome الجراثيم بحياتها الاجتماعيّة Social Life – مرمّزاً للبروتينات، وليس بالنموّ فقط، بل بتغلُّبها على الظروف البيئيّة، وما يؤكّد ذلك أنّه لا توجد مناطق كثيفة من صبغيّ الإشريكيا المعويّة *Escherichia coli* غير قادرة على ترميز البروتين أو منتجات الرنا RNA، وفي شروط المختبر على أيّ حال أكثر من نصف المورّثات لهذه الأحياء تبدو غير أساسيّة، ونتيجة الاعتماد على قدرة المُطْفرات للنموّ وعلى الأجزاء الحقيقيّة من الصبغيّ التي تكون فاعلة في شروط النموّ المعطاة، ويمكن تفسير دراسة كيفيّة تغلُّب الجراثيم على هذه التحدّيات بأنّ كثيراً من النشاطات الاستقلابيّة للجراثيم تبدو مصمّمة لمساعدة الأحياء على الازدهار عند تغيير بيئتها.

1. الإفراط بالمغذّيات

Increasing the Availability of Nutrients

يمكن لأيّ عدد من المغذّيات الأساسيّة أن يصبح على الأغلب عاملاً محدداً في حياة الخليّة الجرثوميّة، وكثير من أنواع الجراثيم لا ينتظر وصول المغذّيات لتصبح متوافرة، بل تسعى الجراثيم بنشاط لطلب تلك المغذّيات، ويكون المحلول العام من أجل تنمية قدرة الجراثيم على تركيز المغذّيات عندما توجد بتراكيز منخفضة، ويساعد هذا الأسلوب بصورة جيّدة في البيئات حيث تكون المغذّيات منخفضة التركيز وغالباً دون تغيّرات مفاجئة، فمثلاً: تمتلك الجراثيم خططاً (استراتيجيّات) أخرى لزيادة وفرة المغذّيات في البحيرات والأجسام المائيّة الأخرى.

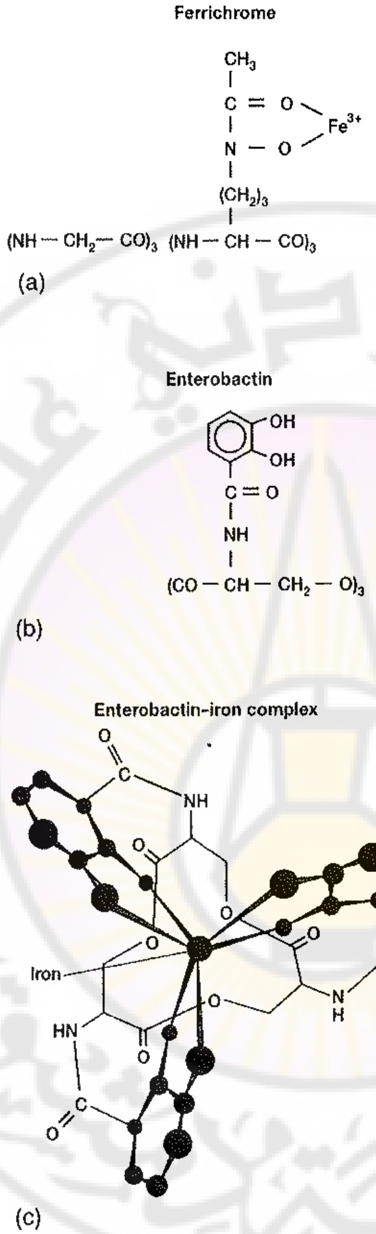
ويمكن ذكر إحدى هذه الاستراتيجيّات التي تعتمد على عمليّة إنتاج إنزيمات الهيدرولاز خارج الخلويّة Extracellular Hydrolases، إذ تتمكّن هذه الإنزيمات من تحطيم جزيئات معقّدة إلى جزيئات أخرى أكثر بساطة يمكن فعلاً استعمالها غذاءً في البيئة، ويسمح عمل هذه الإنزيمات بالنموّ في البيئات التي تتّصف من جهة أخرى بافتقار غذائيّ ، فمن الممكن أن تبدو مستنزفة الغذاء في الواقع.

الحديد Iron

تستعمل الجراثيم لامتصاص الحديد خطّة تغذية مميّزة تستحقّ اهتماماً خاصّاً، إذ إنّ الحديد أساسيّ من أجل إنتاج الإنزيمات، مثل: البيروكسيداز Peroxidase والسيتوكرومات Cytochromes، وعلى الرغم من توافر الحديد فإنّه ليس متوافراً على نحو جيّد، كما يُعتقد، ويتّصف هدروكسيد الحديد Ferric Hydroxide بثابت ذوبان يساوي أقل من 10^{-38}.

ومن الجدير ذكره أنّ الحديد يتوافر بكميّة قليلة في أجسام الفقاريات غير أنّه يوجد بكميّات أقلّ في خلايا الأحياء الدقيقة، بشكل أساسيّ، إمّا أن يكون جميع الحديد الموجود في جسم الفقاريات مرتبطاً بالهيموغلوبين والسيتوكرومات أو معقّداً مع البروتينات، مثل: الترانس فيرين Transferrin واللاكتوفيرين Lactoferrin التي تبدو في الغالب غير أليفة جدّاً لهذا المعدن.

وينتج بعض الجراثيم الممرضة الذيفانات، فمثلاً: تنتج جراثيم *β-hemolytic Streptococci* ذيفانات الهيموليسين Hemolycins التي تحلّل خلايا الدم الحمراء حتّى تحصل على الحديد الموجود في الهيموغلوبين، ويحصل العديد من الأنواع الجرثوميّة على الحديد بآليّة دقيقة جدّاً، وتنتج هذه الأحياء وتفرز مُمَخلْبات الحديد المنخفضة الوزن الجزيئيّ، التي تدعى حاملات الحديد Siderophores، مثل: الإنتيروكيلين Enterochelin والهدروكزامات Hydroxamates، وتتميّز هذه المركّبات بأُلفتها الشديدة للحديد (الشكل 5-1) عند فقدان الحديد في عمليّة تنافس ناجحة لبروتين مرتبط بالحديد داخل الثوي Host.



الشكل 5–1 حاملات معقّدات الحديد

a. هدروكزامات Hydroxamate حلقيّة (تكوّنها فطريّات عديدة)، b. تنتج *E. coli* مشتقّ كاتيكولات Catecholate حلقيّة، إنتيروباكتين، c. معقّدات الحديد مع ثلاثة زمر حاملة للحديد مكوّنة معقّداً ثمانيّ الأسطح لستّ – كوأوردينات Coordinate.

كيف تساعد هذه الميزة الجراثيم؟.

يكون الغشاء الخارجيّ للجراثيم السالبة بصبغة غرام في الأساس غير نفوذ لممخلبات الحديد، غير أنّ كثيراً من سلالات الجراثيم السالبة بصبغة غرام طوّرت آليّة امتصاص خاصّة في الغشاء الخارجيّ التي أصبحت مميّزة في ممخلبات الحديد الخاصّة بها، بسبب وجودة أنواع متباينة جدّاً من حاملات الحديد، ولأنّها غالباً ما تكون مميّزة للنوع، ولاسيّما أنّ ممخلبات الحديد لا تُمتصها أنواع مختلفة عادة، وبعد امتصاص الحديد فإنّه يتحرّر ضمن السيتوبلاسما نتيجة تحطّم حاملات الحديد.

وتكون الآليّة النموذجيّة لامتصاص الحديد ضروريّة لإحداث فوعة Virulence الجراثيم الممرضة Pathogenic bacteria، غير أنّ هذه الأحياء تبدو غير قادرة على مضاعفة الفوعة ضمن النسج، إذ إنّ غالبيّة سلالات الإشريكيا المعوية، المسبّبة لالتهاب السحايا Meningitis في الأطفال اليافعين، تحمل بلاسميدات Plasmids، ويجري ترميزها (تشفيرها) من أجل تصنيع ممخلب الحديد الفعّال.

وبصورة عامّة، تُحفّز آليّات امتصاص الحديد في حال غياب المعدن، في حين تتثبّط في حال وجوده، وتبيّن في حالات دراسيّة أنّ عمليّة التثبيط تنشط بالحديد المرتبط، لأنّ هذه الآليّات تتطلّب من أجل تركيبها استهلاك طاقة كبيرة، الأمر الذي يحتّم تركيبها عند الحاجة فقط، وتتطلّب الآليّة البديلة طاقة أقلّ طُوِّرت في المكوّرات المسبّبة لالتهاب السحايا *Meningococci*، وهذه الجراثيم تربط الترانس فيرين Transferrin واللاكتوفيرين Lactoferrin على سطحها، ولذلك تتمكّن المكورات السحائية من العيش في مضيفاتها الحاوية البروتينات المرتبطة بالحديد لتأخذ حاجتها من هذا المعدن.

2. التنافس على الغذاء Competition for Food

الأمعاء The Gut

يعدّ التغلّب على نقصان الحديد مشكلةً وهو أحد المغذّيات، فما المشكلات التي تواجه الجراثيم في الحالات الغذائيّة المعقّدة؟.

تبيّن الأمثلة العديدة أنّه ينبغي أن تنافس الجراثيم كثيراً من الأنواع الأخرى، وهكذا تكون المنافسة على الغذاء والمكان في وجود أنواع كثيرة، ويمكن توضيح هذه المشكلة بمعرفة طريقة العيش في الأمعاء الغليظة للإنسان والفقاريّات الأخرى.

ويبلغ العدد الإجماليّ للأنواع الجرثوميّة نحو 300 نوع على الأقلّ في البراز، ويتباين هذا العدد بين شخص وآخر وحيوان وآخر، وتبدو غالبيّة هذه الجراثيم لاهوائيّة صارمة Strict Anaerobic، وتحتاج إلى تقنيّات خاصّة لعزلها، وتتباين غزارة هذه الجراثيم بين 10^{11} خ/1 غ من البراز – إلى مستوٍ متدنٍ 10^{3} خ/ 1غ منه، مع أنّ جراثيم الإشريكيا المعويّة *Escherichia coli* موجودة في الأمعاء بغزارة أكبر مقارنة بغيرها، وهي ليست النوع الأساسيّ إذ توجد بنحو 10^{6} خ/1 غ من البراز، وعلى أيّة حال تبقى الإشريكيا المعوية النوع اللاهوائيّ المخيّر Facultative Anaerobic الأكثر انتشاراً في البراز.

وتتغذّى هذه الجراثيم المعويّة عند انتقال الأطعمة المهضومة جزئيّاً من الأمعاء الدقيقة ومن الإفرازت الداخليّة والخلايا المنسلخة، وتتكرّر عمليّة نقل الأطعمة هذه نحو 20 مرّة في الإنسان إذ يوجد صمام يعزل جزأين من الأمعاء، ولذلك فهو يسمح لتيّار غنيّ بالمغذّيات أن تنتقل في الأعور والمعي الصاعد.

كيف لمثل هذا العدد الكبير من أنواع الجراثيم أن يوجد معاً في البيئة نفسها يوماً بعد يوم؟.

وهل يقتصر كلّ نوع جرثوميّ على استعمال نوع واحد من المغذّيات؟.

هذا يبدو بشكل غير متماثل للوهلة الأولى، لأنّه عند الفحص في الزجاج In Vitro يمكن أن تستعمل الجراثيم المعويّة النموذجيّة أنواعاً مختلفة من الموادّ، فكيف نوضّح هذه النتيجة؟.

توجد المغذّيات بتراكيز منخفضة على طول معظم الأمعاء الغليظة، وبالتالي قد لا تكون الاستفادة منها بتراكيز مرتفعة (كما استعملت في الفحص ضمن الوسط الصنعيّ) مماثلةً لحالتها الطبيعيّة في الأمعاء، ومن المحتمل أن يكون بعض الأنواع المعويّة قد طُوِّر بحيث يتمكّن من الاســتفادة على نحو فاعل من أحد المغذّيات أو أكثر

بتراكيزها المنخفضة، وقد تجعلها هذه الصفة أكثر تنافسيّة في الأمعاء.

ونحن غير قادرين على تفسير وجود عدد كبير من الأنواع الجرثوميّة المعويّة، في حين أنّ الجواب ربّما أمكن بحثه في أنماط أخرى من التنافس، وينبغي أن يؤخذ في الحسبان كثير من العوامل، مثل: القدرة على مقاومة وجود المثبّطات في محتويات الأمعاء، وفي مقدّمتها كبريت الهدروجين H_2S والحموض الدهنيّة قصيرة السلسلة، ومن الجدير ذكره أنّ قدرة من نوع معيّن من الجراثيم على الالتصاق بالجدار المعويّ تماثلها في الأهمية.

ويبدو من الصعب جدّاً أن نفسّر وجود كثير من الأنواع بأعداد قليلة وثابتة نسبيّاً، وكيف لا توجد هذه الأنواع على نحو هائل بسبب الأنواع الأساسيّة؟. فهل يكون جزء من الجواب في احتلال أنواع مختلفة لموقع معيّن في الجدار المعويّ؟.

3. التنافس على المكان Competition for Surface sites

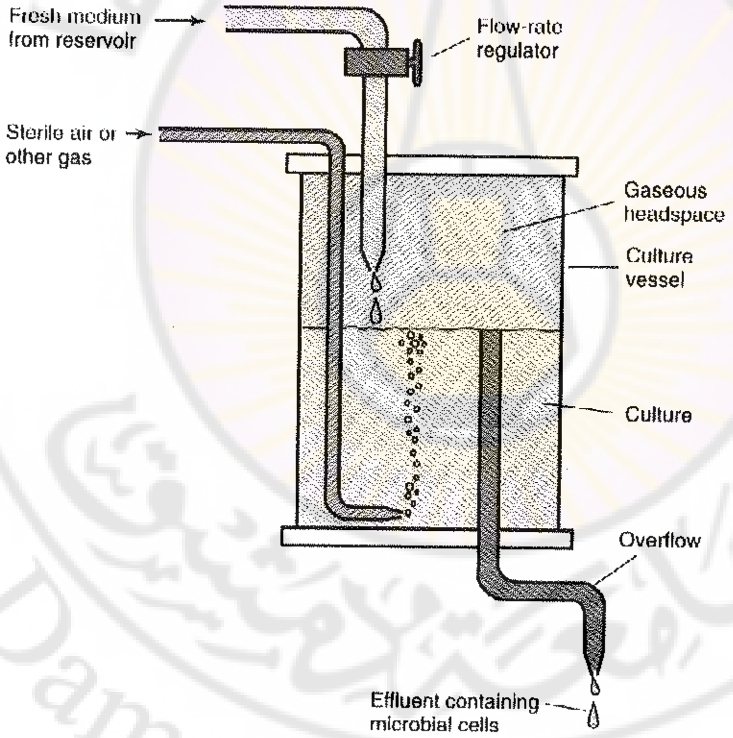
يتّصف بعض أنواع الجراثيم بقدرة كبيرة على الالتصاق بالأسطح مثل دقائق التربة، أو الجدار المعويّ، وتُلاحظ هذه الخاصيّة، إذا كان لأحد الأفراد القدرة على الالتصاق بالأسطح فهو لا يواجه الضغط ذاته لتطوير فاعليّة الاستفادة الغذائيّة، وفي حال التعرّض لمجاعة تبدو المسألة استثنائيّة فجميع الأفراد يموت!. هنا قد يكون إشغال المكان أكثر أهميّة من الألفة للغذاء، ويكون هذا الاستنتاج صحيحاً إذا كان السطح غير متنوّع أو على الأقلّ إذا تغيّرت خواصّه ببطء نسبيّاً.

فمثلاً: في حال الأمعاء تحدث عمليّة توسّف للخلايا الظهاريّة وإنتاجها باستمرار غير أنّ العمليّة تبقى على مدى أيام وتكون بطيئة السرعة نسبيّاً، الأمر الذي يسمح للجراثيم بالبقاء وتكون قادرة على الارتباط ثانية بمواقع محدّدة جديدة.

وتبيّن الدراسة، باستعمال المجهر الإلكترونيّ أو اعتماداً على المقاطع الرقيقة، أنّ بقاء الجراثيم واستمرارها يستدعي تجمّعها في صورة طبقات على الأسطح من دقائق التربة في التيّار أو في الأمعاء الغليظة.

وتبيّن أنّ الجراثيم ترسم لوحة فسيفسائية ثلاثية الأبعاد في الأمعاء، كما توجد مستعمرات صغيرة من الأحياء المختلفة، وكلاهما على طول مستوى السطح وتقاطع الطبقات المتنوّعة، وقد ارتبط بعض الجراثيم مباشرة بالخلايا الظهاريّة، والتصقت جراثيم أخرى مع بعضها على نحو واضح في المواد المخاطيّة.

وتبدو المعلومات قليلة عن الآليّة التفصيليّة لالتصاق الجراثيم بالجدار المعوي وتعدّ البيئة الجرثوميّة في الأمعاء صعبة الدراسة على نحو واضح في الظروف الطبيعيّة، ويمكن تحقيق ذلك بإعادة بناء بعض هذه الظروف على الأقلّ في الأمعاء باستعمال كيموستات الجريان Running Chemostat حيث يُستعمل البراز كلقاح Inoculum (الشكل 5-2).



الشكل 5-2

الكيموستات Chemostat (المزرعة المستمرّة)

ويمكن إعادة تجميع الجراثيم النامية في الكيموستات في الحيوانات عديمة الجراثيم لتشكّل فلورا معويّة وظيفيّة تامّة، ويماثل ذلك ما هو في الأمعاء مع وجود اختلافات واضحة، إذ إنّ السطح المعويّ غير مصنوع من الزجاج ويبدو أنه شبه نفوذ، ويعدّ مصدراً لغذاء الجراثيم التي ترتبط به، وهكذا تفتح هذه التجربة الباب لدراسة تفصيليّة حول خصائص الجراثيم، مع الأخذ في الحسبان خواصها كالالتصاق وقدرتها على الاستقلاب، ويسمح جهاز الكيموستات بإزالة جزء من المزرعة المستمرّة Continuous Culture وإضافة كميّة مماثلة من الوسط الطازج باستمرار اعتماداً على معدّل نموّ الخلايا، وتهويتها جيّداً، من أجل أكسدة المواد السامّة أو الحمضيّة التي من الممكن أن تتكوّن في الوسط، وبذلك تصان المزرعة مدّة طويلة في طور النموّ اللوغاريتمي النشط.

كيف تلتصق الجراثيم على السطح؟

يمتلك العديد من الجراثيم بنيات لاصقة Adhesins، وهي جزيئات كبيرة نوعيّة قادرة على الارتباط بمستقبلات على الأسطح Receptors on Surfaces، ودُرست اللاصقات بصورة جيّدة في العوامل الممرضة للإنسان والحيوان، ويمثّل بعض المعلومات المثاليّة: الأهداب Pili في المكوّرات البنيّة Gonococci وقليل من أهداب الجراثيم الأخرى، فهي تسمح بالتصاق هذه الأحياء على الخلايا الحيوانيّة وفي بعض الحالات بإحداث الأخماج Infection، وتتكون غالبيّة الأهداب في كثير من الأنواع من وحدات بروتينيّة متماثلة على طولها، وبروتينات أخرى غالباً ما تتوضّع في قمّة الخيط حيث تسهم مباشرة في الارتباط على الخلايا الحيوانيّة مع المستقبلات، وعلى نحو غير مماثل يوجد البروتين البنائيّ الرئيس (المركّب الثانويّ) في الأنواع المختلفة من فصيلة الأمعائيّات Enterobacteriaceae، وقد تكون سلالة مفردة من المكوّرات البُنيّة قادرة على إنتاج أنواع متباينة من الأهداب، وفي بعض الحالات لا يكون اختلاف الأهداب في البروتين البنيويّ الرئيس بل في البروتين الطرفيّ الثانويّ، وهذه الخاصيّة تنوّعت وسمحت للنوع نفسه بالالتصاق على أنواع مختلفة من خلايا الثوي Host عند تغيّر الظروف المؤثّرة.

ومن الممكن أن تلتصق الجراثيم بالأسطح بوساطة بنيات أخرى غير الأهداب، إذ يبدو أنّ العديد من الجراثيم المعويّة يقع على نحو آليّ Mechanically في المادّة المخاطيّة بالجدار الخلويّ، في حين ترتبط الأحياء الأخرى على نحو كيميائيّ Chemically، وتوجد مجموعة أخرى من الأحياء الدقيقة ترتبط بجزيئات مستقِة Adopter Molecules يركّبها الثويّ Host.

فمثلاً: يلتصق بعض المكوّرات العقديّة *Streptococci*، والمكوّرات العنقوديّة *Staphylococci*، والملويّات المسبّبة للزهري Spirpchete of Syphilis على الخلايا الحيوانيّة على نحو غير مباشر Indirectly، بوساطة الارتباط ببروتين في الثويّ يدعى الفيبرونكتين Fibronectin، إذ إنّ هذا الغليكوبروتين البلاسميّ Plasma Glycoprotein يواصل الالتصاق بسهولة على سطح الخلايا المخاطيّة، وعندئذ، لا تذهب الجراثيم بعيداً عن خلايا الالتصاق النوعيّة Specific، وعلى الأصحّ، تعتمد الجراثيم على الفيبرونكتين لاختيار خلايا الثوي المناسب لها، بتكوين معقّد مع الفيبرونكتين يتوسّط حمض الليبوتيكويك Lipoteichoic Acid في المكوّرات العقديّة والبروتين السطحي Surface Protein في المكوّرات العنقوديّة.

ويمكن أن يرتبط التصاق الجراثيم المعويّة على الأسطح بالبنيات الجرثوميّة Bacterial Structures التي تكون أقلّ تميّزاً من الأهداب من الناحيتين النوعيّة والشكليّة، فالعديد من الأنواع يطوّر المحافظ Capsules (عديدات سكّر أو بوليببتيدات خارج خلويّة Extracellular Polysaccharides or Polypeptides) التي تكون لزجة جدّاً وتسمح للأحياء بالالتصاق بالجزيئات في التربة، وبأسطح الأسنان، أو حتّى الجراثيم الأخرى التي تبني مستعمراتها في موقع معيّن.

ويفيد وجود المحفظة غالباً في أغراض أخرى تماماً، إذ إنّ بعض الأنواع الممرضة Pathogenic species يتمكّن من التملّص من حصار الثويّ لأنّ المحافظ تقاوم على نحو كبير عمليّة البلعمة Phagocytosis التي تتعرّض لها من قبل خلايا الدم البيضاء White Blood Cells.

4. الانتشار في البيئة Spreading in the Environment

تتمكّن الجراثيم من الانتشار والدخول في بيئات جديدة بعدّة أساليب سببيّة Passive Ways، وهي تستعمر مواقع جديدة فتمنح ميزة اصطفائيّة جليّة للأنواع المعنيّة، ويمكن إجمالها على النحو الآتي:

(1) الانتشار بوساطة الهواء في دقائق الغبار أو الضبوبيّات Aerosols.

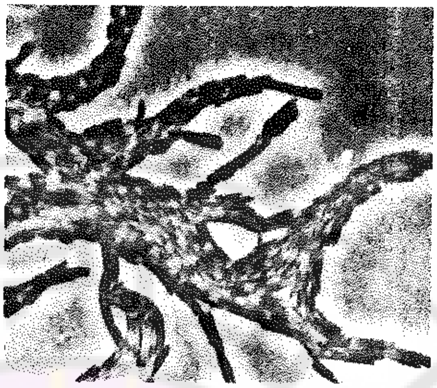
(2) الانجراف بتأثير تيّارات السوائل Liquid Currents.

(3) الانتقال ضمن العاثيات الكبيرة Macrophages إلى مواقع مختلفة في الثوي من الحيوانات، إذ ينتقل بعض أنواع الجراثيم، مثل: مسبّبات السل Tuberculosis وحمّى التيفود Typhoid fever وداء البروسيلّا Brucellosis بهذا الأسلوب.

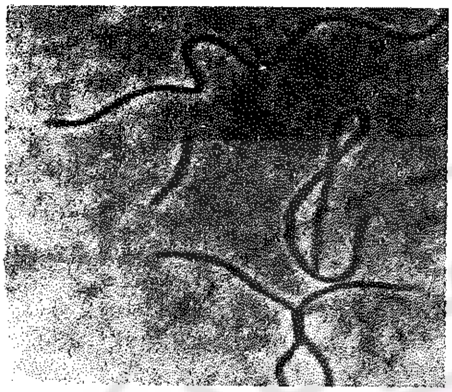
(4) الانتقال عبر الأسطح، إذ توجد ممثّلات جملة من الجراثيم تتمكّن من التعلّق على طول أسطح غيرها، حيث توجد في بيئتها المائيّة- مثل: الجراثيم المنزلقة Gliding Bacteria من مجموعة *Cytophaga*، وقد تظهر هذه الآليّة من الانتشار على أسطح الأسنان- الجراثيم الفمويّة Oral Bacteria.

ويمتلك بعض الجراثيم أساليب فعّالة Active Ways في ضمان انتشارها الخاصّ، ويمكن إجمالها على النحو الآتي:

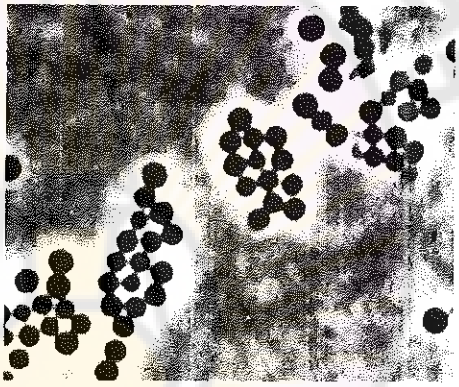
(1) تطوير آليّات خاصّة بالجراثيم لبلوغ انتشارها الواسع في البيئة، فجراثيم الهيضة *Cholera* وغيرها من الممرضات المعويّة تسبّب الإسهال الشديد Copious Diarrhea عن طريق تكوين ذيفانات خارجيّة قويّة Powerful Exotoxins، فالموطن الطبيعي لعصيّات الهيضة من جميع الدالّات، ليس جهاز الهضم في الإنسان، بل سطح المحار Shellfish في مصبّات الأنهار Estuarine، وتركّب عصيّات الهيضة إنزيمات الكيتيناز Chitinase القويّة التي تستعملها في هضم درقة القريدس Shrimp الميت وغيره من القشريّات Crustaceans.



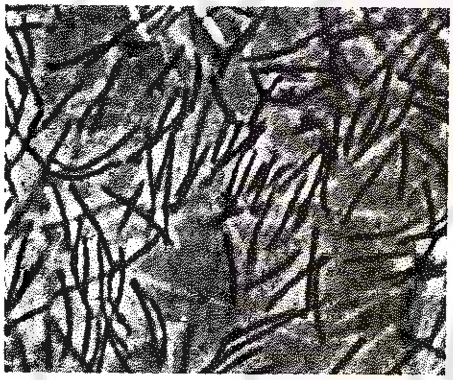
Cytophaga



Flexibacter elegans



Sporocytophaga myxococcoides
(الأكياس الصغيرة)



Sporocytophaga myxococcoides
(خلايا إعاشيّة على الآغار)

الشكل 5-3

مجموعة من الجراثيم المنزلقة Gliding Bacteria من مجموعة *Cytophaga*.

وتقاوم عصيّات الهيضة الملوحة بما يشبه الأشكال البحريّة النموذجيّة، والإصابة بهذه العصيّات عمليّة تعمل على انتقال هذه الجراثيم عن طريق المياه، وبالضرورة إلى أفراد مضيفة أخرى.

أمّا الجراثيم الممرضة الأخرى فتمتلك آلية مطوّرة لتعزيز انتشارها بفاعليّة ضمن الثويّ.

وهكذا تمتلك المجموعة A من المكوّرات العقديّة (*Streptococcus pyogenes*) جملة من الإنزيمات التي تدعم انتشارها، ويوجد ضمنها إنزيمات الهيالورونيداز Hyaluronidase التي تقوّض حمض الهيالورونيك Hyaluronic Acid (عديد السكّر البنيويّ الأساسيّ في النسج الضامّة) والستربتوكيناز Streptokinase التي تدعم تفكّك خثرات الفبرين Fibrin Clots، ودي أوكسي ريبونكلياز Deoxyribonuclease التي تحلمه الدنا من خلايا الدم البيضاء المحلّلة Lysed White Blood Cells، وهذه تخفّف اللزوجة في الوسط.

(2) الحركة اعتماداً على السياط Flagella والانتحاء Taxis التي يمكنها تعزيز انتشار الجراثيم إلى مواقع جديدة، إذ تنتقل الجراثيم المتحرّكة انتقالاً موجّهاً يدعى الانتحاء Taxis، ويكون الانتحاء إيجابياً Positive أو سلبياً Negative وفقاً لطبيعة العوامل الخارجيّة المؤثّرة (اجتذاباً أو درءاً)، ويمكن التمييز بين أنماط انتحاء الجراثيم على النحو الآتي:

تستجيب الخلايا الجرثوميّة لتأثير مختلف الموادّ الغذائيّة والمركّبات الكيميائيّة، إذ يجتذبها بعض المركّبات الكيميائيّة في حين يكون بعضها الآخر طارداً لها، وتدعى هذه العمليّة الانتحاء الكيميائيّ Chemotaxis، ففي حال اكتشاف وجود مادّة غذائيّة تُنقل المعلومات إلى السياط، ولذلك تدور السياط فتدفع الخليّة في استجابة نحو مصدر تلك المادّة الحاثّة Attractant.

فمثلاً: عند استجابة جراثيم العصيّة المعويّة *E. coli* للغلوكوز تتحرّك نحو موضع تركيزه الأمثل، في حين تستهلك الغلوكوز في المنطقة المحيطة بها عند وجوده بتركيز زائد، وتخضع هذه الاستجابة للتحكّم الوراثي، وبالمقابل، فإنّ الأحياء الدقيقة تفرّ بعيداً عن المادّة الطاردة Repellent الضارّة، مثل: حمض كلور الماء.

ومن الجدير ذكره أنّ الخلايا لا تستشكف الكميّات المطلقة للموادّ الكيميائيّة وإنّما تستشكف تغيّرات تراكيزها، إذ تستشعر التدرّج باستعمال آليّة جزيئيّة معقّدة وتتحرّك خلال المحلول، اعتماداً على مستقبِلات Receptors موجودة في الغلاف لارتباط المادّة الحاثّة أو الطاردة.

وتستجيب الخلايا الجرثوميّة لتأثير الضوء، إذ تسعى الجراثيم الذاتيّة التغذية الضوئيّة دوماً إلى المنطقة المضاءة، وتعدّ ذات استجابة إيجابيّة للضوء، وتدعى هذه العمليّة الانتحاء الضوئيّ Phototaxis.

فمثلاً: تعيش جراثيم *Halobacterium salinarum* تحت الأشعّة الشمسيّة الاستوائيّة الساطعة ذات التأثير الشديد الضارّ للأشعّة فوق البنفسجيّة، وقد طوّرت هذه الأحياء آليّة لاستكشاف الظروف المثاليّة بمساعدة ثلاثة مستقبلات ضوئيّة Photoreceptors يمكن لاثنين منها تحديد الضوء البرتقاليّ المناسب للتّركيب الضوئيّ، والثالث لتمييز الضوء الشديد [Koch and Oesterhelt 2005].

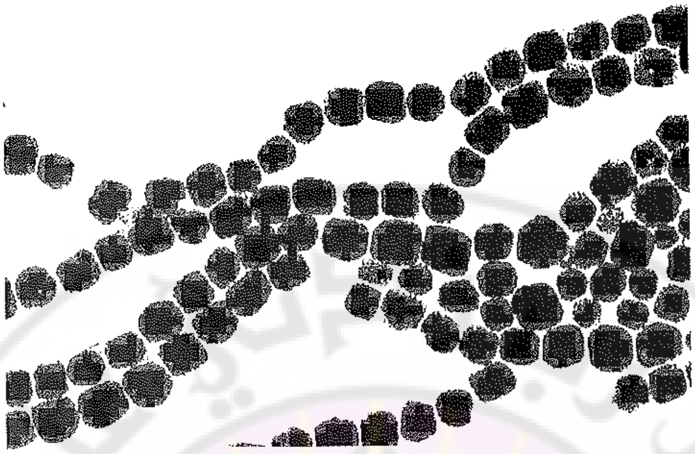
كما تستجيب الخلايا الجرثوميّة لتأثير الأكسجين، وتدعى عمليّة الانتحاء الهوائيّ Aerotaxis إذ تسعى الجراثيم الهوائيّة دوماً إلى المنطقة الوافرة بالأكسجين، في حين تنفر الجراثيم اللاهوائيّة بعيداً عنها.

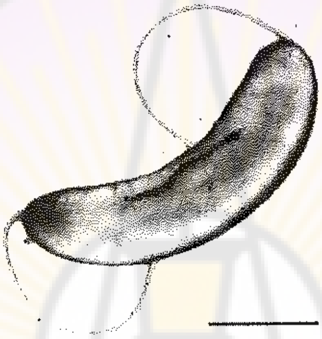
وتستجيب مجموعة من الخلايا الجرثوميّة لتأثير الحقل المغناطيسي للأرض The Earth's Magnetic Field، وتدعى عمليّة الانتحاء المغناطيسيّ Magnetotaxis.

فمثلاً: تنتشر جراثيم الجنس *Spirillum* والنوع *Magnetospirillum magnetotacticum* التي تتضمّن خلاياها جسيمات مغناطيسيّة Magnetosomes (الشكل 5-4) في المياه العذبة تفيدها في التوجُّه نحو الحقل المغناطيسي، الأمر الذي يساعد هذه الجراثيم في تحديد مسارها نحو المغذيّات أو تعديل العمق المناسب في البيئة المائيّة Aquatic Environment، كما في حال الطيور والدلافين والتونا وغيرها التي تهاجر إلى مسافات بعيدة جدّاً دون أن تضلّ.

5. المدّخرات Storage Materials

توجد المدّخرات في سيتوبلاسما كثير من الخلايا الجرثوميّة، وهي حُبيبات مختلفة الأشكال والأبعاد والتركيب، وتُشاهد بالمجهر الضوئيّ، ويرتبط وجودها بتركيب المغذيّات والأنواع وحالتها الفيزيولوجيّة، وتزوّد الخليّة غالباً بالطاقة أو العناصر الغذائيّة، وكذلك عند توقّف النموّ لأيّ سبب كان، أو بعد نهاية فترة النموّ النشيط.





الشكل 5-4

الجسيمات المغناطيسيّة Magnetosomes

جزيئات مغناطيسيّة من Fe_3O_4 معزولة من النوع *Aquaspirillum magnetotacticum*، وطول كل جزء نحو 50 نانومتراً

عديدات السكّر Polysaccharides

– توجد حُبيبات الغليكوجين Glycogen في هيئة كُريّات شفّافة، والغليكوجين أكثر مركّبات عديدات السكّر انتشاراً، إذ يصادف في جراثيم الأجناس *Sarcina*، *Salmonella*، *Bacillus*، *E. coli* وغيرها (الشكل 5-5)، وهو مصدر للكربون والطاقة، ومن المحتمل أن يبلغ أحياناً 25 – 50% من الوزن الجافّ للخليّة.

– وتوجد حبيبات شبيهة بالنشاء في جراثيم الجنس *Clostridium* اللاهوائيّة المتبوّغة، وهي مصدر للطاقة والكربون في الخليّة.

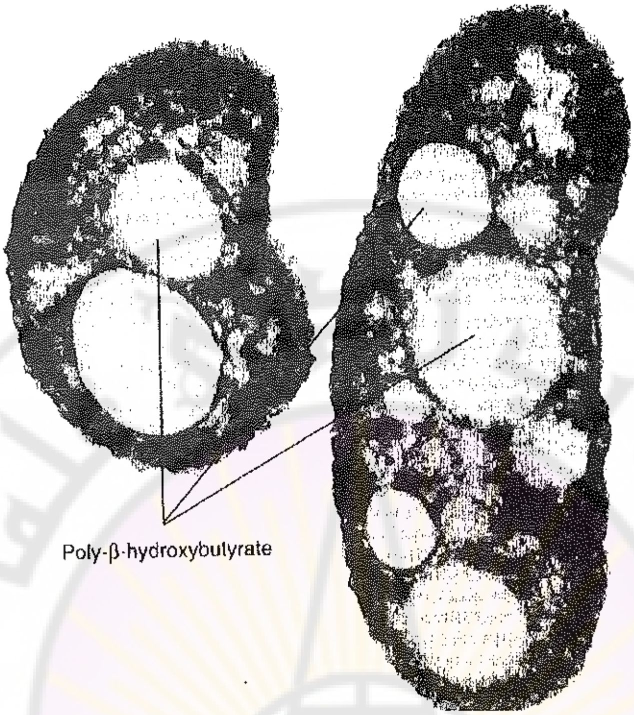
الشكل 5-5

ضُمينات الغليكوجين في خلايا *E. coli*

حُبيبات الدهون Lipids

تتجمّع الدهون في سيتوبلاسما الخلايا الجرثوميّة بشكل قُطيرات Droplets وحبيبات صغيرة، مكوّنة عادة من حمض عديد بيتا هدروكسي الزبدة Poly- β- hydroxybutyric acid، وهو "مخزون" مثاليّ للطاقة، فمثلاً: تختزن الجراثيم كميّات كبيرة من حمض الزبدة كالأنواع *Pseudomonas solancearum* و *Bacillus megaterium*، ويكوّن حمض الزبدة حتى 50% من وزن الكتلة الحيويّة الجافّة للجراثيم الأرجوانيّة الضوئيّة التغذية، ولاسيّما عند نموّها على أوساط غنيّة بالسكّريات أو الأسيتات Acetate والبوتيرات Butyrate، ويوجد الغليكوجين في أنواع *Rhodospirillum* وغيرها (الشكل 5-6).

وتكوّن الشموع Wax في الجراثيم الصغيرة Microbacteria والشعاعيّات (الجراثيم الخيطيّة *Actinobacteria*) حتى 40% من الوزن الجافّ، وتكوّن الدهون المحايدة (الشحوم الثلاثيّة) حتى 60% من وزن خمائر *Candida, Rhodotorula*، وهي مصدر للطاقة والكربون.



الشكل 5-6

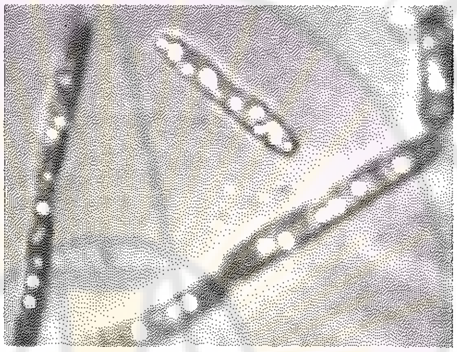
الجراثيم الضوئية *Rhodospirillum sodomense* تحتوي الحمض عديد بيتا هدروكسي الزبدة Poly- β-hydroxybutyric acid

عديد الفسفات اللاعضويّ Inorganic Polyphosphate

للحُبيبات شكل كرويّ بأبعاد حتى 0.5 ميكرون، وتتكوّن في شروط التغذية الجيّدة، ولاسيّما على الأوساط الغنيّة بالسكّريات أو في حال وجود الغليسرين، وتدعى حبيبات الفولوتين Volutin التي تكتسب اللون الأرجوانيّ أو البنفسجيّ المحمرّ عند تلوين الجراثيم بزرقة الميتلين Methylen blue أو بزرقة التولويدين Toluidine blue، ولذلك يمكن تسميتها حبيبات التحوُّل اللّونيّ Metachromatic granules، وتصادف حبيبات الفولوتين في خلايا الجراثيم الممرضة والرميّة، مثل: مسبّبات الخنّاق *Corynebacterium diphtheriae* والحلزونيّات *Spirilla*، و *Azotobacter*، وهي مصدر للزّمر الفسفاتيّة وأحياناً مصدر للطاقة.

حُبيبات الكبريت Sulfur Granules

تتكدّس حُبيبات الكبريت المعدنيّ S في خلايا بعض أنواع جراثيم الكبريت الأرجوانيّة Purple sulfur Bacteria عند نموّها على الأوساط الغنيّة بكبريت الهدروجين Hydrogen sulfide، مثل: جراثيم *Chromatium*، وترسّب الكبريت الناتج في الخلايا (الشكل 5-7)، ويمكن أن تحصل جراثيم *Beggiatoa* على الطاقة بأكسدة الكبريتيد Sulphide، ويتكدّس الكبريت الناتج في الخلايا، وتؤكسد المجموعتان الكبريت إلى كبريتات في حال نضوب الكبريتيد في الوسط.



في ***Chromatium***

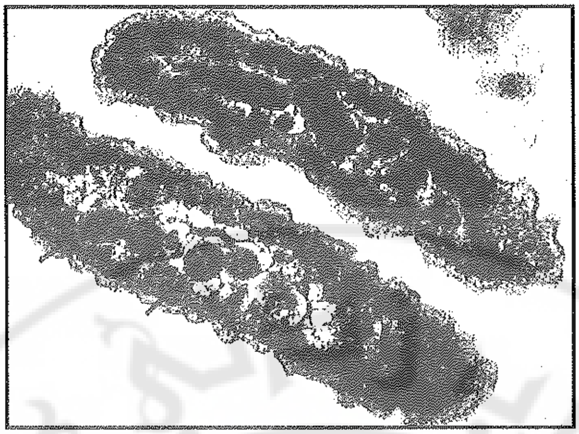
في ***Thiospirillum jenense***

الشكل 5-7

حُبيبات الكبريت الداخليّة في بعض أنواع الجراثيم

كربونات الكلسيوم

تصادف جسيمات كربونات الكلسيوم في بعض الجراثيم الكبريتيّة (الشكل 5-8)، إلى جانب الكبريت، ولا يزال دورها الفيزيولوجيّ خفيّاً، ولكن يمكن افتراض أنّها تؤدّي وظيفة معدّلات Neutralition للوسط، استناداً على خصائص أكسدة الكبريت المعدنيّ، ويتفاعل حمض الكبريت المتكوّن بأكسدة الكبريت مع كربونات الكلسيوم في الخليّة مكوّناً الجصّ الذي ينتشر من الخلية.



الشكل 5-8

الأجسام العديدة السطوح (جسيمات الكربوكسي Carboxysomes) في جراثيم النوع *Thiobacillus neapolitanus*

البلّورات نظيرة الأبواغ Parasporal Crystals

يتميّز بعض أنواع جراثيم الجنس *Bacillus* بتكوين جسيمات بروتينيّة بلوريّة Crystalline في صورة المعيّن أو القدح عند عملية التبوّغ Sporulation، وتتّصف هذه البلوّرات، وكذلك يتّصف غلاف البوغة Spore Coat، بسميّتها الشديدة ليرقات الحشرات قشريّة الأجنحة Lepidopteran.

وتعد بلّورات *Bacillus thuringiensis* وأبواغها مبيدات حشريّة طبيعيّة، وكذلك فإنّ النوع *Bacillus cereus* ينتج صادّة قادرة على تثبيط نموّ فطريّات الجنس *Phytophthora* ومنعه من إصابة جذور بادرات الفصّة *Alfalfa*.

مدّخرات الطحالب

تدّخر الطحالب مادّة أو أكثر من مركّبات لها أهميّة في التغذية والطاقة، مثل: النشاء Starch (سكّر مركّب، شبيه بما هو في النباتات الراقية، ويوجد في الطحالب الخضراء)، والباراميلون Paramylon (سكّر مركّب صلب شبيه بالنشاء ينتشر في سيتوبلاسما اليوغلينات)، واللاميناربن Laminarin (سكّر مركّب سائل ينتشر في فجوات الخلايا العاديّة في الطحالب الذهبيّة والمشطورات والسمراء)، ويوجد أيضاً الدياتومين Diatomin، والمانّيتول Mannitol، والدسم Fats، والزيت Oil.

6. مقاومة الشروط القاسية

تتكوَّن الأبواغ داخل الخليّة في الجراثيم النموذجيّة، مثل: جراثيم العصيّات من الأجناس *Clostridium, Bacillus*، ولذلك تدعى الأبواغ الداخليّة Endospores، في حين يكون التبوّغ Sporulation في الأشكال الأخرى ظاهرة نادرة، كما في المكوّرات *Sarcina ureae*، والضمّات *Desulfatomaculum*، والحلزونيّة *Spirillum amyloferum*.

وتتّصف الأبواغ بمقاومة عالية تجاه عوامل الوسط الخارجيّ غير الملائمة، كدرجات الحرارة العالية، والجفاف (سنوات)، والتراكيز العالية للأملاح، ويحتمل بعضها الغلي فترة طويلة، ويُذكر أحياناً وجود حالات إنتاش لأبواغ جرثوميّة معزولة من مدافن الأهرامات المصريّة.

وإن كان التبوّغ عمليّة فيزيولوجيّة طبيعيّة، فهو مرحلة غير إجباريّة في دورة حياة الجراثيم المتبوّغة في الوقت ذاته، وفي ظروف التغذية الملائمة تتمكّن هذه الجراثيم من النموّ فترة طويلة دون تبوّغ، ويساعد وضع الخلايا الإعاشيّة في الماء المقطّر على التبوّغ، إذ يكوِّن نحو 90% من الخلايا الأبواغ خلال 10 – 12 ساعة، ويمكن إيقاف التبوّغ عند إضافة الغلوكوز إلى الماء في الساعات الخمس الأولى، وتتطلّب عمليّة التبوّغ وجود شرجبات، مثل: المنغنيز والبوتاسيوم والمحتوى العالي من الأكسجين، وأما درجات الحرارة ودالّة الهدروجين pH المثاليّة فهي ذاتها الضروريّة لنموّ الخلايا الإعاشيّة.

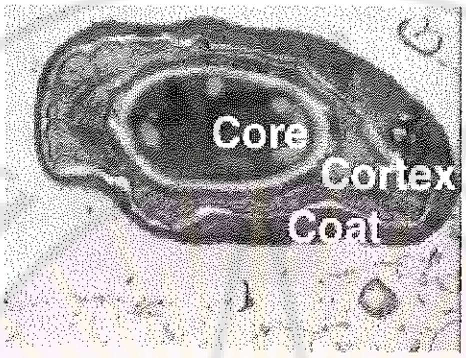
ويمكن تسمية الخليّة الجرثوميّة التي يحدث فيها تكوُّن الأبواغ الكيس البوغيّ Sporangium، ويعدّ التبوُّغ Sporulation أو نشوء الأبواغ Sporogenesis عمليّة معقّدة، يمكن تمييز عدد من المراحل فيها.

وتتكوّن البوغة من ثلاثة أقسام (الشكل 5–9):

(1) الغِلالة Coat: وهي بضع طبقات بروتينيّة محيطة بالقشرة، وتكون مسؤولة عن مقاومة المركّبات الكيميائيّة وعدم السماح لها بالاختراق.

(2) القشرة Cortex: وهي جدار خلويّ، وتمثّل طبقة للببتيدوغليكان المعدّل لا تسمح بالنقل خلالها، كما يحدث في حال الخليّة الإعاشيّة Vegetative.

(3) اللُّبّ Core: وهو سيتوبلاسما جفيفة Dehydrated تحتوي الدنا DNA والريبوزومات والإنزيمات وغيرها، وكلّ ما هو ضروريّ لوظيفة العودة ثانية إلى الحالة الإعاشيّة.



الشكل 5-9

أقسام البوغة الداخليّة Endospore

دورة حياة البوغة Spore Life Cycle

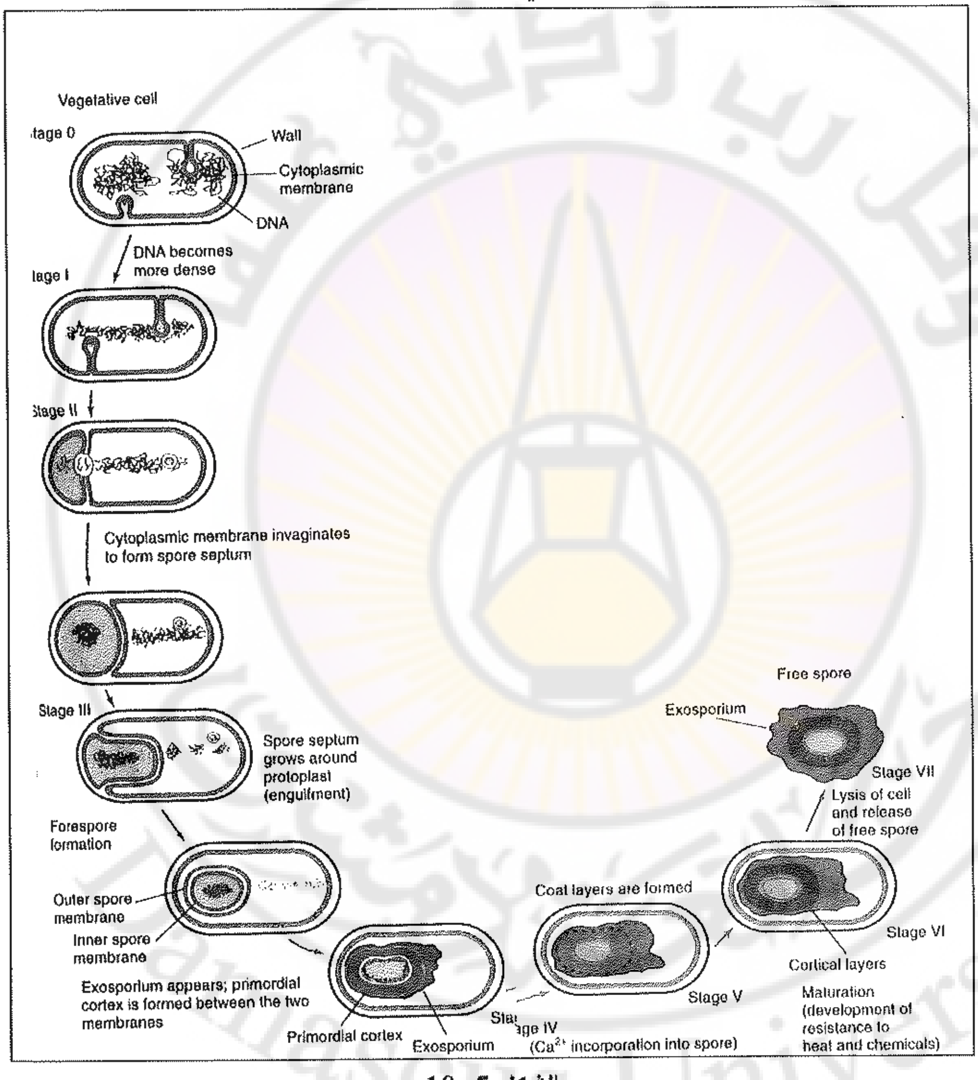
تتكوّن الأبواغ في ظروف تهدّد بقاء الخليّة مثل فقدان مغذّيات محدّدة أو تراكم المخلّفات السامة، وتكون الأطوار الأولى قابلة للعكس Reversible، ويساعد ذلك الخليّة في صون الطاقة والتبوّغ عند الضرورة، وهناك سبعة أطوار للعمليّة، وتتضمّن الأطوار الأولى للتبوّغ عمليّة تشكيل جزء منفصل للبوغة في الخليّة الأم Mother cell، ويصبح التبوّغ بعد ذلك غير قابل للعكس Irreversible، وتتضمّن الأطوار اللاحقة رسم الطبقات المختلفة للبوغة، وتؤدّي البوغة إلى جانب الخليّة الأم دوراً في هذه العمليّة، وأمّا في الأطوار النهائيّة فتجفّف البوغة سيتوبلاسماها وتتحرّر من الخليّة (الشكل 5-10).

وتبدأ عملية التبوّغ بتوقّف نموّ الخليّة وحدوث نمطين من التحوّلات:

(1) التحوّلات الاستقلابيّة، إذ يعاد تركيب البروتينات، ويظهر مركّب لمعقّد جديد خاصّ بالأبواغ هو حمض دي بيكولينيك- الكلسيوم Ca – dipicolinic acid،

بنسبة قد تبلغ 15% من المادّة الجافّة للبوغة، بدءاً من حمض دي أمينوبيميليك Diaminopimelic acid المتوافر في الجدار الخلويّ.

(2) التحوّلات البنائيّة داخل الخليّة، إذ يُنسخ الصبغيّ، وتأخذ المكوّنات البروتينيّة الدهنيّة بالتركّز، ويحاط أحد الصبغيين بسيتوبلاسما أكثر كثافة متحوّلاً إلى مركز لتكوين البوغة الداخليّة، في حين يتفكّك الآخر إلى نكليوتيدات.

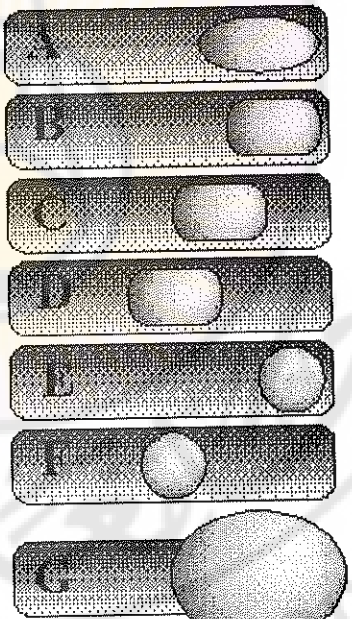


الشكل 5-10

حلقة تطوّر البوغة الداخليّة

وتبدأ مرحلة سليفة البوغة بانغماد الغشاء البلاسميّ الذي يفصل الجينوم Genome مع جزء قليل من السيتوبلاسما المتكثّفة، فتحصل البوغة على نسخة من المعلومات الوراثيّة في الخليّة، ويجري تكوّن سريع للطبقات البوغيّة خلال 10 دقائق بعد تكوّن سليفة البوغة، فيركّب غشاء سليفة البوغة مكوّنات شبيهة بمكوّنات الجدار التي يتكوّن منها جدار سليفة البوغة، أو الغلاف الداخليّ للبوغة، في حين يكوِّن الغشاء السيتوبلاسميّ في الخليّة الأمّ الغلاف الخارجيّ للبوغة الذي يمكن أن يكون عديد الطبقات، وتتوضّع الببتيدوغليكانات ذات البنية الشبكيّة بين جدار البوغة والغُلُف الداخليّة والخارجيّة، وهذا ما يدعى القشرة Cortex التي يغطّيها ستار خارجيّ Exosporium في بعض الأنواع الجرثوميّة.

وتكتسب البوغة في مرحلة النضج شكلاً مميّزاً للنوع الجرثوميّ وحجماً يشغل موقعاً موافقاً في الخلية (الشكل 5-11)، وتصبح الأبواغ واضحة جدّاً باستعمال المجهر الضوئيّ بالانعكاس الشديد للضوء.



بيضويّ نهائيّ

مستطيل نهائيّ

مستطيل تحت نهائيّ

مستطيل مركزيّ

كرويّ نهائيّ

كروي مركزي

نهائيّ بشكل مضرب الكرة

الشكل 5-11

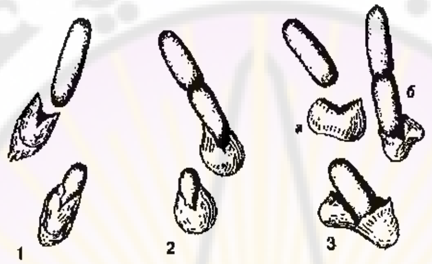
بنية البوغة وتوضّعاتها، مظهر البوغة المتكوّنة وموضعها وحجمها النسبيّ

وتختلف الأبواغ الداخليّة Endospores عن الخلايا الإعاشيّة Vegetative cells بالمحتوى العالي من الدّهون التي تتركّز بدرجة كبيرة في الغُلُف البوغيّة، مما يفسّر المقاومة الحراريّة للأبواغ، فهي تحمي الروابط الببتيدية في البروتينات من التشوّه الحراريّ، وتتميّز غلف الأبواغ أيضاً بوجود كميّة كبيرة نسبيّاً من البروتين وبمحتوى عالٍ نسبيّاً من الكلسيوم والمغنزيوم، وأقلّ قليلاً من الفسفور والبوتاسيوم. ويبيّن الجدول التالي الاختلاف بين الأبواغ الداخليّة والخلايا الإعاشيّة.

الصفة	الخلايا الإعاشيّة	الأبواغ الداخليّة
الغِلالة السطحيّة	بوليمير من الموريين المميّز للجدار الخلويّ الموجب بصبغة غرام	غِلالة البوغة السميكة، القشرة، وببتيدوغليكان في جدار اللبّ
المظهر المجهريّ	غير عاكسة للضوء	عاكسة للضوء
حمض دي بيكولينيك – الكلسيوم	غير موجود	موجود في اللبّ
فاعلية الماء السيتوبلاسميّة	عالية	منخفضة جدّاً
الفاعليّة الإنزيميّة	موجودة	غائبة
تركيب الجزيئات الكبيرة	موجود	غائب
مقاومة الحرارة	منخفضة	عالية
مقاومة المركّبات الكيميائيّة والحموض	منخفضة	عالية
مقاومة الإشعاع	منخفضة	عالية
التحسس تجاه lysozyme	حسّاسة	مقاومة
التحسس للصبغات والتلوين	حسّاسة	مقاومة

وتنتش الأبواغ في الظروف المناسبة، ويكون توافر الرطوبة شرطاً لا بدّ منه، ففي المرحلة الأولى من الإنتاش تحدث عمليّة إماهة Hydration للبُنيات، فتمتصّ البوغة الماء وتنتبج، ويترافق ذلك بازدياد نفاذيّة الغُلُف وانخفاض قابليّتها لعكس الضوء، الأمر الذي ينشّط العمليّات الحيويّة الكيميائيّة فيشتدّ التنفّس وتزداد فاعليّة الإنزيمات Enzymes.

ويبدأ الإنتاش الحقيقي في الطور الثاني بتأثير الإنزيمات الحالّة، إذ ينحلّ الغلاف الداخليّ أولاً ثمّ يتلوه الغلاف الخارجيّ، ويتحرّر حمض دي بيكولينيك-الكلسيوم وجزئياً الببتيدوغليكان وتُزال، وتفقد البوغة 25 – 30% من وزنها الجافّ، وتتمزّق غُلف البوغة عادة في أيّة نقطة، وتظهر "بادرة" الخليّة الجديدة التي تستطيل لتكوين الخليّة الإعاشيّة الكاملة (الشكل 5-12)، وتحدث عمليّة إنتاش الأبواغ بسرعة كبيرة مقارنة بعمليّة تكوّنها، إذ تستغرق 4 – 5 ساعات في المتوسّط، وتعدّ عمليّة الإنتاش مثل عملية التكوّن ذات طبيعة غير عكوسة.



الشكل 5-12

إنتاش البوغة الداخليّة في الجراثيم

1. إنتاش قطبي لبوغة *Clostridium*، 2. إنتاش قطبي لبوغة *B. megaterium*، 3. إنتاش جانبيَ لبوغة العصيّات a (*B. cereus*) 6 (*B. subtilis*).

الأشكال الساكنة الأخرى

تكوّن الجراثيم المستقلبة للميتان، مثل: *Methylosinus trichosporium* والجراثيم الأرجوانيّة الذاتيّة التغذية الضوئيّة *Rhodomicrobium vannielii* أبواغاً خارجيّة Exospores [Schlegel 1985]، وتنشأ بطريقة برعمة الخليّة الأمّ، وهي مشابهة بصفاتها للأبواغ الداخليّة، ويكوّن بعض الجراثيم خلايا كرويّة ثخينة الجدر تدعى الأكياس Cysts ابتداء من الخلايا الإعاشيّة الكاملة عند نضوب المغذيّات، كما في أنواع جراثيم *Azotobacter*، *Methylocystis*، وبصورة مشابهة تتكوّن الأبواغ المخاطيّة Myxospoes من الخلايا الإعاشيّة العصويّة لجراثيم *Myxococcus*، *Sporocytophaga*.

آليّة مقاومة الجدار الخلويّ

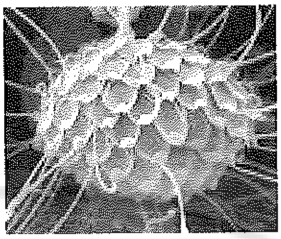
كثيراً ما يتشرّب الجدار في الطحالب بالمركّبات العضويّة، وأكثرها انتشاراً في الطحالب الخشبين Lignin والقُشيرين Cutin التي تفرزها بروتوبلاسما الخليّة، وتفـ مادّة القشيرين في الدعم والحماية أيضاً، إذ تقاوم الأشعة فوق البنفسجية القاتلة وتحـ الخليّة من الفقدان المفرط للماء، الأمر الذي يساعد أفراد الطحالب على تحسين ظروف النتح Transpiration تماماً.

وتوجد طبقة هلاميّة تدعى المحفظة Capsule تكون ضخمة في الطحالب الخضراء مفردة الخليّة، مثل: *Dictyospherium*، *Phacotus*، وأفراد مجموعة الدسميدات *Desmids* وغيرها، وتفيد في تكوين جوّ صغير فريد حول الخليّة، والهلام بكتينيّ أو سليلوزيّ من نواتج النشاط الحيويّ للجدار، دائم أو مؤقّت.

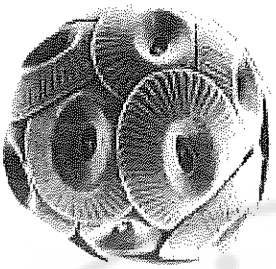
ويكون الجدار ممعدَناً في كثير من العوالق النباتيّة، فقد تغطّيه حراشف ذات طبيعة سيليسيّة أو كلسيّة في بعض السوطيّات بنيّة اللون أو ذات طبيعة عضويّة في بعض السوطيّات البنيّة والخضراء، وقد تغطيه قشرة رقيقة Pellicle في اليوغلينات السوطيّة، ويحيطها غشاء ميّت يدعى الغمد Theca، وتحيط بالخلايا موادّ عديدة السكر في الأفراد عديمة الجدار الخلويّ.

ويبدو الجدار الخلويّ متبايناً جدّاً في الطحالب المفردة الخليّة، إذ يكون على شكل غشاء سيتوبلاسميّ بسيط تتوضّع عليه أحياناً بترتيب معين حراشف من طبيعة سيليسيّة في *Mallomonas* أو كلسيّة في *Coccolithus* من الطحالب الذهبيّة، وهي واسعة الانتشار في عوالق البحار الحارّة (الشكل 5-13)، ويكون على شكل درع سيليسيّ خارجيّ يشبه القوقعة في أنواع المشطورات Diatoms (الشكل 5-14).

ويحدث التمعدن Mineralization ابتداءً من داخل الخلايا ضمن حويصلات خاصّة مشتقّة من جهاز غولجي، وفي وجود الحمض الأمينيّ هدروكسي برولين Hydroxyproline في الجزء العضويّ من الجدار الخلويّ المرافق للجزء المتمعدِن.



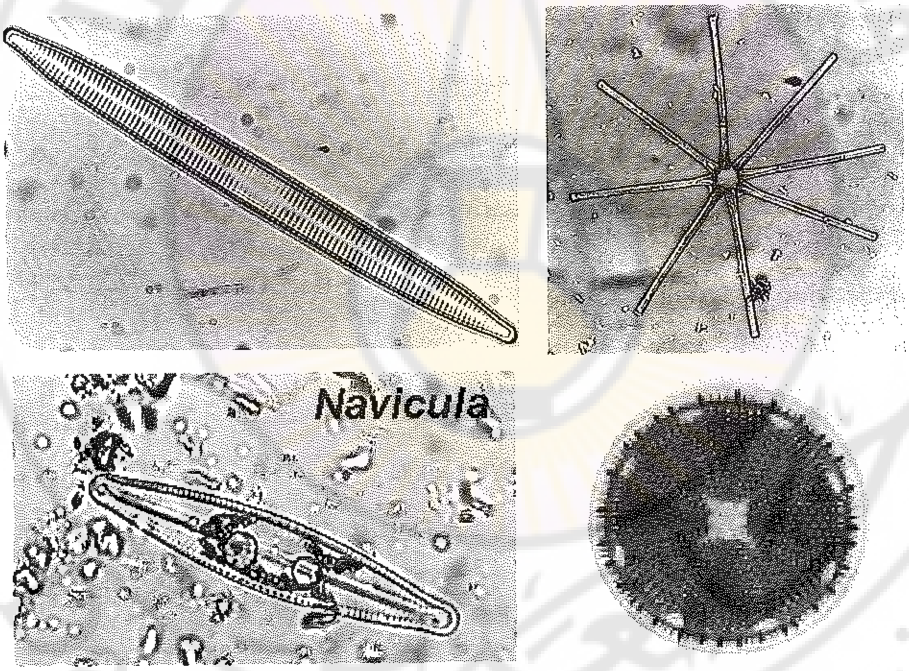
الحراشف السيليسيّة في الجنس *Mallomonas*



الحراشف الكلسيّة في الجنس *Coccolithus*

الشكل 5-13

الحراشف في بعض الطحالب الذهبيّة



الشكل 5-14

الدرع السيليسيّ في المشطورات Diatoms

Damascus University

التكلُّس Calcification

كثيراً ما توجد خلايا الطحالب الذهبيّة مغطاة بحراشف كلسيّة قرصيّة الشكل غالباً تدعى الحُبيبات الحجريّة Coccolithes، مكوّنة من الكلسيت Calcite (بلورات كربونات الكلسيوم) يحيط بها غشاء عضويّ رقيق، كما في *Coccolithus*.

ويبدأ تكوُّن الحُبيبات الحجريّة ابتداءً من حويصلة قرب جهاز غولجي تعدّ القاعدة العضويّة التي تتكدّس عليها كربونات الكلسيوم، وتتكوّن هذه القاعدة من سكّريّات مركّبة مكوّنة من غالاكتوز وريبوز نوعيّة، و 3 – 9% من البروتين وألياف سليلوزيّة ممتدّة شعاعياً ومماسّياً، وينشّط الضوء تكوُّن الحُبيبات الحجريُة نتيجة تأثيره المباشر في فاعلية الاستقلاب الخلويّ وتأثيره غير المباشر في التوازن الشارديّ لثنائي أكسيد الكربون المذاب في المياه.

$$CO_2 = H_2CO_3 = HCO_3^- + H^+ = CO_3^{-2} + 2H^+$$

ومن الجدير ذكره أنّ تكوُّن الحُبيبات الحجريّة لا يرتبط بحلقة حياة هذه الأنماط من الطحالب التي يمكنها أن تتنامى دون هذه الحُبيبات.

التسلُّك Silicification

يتكوّن الجدار الخارجيّ للمشطورات من درع ذي طبيعة سيليسيّة يحيط به غشاء عضويّ رقيق عديد الطبقات مكوَّن من سكّريّات مركّبة ودهون وحموض أمينيّة وحموض يورونية Uronic، ويكون المظهر الإجماليّ والتفاصيل الدقيقة للدروع ثابتة في النوع الواحد من المشطورات عموماً وتفيد في تصنيفها، وتتكوَّن الدروع في نهاية الانقسام الخلويّ ابتداءً من حويصلات سيليسيّة صغيرة داخل الغشاء السيتوبلاسميّ، ويحضنُها جهاز غولجي بمشاركة واسعة لإنزيمات ATPase، ثمّ تتشرَّب بالسيليس بغزارة وتنشأ الدروع بدءاً من حمض السيليس H_4SiO_4، وتنفصل الخليّتان الوليدتان عند انتهاء تكوُّن مصراعيّ الدرع.

ومن اللافت احتياج المشطورات المطلَق لعنصر السيليس مصدراً أساسيّاً في التغذية والنموّ، إذ تعجز المشطورات عن البقاء دون دروعها السيليسيّة، فمثلاً: يتطلّب

النموّ المثالي لأفراد *Asterionella* توافر 30 مليغرام من السيليس في اللتر، في حين يتثبّط في التركيز 0.5 مليغرام منه، ويكون عنصر الجرمانيوم مثبّطاً شديداً لنموّ المشطورات بسبب قدرته على منافسة حمض السيليس نظراً إلى تشابه الخواصّ الكيميائيّة، ويفيد ذلك في التخلّص من المشطورات عند زرع الطحالب الأخرى.

ويكون الجدار الخلويّ في الطحالب العديدة الخلايا صُلباً عاطلاً، وتختلف ثخانته باختلاف الأنواع، ويتكوّن من طبقة القُشيرة Cuticle الخارجيّة، وطبقة داخليّة ومادّة بينيّة تؤمّن تماسك الطبقتين السابقتين.

ويتميّز الجدار الخلويّ غالباً بطبيعة بكتينيّة سليلوزيّة Pecto-cellulosic، إضافة إلى موادّ بروتينيّة يدخل فيها الحمض الأمينيّ هدروكسي برولين Hydroxyproline، ويستعاض بمركّب الزيلان Xylanes عن السليلوز في بعض المجموعات الطحلبيّة، ويوجد المنّان Mannanes في كثير من الطحالب الخضراء والحمراء، ومن المحتمل أن يتغيّر التّركيب بصورة كبيرة حتّى في النوع الواحد من جيل لآخر، ويمكن في كثير من الطحالب المتباينة تصنيفيّاً تمييز طبقتين:

- الأولى رقيقة تتوضّع فيها الألياف عرْضيّاً في مرحلة النموّ الخلويّ.
- في حين تتوضّع في الثانية طولياً في أثناء التمايز.

ويكدّس بعض الطحالب عناصر، مثل: كربونات الكلسيوم وكربونات المغنزيوم وقليل من السيليس والكبريت والحديد واليود، وكميّات زهيدة من المنغنيز والبور والكروم والزنك وغيرها، الأمر الذي يسمح باستعمالها في صناعة الأسمدة.

وتتميّز المنطقة بين الخلويّة على نحو خاصّ في الطحالب البحريّة – بالدرجة الأولى مجموعات الطحالب السمراء والحمراء، بوفرة السكّريّات المركّبة ومشتقاتها التي تكون نادرة أو غير موجودة إطلاقاً في النباتات الأرضيّة، ونظراً إلى كونها ذوّابة بالماء فإنّ توضّعها يحصل باستمرار، وتتكوّن مركّبات مهمّة من طبيعة مشابهة، مثل: الآغار – آغار الذي يُستعمل على نطاق واسع ولاسيّما في عمليّات الزرع في المختبرات الميكروبيولوجيّة وصناعة الحَلْويات.

7. المظاهر البيئيّة للطحالب Ecological Aspects of Algae

ترتبط حياة الطحالب بالماء، ويوجد معظمها في المياه – العذبة كالأنهار والبحيرات والبُرك والمستنقعات، وفي البحار والمحيطات، غير أنّ كثيراً من أنواعها المجهريّة ينمو أيضاً على اليابسة، وهناك بعض الطحالب في المياه العذبة وبعضها الآخر في البحار فقط، ويمكن لقلّة منها أن تنتشر في المياه البحريّة والعذبة معاً.

الغوص والطفو Sinking and Buoyancy

يكتسب تنظيم عمليّات الغوص والطفو أهميّة كبيرة في حياة الطحالب التي تنتشر في طبقات المياه السطحيّة، وتتحكّم الخليّة بالكثافة لتحقيق ذلك اعتماداً على تكديس الدهون والتركيب الشارديّ للعصارة الخلويّة، ويبدو تكديس الدّهون أمراً مهمّاً جدّاً في المشطورات ذات الدروع السيليسيّة، إذ تكدّس أفراد *Botryococcus braunii* الدهون في خلاياها بمعدّل 30 – 40% من وزنها الجافّ، وتطفو هذه العوالق على نحو جيّد في المياه العذبة وتكوّن كتلاً واضحة، غير أنّ إجهاد Stress نقص النترات وازدياد شدّة الضوء يؤدّي إلى تكديس الدهون، وتبدو الخلايا الهرمة أكثر سرعة في الغوص، مثل: *Nitzschia palea* من الخلايا التي تفتقر إلى الدهون.

وتطفو أفراد *Ditylum brightwellii* من العوالق النباتيّة على نحو رائع في المياه البحريّة، ويعود ذلك لاصطفاء الشوارد أحادية التكافؤ وامتصاصها، مثل: Na^+، وللحفاظ على تراكيز منخفضة من الشوارد الثنائيّة التكافؤ بالنقل الفعّال وتدعى هذه الظاهرة الطفو المتعادل (تعادل الثّقل النوعيّ وما هو عليه في مياه البحر)، ويختلف ذلك عن الآلية الفاعلة في المياه العذبة نتيجة الانخفاض الشديد للملوحة، في حين تغوص الأبواغ الساكنة للنوع ذاته بسرعة نتيجة تركّز محتويات الخليّة.

التتابعات والمجتمعات Succession and Associations

تعدّ الازدهارات Blooms ظاهرة طبيعيّة موسميّة لبعض مجموعات العوالق النباتيّة ولاسيّما في البحيرات، فمع الوقت تتمكّن الطحالب من النموّ بسرعة كبيرة وبغزارة تساعد على "الازدهار"، حيث تبدو المياه خضراء عادة, غير أنّ الازدهار

يمكن أن يكون أزرق مخضرّاً أو بنّياً أو أحمر أو بنفسجيّاً, وربّما يكسِب الماءَ سلسلةً من الألوان، ويمكن أن تزدهر الأنواع الملتصقة بالقاع أو بالنباتات، وتتميّز البحار وبحيرات المناطق المعتدلة الشماليّة إجمالاً بالازدهار الربيعيّ الذي يدعى ظاهرة الانفجار الربيعي Spring Outbursts.

ويرتبط الانفجار الربيعيّ في هذه المسطّحات المائيّة بالتركيز المرتفع للعناصر الغذائيّة في الشتاء حيث تكون العوالق النباتيّة نادرة ويكون بعض الأفراد كامناً في ظروف قاسية، وتأتي هذه الظاهرة بانتظام في بعض الأماكن إلى حدّ كبير من حيث توقيت حدوثها وحتى توقّعها، وإن تبقى توقّعات المُناخ غير دقيقة.

وتكون درجة حرارة المياه عاملاً محدّداً، غير أنّ النموّ الربيعيّ يحدث تحت الثلج في وجود الإضاءة الكافية، وتزداد أعداد الأفراد بصورة متتابعة إلى حدّ ما بضعة أسابيع غير أنّ عدد بعض الأفراد أو كثيراً منها يمكن أن يزداد أو يقلّ، وسرعان ما يتوقّف النموّ العاصف إذ يتبعه نقص سريع في النموّ ربّما بسبب رعي العوالق الحيوانية العاشبة Herbivorous Zooplankton، ثمّ تقلّ أعداد العوالق النباتيّة بسبب قلّة الموادّ الغذائيّة والتأثير السيّئ للتطبُّق الحراريّ الصيفيّ في البحيرات.

التتابع في البحر

تنشط المشطورات الصغيرة ذات القدرة الكبيرة على التركيب الضوئيّ والانقسام الخلويّ السريع، ثمّ تتنامى الأنواع ذات الحجم المتوسّط والنموّ الأبطأ وتظهر أشكال متحركة مثل *Dinoflagellates*، وأحياء أخرى ذات احتياجات غذائيّة معقّدة، وتختلف أنواع المشطورات السائدة في الانفجار الربيعي في البحار المفتوحة عمّا هي عليه قرب الشاطئ، مثل أنواع *Chaetoceros, Thalassiosira, Nitzschia*.

التتابع في البحيرات

يمكن أن يسود في الانفجار الربيعيّ في بحيرات المناطق المعتدلة الجيّدة التغذية أنواع من المشطورات *Fragilaria erotonesis, Tabellaria fenestrate, Asterionella formosa* وأنواع من *Stephanodiscus* و *Melosira* وغيرها، وفي البحيرات الفقيرة التغذية أنواع *Cyclotella, Tabellaria* وغيرها.

التتابع في البرك

تعدّ الطحالب الخضراء الصغيرة، مثل: *Chlamydomonas, Chlorella* وغيرها، إضافة إلى المشطورات، من المكوّنات الأساسيّة للانفجار الربيعيّ.

أمّا في فصل الصيف فتصبح منطقة المنحدر الحراريّ Thermocline الحدّ الأدنى الفعّال لانتشار العوالق، في البحار المعتدلة الشماليّة وفي العديد من البحيرات التي يحدث فيها التطبّق الحراريّ Stratification مع بداية الصيف، وتتميّز فترة الصيف عادة بوجود أعداد قليلة وتنوّع كبير للأنواع بسبب: التنافس على المغذّيات، ورعي العوالق الحيوانيّة، وإصابات الطفيليّات (ولاسيّما في المياه العذبة)، ففي البحار المعتدلة الشمالية، توجد أنواع مختلفة، مثل:

Ceratium:
- *C. fusas*
- *C. hirundinella*
- *C. lineatum*
- *C. furca*

Protoperidinium:
- *P. pellucidum*
- *P. depressum*

Rhizosolenia:
- *Rh. alata*
- *Rh. hebetata*
- *Rh. setigera*

وفي غالبيّة بحيرات المنطقة المعتدلة الشماليّة، تزداد في الصيف على نحو ملحوظ الطحالب الخضراء، مثل: الازدواجيّات والمفردة الخليّة المتحرّكة والأشكال الساكنة أو المستعمرات المتحرّكة والساكنة، والسوطيّات من المستخفية والذهبيّة.

وتوجد فترة ثانية لوفرة العوالق النباتيّة بعد الصيف في العديد من الأماكن، ويعود ذلك في البحار للانخفاض المستمر وكسر المنحدر الحراريّ نتيجة اضطراب المياه السطحيّة في فترة الخريف، وينتهي التطبّق في البحيرات بحدوث انقلاب وخلط للمياه العميقة والعليا، الأمر الذي يؤدّي إلى إتاحـــة المغذّيات واتساع العمق المتاح إلى

الأعماق حيث تكون الإضاءة والحرارة أقلّ، غير أنّ الذروة الخريفيّة تكون أقلّ من حيث أعداد العوالق النباتيّة وإنتاجيّتها مقارنة بتلك الموجودة في الربيع، وتدعى أحياناً الذروة الصغرى.

في حين تصبح أفراد العوالق النباتيّة نادرة في بحار المناطق المعتدلة الشماليّة وتنخفض إنتاجيّتها، ويتوافر العديد من أنواع *Coscinodiscus, Biddulphia* إضافة إلى السوطيّات الناريّة *Dinoflagellates*، وتحمل اضطرابات المياه الشاطئيّة المشطورات القاعيّة الطينيّة إلى السطح.

ويكون النموّ نادراً أيضاً في البحيرات، مع وجود خلايا للأنواع التي تتحمّل الشتاء وتتوافر بكثرة في الربيع وبعض الازدواجيّات.

التعمير Perennation

يعدّ تعمير أفراد بعض أنواع العوالق النباتيّة وتحمّل ظروف الشتاء (نقص المغذّيات وانخفاض الشدّة الضوئيّة وانخفاض درجة الحرارة) وسيلة مهمّة لاستمرار تتابعها في البحار، إذ تتكوّن أبواغ ساكنة في مشطورات المياه القريبة من الشاطئ، وتهبط الخلايا الأكثر كثافة، حيث تنبت عند عودتها إلى المناطق العليا، ومن المحتمل أن تنتقل خلايا مفردة في البحر المفتوح في فترات غير مناسبة دون تكوين الأبواغ.

ويمكن أن تبقى أنواع في المياه العذبة – خلايا مفردة أو بتكوين الأبواغ الساكنة بين وقت وآخر، مثل: بعض الازدواجيّات وبعض مستعمرات الطحالب الخضراء، ويعدّ التكوين السنويّ للأبواغ والحويصلات مهمّاً لاستمرار وجود بعض الأنماط، مثل:

Dinobryon
Ureglena
Dinoflagellates

وتنمو السوطيّات ذات الحُبيبات الحجريّة Coccolithes على فترات بصورة كبيرة في المياه القريبة من الشاطئ وفي مصبّات الأنهار، وتكوّن مراحل قاعيّة خيطيّة تتحمل الظروف القاسية، ثمّ تعطي السوطيّات عند عودة الظروف المناسبة.

ظاهرة المدّ Tides

يحدث المدّ الأحمر Red tides في البحر نتيجة ازدهار السوطيات الناريّة التي تسبّب موت الأسماك وتلوّث الرخويّات، الأمر الذي يؤدّي إلى موت الطيور البحريّة وتشويه المنظر السياحيّ، ويسبّب هذا المدّ الأحمر ضيق التنفّس وآلام العيون في الإنسان نتيجة وصول الرذاذ الجويّ، مثل:

Gonyaulax:

G. catenla

G . tamarinsis

Gymnodinium:

G. brevis

ويحدث المدّ الأصفر البنيّ في مياه شواطئ البحار المعتدلة الشمالية في أواخر الربيع وفي الصيف نتيجة النموّ الكثيف لمستعمرات *Phaeocystis pouchettii*، وتتجنّب العوالق الحيوانيّة والأسماك البقع الكبيرة المتكونة.

الإثراء الغذائيّ Eutrophication

يجب التمييز بين مصطلحين هما التلوّث والإثراء الغذائيّ فكثيراً ما يخلط الناس بينهما:

- التلوّث Pollution: يعني وصول مادّة دخيلة كالحموض أو القلويّات أو المخلّفات العضويّة أو السّموم أو الحرارة أو غيرها إلى المياه فتعرقل استخدامها على نحو مباشر أو غير مباشر.
- الإثراء الغذائيّ Eutrophication: هو اغتناء المياه بالمغذّيات والمواد الأساسيّة التي تؤدّي إلى زيادة النموّ والكتلة الحيويّة Biomass.

يتطلّب حدوث الإثراء الغذائيّ في الظروف الطبيعيّة مئات السنين، حتّى يتمكّن النظام البيئيّ المائيّ Aquatic Ecosystem، ولاسيّما البحيرات وتجمّعات المياه العذبة وبعض مصبّات الأنهار والمياه الشاطئية، من تأمين العناصر الأساسيّة بانتظام، غير أنّ أنشطة الإنسان تساعد على تسريع حدوث هذه الظاهرة، نتيجة الآتي:

- صرف المخلّفات السائلة المنزليّة.
- صرف المخلّفات السائلة الزراعيّة.
- صرف المخلّفات السائلة الصناعيّة (العضويّة).

ومن أهمّ الأمثلة على ذلك:

- بحيرة السن في الساحل السوريّ.
- بحيرة المزيريب في حوران.

ومن اللافت للانتباه أنّ المركّبات النتروجينيّة والفسفاتيّة (N,P) في وجود CO_2 تحدّد كميّة نموّ الطحالب ونوعيّته.

وتعدّ العمليّة الطبيعيّة لحدوث الإثراء الغذائيّ مفيدة، إذ إنّها تؤدّي إلى زيادة إنتاجيّة المياه، غير أنّها تجلب عدداً من المخاطر، مثل:

- ازدياد أعداد العوالق النباتيّة (والأحياء الأخرى) وكتلتها الحيويّة، فتستنفد الأكسجين المذاب نتيجة التنفّس والنموّ أو عند موتها ومعدنتها بفعل الأحياء الدقيقة، الأمر الذي يؤدّي إلى موت الأحياء المائيّة أو هجرتها كالأسماك والقشريات وغيرها.
- تحوّل الوسط بسبب استمرار تأثير الإثراء الغذائيّ إلى مستنقع تتخمّر فيه الموادّ العضويّة، إذ تنشط التفاعلات اللاهوائيّة وتظهر الروائح الكريهة في المياه والوسط المحيط، الأمر الذي يؤدّي إلى عرقلة النزهة في البحيرات والصيد، كما تتراجع القيمة الجماليّة للمسطّحات المائيّة السياحيّة.
- ظهور مشكلات عديدة، بسبّب النموّ الغزير للطحالب والجراثيم الزرقاء، مثل: تغيير الطعم، والرائحة، وغلق المرشحات، وصعوبة تنقية المياه المعدة لأغراض الشرب أو الصناعة، وتكوين تجمّعات لزجة في الشبكات، ويكون بعضها سامّاً، ولاسيّما ازدهارات الجراثيم الزرقاء المنافسة للطحالب أحياناً والمكوّنة للسموم.

- يمكن أن تسبّب نموّات المشطورات على حبال شبكات جراد البحر مرضاً جلدياً على أيدي الصيّادين.
- يمكن أن تسبّب نموّات العوالق النباتيّة الخضراء المفردة الخليّة الحساسيّة في الإنسان.
- تعدّ أنواع من مشطورات *Stephanodiscus* دالّات على الإثراء الغذائي بتأثير المخلّفات السائلة المنزليّة.
- تعدّ أنواع من الازدواجيّات دالّات حسّاسة لتغيّرات الوسط المحيط.

Damascus University

المصطلحات

TERMINOLOGY

◄ A ►

α–amino group	زمرة أمينيّة ألفا
Abiotic	لاحيويّ
Acceptor	مستقبل
Accessory	ملحق
Accumulation	تكديس
Acetaldehyde	أستي ألدهيد
Acetic	..الخلّ
Acetoacetate	أسيتو أسيتات
Acetobacter	من الجراثيم
Acetyl CoA	أستيل كو (A)
Acid	حمض
Acidic	حمضيّ
Acidophiles	أُلفة للحموضة
Actinobacteria	الجراثيم الخيطيّة
Actinomycetes	الجراثيم الخيطيّة (الاسم القديم)
Action	عمل
Activating	محفّز
Active	فعّال
Activities	فاعليّات

Damascus University

Acyl	أسيل
Acyl carrier protein ACP	ACP بروتين حامل للأسيل
Adaptive Enzymes	إنزيمات مكيّفة
Adenine	أدينين
Adenosine	أدينوزين
Adenosine diphosphate glucose	أدينوزين ثنائيّ فسفات غلوكوز
Adenosine-monophsphate	أدينوزين أحادي الفسفات
Adhesins	لاصق
Adopter	مستقبِل
Aeration	تهويّة
Aerobes	جراثيم هوائيّة
Aerosols	ضبوبيّات
Aerotaxis	انتحاء هوائيّ
Aerotolerant	تحمّل للأكسجين (للهواء)
Agrobacterium	من الجراثيم
α – Keto acid	حمض ألفا كيتو
Alanine	ألانين
Alanine dehyrogenase	ألانين ديهيدروجيناز
Alcaligenes	من الجراثيم
Alcohol	كحول
Alcoholic	..الكحوليّ
Algae	طحالب
Alkalophile	أليف القلويّة
Alkyl	ألكيل

Damascus University

Alteromonas	من الجراثيم
Amide nitrogen	نتروجين أميديّ
Amination	إضافة الأمين
Amino Acids	حموض أمينيّة
Ammonia	أمونيا
Amphibolic	ثنائيّ الاتجاه
Anabaena	أنابينا
Anabolic	..البناء
Anabolism	البناء
Anaerobes	جراثيم لاهوائيّة
Anaerobic	لاهوائيّ
Analog	نظير
Anaplerotic	تعويضيّ
Anionic	..شارديّ سالب
Anoxygenic	غير أكسجيني (لاأكسجينيّ)
Antagonism	تصاديّة
Antennas	أنتينات أو قرون الاستشعار
Antibiosis	تصادّ حيويّ
Antibiotics	صادّات (صادّات حيويّة)
Antimycin A	أنتيميسين (A)
Antiseptic	مطهّرات
Apoenzyme	القسم البروتينيّ (من الإنزيمة)
Appertisation	العمليّة الأبّرتيّة
Aqualinderella fermantans	من الجراثيم
Aquaspirillum magnetotacticum	من الجراثيم

Aquatic	مائيّ
Archaea	بدئيّات (بدائيّات)/ جراثيم
Archaeobacteria	من الجراثيم البدئيّة
ginine	أرجينين
romatic	عطريّ
Arthrobacter globiformis	من الجراثيم
Ascomycetes	زقيّات
Aspartate	أسبارتات
Aspartic	..الأسبارتيك
Aspergillus	من الأعفان
Assimilation	تمثّل
Assimilatory	تمثّلي
Asterionella	مشطورات
Asterionella formosa	
Asterionella japonica	
Autoclave	معقِّمة
Autolysins	محلّلات ذاتيّة
Autotroph	ذاتيّ التغذية
Autotrophic	..ذاتيّة التغذية
Auxotrophic	عوامل نموّ
Auxotrophy	تغذية أكسينيّة
Azolla	سراخس الماء
Azospirillium	من الجراثيم
Azotobacter	آزوتوباكتير

Damascus University

◄ B ►

Bacillus	عصيّات (جراثيم)
Bacillus cereus	
Bacillus megaterium	
Bacitracin	باستراسين
Bacteria	جراثيم
Bacterial	جرثومي
Bacteriocins	موادّ مبيدة للجراثيم
Bacteriodes	
Bactoprenol	باكتوبرينول
Balance	توازن
Basicladia	طحالب
Bathymodiolus thermophilus	بلح البحر
Bdellovibrio	
Beer	جِعة (البيرة)
Benefit	منفعة
Benzoic	..البنزويك
Binary	ثنائي
Biochemical	حيويّ كيميائيّ
Biochemistry	علم الكيمياء الحيويّة
Biological	حيويّ
Biology	بيولوجيا (علم الأحياء)
Biomass	كتلة حيويّة
Biosphere	محيط حيويّ

Damascus University

Biosynthesis	تركيب حيويّ
Biotic	حيويّ
Biotin	بيوتين
'astocladia ramosa	
ɜond	رابطة
Brackish	متوسّط الملوحة
Bradyrhizobium	
Brilliant green	الخُضرة الزاهية
Brown algae	طحالب سمراء
Brucellosis	داء البروسيلّا
Budding	تبرعم
Buffers	محاليل الصون
Butanediol	بوتانديول

◄ C ►

Calvin Cycle	حلقة كالفن
Calvin – Benson	كالفن – بينسون
Calyptogena magnifica	بطليموس أبيض
Candida utilis	
Capacity	سعة
Capsule	محفظة
Carbamoyl phosphate	كرباموﻳل فسفات
Carbamoylaspartate	كرباموﻳل أسبارتات
Carbamoyltransaminse	كرباموﻳل ترانس أميناز
Carbohydrates	سكّريّات

Carbon	كربون
Carbonic anhydrase	
Carboxylase	كربوكسيلاز
Carboxylation	كربُكسلة
Carboxysomes	كربوكسيزومات
Carcinogenic	مسرطِن
Carotenoids	كاروتينويدات
Carriers	حاملات (ناقلات)
Carrier loops	عُرى حاملة (ناقلة)
Catabolic	..الهدم
Catabolism	هدم
Catalase	
Catalytic Site	موقع الهدم
Catecholate	كاتيكولات
Cationic	شارديّ موجب
Cell	خليّة
Cell	..خلويّ
Cellobiose phosphorylase	
Cellulase	سليلاز
Centre	مركز
Ceriosporopsis	
Cetylpridenum chloride	كلوريد السيتيلبريدينوم
CH_3^-	زمرة الميتيل
Chaetocereus louderi	مشطورات
Chains	سلاسل

Change	تغيّر
Chemical	كيميائيّ
Chemically	على نحو كيميائيّ
Chemicals	موادّ كيميائيّة
Chemiosmotic	حلول كيميائيّ
Chemistry	كيمياء
Chemoautolithotroph	ذاتيّ التغذية المعدنيّة الكيميائيّة
Chemoheteroorganotroph	عضويّ التغذية الغيريّة الكيميائيّة
Chemolithoautotropic	ذاتيّ التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة
Chemolithotroph	ذاتيّ التغذية الكيميائيّة اللاعضويّة (المعدنيّة)
Chemostat	كيموستات
Chemotaxis	انتحاء كيميائيّ
Chitinase	كيتيناز
Chlamydia	متدثّرات
Chlamydia psittasi	متدثّرات
Chloramines	كلورأمينات
Chlorella	من الطحالب
Chlorine	كلورين
Chlorobium	
Chlorobium limicola	
Chloroflexus	
Chlorophyll	يخضور

Chloroplast	صانعة خضراء
Chloropseudomonas	
Cholera	هيضة (كوليرا)
Chromatium	
Citrate	سيترات
Citric (acid)	..الستريك (حمض الليمون)
Clostridium	من الجراثيم
Clostridium acetobutylicum	
Clostridium oceanicum	
Clostridium pasteurianum	
Clostridium tetani	جراثيم الكزاز
Clots	خثرات
Co enzyme – A esters	إسترات كو– إنزيمة (A)
CO_2	ثنائيّ أكسيد الكربون
Coccolithus	
Cofactors	عوامل مساعدة
Colony	مستعمرة
Commensalism	تكافل
Competition	تنافس، منافسة
Complex	معقّد
Composts	أسمدة عضويّة
Concentration	تركيز
Concepts	مفهوم
Condensation	تكثّف
Conformational	بنيويّ (تناسقيّ)
Conjugation	اقتران

Damascus University

Consumption	استهلاك
Continuous	مستمرّ
Copious Diarrhea	إسهال شديد
Copper protein	بروتين نحاسيّ
Corynebacterium	جراثيم الخنّاق
Cross-Links	روابط معترضة
Crustaceans	قشريّات
Crustose	قشريّ
Culture	مزرعة
Current	تيّار
Cutin	قشيرين
Cyanide	سيانيد
Cyanobacteria	جراثيم زرقاء
Cycle	حلقة
Cyclic	حلقيّ
Cyclopropane	حلقيّ البروبان
Cysteine	سيستين
Cytidine	سيتيدين
Cytidine diphosphate CDP	سيتيدين ثنائي الفسفات
Cytochrome	سيتوكروم
Cytochrome oxidase	سيتوكروم أوكسيداز
Cytophaga	من الجراثيم
Cytosine	سيتوزين
Cytotoxin	ذيفان خلويّ

Damascus University

◀ D ▶

Daphnia	برغوث الماء
Dark reactions	تفاعلات الظلام
Daughter	وليدة (بنت)
Deamination	نزع زمرة الأمين
Death phase	طور الموت
Decline phase	طور الانحدار
Dehydration	إزاحة جزيئة ماء، تجفاف
Dehyrogenase	ديهدروجيناز
Denitrification	نزع النتروجين
Deoxyribonuclease	دي أكسي ريبونكلياز
Deoxyribonucleotides	دي أكسي ريبو نكليوتيدات
Deoxythymidine	دي أكسي تيميدين
Derivatives	مشتقّات
Deoxyuridine	دي أكسي يوريدين
Dephosphorylation	إزالة الفسفرة
Depletion	استنزاف
Depth	عمق
Desulfotomaculum	
Desulfovibrio	
Desulfuromonas	
Detergents	منظّفات
Detoxify	يزيل سمّية
Diacylglycerol	ثنائي أسيل الغليسرول

Diatoms	مشطورات
Diamine (NH=NH)	ثنائيّ الأمين
Diamino pamilic acid	حمض دي أمينو باميليك
Digestion	هضم
Dihydroxyacetone phosphate	ديهدروكسي أسيتون فسفات
Dinitrophenol	ثنائيّ نتروفينول
Dinoflagellates	سوطيّات ناريّة
Diphosphate	ثنائيّ الفسفات
Dissimulatory	..المتباين
Distortion	تشوّه
Doubling time	زمن التضاعف
Dry	جفاف
Dunaleilla	
Dyes	أصبغة

◄ E ►

Earth	الأرض
Ecology	علم البيئة
Ectosymbiosis	علاقة التعايش الخارجيّ
Ectosymbiotic	ذو تعايش خارجيّ
Ectotoxin	ذيفان خارجيّ
Effect	تأثير
Electric gradients	ممالات كهربائيّة
Electron	..الإلكترون (صفة)
Electron	إلكترون
Embden – Meyerhof Pathway EMP	مسار إمبدن – ميرهوف

Endoenzymes	إنزيمات داخليّة
Endosymbiosis	علاقة التعايش الداخليّ
Endosymbiotic	ذو تعايش داخليّ
Endotoxin	ذيفان داخليّ
Energy-yielding	ناتج طاقة
Enteric Bacteria	جراثيم معويّة
Enterobacter	
Enterobacteriaceae	فصيلة الأمعائيّات
Enterococcus faecalis	مكوّرات معويّة لبرازيّة
Enterotoxin	ذيفان معويّ
Enterochelin	
Enterococcus	
Entnre-Doudoroff Pathway ED	مسار إنتنر- دودوروف
Entrococcus faecalis	
Environment	بيئة
Environmental	.. البيئيّ
Enzyme	إنزيمة
Epiphytes	طحالب ملتصقة
Erwinia	
Erwinia carotovora	
Erythrose 4- phosphate	إريتروز 4- فسفات
Escherichia	
Escherichia coli	
Essential	أساسيّ
Esterases	إستيراز
Estuarines	مصبّات الأنهار

Euglenoids	يوغلينات
Eukaryote	حقيقيّ النواة
Eukaryotic	حقيقيّ النواة (صفة)
Euphotic Zone	منطقة مضاءة
Eurithermophile	واسع الأُلفة للحَرّ
Euryhaline	واسع مدى الملوحة
Exoenzyme	إنزيمة خارجيّة
Exotoxin	ذيفان خارجيّ
Exponential	أسيّ
Exposure	تعرّض
Extracellular	خارج خلويّ
Extreme	..المفرط
Extreme Thermophiles	أليف الحرّ المفرط

◀ F ▶

Factor	عامل
Facultative	اختياريّ
FAD Flavin adenine Neucleotide	فلافين أدينين نكليوتيد
Fatty acyl co- A	أسيل كو إنزيمة A الدسم
Fatty acids	حموض دسمة
Fatty acid synthetase	فاتي أسيد سينِتتاز
Fermentation	تخمّر
Fermenters	مخمّرات
Ferredoxin	فيريدوكسين
Ferric Hydroxide	هدروكسيد الحديد

Damascus University

Fibronectin	فيبرونكتين
Filamentous	خيطيّ
Fission	انقسام
Fixation	تثبيت
Flagella	سياط
Flavobactrium	
Flexibacter elegans	
Flow	تدفّق
Foliose	ورقيّ
Food	..الغذاء (صفة)
Food	غذاء
Force	قوّة
Formation	تكوين
Formic acid (HCOOH)	حمض الفورميك
Formic Hydrogenlyase	فورميك هدروجينلياز (إنزيمة)
Fragmentation	تفتيت (تجزّؤ)
Frankia	
Free- living	حرّ المعيشة
Free	حرّ
Fructose 1,6-Bisphosphate Aldolase	فركتوز 1،6- ثنائيّ فسفات ألدولاز
Fructose bisphosphate	فركتوز ثنائيّ فسفات
Fruticose	ثمريّ
Fungi	فطريّات
Fusarium	

◄ G ►

Gamma Rays	أشعة غاما
Generation	إنتاج، جيل، نشوء
Generation Time	زمن الجيل
Genetic	وراثيّ
Genome	جينوم
Geobacter metallireducens	
Gliding Bacteria	جراثيم منزلقة
Glucokinase	إنزيمات غلوكوكيناز
Gluconeogenesis	تركيب السكّر
Gluconeogenic	..تركيب السكّر (صفة)
Glucose	غلوكوز
Glucose 1-phosphate	غلوكوز 1- فسفات
Glucose 6-phosphate	غلوكوز 6- فسفات
Glutamate	غلوتامات
Glutamate dehydrogenase (GDH)	غلوتامات ديهدروجيناز
Glutamate synthase	غلوتامات سينتاز
Glutamine synthetase	غلوتامين سينتتاز
Glyceraldehyde 3 – Phosphate	غليسر ألدهيد 3- فسفات
Glycogen	غليكوجين
Glycolytic	..التحلّل السكّريّ
Glycoprotein	غليكوبروتين
Glyoxylate	..الغليوكزيلات
Gonococci	مكوّرات بنيّة
Governing	محدّد

Gradual	تدريجيّ
Green algae	طحالب خضراء
Green nonsulfur bacteria	جراثيم خضراء لاكبريتيّة
Green sulfur bacteria	جراثيم كبريتيّة خضراء
Growth	نموّ
Guanine	غوانين
Guanine- monophsphate	غوانين أحادي الفسفات
Guanosine	غوانوزين
Gut	أمعاء

◄ H ►

Habitat	موطِن
Haemophilus influenzae	من الجراثيم
Halobacterium	من الجراثيم
Halobacterium salinarum	
Halophile	أليف الملوحة
Halotolerant	متحمّل للملوحة
Hemolycins	هيموليسين
Heterocysts	حويصلات متغايرة
Heterolactic	حمض اللبن غير المتجانس
Heterotroph	غيريّ التغذية
Heterotrophic Nitrification	نترجة غيريّة التغذية
Heterotrophic	غيريّ التغذية (صفة)
Hexose	هكسوز
Hexose monophosphate	هكسوز أحادي فسفات

Higher	الراقي
Homolactic	حمض اللبن المتجانس
Host	ثوي (مضيف)
Hyaluronic Acid	حمض الهيالورونيك
Hyaluronidase	هيالورونيداز
Hydrogenomonas	جراثيم الهدروجين
Hydrogenophaga	
Hydrogen sulfide	سلفيد الهدروجين
Hydrolase	هدرولاز
Hydrolysis	حلمهة
Hydrophobic	..الكاره للماء
Hydrophobic	كاره للماء
Hydroxamate	
Hydroxy butyrate	هدروكسي البيوترات
Hydroxy Fatty acids	حموض دسمة هدروكسيّة
Hydroxylamine	هدروكسيل أمين
Hyperthermophile	أليف الحرّ المفرط
Hyphomicrobium	
Hypochlorite	هيبوكلوريت
Hypochlorous (HCl)	حمض تحت الكلوريّ
Hypothesis	فرضيّة

◀ I ▶

Increasing	إفراط
Infection	أخماج، عدوى

Damascus University

Initial	أوليّ
Inoculum	لقاح
Inorganic	لاعضويّ
Inosinic	حمض الإينوسينيك
Interact	تتآثر
Interbridge	جسر داخليّ
Interfere	تتداخل
Introduction	مدخل
In Vitro	في الزجاج
Iron	حديد
Isocitrate dehydrogenase	إيزوسترات ديهدروجيناز
Isocitrate layase	إيزوسترات لياز
Isomerase	إيزوميراز
Isoleusine	إيزوليوسين

◄ K ►

KDPG aldolase	
Ketokonazole	
Kinase	الكيناز
Klebsiella	كليبسيلا
Krebs	حلقة كريبس
krill	قشريات الكرل

◄ L ►

Labyrinthula macrocystis	
Lactate	لاكتات

Lactate Dehydrogenase	لاكتات ديهيدروجيناز
Lactic	..اللبن
Lactobacillus	
Lactobacillus plantarum	
Lactoferrin	لاكتوفيرين
Lag phase	طور الركود
Legumes	بقوليّات
Lichens	أشن
Ligase	ليغاز
Light compensation	تعويض ضوئيّ
Light reactions	تفاعلات الضّوء
Limiting	محدّد
Lipid	دهون
Lipoteichoic Acid	حمض ليبوتيكويك
Liquid	..السوائل
Lithotrophic	معدنيّة التغذية
Lithtrophy	تغذية معدنيّة
Logarithmic	لوغاريتميّ
Log phase	طور الانفجار
Lyase	لياز
Lyophilization	تجفيد
Lysed	محلّل
Lysine	ليسين
Lysosomes	ليزوزومات

Damascus University

◄ M ►

Macromolecule	جزيئة كبيرة
Macrophages	عاثيات (أو بالعات) الكبيرة
Macrophytes	نباتات كبيرة
Magnetic Field	الحقل المغناطيسي
Magnetosomes	جسيمات مغناطيسيّة
Magnetospirillum magnetotacticum	
Magnetotaxis	انتحاء مغناطيسيّ
Malate synthase	مالات سينتاز
Malonyl_CoA	مالونيل كو (A)
Maltase	
Maltose phosphorylase	
Matrix	منطقة (ملاط)
Maximum	قصوى
Mechanic	آليّ
Mechanically	على نحو آليّ
Mechanism	آليّة
Membrane	غشاء
Menaquinone MK	الميناكينون
Meningitis	التهاب السحايا
Meningococci	جراثيم التهاب السحايا
Mercurochrome	دواء أحمر
Mesophile	أليف الاعتدال
Metabolic	..الاستقلاب، استقلابيّ

Damascus University

Metabolism	استقلاب
Metabolites	مستقلَبات
Methane gas	غاز الميتان
Methanococcus	ميتانوكوكس
Methanogenesis	عملية إنتاج الميتان
Methanogens	جراثيم الميتان
Methanotroph	ميتانيّ التغذية
Methionine	متيونين
Method	طريقة
Methodology	طرائق
Methylotroph	ميتيليّ التغذية
Microaerophilic	أليفة قلّة الأكسجين
Microbes	أحياء دقيقة
Microbial	..الأحياء الدقيقة
Microbiology	الميكروبيولوجيا، علم الأحياء الدقيقة
Microbiota	جملة الأحياء الدقيقة
Microcins	موادّ مبيدة لأنواع أخرى
Micrococcus	
Microorganisms	أحياء دقيقة
Microvibrio	
Minimum	الأدنى
Mixed Acid	مزيج حمضيّ
Modified	محوَّر
Moisture	رطوبة

Damascus University

Molybdenum	موليبدن
Molds	أعفان
Molecular	جزيئيّ
Molecule	جزيئة
Monocarboxylic acids	حموض أحاديّة الكربوكسيل
Monoculture	المزرعة الواحدة
Monomers	أحاديّات الجزيئة (المونوميرات)
Monophosphate	أحادي الفسفات
Morphological	وصفيّ
Mucor	
Mucor rouxii	
Mudflats	مسطّحات الطينية
Multicellular	عديد الخلايا
Mutants	طافرات
Mutualism	تبادل
Mycelium	أفطورة (مشيجة)
Mycobacterium tuberculosis	جراثيم السل
Mycosphaerella	
Myxotrophs	مختلط التغذية

◄ N ►

$N:NH_4^+$	نتروجين الأمونيا
$N:NO_3^-$	نتروجين النترات
NAD Nicotin Amide	نيكوتين أميد
NADP Nicotin amide Diphosphate	نيكوتين أميد ثنائيّ الفسفات

Damascus University

N-Acetylglucoseamine NAG	N- أستيل غلوكوز أمين
N-acetylmuramic acid NAM	حمض N - أستيل موراميك
NAG	N- أستيل غلوكوز أمين
NAM	حمض N - أستيل موراميك
Negative	سلبيّ
Neisseria gonorhoeae	
Neisseria meningitides	نيسيريا سحائيّة
Neurotransmitter	نواقل عصبيّة
Neutrophile	أليف الاعتدال
Niche	موطئ
Nitrate	نترات
Nitrate reductase	نترات ريدوكتاز
Nitric oxide NO	أكسيد النتريك
Nitric oxide reductase	نتريك أكسيد ريدوكتاز
Nitrification	عمليّة النترجة
Nitrifying Bacteria	جراثيم النترجة
Nitrite	نتريت
Nitrite reductase	نتريت ريدكتاز
Nitrobacter	نتروباكتر
Nitrogen	نتروجين
Nitrogenase	نتروجيناز
Nitrogen fixers	مثبّتات النتروجين
Nitrosamines	نتروزأمينات
Nitrosococcus	نتروزوكوكس
Nitrosomonas	
Nitrous oxide reductase	نتروز أكسيد ريدكتاز

Nocardia	
Noncyclic	غير حلقيّ
Nonionic	غير الشارديّ
Nonliving	لاحيّ
Normal	طبيعيّ
Nostoc	نوستوك
Noxious	ضارّ
Nucleoside	نكليوزيد
Nucleosidtriphosphates	نكليوزيدات ثلاثيّة الفسفات
Nucleotide	نكليوتيد
Nutrient	..المغذيّ
Nutrients	مغذّيات
Nutritional	التغذية، الغذائيّة
Nystatin	

◄ O ►

O-acetyl serine	O- أستيل السيرين
Obligate	إجباريّاً
Oleic acid	حمض الأوليك (الزيت)
Ontogenesis	تنامي
Ontogenetic	.. التناميّ
Optimum	أمثل
Oral Bacteria	جراثيم فمويّة
Organism Methodology	طرائق العضويّة
Organisms	عضويّات، أحياء

Organization	تنظيم
Organotrophic	عضويّة التغذية
Orotic	..الأوروتيك
Ortidine	أورتيدين
Oscillatoria	من الطحالب الزرقاء
Oscillatoria erythrea	نوع من الطحالب الزرقاء
Osmotic lysis	تلف (تحلّل) حلوليّ
Osmotic	..الحلول
Oxaloacetate	أوكزالو أسيتات
Oxidation	أكسدة
Oxidative	تأكسديّ
Oxidoreductase	إنزيمات أوكسيدو ريدوكتاز
Oxygen	أكسجين

◄ P ►

Parasite	طفيليّ
Parasitism	تطفّل
Passive	سلبيّ
Pasteur effect	تأثير باستور
Pasteurization	بسترة
Pathogenic	ممرض
Pathogenicity	إمراض
Pathway	مسار
Patterns	نماذج
Penicillin	بنسلين

Penicillium	بنسليوم
Pentapeptide	ببتيد خماسيّ
Pentose Phosphate PP	بنتوزفسفات
Pentose Ribose 5- phosphate	بنتوز ريبوز 5- فسفات
Pentose Ribulose 5- phosphate	بنتوز ريبولوز 5- فسفات
Peptedoglycan	ببتيدوغليكان
Peptide	ببتيد
Pesticide	مبيد
Pressure	ضغط
periodical	دوريّ
Permease	بروتينات النقل
Peroxidase	بيروكسيداز
Phaeocystis pouchettii	عوالق
Phagocytosis	عمليّة البلعمة
phase	طور
Phenylalanine	فينيل الألانين
Pheophytin a	فيوفيتين (a)
Phosphatase	
Phosphaidylethanolamine	فسفاتيديل إيتانول أمين
Phosphatidic acid	حمض الفسفاتيديك
Phosphoadenosine 5- phosphor sulfate PAPS	فسفوأدينوزين 5- فسفو سلفات
Phosphoenol pyruvate	فسفو إينول بيروفات
Phosphoglyceric acid	حمض فسفو الغليسريك
Phosphoketolase	فسفو كيتولاز

Phospholipid phosphatidylseriene	فسفوليبيد فسفاتيديل سيرين
Phospholipid	دهون فسفورية
Phosphorylation	فسفرة
Phosphatase	فسفاتاز
Phosphofructokinase	فسفو فروكتو كيناز
Phosphorolysis	تحلّل فسفوري
Phosphorus	فسفور
Phosphoryl (PO_3^{-2})	فسفوريل
Phosphorylase	فسفوريلاز
Photoautolithotroph	ذاتيّ التغذية المعدنيّة الضوئيّة
Photoheteroorganotroph	ذو التغذية الغيريّة الضوئيّة
Photoheterotrophy	تغذية غيريّة ضوئيّة
Photons	فوتونات
Photophosphorylation	فسفرة ضوئيّة
Photoreceptors	مستقبِلات ضوئيّة
Photosynthesis	تركيب ضوئيّ
Photosynthetic	بالتركيب الضوئيّ
Photosystem I	نظام ضوئيّ أوّل
Photosystem II	نظام ضوئيّ ثاني
Phototaxis	انتحاء ضوئيّ
Phototrophy	تغذية ضوئيّة
Phycobiliprotein	فيكوبيليبروتين
Phycocyanin	يزروق
Phycoerythrin	يحمور
Phycomycetes	فطريات طحلبيّة

Phycosphere	محيط طحلبيّ
Phyllosphere	محيط ورقي
Phymatotrichum	
Physical	فيزيائيّ
Physiology	فيزيولوجيا
Phytoplankton	عوالق نباتية
Piericidin	بيريسيدين (صادّة الحيويّة)
Pigments	أصبغة
Pili	أهداب
Plants	نباتات
Plasma membrane	غشاء سيتوبلاسميّ
Plasma	سيتوبلاسميّ
Plasmids	بلاسميدات
Plasmolysis	انكماش
Plastoquinone	بلاستوكينون
Poly- ß-hydroxybutyrate	بولي بيتا هيدروكسي بيوترات
Polymers	عديدات الجزيئة (بوليميرات)
Polysaccharides	عديدات السكّر
Population	جماعات
Positive	إيجابيّ
Potentials	ذو كمون
Powerful	قويّ
Precursors	أسلاف
Pressure	ضغط
Primary	أوليّ

Damascus University

Principles	مبادئ
Prochloron	
Prokaryotes	بدائيّات النواة
Prokaryotic	..بدائيّات النواة
Propeonibacterium	جراثيم حمض البروبيونيّ
Propionic	..البروبيونيك
Prosthetic group	زمرة منضمّة (متمّمة)
Protease	
Protein	بروتين، ..البروتين
Proteus	
Protonmotive force PMF	قوة دفع البروتون
Protozoa	أوالي حيوانيّة
Protrusion	نتوء صغير
Prymnesin	مادّة البرمنزين
Prymnesium parvum	طحالب
Pseudomonas	
Pseudomonas aeruginosa	
Psychrophile	أليف القرّ
Psychrotolerant	متحمّلة للبرودة
Psychrotroph	قريّ التغذية
Pure	نقيّ
Purines	بيورينات
Purple Bacteria	جراثيم أرجوانيّة
Purple nonsulfur bacteria	جراثيم أرجوانية لاكبريتيّة
Purple sulfur bacteria	جراثيم أرجوانيّة كبريتيّة
Pyrenomycetes	زقّيات دورقيّة

Pyridoxal phosphate	بيريدوكسال فسفات
Pyrimidines	بيريميدينات
Pyrophosphate	بيروفوسفات
Pyrrole	حلقات بيرول
Pyruvate carboxylase	بيروفات كربوكسيلاز
Pyruvate dehydrogenase	بيروفات دي هيدروجيناز
Pyruvate kinase	بيروفات الكيناز
Pyruvate	بيروفات
Pyruvic acid	حمض البيروفيك

◄ Q ►

Quinones	كينونات

◄ R ►

Racemase	راسِماز
Radiation	إشعاع
Reaction	تفاعل
Receptors	مستقبِل
Red algae	طحالب حمراء
Reduction	إرجاع
Reduced	مرجعة
Reductive	مرجع
Regeneration	إعادة التكوين
Relationships	علاقات
Reoxidation	إعادة أكسدة

Repellent	مادّة طاردة
Reproduction	تكاثر
Reserve	مدّخرة
Resistance	مقاومة
Respiration	تنفّس
Reversed	عكسيّ
Rhizobium	جراثيم العقد النتروجينيّة
Rhizofidium planktonicum	
Rhizosphere	محيط جذريّ
Rhodobacter sphaeroids	
Rhodomicrobum	
Rhodospirillum	
Ribonucleic	نوويّة ريبيّة
Ribonucleotides	ريبونكلوتيدات
Ribose 5- phosphate	ريبوز 5- فسفات
Ribulose- 1,5- biphosphate carboxylase	ريبولوز 1، 5- ثنائي فسفات الكربوكسيلاز
Rickettsias	ريكتسيات
Riftia pachyptila	ديدان رفتية
Ruminococcus	
Ruminococcus albus	
Ruminococcus flavefaciens	
Running	جريان

◀ S ▶

Salinity	ملوحة

Salmonella	
Salmonalla typhosa	
Salmonela paratyphi	سلمونيلا نظيرة التيفيّة
Salmonella typhi	سلمونيلا تيفيّة
Salmonella typhimerium	
Sedoheptulose 7- phosphate	سيدو هيبتولوز 7– فسفات
Selective	اصطفائيّ
Self- assembly	تجمّع ذاتيّ
Self-purification	تنقية ذاتيّة
Septum	حاجز
Serine	سيرين
Serratia	
Serratia marcescens	
Shellfish	محار
Shigella	
Shigella dysenteria	عصيّات زحاريّة
Shigella dysenteriae	
Shrimp	درقة القريدس
Siderophores	حاملات الحديد
Site	موقع
Skeletonema	
Skeletonema costatum	
Social	اجتماعي
Sodium lauryl sulfate	سلفات لوريل الصوديوم
Special	خاصّ
Species	أنواع

Damascus University

Specific	نوعيّ
Spirillum	جراثيم
Spirpchete of Syphilis	ملويّات مسبّبة للزهري
Spontaneous	تلقائيّ
Sporocytophaga myxococcoides	
Sporotrichum	
Sporulation	تبوُّغ
Spreading	انتشار
Staphylococci	مكوّرات عنقوديّة
Stage	مرحلة
Staphylococcus aureus	
Starvation	جوع
Starch	نشاء
Stationary phase	طور الثبات
Stenohaline	ضيّق مدى الملوحة
Stenothermophiles	ضيّق الألفة للحرّ
Steps	خطوات
Sterilization	تعقيم
Stratification	تطبّق
Storage	خزن
Streptococci	مكوّرات عقديّة
Streptococcus	
Streptococcus cremoris	
Streptococcus pneumonia	
Streptococcus pyogenes	
Streptokinase	ستربتوكيناز

Damascus University

Strict	صارم
Stroma	حشية
Stromal lamellae	صُفيحات الحشية
Structural	بنيويّ
Structure	بُنية
Sub-Surface	تحت السطح
Substrate-level	مستوى المادّة الأوليّة
Substrates	موادّ أوليّة
Sub-terminal	تحت النهائيّ
Succinic	سوكسنيك
Succcinyl-Co A	سوكسينيل كو (A)
Sucrase	
Sucrose phosphorylase	
Sugar Phosphate	فسفات السكّر
Sugars	سكّريّات
Sulfate	كبريتات
Sulfhydryl group	زمرة السلفدريل
Sulfolobus	
Sulfolobus brierleyi	
Sulfonamide	سلفوناميد
Sulfur- oxidizing	مؤكسدة للكبريت
Sulfur	كبريت
Superoxide dismutase	
Surface sites	..المكان
Surface tension	توتر سطحيّ

Surface	سطحيّ
Symbiosis	تعايش
Symbiotic	متعايش
nthesis	تركيب

◄ T ►

Taxis	انتحاء
Terminal Oxidase	إنزيمات التأكسد النهائيّة
Tertiary	ثالثيّ
Temperature	درجة الحرارة
Thermocline	منطقة الانحدار الحراري
Thermoduric	متحمّل للحرّ
Transamination	نقل زمرة الأمين
Transpeptidation	نقل الببتيد
Transport	نقل
Tumor cells	خلايا الأورام
Turbidity	عكر
Thermal	حراريّ
Thermobacteroides	
Thermomicrobium	
Thermomicrobium roseum	
Thermophile	أليف الحرّ
Thermoplasma	
Thiobacilli	جراثيم كبريتيّة
Thiobacillus	

Thiobacillus denitrificans	
Thiobacillus theooxidans	
Thioesters	إسترات كبريتيّة
Thioredoxine	تيوريدوكسين
Thiospirillum	
Threonine	تريونين
Thymine	تيمين
Toxin	ذيفان
Transaldolase	ترانس ألدولاز
Transaminase	ترانس أميناز
Transferase	إنزيمات الترانسفِراز
Transferrin	ترانس فيرين
Transketolase	ترانس كيتولاز
Trend	توجّه
Triacylglycerol	ثلاثي أسيل الغليسرول
Triarimol	
Tricarboxylic Acid Cycle TCA	حلقة الحمض ثلاثيّ الكربوكسيل
Tricarboxylic	ثلاثيّ الكربوكسيل
Triforine	
Trimethoprim	
Tri-phosphate	ثلاثي الفسفات
True	حقيقيّ
Tryptophane	تربتوفان
Tuberculosis	سلّ

Type	نمط
Typhoid fever	حمّى التيفود
Tyrosine	تيروزين

◄ U ►

UDP-glucoronic acid	UDP- حمض غلوكورونيك
Ultracellular	خلويّ دقيق
Uncouplers	عوامل فكّ الاقتران
Unicellular	وحيد الخليّة
Unsataraterd	غير مشبع

◄ V ►

Valinomycin	فالينوميسين
Vibrio	ضمّات
Vibrio cholerae	جراثيم
Virulence	فوعة
Viruses	فيروسات (بنية لاخلويّة)

◄ W ►

Wall	جدار
Ways	أساليب
White Blood Cells	خلايا الدم البيضاء
Winy fermentation	تخمّر كحوليّ
Xanthomonas	

Damascus University

◄ X ►

Xerophile	أليف للجفاف

◄ Y ►

Yeasts	خمائر
Yield	ناتج (مردود)

◄ Z ►

Zooplankton	عوالق حيوانيّة
Zostera marina	أعشاب البحر
Zymomonas	

جامعة دمشق
Damascus University

جامعة دمشق
وقل رب زدني علما
Damascus University

المراجع References

بوني، إدوارد (1998). العوالق النباتيّة، ترجمة علي الحميدان وابراهيم عارف، منشورات جامعة الملك سعود، الرياض، السعودية.

تشيلدْرِس، ج – فِلْبك، هـ – سوميرو، ج.ن (1987). تعايش في أعمال البحر، مجلة العلوم، المجلد 3 العدد 5 – 1987، الكويت.

حمد، ابتسام (2005). ميكروبيولوجيا الهواء والتربة. منشورات جامعة دمشق، كليّة العلوم.

حمد، ابتسام – علي نظام، عدنان (1998). الفيروسات والجراثيم. منشورات جامعة دمشق، كلية العلوم.

علي نظام، عدنان (2004). ميكروبيولوجيا المياه. منشورات جامعة دمشق، كليّة العلوم.

علي نظام، عدنان – الأشقر، كمال (2007). بيولوجيا الأحياء الدقيقة. منشورات جامعة دمشق، كليّة العلوم.

عيّاش، عبد الكريم (1994). الاستقلاب النباتيّ (2) – التركيب الضوئي والكيميائيّ، منشورات جامعة تشرين، 1994.

يوسف، نهاد (2005). ميكروبيولوجيا التربة والهواء. منشورات جامعة حلب، كليّة العلوم.

Bell, W. and Mitchell, R. (1972). Biol. Bull. Woods Hole, 143, 256-77.

Bernal G. (1956). Science in history Society Moscow, Inastronnie Literature, 735 p. (p. 473).

Brock Thomas D. Madigan Michael T. Martinko John M. and Parker Jack (1994). Biology of Microorganisms, 7th edition. Prentice hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Broda E. (1978). Evolution of Bioenergetic Processes. Moscow, Mir, 303p. (p.24).

Brunswick N. (1955). Perspectives and Horizons in Microbiology, Butgers University Press, 220p. (p108).

Canter, H. And Lund, J.W.G. (1951). Ann Bot., 15, 359-71.

Delova G. V., Kuznetsova T. T. (1988). Microceonosis on Plant Lives. In book: Plant and Soil Microflora, Nauka, Sibirsk Division, p. 32-45.

Florkin M. (1972). A history of biochemistry. Vol. 30. Amsterdam; L.: N.V.: Elsevier Publications. Co., 473p. (p.137)

Droop, M. R.and Elson, K.G.R. (1966), Nature, Lond., 211, 1096-7.

Gusev M., Nikition K.m (1979). Cyanobacteria (Physiology and Metabolism, Moscow, Science.

Gutina V. H. (1988). Essays in History of Microbial Physiology. Moscow, Nauka, 200p. (p. 70, 83, 88).

Joklik W. K., Willett H. P., Amos D. B. (1980). Zinsser Microbiology, Seventeenth Edition. Copyrghit © by Appleton-century-crofts, A Publishing Division of Prentice-Hall, Inc.

Kaiser Gary (1998). Kaiser's Microbiology Copyright © Gary E. Kaiser. Updated: Sept. 28, 1998.

Karstram H. (1930). Über die Enzymbildung in bakkterien. Helsingiors, 149 p.

Kenneth Todar (1998). Todar's Online Textbook of Bacteriology, Bact-logy 303 Main Page, Edited on Marc 25, 1998. Univ. of Wisconsin-Madison, Dep-t of Bacteriology.

Kluyver A. Van-Nil K. (1959). Contribution of Microbes in Biology, Moscow, Inastronie Literature 194. (p.81).

Kogure, K., Simidu, U. And Taga, N. (1979). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 36, 201-15.

Meisel M. N. (1955). Use of Isotopes in Microbiology // Isotopes in Microbiology. M. Pub. AS USSR, p.5-8.

Neidhardt Frederick C., Ingraham John L., and Schaechter Moselio. (1990). Physiology of the Bacterial Cell. A Molecular Approach. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. Printed in USA.

Paerl, H. W. and Kellar, P.E. (1978). J. Phycol., 8, 361- 4.

Palade G. E. (1964). The Organization of Living Matter. Vol. 52, p. 613 – 634, //Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. (p.613).

Pasteur L. Discussion avec M. M. Frémy et Trécul sur l'orogine et nature des ferments //Ibid. p.367-416.

Pechurkin N. S. (1981). Mixed flowing cultures and Microorganisms – New Stage in Development of theoretical and Applied Microbiology //Mixed flowing cultures of Microorganisms, Novosibirsk. Nauka, 194p. (p.3).

Perquin L. H. C. (1938). Bijdrage tot de kennis der oxydative dissimilatie van aspergillus niger vant thiegem. Delft, 240p.

Prescott Lansing M., Harly John P., Klein Donald A. (1996). Microbiology, Wm. C. Brown Publishers, Copyedited by Beatrice Sussman, 935 p.

Rabotnova I. L. (1975). Physiological change of Microorganisms and its regulating // Success of Microbiology. M. Nauka, №10. p.120-130.

Rabotnova I. L. (1980). On Studying of Physiological state of investigated Microorganisms // Microbiology, 1980, T.49, vol. 4. p.634-638.

Rabotnova I. L. (1983). Final observations on Discussion dedicates to physiological state of investigated microorganisms // Microbiology. 1983, T.52.vol.1. p.166.

Schwann Th. (1910). Mikroskopiache Untersuchungen Über die Übereinstimmung in der Struktur und Wachsrume der thier und Pilanzen. Leipzig: Engelmann. 270p. (p. 194).

Schlegel H. G. (1985). General Microbiology, second Edition, Moscow, Mir, 1987.

Sieburth, J.McN. (1968). Advances in Microbiology of the sea , 63-94. #

Sieburth, J.McN. (1979). Sea microbes , Oxford University Press.

Verner A. R. (1964). Contribution to relation between phytocide activity, epiphytic plant Microflora. In book: Phytoncides national economy. Kiev, Naukova dumka, p. 56 – 58.

Tortora, G. J., Funke, B. R., Case, C. L. (1995). Microbiology. An Introduction. Fifth Ed. The Benjamin/ Cummings Publishing, Co., Inc., Redwood City, CA.

Wilkinson J. E. (1972). Introduction to Microbiology, Oxford; L.: Blackwell Sci. Publ. 116p. (p. 51).

http://www.bact.wisc.edu/bact100/Lecture9_10.doc

http://www.indstate.edu/thcme/micro/flagella.html

http://www.sysbio.org/technologies/mcdl.stm

http://www.microbelibrary.org.(© Frederick C. Michel.

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

اللجنة العلميّة

الأستاذ الدكتور
عدنان علي نظام

الأستاذ الدكتور
دياب أبو خرمة

الأستاذ الدكتور
وفاء بغدادي

التدقيق اللغويّ

الدكتور
محمد موعد

Damascus University

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

التحليل العددي(1)

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University