الفصل الاول

النمو الجنيني في الحشرات

Embryology of Insect

يتناول هذا الفصل دراسة مراحل تكوين ونمو الجنين من أخصاب البيضة الى أن يكتمل نمو جميع أعضاء الجنين . كقاعدة عامة يبدأ النمو الجنيني بعد وضع البيض مباشرة ، وفي بعض الحشرات يبدأ قبل ذلك حيث تحفظ الانثى بيضها الملقح داخل قناة المبيض المشتركة أو في المهبل ، وفي أنواع أخرى يكتمل النمو الجنيني بداخل الام حيث تلد كما في الحشرات الولودة مالمن وذبابة Mallophagus

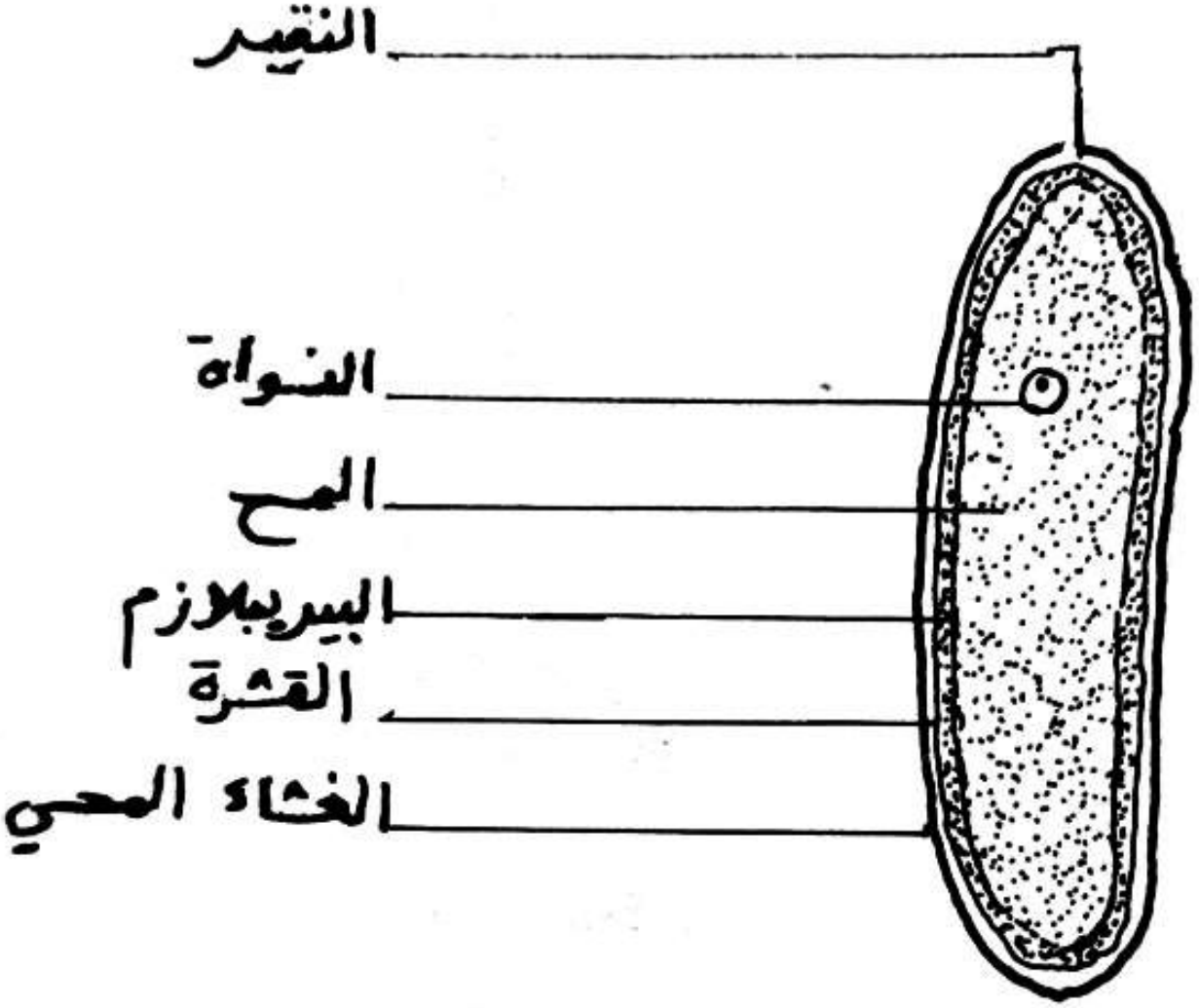
شكل وتركيب البيضة :

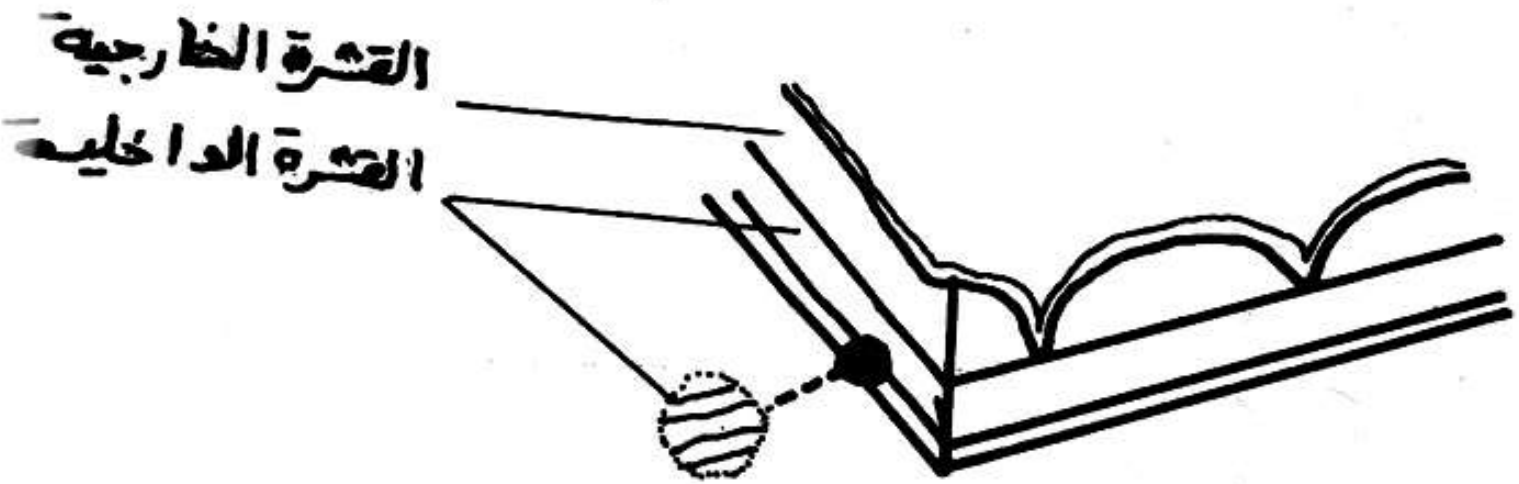
The egg : Form and Structure (شكل ١ ، ٢ ، ٣) .

يختلف شكل البيض بأختلاف أنواع الحشرات فقد يكون شكلها بيضوي ومقوس قليلا كما في رتبة مستقيمة الاجنحة Orthoptera والعديد من أفراد رتبة غشائية الاجنحة Hymenoptera أو تكون مخروطية كما في بيض فراشة اللهانة .

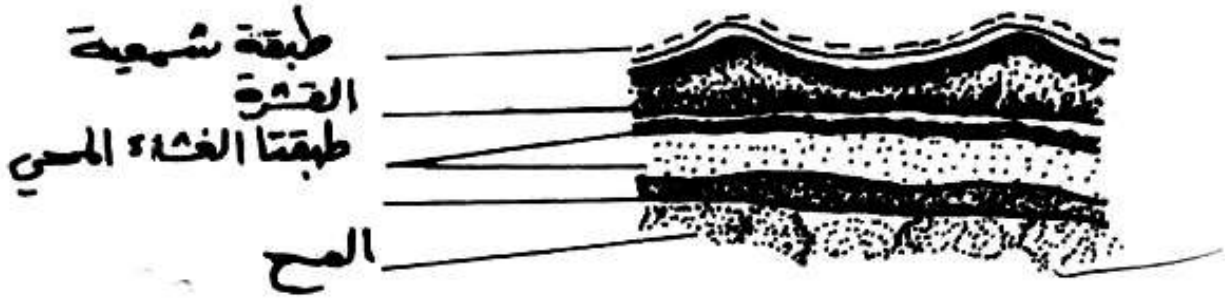
ويوجد في بيض بعض أنواع الحشرات غطاء في الجهة الامامية يسمى بالقلنسوة Operculum كما في بق الفراش من رتبة نصفية الاجنحة .

البيضة النموذجية عبارة عن خلية جانبية التناظر مغلفة من الخارج بقشرة (Chorion) سميكة ، تفرزها الخلايا الحوصلية Follicle Cells الموجودة في المبيض ، وتتميز هذه القشرة عادة بطبقتين رئيسيتين، الاولى القشرة الخارجية Exochorion وتتكون من مادة الكوريونين Chorionion التي تماثل في تركيبها مادة الكيوتيكيولين (وهو بروتين دهني Lipoprotein) في كيوتكل الحشرة ، وفي بعض الحشرات توجد على سطح القشرة الخارجية طبقة رقيقة من الشمع وظيفتها تقليل فقدان الماء من البيضة ، أما الطبقة الثانية فتسمى بالقشرة الداخلية Endochorion وتتكون من خمس طبقات غنية بمركبات عديدة الفينولات Polyphenols . يلي القشرة الغشاء المحيط Vitelline membrane الذي ينشأ من جدار البويضة (Oocyte) وهي


النقير
النواة
المح
البيربلازم
القشرة
الغشاء المحي



شكل ٢ : مقطع عرضي في قشرة البيضة لبقة الرودنياس
(عن Beament في Wigglesworth 1972)



شكل ٣ : مقطع عرضي للقشرة والاغشية المحية في النطاط Melanoplus
(عن Silfer في Wigglesworith 1972) .

مازالت داخل المبيض ، ويتكون هذا الغشاء أحيانا من طبقتين كما في رتبة ثنائية الاجنحة حيث تحيط الطبقة الداخلية ببلازما البويضة . أما الخارجية فتكون سميكة وخشنة ، وفي المراحل المتأخرة من نمو وتطور البيضة تتكون طبقة أخرى تحت الغشاء المحي وتسمى بالكيوتكل المصلي Serosal cuticle الذي يحيط ببروتوبلازم البيضة

يتميز هذا البروتوبلازم الى طبقتين ، الخارجية رقيقة وكثيفة وخالية من المح تقع تحت الغشاء المحي مباشرة وتسمى الطبقة ماحول البلازما Periplasm ، والاخرى داخلية تحيط بالنواة وتحوي على الشبكة السايتوبلازمية التي تضم بداخلها المح Yolk والنواة Nuclus والتي تقع في أو قرب مركز البيضة ،

توجد في القشرة قنوات صغيرة تسمى كل منها بالفويهة أو النقير (Micropyle) تختلف اعدادها بأختلاف الحشرات ، ففي بيض معظم حشرات ثنائية الاجنحة يوجد نقير واحد فقط بينما في حشرات عائلة الجراد Acrididae يوجد 30-40 نقيرا ، وعن طريق هذه القنوات تدخل الحيوانات المنوية وكذلك ينتشر الاوكسجين الى داخل البيضة . (Cole , Hinton في Wigglesworth, 1978 Chapman 1972).

أخصاب ونضوج البويضات : -
Fertilization and Maturation of Oocytes

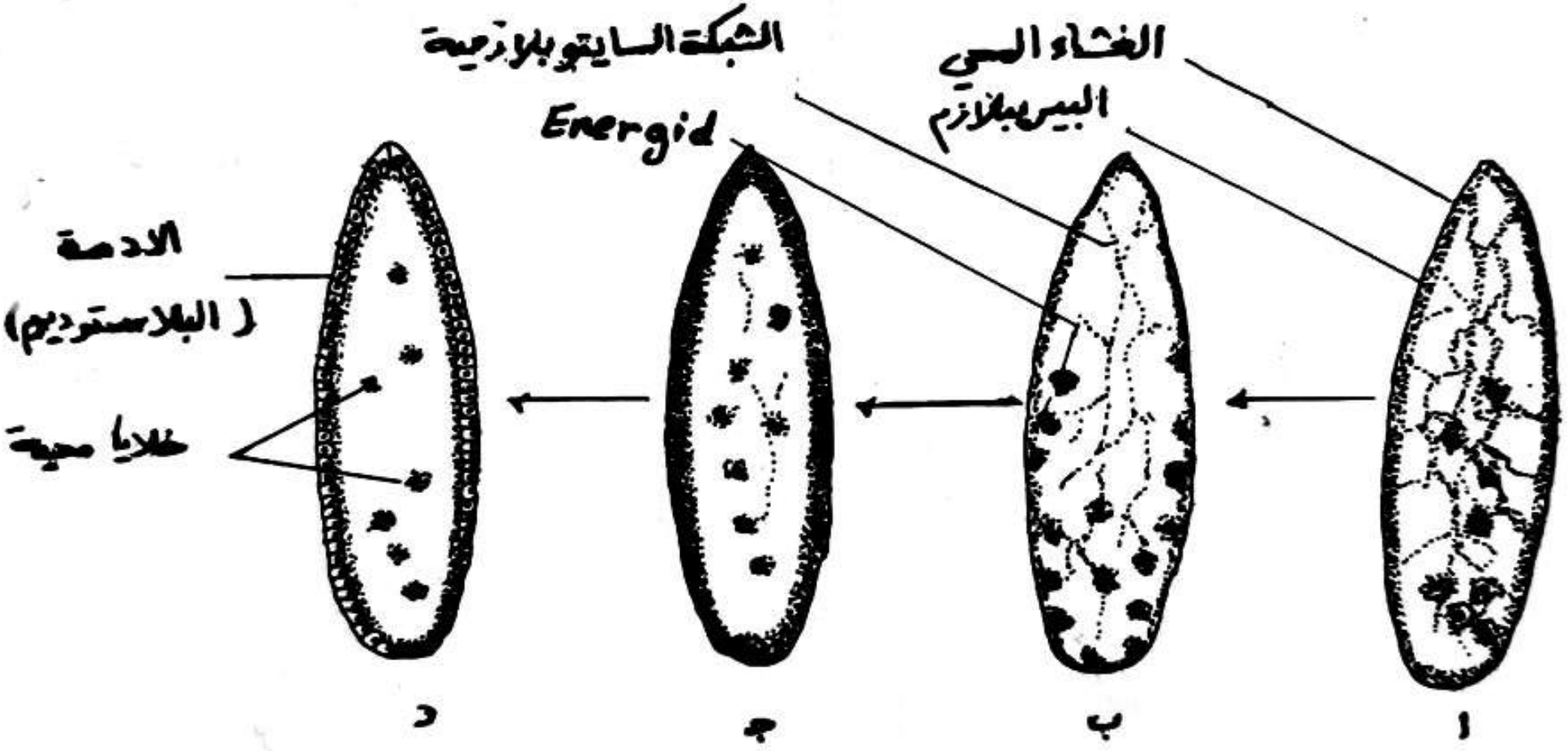
يحدث الاخصاب بعد الانتهاء من تكوين قشرة البويضة وقبل وضع البيض بفترة وجيزة . فعندما تصل البويضة امام فتحة قناة القابلة

المنوية Spermatheca ينطلق عدد من الحيوانات المنوية لتدخل البويضة من فتحة النقير ، غير أن الاخصاب يتم بواسطة حيوان منوي واحد أما البقية فتحلل ، ولكن في بعض الحشرات كالدروسوفلا يدخل البويضة حيوان منوي واحد فقط. (Chapman 1978).

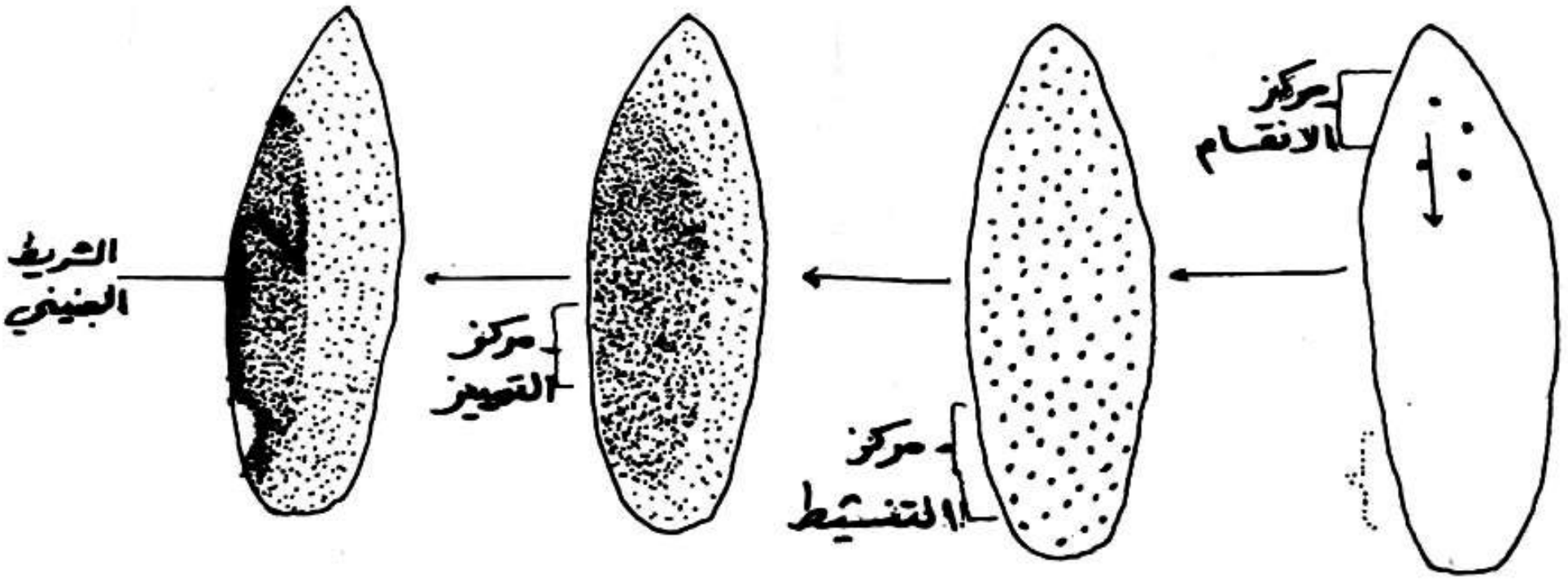
ليس هناك أتفاق حول كيفية خروج الحيوانات المنوية من القابلة المنوية ، فقد لوحظ في بعض الحشرات وجود عضلة ضاغطة للقابلة المنوية يعتقد أن تقلصها يؤدي الى خروج الحيوانات المنوية، ومن جانب اخر هناك دراسات على بعض حشرات رتبة غشائية الاجنحة تشير الى ان خروج الحيامن يتم بسبب تغير حموضة القابلة المنوية نتيجة افراز خاص من غدة القابلة المنوية Spermathecal gland (King 1962).

تبدأ البويضة بالنضوج بعد دخول الحيوان المنوي مباشرة حيث يحدث الانقسام الاختزالي، وتتحد النواة الاولية الذكرية مع النواة الاولية الانثوية لتكوين النواة المخصبة Zygote المحتوية على العدد الكامل من الكروسومات ، وبعد ذلك تهاجر النواة المخصبة الى مركز الخلية وتنقسم عدة انقسامات أعتيادية لتكوين عدة نوى وتحاط كل منها بسايتوبلازم رقيق يزداد سمكه بمرور الوقت نتيجة أضافة مواد من الشبكة السايتوبلازمية وتسمى هذه النوى المحاطة بالسايتوبلازم بـ Energids وتتجه معظم هذه النوى الى طبقة ماحول البلازما لتترتب بشكل طبقة من الخلايا تسمى الادمة Blastoderm . وتحصل طبقة الادمة على المواد الغذائية من الشبكة السايتوبلازمية لتزداد سمكا ولذلك نلاحظ أختفاء الشبكة السايتوبلازمية في سايتوبلازم البيضة عند أكتمال تكوين طبقة الادمة ، أما النوى الباقية في سايتوبلازم البيضة فتسمى بالخلايا المحية Yolk cells أو Vitellophage (لاحظ شكل 4) وظيفتها انتاج سائل خاص يساعد على تقلصات المح كما وتقوم بتكوين سايتوبلازم جديد لتعويض الخلية عن السايتوبلازم المفقود نتيجة تكوين طبقة الادمة ويعتقد أنها تقوم أيضا بافراز انزيمات خاصة تحلل المح للاستفادة منه خلال فترة النمو الجنيني لتكوين أعضاء الجنين (Butt, Johannsen في Chapman 1978).

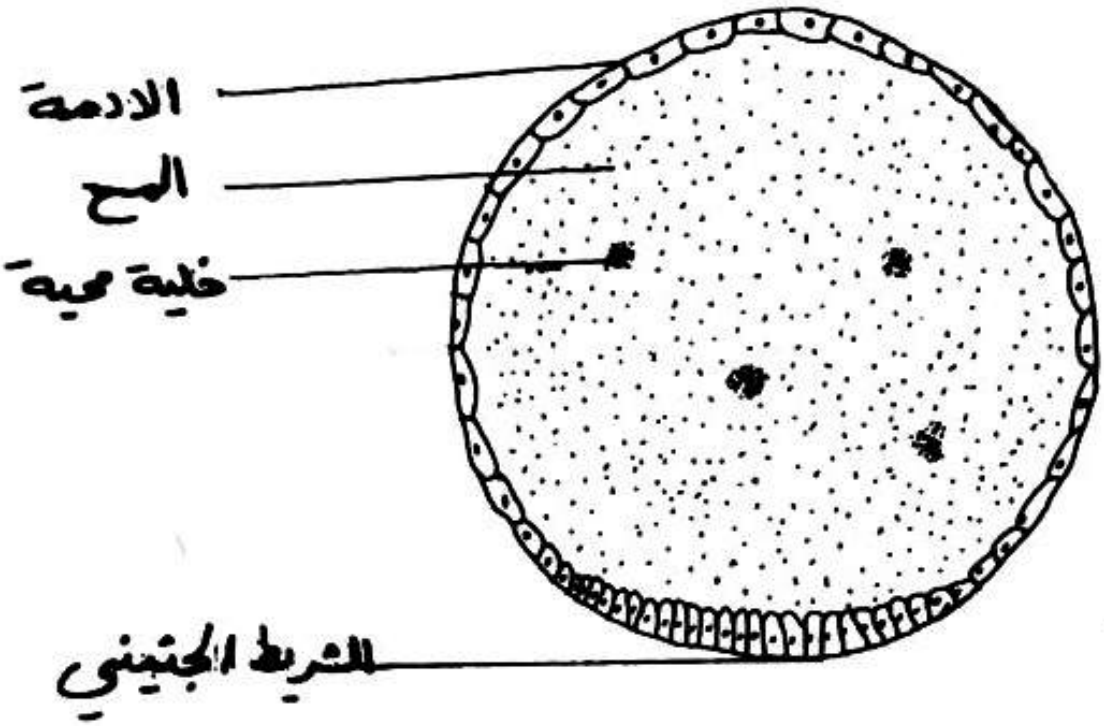
يزداد سمك طبقة الادمة في المنطقة التي تقع قرب الخط الوسطي السفلي للبيضة ليتكون عن ذلك الشريط الجنيني Germ band (شكل 6) الذي تنشأ عنه جميع الانسجة الجنينية . وتختلف طريقة نشوء الشريط الجنيني بأختلاف الحشرات ففي بعض حشرات رتبة حرشفية الاجنحة



شكل ٤ : مقاطع طولية في البيضة توضح مراحل تكوين طبقة الادمة
(عن Chapman 1978) .



شكل ٥ : تأثير المراكز الثلاثة على حركة وتوزيع النوى الانقسامية في البيضة (الرسوم من جانب البيضة)
(عن Seidel في Johannsen and Butt 1943)



شكل ٦ : مقطع عرضي في البيضة توضح الشريط الجنيني في نهاية مرحلة تكوين طبقة الادمة .
(عن Chapman 1978) .

مثلا تتميز بعض النوى لتكوين الشريط الجنيني وذلك خلال فترة تكوين طبقة الادمة ، أما في حشرات pteronarcys التابعة لرتبة مطبقة الاجنحة فينشأ الشريط الجنيني نتيجة تجمع النوى على هيئة عنقود في الخط الوسطي السفلي للبيضة .

مراكز النمو الجنيني المبكر : ـ

Early development Centers (شكل 5)

1 ـ مركز الانقسام Cleavage center ـ يعتبر هذا المركز المحفز الاول لانقسام النواة المخصبة وأتجاه النوى الناتجة من الانقسام الى طبقة ماحول البلازما ويقع هذا المركز في القطب الامامي حيث الرأس مستقبلا .

2 ـ المركز الثاني : فيقع قرب القطب الخلفي للبيضة حيث يسمى بالمركز التنشيطي Activiation Center الذي يقوم بتنشيط النوى لتكوين الشريط الجنيني . عند وصول النوى الانقسامية الى منطقة بلازما المركز التنشيطي تطرأ تغيرات فيزيوكيميائية تؤدي الى تكوين الشريط الجنيني .

أن ازالة مفعول هذا المركز في الاطوار المبكرة للنمو الجنيني وذلك بتعريضه الى الاشعة فوق البنفسجية يؤدي الى عدم تكوين الشريط الجنيني.

3 ـ المركز الثالث فيسمى بمركز التميز Differentiation Center ويقع في الموضع الذي سيتطور الى صدر الجنين ومنه يبدأ تميز الشريط الجنيني، فعند وصول النوى الانقسامية الى السطح الخارجي وذلك لتكوين طبقة الادمة فأنها تتجمع اولا في منطقة المركز التميزي وبذلك يلاحظ ان طبقة الادمة في هذه المنطقة تكون اسمك من بقية المناطق. (Lundquist, Agrell, 1953 Roeder في Rockstein 1973).

تكوين الاغلفة الجنينية : ـ

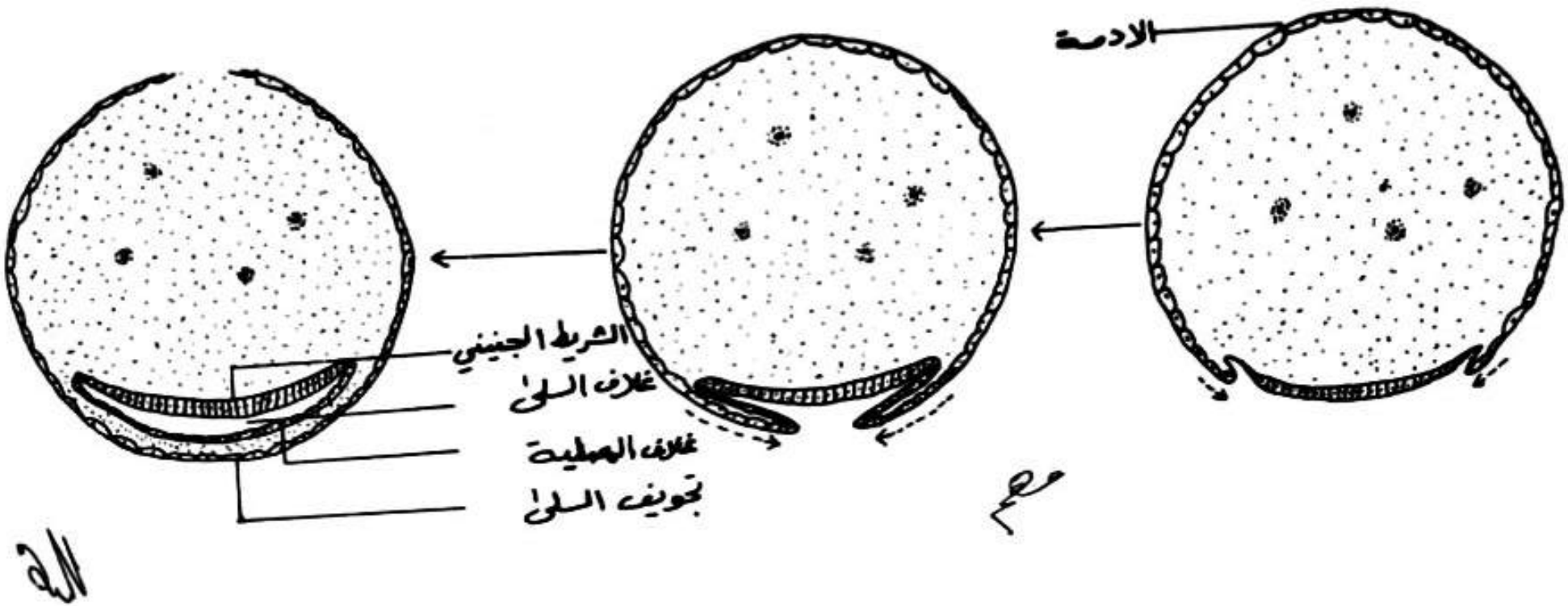
Formation of Embryonic membranes (شكل 7).

ينشأ عند طرفي الشريط الجنيني انبعاجان أمينوتيان Amniotic Folds يمتدان للاسفل حتى يتصلان ببعضهما البعض في الخط الوسطي السفلي ليحصران الشريط الجنيني داخل تجويف السلى Amniotic Cavity وبهذا يتكون غلاف خارجي يسمى بالمصلية Serosa وهو استمرار لطبقة الادمة والاخر داخلي يسمى السلى Amnion وهو استمرار لحواف الشريط الجنيني. ويعملان هذان الغلافان والفراغ المحصور بينهما كوسادة عازلة لحماية الجنين النامي من المؤثرات الخارجية .

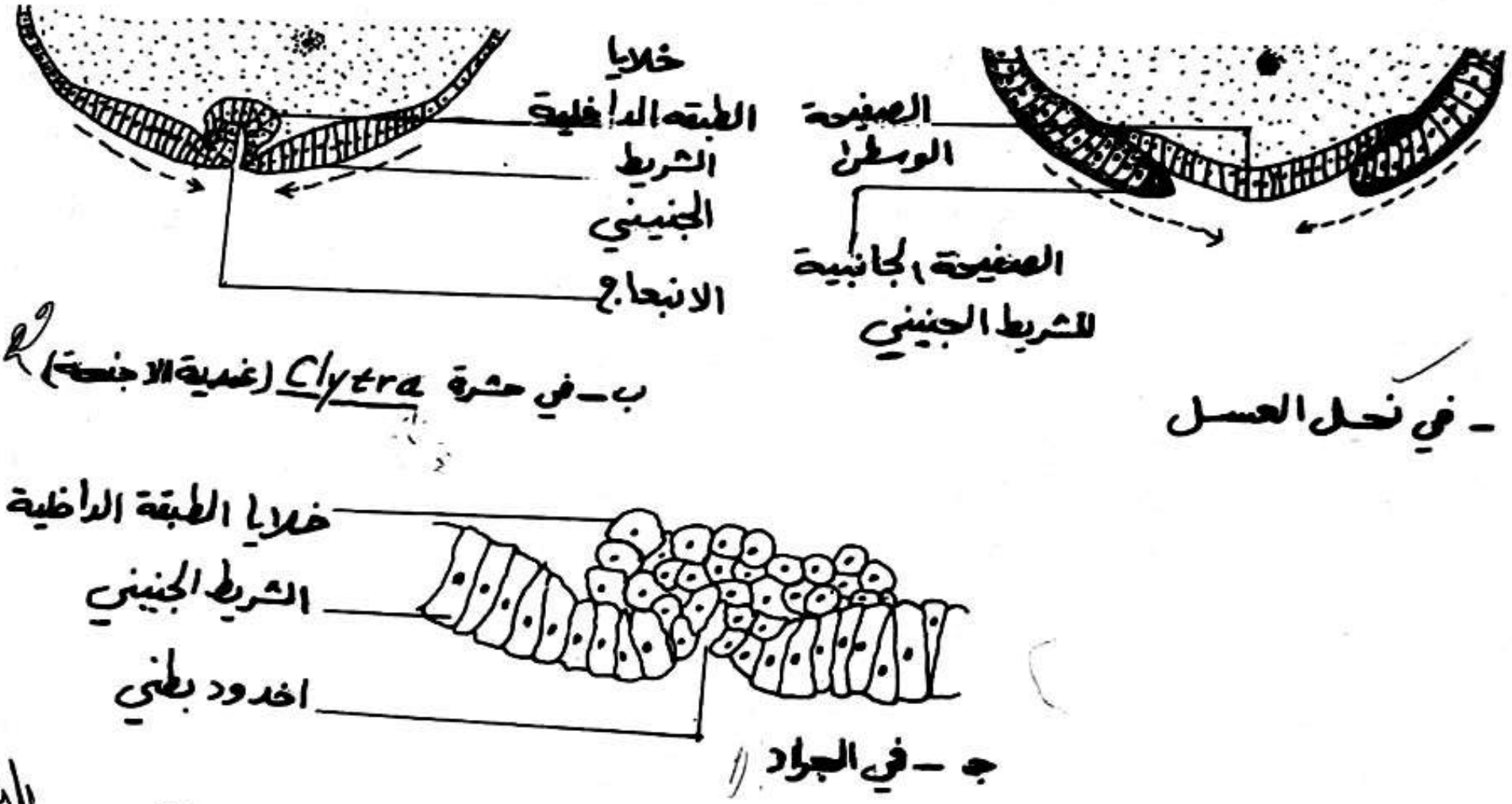
عملية تكوين الكاسترولة :: ـ Gastrulation

وهي عبارة عن انبعاج يحدث بالجهة السفلية من الخط الوسطي للشريط الجنيني، وتبدأ هذه العملية عند مقر القناة الهضمية الامامية في المستقبل ثم تمتد تدريجيا للداخل لتتكون طبقة من الخلايا تدعى بخلايا الطبقة الداخلية Inner Layer والتي تقع تحت الطبقة الجرثومية الخارجية Ectoderm. وينشأ من خلايا الطبقة الداخلية كل من الطبقة الجرثومية الوسطى Mesoderm والطبقة الجرثومية الداخلية Endoderm .

أن عملية تكوين الطبقة الداخلية تختلف باختلاف الحشرات (شكل 8)؛ ففي حشرة Clytra التابعة لرتبة غمدية الاجنحة ينشأ



شكل ٧ . يوضح مراحل تكوين الاغشية الجنينية بواسطة انبعاج الادمة تحت الشريط الجنيني (عن Chapman 1978).



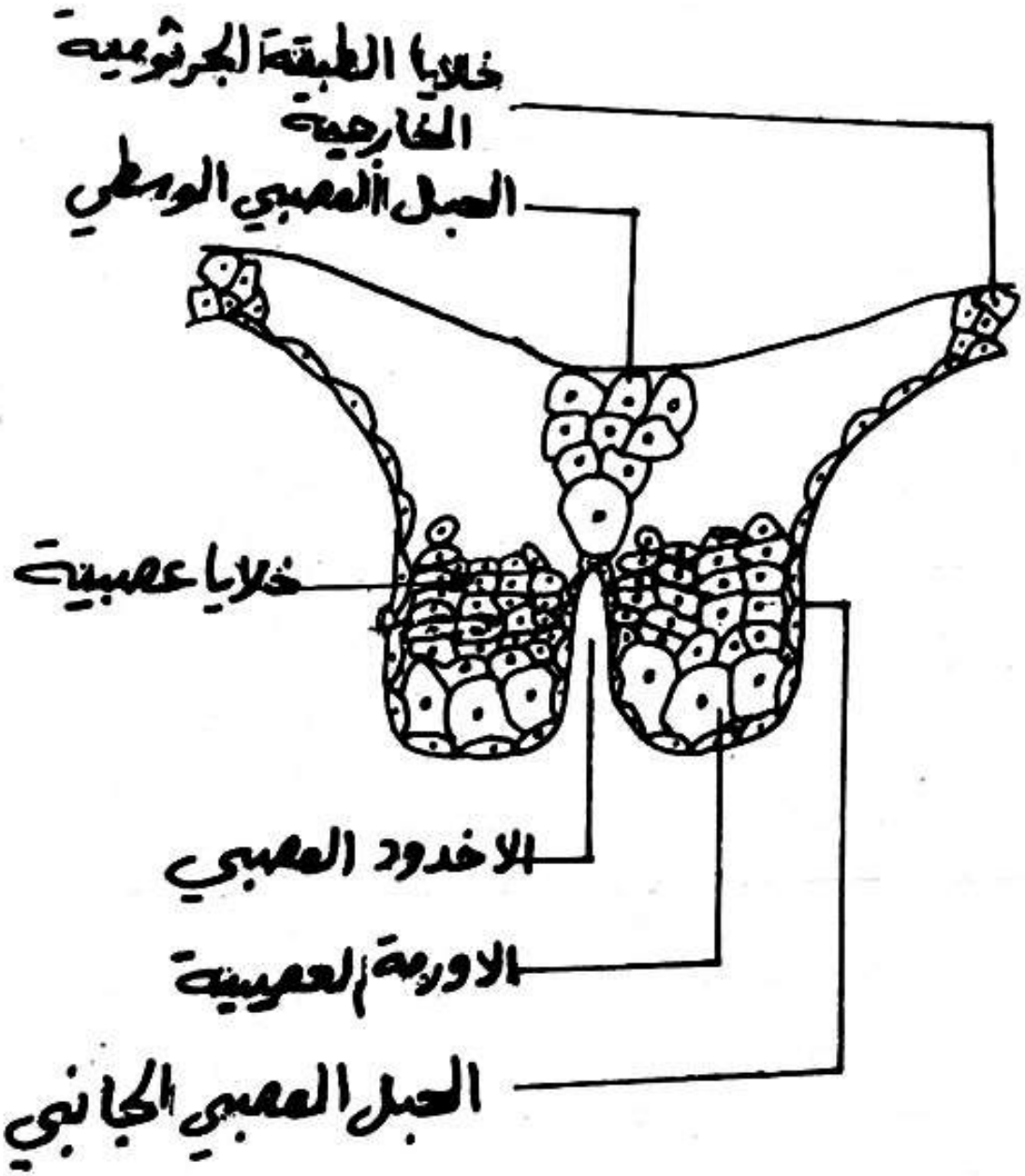
شكل ٨ : يوضح عملية تكوين الكاسترولة في ثلاثة انواع من الحشرات (عن Chapman 1978).

الانبعاج على طول الخط الوسطي للجنين الذي ينتظم على هيئة انبوبة تتكسر فيما بعد لتكوين طبقة داخلية غير منتظمة ، اما الطبقة الجرثومية الخارجية فتقع مباشرة تحت الانبعاج الانبوبي ، وفي حشرة النحل Apis فإن الجزء الوسطي من الشريط الجنيني والذي يسمى بالصفيحة الوسطية Middle plate يتغمر الى الداخل ، اما الطبقة الجرثومية الخارجية فتمتد للداخل لتغطي الصفيحة الوسطية من حافتها الجانبية (Lateral plate). وفي الجراد Locusta تنقسم خلايا السطح العلوي للشريط الجنيني من منطقة الخط الوسطي لتكوين خلايا الطبقة الداخلية التي تظهر على هيئة أخدود يقع في السطح السفلي للبيضة . (Johannsen و Butt 1941 ,Chapman 1978) .

تكوين الجهاز العصبي : ـ Nervous System

بعد تكوين الكاسترولة بفترة قصيرة يبدأ الجهاز العصبي المركزي في النمو ، فقبل ظهور انبعاجات القناة الهضمية الامامية والخلفية الجنينية بفترة وجيزة يتكون اخدود وسطي يعرف بالاخدود العصبي Neuralridge الذي يتطور فيما بعد الى زوج من الحبال العصبية ، تتميز الطبقة الجرثومية الخارجية المجاورة للاخدود العصبي الى طبقتين ، الطبقة الخارجية تحتوي على خلايا جدار الجسم ، اما الطبقة الداخلية فتتكون من خلايا كبيرة تعرف بالاورمه العصبية Neuroblasts. تنقسم الاورمة العصبية انقسامات عديدة ينتج عن ذلك تكوين اعمدة من الخلايا العصبية عددها اربعة او خمسة على كل جانب من الخط الوسطي ، اما الخط العصبي من الخلايا الموجودة قرب الاخدود العصبي فيتطور الى حبل عصبي وسطي شكل (9).

تتكون العقد العصبية المزدوجة المركبة نتيجة تجمع الخلايا العصبية . وداخل العقد المتكونة في المراحل الاولى تتطور كتلة من الياف عصبية مركزية تعرف بالكومة العصبية Neuropile . تتصل العقد العصبية فيما بينها بواسطة روابط طويلة تعرف Connectives التي تنشأ من محاور الخلايا العصبية والخلايا الساندة ، ويرتبط كل زوج من العقد العصبية عرضيا بواسطة موصلات عصبية Commisures . وتغلف العقد العصبية والاعصاب من الخارج بغلاف يدعى بظهارة العصب Perineurium



شكل ٩ تكوين الجهاز العصبي
(عن Snodgrass 1935)

تتحد الثلاث ازواج الاولى من العقد العصبية وهي عقد المخ الاول Protocerebrum وعقد المخ الثاني Deutocerebrum وعقد المخ الثالث Tritocerebrum لتكوين المخ ، اما ازواج العقد الرابعة والخامسة والسادسة فتتحد مكونة العقدة العصبية تحت المريئية Suboesophageal ganglion اما ازواج العقد العصبية الصدرية والبطنية فعددها 9 الى 11 زوج ، وفي كثير من الحشرات يقل عددها عن ذلك لاتحاد بعضها وبدرجات متفاوتة ، فمثلا في الذباب المنزلي تتحد العقد العصبية الصدرية والبطنية مكونة عقدة عصبية كبيرة واحدة هي العقدة العصبية المركبة Compound ganglion.

القصبات الهوائية : Tracheal System

بعد ظهور العقد العصبية بقليل تنشأ القصبات الهوائية نتيجة انبعاج جدار الجسم للداخل وذلك قرب قواعد زوائد الصدرين المتوسط والخلفي وكذلك قواعد زوائد الحلقات البطنية الثمانية الاولى . وان الفتحة الخارجية لكل من هذه الانبعاجات تمثل الثغر التنفسي وان نهاية الانبعاج الداخلي ينشأ عن كل واحد منها نمو داخلي على شكل ـــ . تتصل هذه القنوات(ـــ)بعضها البعض لتصبح زوج من القصبات الهوائية Tracheae الرئيسية الطولية على جانبي الجسم وفيما بعد تتفرع هذه القصبات الى فريعات كثيرة وتتفرع الاخيرة بدورها عدة مرات الى فريعات اصغر لتكوين القصيبات الهوائية Tracheoles.

اما في بعض الحشرات البدائية فلم يلاحظ وجود القصبات الطولية حيث تطورت القصبات الى انابيب متفرعة لفريعات صغيرة تتركز قرب حلقات الجسم (1941 Butt, Johannsen).

تكوين الطبقة الجرثومية الوسطى وتجاويف الجسم :
Mesoderm and body cavities

كما ذكر سابقا تنشأ الطبقة الجرثومية الوسطى من خلايا الطبقة الداخلية Inner Layer حيث تبدأ خلايا هذه الطبقة بترتيب نفسها في طبقتين طوليتين ومن ثم تنقسم الى اقسام او حلقات مناظرة لحلقات الجنين التي تحمل الزوائد . تنشأ بداخل هذه الحلقات فراغات تسمى

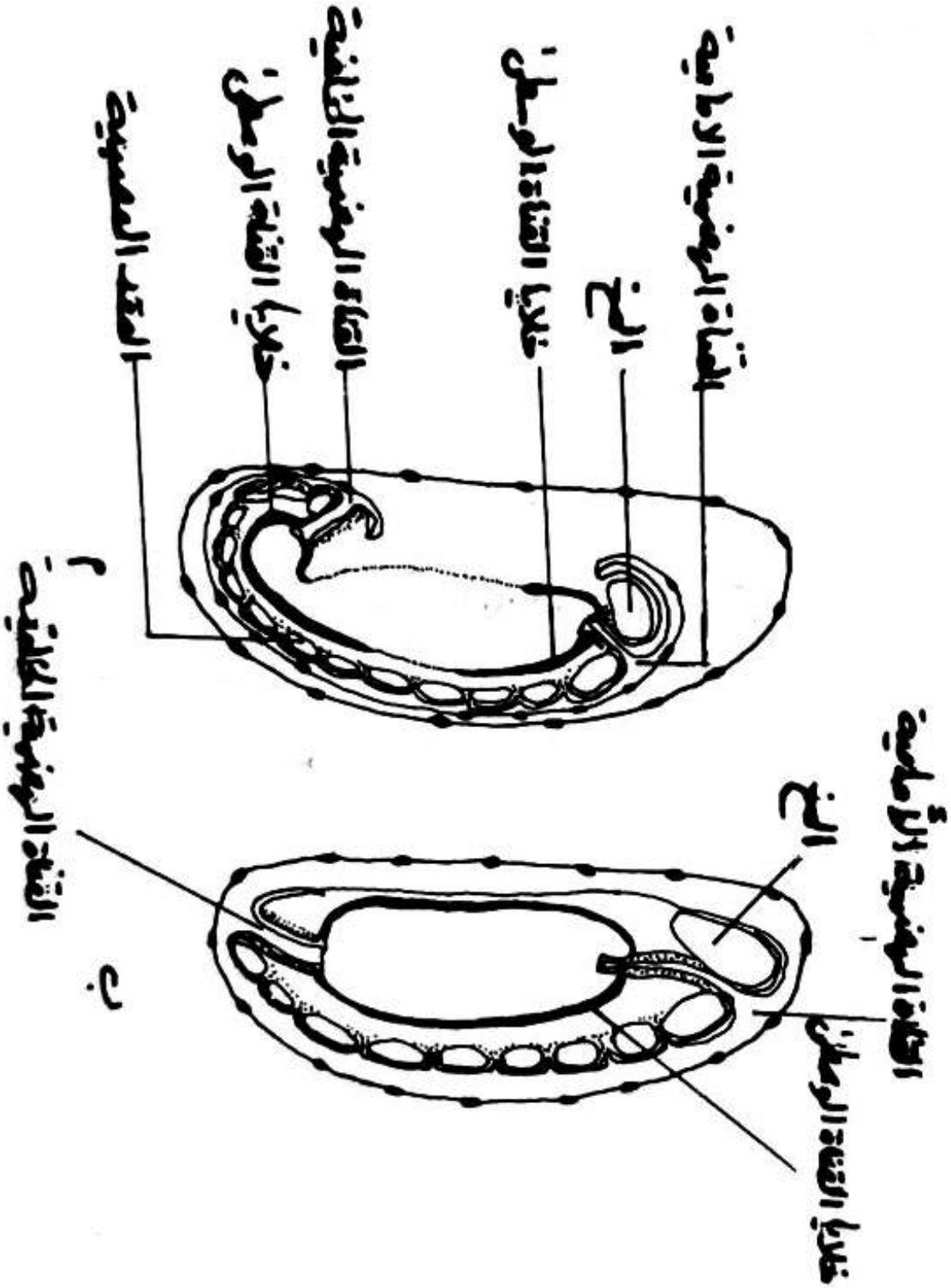
اخـاديـد التجويـف الجسمي Coelomic Cavities، ومن الجـدار الخارجي للاخاديد تنشأ عضلات جدار الجسم والحجاب الحاجز الظهري وخـلايـا حول القلـب Pericardial cells امـا عضـلات الاحشاء الداخلية والاعضاء التناسلية Gonads والاجسام الدهنية وخلايا الدم فتنشأ من الجدار الداخلي للاخاديد .

اما القلب فيتكون من خلايا خاصة تسمى Cardioblasts تنشأ من الزاوية العلوية لتجاويف الجسم ، بينما تنشأ الاورطا (الابهر) من اتصال الفراغين الحشويين للحلقة الرأسية الثالثة او الثانية وذلك من الجهة الظهرية للجنين (Johannsen, 1941 Butt ،1978 Chapman, الصواف وجماعته 1972).

تكوين الجهاز الهضمي : ـ Alimentary Canal (شكل 10) .

تنشأ كلا القناتين الهضمية الامامية والهضمية الخلفية في وقت مبكر من التطور الجنيني فيبدأ نشوء القناة الهضمية الامامية الجنينية Stomodaeum نتيجة انبعاج الطبقة الجرثومية الخارجية خلف قرني الاستشعار وبالمثل تنبعج الطبقة الجرثومية الخارجية من الخلف لتكوين القناة الهضمية الخلفية الجنينية Proctodaeum. اما القناة الهضمية الوسطى الجنينية فاتفق اكثر الباحثين بانها تنشأ من اشرطة اندوديرمية (الطبقة الجرثومية الداخلية) تكونت من مجموعتين من الخلايا الطلائية المتكونة من النهاية الداخلية لانبعاج القناة الهضمية الامامية والخلفية ثم تنمو هذه الاشرطة لتتكون حلقة مفرغة تسمى الميزنترون Mesenteron اي القناة الهضمية الوسطى الجنينية التي تتصل قبل الفقس بالقناة الامامية والقناة الخلفية (Johannsen, 1941 Butt

اما انابيب مالبيجي فيعتقد اغلب الباحثين بانها تنشأ من الطبقة الجرثومية الخارجية حيث انها تنشأ من طرف القناة الهضمية الخلفية الجنينية المتصلة مع الميزنترون ، حيث تتكون زوجين او ثلاثة ازواج من انابيب مالبيجي اثناء النمو الجنيني ، اما باقي الانابيب فتتكون في الطور اليرقي (1978 Chapman)



شكل ١٠ مراحل تكوين الجهاز الهضمي
(عن Johannsen and Butt 1941)

تكوين الجهاز التناسلي : ـ Reproductive System

تنشأ على الجدران الحشوية للطبقة الجرثومية الوسطى الموجودة في منطقة بطن الجنين مجاميع من التثخنات الخلوية التي تتطور لتكوين الخلايا الجرثومية ويطلق على هذه المجاميع بالنتوءات التناسلية Genital Ridges. تتميز النتوءات لتكوين الغدتين التناسليتين (الخصيتين او المبيضين)، اما الحيوان المنوي الاولي والبويضة الاولية فيتكونان نتيجة تطور الخلايا الجرثومية. تمتد سلسلة من الخلايا من كل غدة تناسلية (خصية او مبيض) لتكوين الوعاء الناقل Vas deferens في الذكر وقناة المبيض Oviduct في الانثى، وفي معظم الحشرات يتصل الوعائين الناقلين او قناتي المبيض ليكونان قناة واحدة وسطية تسمى بالقناة القاذفة في الذكر وبالقناة المبيضية المشتركة في الانثى. ويتم ذلك بواسطة انبعاج الطبقة الجرثومية الخارجية.

حركة الجنين داخل البيضة : ـ Blastokinesis

تمتاز اجنة الحشرات غير المجنحة والعديد من حشرات ناقصة التطور بصغر الحجم نسبيا مقارنة مع حجم البيضة وذلك خلال المراحل المبكرة، وتقوم اجنة هذه الحشرات بحركات كثيرة ومنتظمة، يطلق على مجمل الازاحات والدوران حول محور الجنين بـ Blastokinesis.

يمكن تمييز حركة الجنين الى نوعين الحركة الاولى تدعى Anatrepsis وهي عبارة عن حركة الجنين بعيدا عن القطب الخلفي للبيضة، وتدعى الحركة الثانية بـ Katatrepsis وهي عبارة عن الحركة التي تعمل على حمل الجنين من السطح البطني الى السطح الظهري من البيضة.

ينفصل الجنين عن قشرة البيضة وذلك بعد ان تتكون الطبقة الجرثومية ويحدث هذا الانفصال في كثير من الحيوانات اثناء نمو الجنين. ان الطبقة الجرثومية تنفصل عن خلايا الغلاف الخارجي Serosa وتكون الغلاف الداخلي Amnion وهذه احدى الطرق التي ينفصل بها الجنين عن قشرة البيضة بتكوين الاغلفة الجنينية. الطريقة الاخرى تتم بأنفصال الجنين عن قشرة البيضة وذلك عن طريق اغشية

الجنين الكايتينية التي تشبه جلود الانسلاخ حيث يتخلص الجنين من هذه الاغشية عند الانسلاخ وتحدث هذه الطريقة في اجنة الصرصر والحشرات ذات التطور الناقص. هناك طريقة اخرى تتلخص بأن الطبقة الجرثومية تتبعج وتغرق في المح في الاطوار المبكرة من النمو وقد تبقى في هذا الوضع حتى موعد فقس البيضة وقد تعود الى السطح مرة ثانية، وهذه الطريقة شائعة في مفصليات الارجل وتوجد في حشرات الكولمبولا وذات الـــذنـــب الشعري وفي الرعـــاشات ومتجانسة الاجنحة. تحدث هذه العملية في أن الجنين يبدأ نموه على سطح البيضة ثم ينقلب في داخل المح وذلك بدورانه حول محوره العرضي ويحمل الجنين أثناء دورانه جزءاً من طبقة الادمة المتصل بالجنين داخل المح وتقفل الفتحة التي تؤدي الى التجويف الجنيني وذلك بعد الانتهاء من عملية الدوران ويصبح الجنين كله محاط بجدار الجسم. ثم تظهر بوضوح الاغلفة الجنينية ويعود الجنين الى وضعه الطبيعي عن طريق عملية الدوران العكسية. ان أسباب حركة الجنين العكسية داخل البيضة Blastokinesis تعود الى أن الجنين يتحرك لكي يجد فراغ الذي ينمو فيه أطرافه ولكي يتمكن الجنين من الابتعاد عن المناطق التي ترسبت فيها متخلفاته أثناء نموه او اللجوء الى مناطق في البيضة يتوفر فيها الغذاء. وقد يعود سبب حركة الجنين الى أسباب ميكانيكية وذلك لاستغلال الفراغ لكي ينمو بصورة اعتيادية (Roeder, 1941 Butt, Johannsen، 1953 الشاذلي 1963).

Segmentation of the Embryo ـ : تقسيم الجنين الى حلقات

بعد الانتهاء من تكوين الشريط الجنيني يظهر على طول الجنين فواصل عرضية تقسمه الى 20 حلقة وتجرى عملية التقسيم هذه تدريجيا مبتدئة من الامام وحتى مؤخرة الجنين. في المراحل الاولى يظهر الجنين وكأنه مقسم الى منطقتين الاولى تعرف بمنطقة الرأس الاولي Primary head region او Protocephalic region والثانية هي منطقة الجذع الاولي Primary trunck region او تسمى Protocormic region، فمنطقة الرأس تحتوي على ثلاثة حلقات اما منطقة الجذع فتتكون من سبعة عشر حلقة وبأستمرار النمو تندمج الحلقات الثلاث

الاولى من الجذع وهي حلقات الفكوك العليا والفكوك السفلى والشفة السفلى مع حلقات الرأس، ويتكون من الثلاث حلقات التالية من الجذع (أي الحلقات الرابعة والخامسة والسادسة) منطقة الصدر واما باقي حلقات الجذع فتكون منطقة البطن.

ينشأ على كل حلقة من حلقات الجنين بأستثناء الحلقة الاولى والاخيرة زوج من الزوائد تعرف بزوائد الجنين والحلقة الجنينية الاولى Ocular segment المتكونة من فصي الرأس الاولى Protocephalic lobes لاتحمل زوائد لانها لاتعتبر حلقة حقيقية ويتكون منها الشفة العليا والعيون. تنشأ قرون الاستشعار من الزوج الاول من الزوائد الموجودة على الحلقة الرأسية الثانية، ومن زوائد الحلقة الثالثة ينشأ الزوج الثاني من قرون الاستشعار الذي يكون صغيرا ويختفي بعد فترة وجيزة، في حين أن الزوائد الموجودة على الحلقات الرابعة والخامسة والسادسة من الرأس فتنمو لتكون الفكوك العليا والفكوك السفلى والشفة السفلى على التوالي. اما الثلاثة ازواج التالية من زوائد الجنين فتنمو الى ارجل الصدر، اما زوائد حلقات البطن فتختفي جميعها قبل الفقس ماعدا الزوج الذي يكون القرون الشرجية في بعض الحشرات يبقى عدد حلقات البطن ثابت بعد الفقس وبدون نقصان، وفي بعض الحشرات الاخرى فإن ظاهرة اختفاء الحلقات البطنية تكون واضحة (شكل 11).

التغيرات الحيوية والسيطرة على تطور الاعضاء اثناء النمو الجنيني.

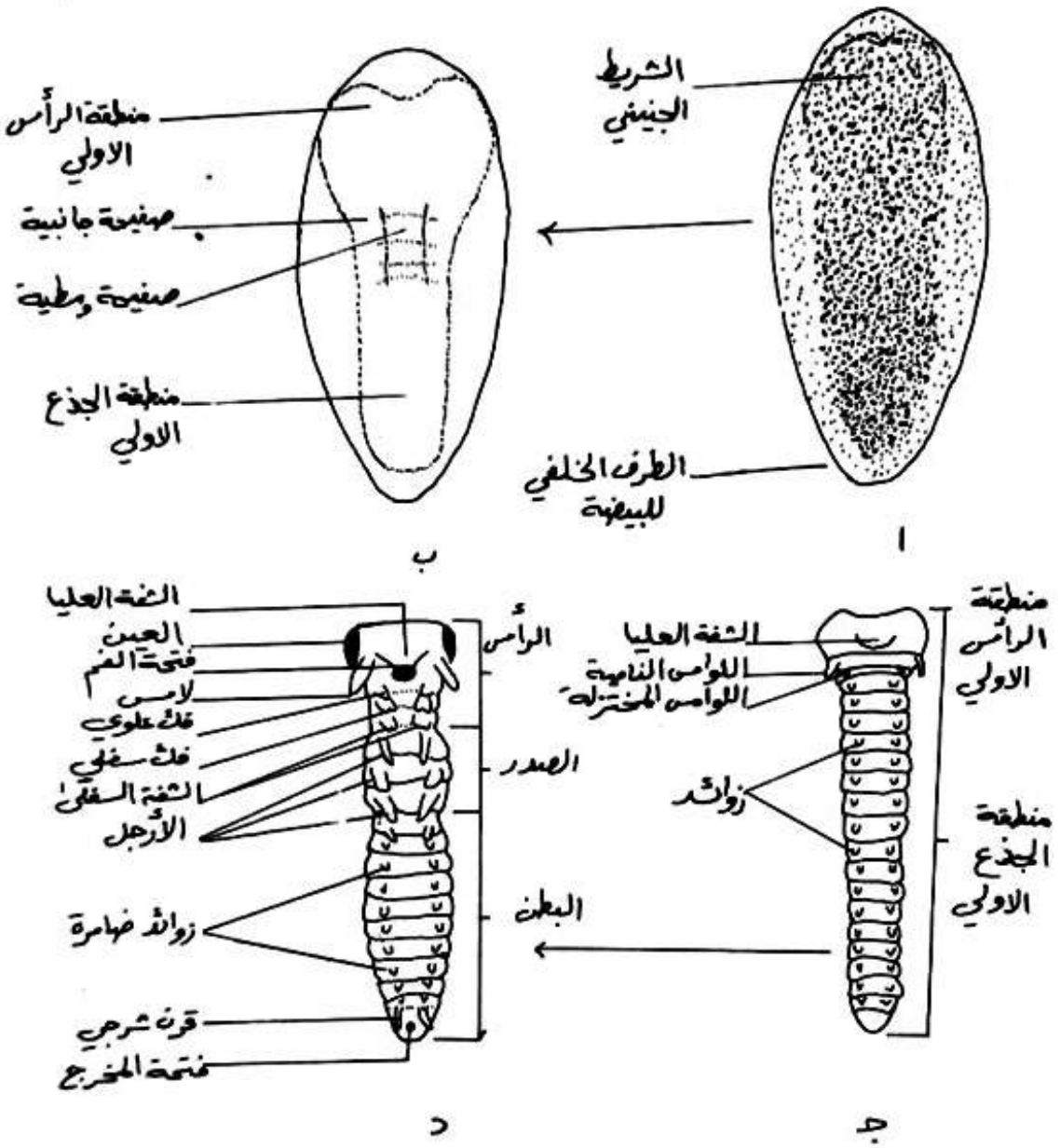
Metabolic changes and control of organ development

أ - التغيرات الحيوية : Metabolic changes

ومن أهم التغيرات التي تحصل في البيضة أثناء تطورها :-

1 - تغيرات في مصادر الطاقة أثناء الفعاليات الحيوية (الفعاليات الأيضية، الميتابولزم) :

تقاس الفعاليات الايضية (الميتابولزم) بواسطة معدل التنفس Respiratory quotient أي يمكن معرفة مستوى الفعاليات الحيوية التي تحدث في خلية أو نسيج ما بقياس نشاطها التنفسي. فمستوى التنفس في فترة النمو الجنيني المبكر قد تكون منخفضة وثابتة نسبيا



شكل ١١ : مراحل تقسم الجنين الى حلقات ومناطق وظهور الزوائد
أ : النمو الجنيني في منطقة تكوين الشريط الجنيني (الرسم من الجهة البطنية)
ب : مرحلة مبكرة من تقسم الجنين الى مناطق وحلقات
جـ : مرحلة متأخرة عن (ب) عند نهاية تكوين الحلقات وبداية ظهور الزوائد
د : مرحلة متأخرة عن (جـ) عند اندماج بعض الحلقات ونموه وتخصص بعض الزوائد وضمور الباقي منها وظهور مناطق الجسم الثلاثة.
(عن Seidel في Roeder 1953).

مقارنة بمرحلة النمو الجنيني الاخيرة . ولوحظ اختلاف واضح في معدل التنفس مابين البيض المخصب وغير المخصب لبعض الحشرات ، فمثلا كان معدل التنفس في البيض المخصب لدودة الحرير وذبابة الفاكهة أكثر بـ 50% من البيض غير المخصب ، وهناك أيضا أختلاف واضح بالنشاط التنفسي مابين البيض الساكن وغير الساكن حيث ينخفض النشاط التنفسي الى الثلث أو أكثر في البيض الساكن مقارنة مع البيض غير الساكن . يكون معامل التنفس في فترة النمو الجنيني المبكر مساويا لواحد وبعد فترة وجيزة يبدأ بالانخفاض مما يدعو للاستنتاج بأن كميات قليلة من الكربوهيدرات المخزونة في البيض تستهلك أولا وبعد هذه الفترة يعتبر الدهن المصدر الرئيسي للطاقة ،في بيض بعض أنواع الجراد مثلا وجد ان 75% من الاوكسجين المستهلك يأتي عن طريق أكسدة الدهن المخزون في البيضة لكي يتم النمو الجنيني ، أما أستخدام البروتين كمصدر للطاقة فيكون قليل جدا ومقتصر على الحالات الضرورية أي عندما يكون مخزون الكربوهيدرات والدهن غير كاف . وتفسر ظاهرة أستهلاك الكربوهيدرات أولا الى حاجة البيضة للطاقة بأسرع وقت حيث تمتاز هذه المادة بسهولة تحررهاونقلها من مكان لاخر داخل الخلية . أما السبب في اعتماد البيضة بصورة أساسية على الدهن فهو أحتوائه على كمية كبيرة من الطاقة حيث يتكون من ميتابولزم الدهن كميات كبيرة من الماء مقارنة بمادتي الكربوهيدرات والبروتين .

وتحتوي البيضة بالاضافة للدهن المتعادل على مشتقات دهنية أخرى ، فلوحظ وجود فوسفات الدهن التي يزداد تركيزها خلال فترة النمو الجنيني ، وتشتق المواد الاولية الضرورية لتصنيع هذا النوع من الدهن المتعادل من المح والتي تنقل بعد ذلك الى الجنين قبل عملية الـ Blastokinesis وبعد نفاذ المخزون من فوسفات الدهن بعد عملية الـ Blastokinesis تقوم البيضة نفسها بصناعة هذا المركب لمجابهة أحتياجات الخلايا لهذا المركب . توجد بالبيضة كميات من الستيرولات التي لايحدث بها تغير كمي بل يحصل فيها تغير نوعي فقط ، ولا تستطيع البيضة صناعة الستيرولات حين أن مصدرها يكون من المخزون الذي تكون أثناء عملية التبيض Oogenesis . ان اهمية كل من فوسفات الدهن والستيرولات هو المشاركة بتكوين أغلفة

الخلايا المتكونة أثناء النمو الجنيني ، ولفوسفات الدهن أهمية خاصة ينفرد بها بتكوين أغلفة الجهاز العصبي (Lundquist, Agrell في 1973 Rockstein)

ومن العمليات الحيوية للكاربوهيدرات فقد وجد في بيض بعض الحشرات ان تركيز السكريات المختزلة اوطأ وأكثر ثباتا من السكريات غير المختزلة ، ففي بيض دودة الحرير يتم تحويل الكلايكوجين الى السوربتول Sorbitol والكليسيرول Glycerol خلال فترة السكون وذلك لان الكلايكوجين لايستخدم كمصدر للطاقة خلال هذه الفترة وقد يعود السبب بأن ارتفاع نسبة الكليسيرول يزيد من مقاومة البيضة للتجمد ويعاد تكوين الكلايكوجين بعد أنتهاء فترة السكون . وخلال فترة سكون بيض بعض أنواع الجراد لوحظ زيادة بتركيز سكر التريهالوز Trehalose والمانيتول (Mannitol) ونقصان تركيز سكر المانوز Mannose . يلعب سكر التريهالوز دورا هاما في نقل المواد الكاربوهيدراتية الاخرى في فترة النمو الجنيني الاخيرة ولكن لم يتمكن من العثور على هذا السكر في بيوض بعض الحشرات كما في الذباب المعدني Calliphora .

أما المحتويات النتروجينية فغالبا ماتبقى ثابتة خلال مراحل النمو الجنيني وذلك لأهميتها القليلة كمصدر للطاقة ولو أن هناك تحول مستمر للبروتينات الذائبة الى بروتينات غير ذائبة كما في بيوض بعض الخنافس التي وجد فيها نقصان الالبومين Albumine عند زيادة الكلوبولين (Globulin). وقد لوحظ زيادة بتركيز الاحماض الامينية في المراحل المبكرة للنمو الجنيني وذلك نتيجة تحلل المح الذي يحدث عن طريق أنزيمات خاصة من نوع Cathepsin بعد ذلك تستخدم هذه الاحماض في تصنيع البروتينات الضرورية لبناء أنسجة وأعضاء الجنين المختلفة ولذلك فأن زيادة معدل تركيب البروتينات تؤدي الى أنخفاض تركيز الاحماض الامينية بالبيضة فوجد في بيضة الكيولكس مثلا زيادة بتركيز الاحماض الامينية والبتايد خلال فترة تكوين الشريط الجنيني وذلك لتصنيع بروتين جديد يساهم في تركيب خلايا الشريط . وقد تحدث تغيرات أنفرادية في تركيز بعض الاحماض الامينية ويتعلق هذا التغيير بنمو عضوا أو جزءاً خاص بالجنين فمثلا نقص حامض Tyrosine يحدث عند تكوين الكيوتكل

دلت الدراسات على وجود كميات من حامض DNA في سايتوبلازم البيضة وأن مصدر هذا الحامض هو الخلايا الحوصلية Follicle cells أو الخلايا المرضعة Nurse cells، وقد يصنع في سايتوبلازم البيضة خلال عملية التبيض في بيوض بعض الحشرات لوحظ حدوث زيادة بتركيز حامض DNA بمقدار 5 أضعاف وذلك بعد مرور بضعة ساعات من بداية النمو الجنيني حيث تقوم الميتاكوندريا بأضافة كميات كبيرة من حامض DNA الى ما هو مخزون في البيضة، ولهذه المادة أهمية لنشاط البيضة أثناء الانقسام النووي cleavage أما بالنسبة لمادة RNA فتصنع في بيض معظم الحشرات مع بداية تكوين الكاسترول وذلك بعد نفاذ المخزون منها والمتكونة أثناء عملية التبيض، ففي بيض حشرات غمدية الاجنحة فقد أثبت عن طريق أستخدام النظائر المشعة أن تصنيع حامض RNA يحصل عند وصول النوى الى منطقة ما حول البلازما، أما في ذبابة Phormia فيصنع هذا الحامض بعد أنتهاء 50% من النمو الجنيني أي بعد فترة متأخرة جدا من أنتهاء تكوين الكاسترولة. ولمادة RNA دور فعال في المساهمة بتصنيع البروتين خلال فترة النمو الجنيني. يبدأ تصنيع البروتين في المراحل المبكرة للنمو الجنيني الصرصر Acheta وبالضبط في بداية الانقسام بينما في بيوض بعض الخنافس فتبدأ مع بداية تطور البيضة ويزداد معدل تصنيع البروتين عند وصول النوى الى منطقة ما حول البلازما (Telfer 1965 Agrell, Lundquist في Rocktein 1973).

3 - الانزيمات : Enzymes

يوجد أنزيم (Cytochrome oxidase) في البيضة قبل أبتداء النمو

الجنيني وتحدث الزيادة بنشاط هذا الانزيم في وقت متأخر وأن زيادة نشاطه يدل على نمو الجنين . والفحص الكيمياوي للخلية Histochemical test باستخدام أصباغ خاصة تتفاعل مع الانزيم المذكور أعلاه أمكن التعرف على موقع نشاط الانزيم حيث كان تركيزه في منطقة الرأس والصفيحة الذنبية Caudal plate لبيض احد الخنافس عالية وقد أظهرت التجارب على بيوض دودة الحرير بأن المراحل المتأخرة للنمو الجنيني تمتلك السلسلة الطبيعية الكاملة من الانزيمات التنفسية كما هو موجود في أنسجة الحشرات الاخرى وبالعكس فأن الاطوار المبكرة تفتقد لبعض الانزيمات . ولوحظ أيضا زيادة بنشاط أنزيم Glucose-6 phosphate dehydrogenase خلال فترة النمو الجنيني وتتعلق هذه الزيادة بزيادة تصنيع الحامض النووي RNA وذلك عن طريق تصنيع عناصر النيكلوتيد (يتكون النيكلوتيد من قواعد نتروجينية وسكريات أحادية وفوسفات) . أما الانزيم التنفسي Catalase الذي أهميته الفسيولوجية مبهمة الى حد كبير فقد لوحظ زيادة بنشاط الانزيم في بداية فترة النمو الجنيني لبيض بعض انواع الجراد في كل من الجنين والمح وبعد ذلك ينخفض نشاطه بالمح ويلي ذلك مباشرة زيادة نشاطه بالجنين وقد تتعلق هذه الزيادة بمعدلات نمو الجنين .

وفي مراحل النمو السريعة لجنين الجراد Locusta لوحظ زيادة كبيرة بفعالية أنزيمات Lipases المسؤولة عن تحليل الدهون الى أحماض دهنية وكليسيرول وبالمثل في بيض دودة الحرير حيث ظهر لانزيم الليبيز فعالية شديدة خلال فترة النمو الجنيني الاخيرة . يتكون أنزيم Tyrosinase في الخلايا المصلية (السيروزا) كما في بيض نوع من الجراد الصغير وتصل ذروة نشاطه في الادوار الجنينية المبكرة ، ويعمل هذا الانزيم على أكسدة التايروسين ليساعد على تصلب الكيوتكل وتلونه باللون الداكن ويقل نشاط هذا الانزيم بصورة منتظمة بعد أداء وظيفته . تتكون الانزيمات المتعلقة بتكوين الخلايا العصبية بصورة متعاقبة فعند تكوين أنزيم Choline acetylase تبدأ خلايا الاورمة العصبية (النيوروبلاست) بالظهور ومن ثم يظهر أنزيم Acetylcholine esterase المسؤول على تكوين التراكيب العصبية الاخرى .

لقد أظهرت الفحوصات المجهرية عن عدم وجود تغيرات في نشاط أنزيم Acid phosphatase خلال فترة النمو الجنيني ، أما أنزيم Alkaline phosphatase فيتكون فجأة قرب منطقة الصدر المستقبلي وبعد ذلك ينتشر الى أجزاء أخرى من جسم الجنين ، وتتكون درجات متفاوتة في نشاط هذا الانزيم بمناطق الجنين المختلفة ، ويختفي الانزيم كليا من جميع الانسجة وذلك قبل فترة الفقس بوقت قصير . ويدعى هذين الانزيمين بالانزيمات المحللة أو أنزيمات الفقس وظيفتهما خلال فترة النمو الجنيني هو أذابة أغلفة البيضة خلال فترة الفقس أذ قد لوحظت هذه الظاهرة في جميع بيوض الحشرات المدروسة (Lundquist, Agrell في Rockstein 1973)

ب ـ السيطرة على تطور الاعضاء : ـ Control of organ development

بما أنه لا يوجد تحفيز هرموني يتحكم بنمو وتمييز الانسجة المختلفة خلال فترة النمو المبكر حيث أنه كما ورد سابقا بأن المركز التمييزي الذي يشبه في عمله الغدد الصماء يكون المسؤول عن ذلك بدليل أن نمو وتمييز الانسجة خلال فترة النمو المبكرة تبدأ قبل ظهور محاور المخ وغدة الصدر الامامي وأن أزالة الغدد الصماء بعد أكتمال تكوينها في الجنين لم يؤثر مطلقا على نمو الانسجة .

هناك أعتقاد بأن هرمون الصبا يعمل على ايقاف التطور الجنيني وذلك بنفس الطريقة التي يؤثر بها على الاستحالة (التبدل أو التشكل) Metamorphosis فمثلا عوملت بيوض بعض الحشرات المختلفة قبل الوضع وبعد الوضع مباشرة بجرعات معينة من هرمون الصبا فكانت نتيجة المعاملة هو أستمرار تطور البيض لحد مرحلة تكوين الطبقة الجرثومية وبعد فترة وجيزة توقف النمو تماما .

وفي تجارب أخرى عوملت فيها بيوض بعض الحشرات في فترات نموها المتأخرة بمادة كيماوية نظيرة لهرمون الصبا وقد تبين تأثير هذه المعاملة بعد الفقس حيث أثرت هذه المادة على نمو وأنسلاخ اليرقات الناتجة أذ زادت عدد مرات أنسلاخ اليرقات الناتجة مرة أو أكثر بالمقارنة مع اليرقات الناتجة من البيوض غير المعاملة .

وتشير دراستين على حشرتي locusta و locustana على أن التحكم بالنمو الجنيني المتأخر ومن ضمنه تطور الاعضاء يأتي من هرمون ناتج من غدة الصدر الامامي (Waddington, Counce 1972 في Lundquist, Agrell, 1978 Chopman, 1973 Rockstein).

الفترات الزمنية للنمو الجنيني :

Duration of embryonic development

يختلف الوقت اللازم لاتمام النمو الجنيني أختلافا كبيرا بأختلاف أنواع الحشرات حيث تحتاج بيوض بعوض Culex (30 ساعة) بينما تحتاج بيوض حفار ساق الذرة Ostrinia من رتبة حرشفية الاجنحة (82 ساعة) وبيوض حشرة Ornithacris من رتبة مستقيمة الاجنحة 1032 ساعة وذلك عند تربية جميع أنواع هذه البيوض على درجة حرارة 30 م .

وتتناقص فترة النمو الجنيني كلما زادت درجة الحرارة ولا يكتمل النمو الجنيني أذا زادت أو قلت درجة الحرارة عن الحد الامثل ، وكقاعدة عامة يجب أن تكتسب بيوض كل نوع من الحشرات على قدر ثابت من الدرجات الحرارية خلال أيام نمو الجنين بشرط أن تكون درجة الحرارة فوق الحد الادنى للنمو الجنيني . فمثلا تحتاج بيوض الجراد الصحراوي Schistocerca 225 درجة حرارية لاتمام نموها ، وتحسب هذه بأن الحد الادنى النظري للتطور 15°م وتطرح هذه الدرجة من درجة الحرارة التي تربى عليها البيوض وهي 30°م فالناتج 15°م يضرب بعدد الايام التي يتم فيها نمو الجنين على درجة 30°م وهي 15 يوم فتكون النتيجة 225°م ، بينما على درجة 20°م يكتمل النمو الجنيني في 45 يوم فالنتيجة 45 × (15-20) = 225°م (Chapman 1978).

امتصاص الجنين للماء **Absorption of water**

للرطوبة تأثير هام على نمو البيض فكثير من الحشرات لايتم نمو بيضها بدون توفر الماء وفي حالة عدم توفره تلجأ البيوض الى السبات لبعض الوقت الى أن يتوفر الماء . وقد لوحظ زيادة في حجم ووزن البيض لبعض الحشرات أثناء النمو الجنيني ويعود ذلك

بأمتصاص البيض للماء . ووجد أن بيض أحد أنواع الصراصر يمتص الرطوبة من السطح الداخلي لكيس البيض الذي يكون في البداية رطب ثم يجف قبل الفقس وتبقى نسبة الماء في كيس البيض ثابتة تقريبا أثناء النمو وذلك لتساوي معدل فقد الماء والمواد الصلبة ولكن تزداد نسبة الماء في البيض أثناء نموه ، وقد وجد أيضا أن بيض هذه الحشرات يغطى بافراز زيتي يستخرج من كيوتكل الام غالبا وعن طريق القنوات المسامية التنفسية في جدار كيس البيض تفقد الرطوبة القليلة وليس عن طريق جدار الكيس نفسه . ووجد أيضا أن الصرصر الامريكي عندما أكل غلاف الكيس فأن البيض الذي في داخله يعجز عن الفقس مما يدل على أن جدار كيس البيض يلعب دورا مهما في حماية البيض من الجفاف وأمداده بالرطوبة اللازمة لنموه . ويتوقف معدل أمتصاص الماء وطول فترة حدوث الامتصاص السريع للماء على درجة الحرارة ، فقد وجد في بيض حشرة Popillia أن معدل أمتصاص الماء ونمو الجنين يزدادان بارتفاع درجة حرارة من 10 الى 25م . ويلعب الضغط التنافذي دورا هاما في أمتصاص الرطوبة أذ لوحظ أنخفاض مقدار مايمتصه البيض عمر 2-3 يوم من الرطوبة مع الزيادة في تركيز المحاليل السكرية أذا وضع بيض حشرة Phyllopertha : طافيا في محاليل سكرية يتراوح ضغطها التنافذي بين 2.5 الى 25 جوي ويتوقف البيض عن أمتصاص الرطوبة أذا تجاوز ضغط المحلول السكري 15جوى . ويتراوح الضغط التنافذي في البيض الحديث الفقس حوالي 13 جوى وينخفض هذا الضغط أثناء فترة الامتصاص السريع حتى يصل في البيضة المنتفخة الى 8 جوى ، ولما كانت البيضة المنتفخة تحتوي على قدر من الماء يعادل ما يوجد في البيض الحديث خمس مرات ، فعند مقارنة الضغط التنافذي في الحالتين فيتضح أن البيضة لها القدرة على تنظيم ضغطها التنافذي بالتحكم في كمية السوائل الجنينية ومقدار المواد الصلبة الذائبة بها ويتم ذلك أما بأنحلال الجزيئات الكبيرة أو بأدخال الماء في مركبات مختلفة .

وتلعب درجة الرطوبة في الجو دورا مهما في قدرة الجنين على أمتصاص الرطوبة ، فقد وجد أن درجة الرطوبة النسبية العالية (92%) يسبب أنتفاخ كل البيض بينما البيض الحديث الوضع ينكمش

في الثلاثة ايام الاولى من عمره . ويمتص البيض الحديث الوضع قليلا من الماء على درجة رطوبة 98% ولكنها لا تكون كافية لحياة الجنين أذ لاتلبث البيضة أن تنكمش ولكنها تأخذ فترة أطول مما تأخذها على درجة 92%أما في حالة الرطوبة النسبية 100% فإن كل البيض الحديث يمتص الرطوبة ويفقس .

ومن التغيرات المهمة الاخرى التي تحدث أثناء النمو الجنيني هو التغير في المحتوى المائي للبيض فمن البديهي أن يفقد الماء من البيضة أثناء تطورها ولو أن هناك حالات شاذة في بيوض حشرات رتبة مستقيمة الاجنحة التي يزداد بها المحتوى المائي والسبب يعود بأن الماء الموجود داخل البيضة غير كاف لاتمام العمليات الحيوية ولذلك تلجأ البيضة الى أخذ الماء من المحيط المتواجدة فيه (الشاذلي ، 1963 Chapman 1978) .