الفصل الرابع
- التنفس -

التنفس هو عملية اكسدة نواتج Glycolysis والتي تجري في الميتاكوندريا بوجود الاوكسجين وتحرير ثاني اوكسيد الكاربون، ويتم التنفس بمرحلتين الاولى تتضمن النقل الطبيعي (الفيزياوي) للغازات التنفسية وهي الاوكسجين وثاني اوكسيد الكاربون بين المحيط الخارجي للحشرة وبين خلايا انسجة الجسم، والمرحلة الثانية تتضمن عمليات الاكسدة التي تجري في ميتاكوندريا الخلايا حيث تتأكسد نواتج الايض ويصاحب هذه الاكسدة تكوين جزيئات الطاقة ATP وهو مايعرف بالتنفس الخلوي الهوائي.

وبالرغم من ان قدرا ضئيلا من الطاقة يتحرر في عملية Glycolysis التي تجري في السايتوبلازم دون الحاجة الى الاوكسجين وهو مايطلق عليه بالتنفس الخلوي اللاهوائي، الا ان هذه الطاقة لاتفي بحاجة الحشرة لذلك فلابد من اتمام عملية Glycolysis عن طريق دورة كريب في الميتاكوندريا وهنا يدخل الاوكسجين في هذه الدورة ويتحد مع ذرات الهيدروجين مكونا جزيئات ماء وينتج عن هدم المركبات العضوية تكون غاز CO_2 الذي يجب طرحه خارجا، والطاقة الناتجة عن دورة كريب تشكل اكبر نسبة من الطاقة التي تتحرر في التنفس الخلوي.

ويمكن توضيح ذلك بالمعادلات الاتية التي ذكرها Rockstein (1974 في Sacktor) :-

I - عملية Glycolysis (في السايتوبلازم) :

$$Glucose + 2P + 2ADP + 2NAD^+ \longrightarrow 2Pyruvate + 2NADH + 2H^+ + 2ATP + 2H_2O$$

2 - دورة (α- glycerophosphate) (من مرحلة Glycolysis الى مرحلة متأخرة من دورة كريب) :

$$2NADH + 2H^+ + O_2 + 4P + 4ADP \longrightarrow 2NAD^+ + 4ATP + 6H_2O$$

3 ـ دورة (Kreb) (في الميتاكوندريا) :

$$2\text{Pyruvate} + 5O_2 + 30\text{ADP} + 30\text{P} \longrightarrow 6CO_2 + 30\text{ATP} + 34H_2O$$

وعند جمع هذه المعادلات سوية تصبح النتيجة النهائية : ـ

$$\text{Glucose} + 6O_2 + 36\text{P} + 36\text{ADP} \longrightarrow 6CO_2 + 36\text{ATP} + 42H_2O$$

ومن المعروف ان لاحياة ولا نشاط بدون طاقة فالبناء والهدم الحيوي والافراز والتقلصات العضلية ونقل المنبهات وانتاج البيوض والحيامن كل ذلك لايتم الا بتوفر الطاقة بحالة جزيئات ATP.

الجهاز التنفسي القصبي : Tracheal respiratory system

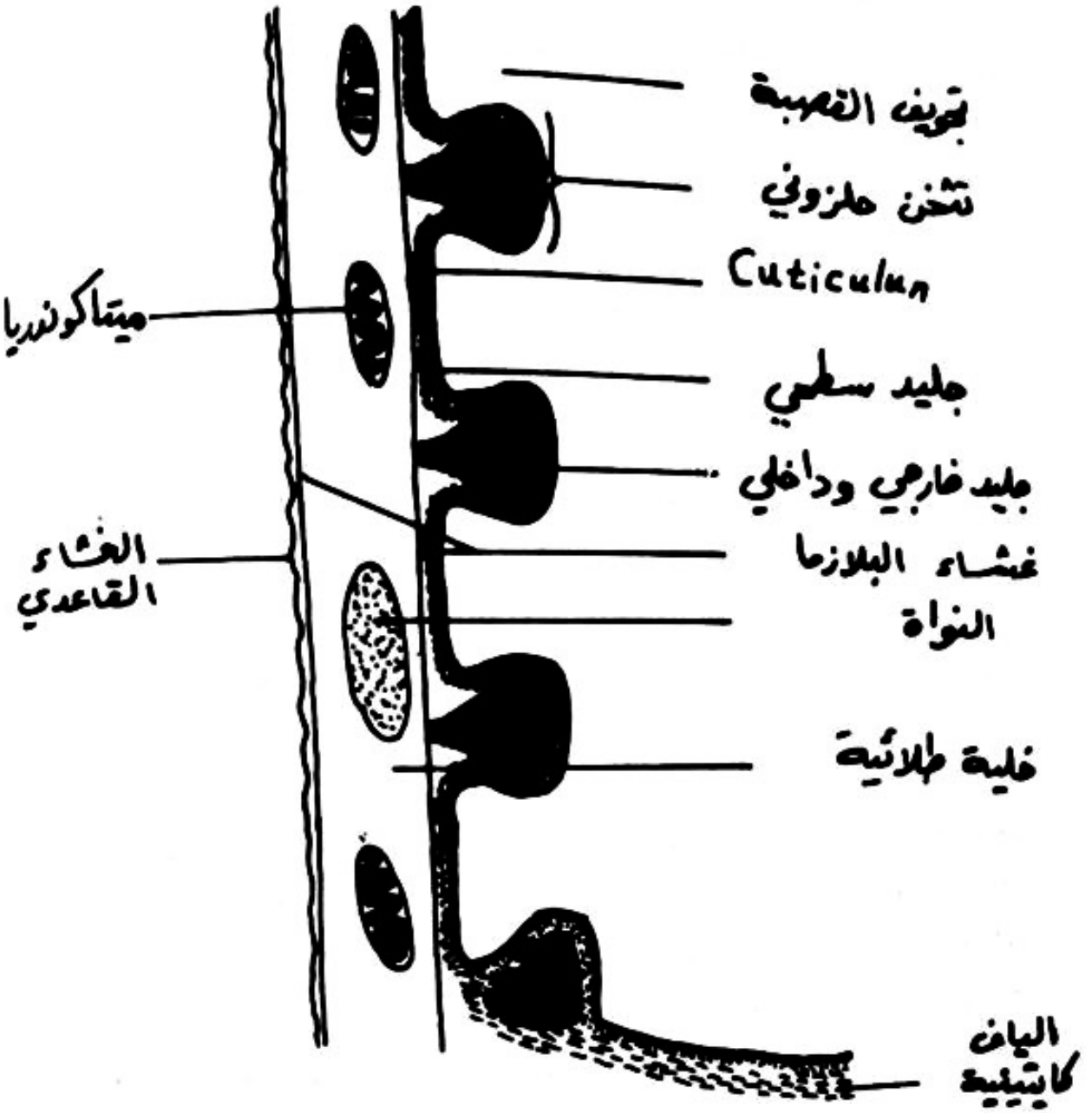
يسمح جدار الجسم في العديد من اللافقريات كالابتدائيات Protozoa والديدان الثعبانية Nematodes والديدان المسطحة Platyhelminthes على النقل الطبيعي للغازات التنفسية عن طريق الانتشار عبر جدار الجسم . اما الفقريات فقد تطور فيها جهاز دوران مغلق ويحوي الدم فيها صبغة الهيموغلوبين وهي صبغة قادرة على الاتحاد مع الاوكسجين وثاني اوكسيد الكاربون وبذلك يتم التبادل الغازي بين خلايا انسجة الجسم وبين هيموغلوبين الدم ثم بين هذه الصبغة وهواء المحيط الخارجي عن طريق الجهاز التنفسي . اما في مفصليات الارجل (وهي من اللافقريات) فقد تطور جدار الجسم الذي يحوي على عدة طبقات منها الجليد السطحي الحاوي على بروتين والجليد الخارجي والداخلي الحاوي على بروتين وكايتين ويغطي جدار الجسم من الخارج بطبقة رقيقة من الشمع وقد ساعد هذا التركيب لجدار الجسم على الانتشار الهائل لمفصليات الارجل في البيئات المائية الارضية ، غير ان جدار الجسم بمثل هذا التركيب يعتبر محددا لانتشار الغازات التنفسية وخاصة الاوكسجين الذي لايتمكن من الانتشار عبر الجليد السطحي .

ونظرا لعدم وجود جهاز دوران مغلق وعدم وجود صبغة الهيموغلوبين (الا في انواع قليلة جدا من الحشرات مثل يرقات الهاموش Chironomus) فقد تطور في الحشرات وفي افراد اخرى من مفصليات الارجل كالعناكب والعقارب جهاز تنفسي خاص يسمى بالجهاز القصبي .

ومن الجدير بالذكر ان بعض الحشرات لاتملك جهازا تنفسيا « قصبيا » ومن امثلتها الرتبتان ـ Collembala و Protura من الحشرات عديمة الاجنحة لذلك تعتمد في نقل الغازات التنفسية عن طريق جهاز الدوران ومنه عبر جدار الجسم ومما يساعد على ذلك ان المساحة السطحية لجسم هذه الحشرات الصغيرة تعتبر كبيرة بالنسبة لحجمها وبذلك يمكن انتشار الغازات عبر جدار الجسم بكميات كافية لحاجة هذه الحشرات . يتركب الجهاز التنفسي القصبي في الحشرات من : ـ

1 ـ القصبات الهوائية : Trachae

ومفردها (Trachea) وهي انابيب مجوفة تمتد من الفتحات الواقعة على البلورا الى داخل جسم الحشرة وتتفرع الى قصبات أصغر وأصغر . يبلغ قطر القصبات الكبيرة في بعض الحشرات الكبيرة عدة ملمترات كما في البقة المائية الكبيرة Belostoma في حين يبلغ قطر أصغر القصبات 1-2 مايكرون . وفي العديد من الحشرات عديمة الاجنحة عدا عائلة السمك الفضي تتفرع القصبات الهوائية الناشئة من كل أنبعاج على الصفيحة الجانبية وتمتد الى مختلف انحاء الجسم غير انها لاتلتقي مع تفرعات القصبات الناشئة من الانبعاجات الاخرى ، اما في بقية الحشرات فان القصبات من الانبعاجات المختلفة تلتقي مع بعضها مكونة قصبات طويلة رئيسية تمتد على طول الحشرة وتسمى مناطق التقاء القصبات ببعضها بالعقد ـ (Nodes) ولما كانت القصبات الهوائية ناشئة بالاساس من جدار الجسم فان لها نفس التركيب (شكل 33) حيث تبطن القصبة من الداخل اي من جهة التجويف ببطانة رقيقة من الكيوتكلين Cuticulin المستمر مع جدار الجسم وهو مادة دهنية بشكل متعدد الاسترات متحد مع البروتين ، ويشير



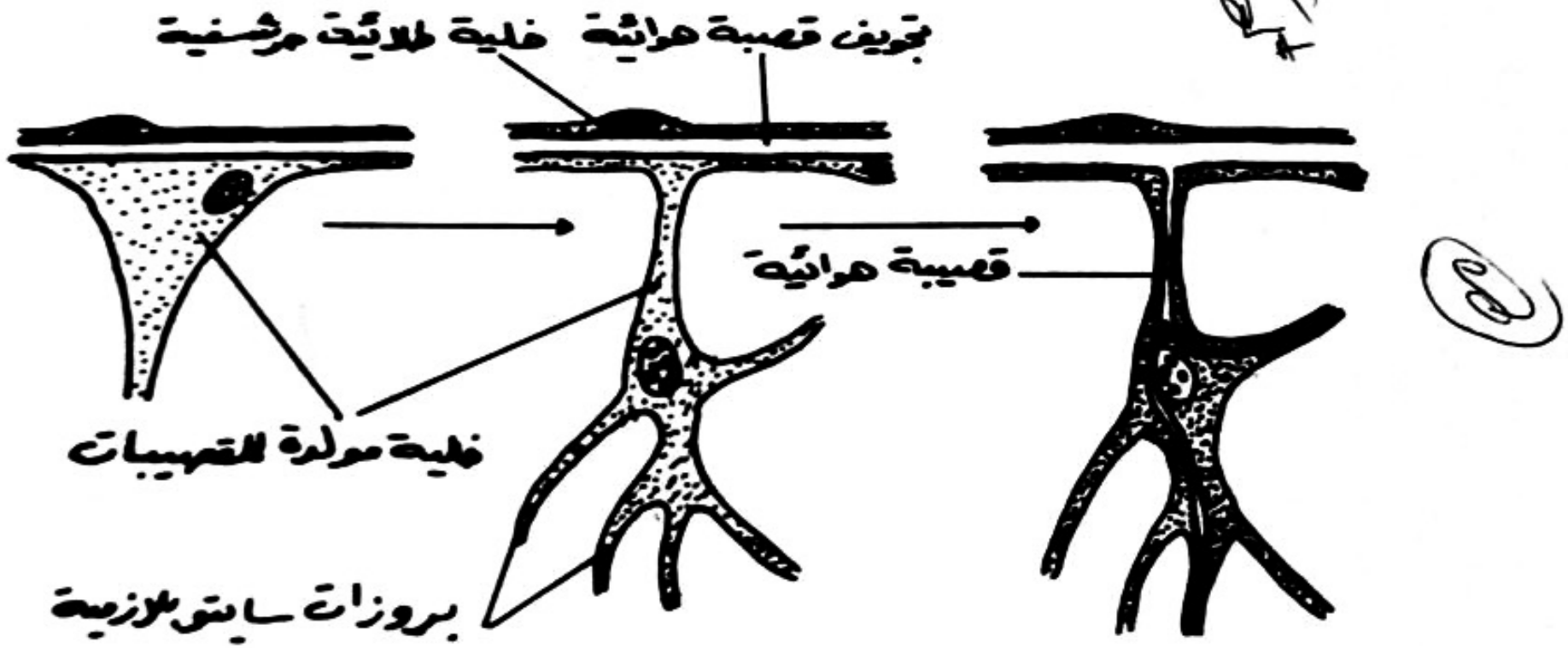
شكل (٣٣) : مخطط لمقطع طولي في جدار القصبة الهوائية (عن Chapman 1978 في Locke Rockstein 1974).

(Miller في Rockstein 1974) وجود طبقة شمعية قبل الكيوتكيولين يلي ذلك طبقة اسمك من الجليد السطحي المؤلف من بروتين ، وعلى مسافات منتظمة تحت الجليد السطحي توجد تثخنات تلتف حلزونيا حول القصبة الهوائية وتسمى Taenidia . ويوجد فيها الجليد الخارجي والداخلي المكون من البروتين والياف دقيقة جداً من الكايتين ، ويشير (Chapman 1978) ان هذه التثخنات تقوم بجعل القصبات الهوائية مفتوحة دائما وبذلك لاتتكمش القصبة نتيجة انخفاض الضغط الجوي داخل القصبة عند اغلاق الفتحات الخارجية (الثغور التنفسية) واستهلاك الاوكسجين الموجود في فراغ القصبة .

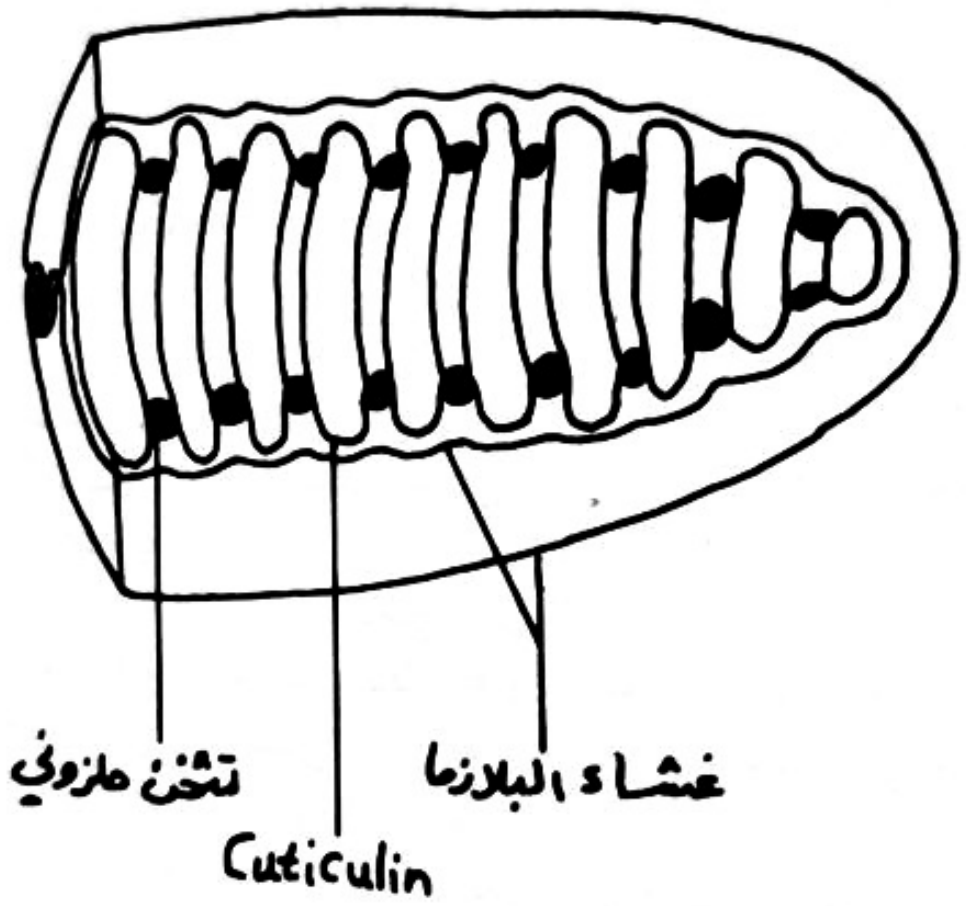
وتحاط القصبات الهوائية بطبقة واحدة من الخلايا الطلائية الحرشفية المضلعة وهي خلايا مستمرة مع خلايا البشرة لجدار الجسم وهي التي تفرز البطانة الجليدية للقصبة الهوائية ، ويمتاز جليد القصبات الهوائية بأنسلاخه مع كل أنسلاخ لجدار جسم الحشرة حيث يتكون جليد جديد بدلا منه .

2 ـ القصيبات الهوائية : Tracheoles

في نهاية القصبات الهوائية الصغيرة والمتظلة داخل النسيج توجد خلايا نجمية الشكل أو أشبه براحة اليد وتسمى بأسماء عديدة كخلايا النهايات القصبية Tracheal ends cells أو الخلايا المولدة للقصيبات Tracheoblasts (شكل 34) . توجد خلية واحدة منها في نهاية كل قصبة هوائية وتمتاز بأن غشاء البلازما الداخلي ينبعج بطريقة خاصة (أنظر شكل 35) مكوناً أنابيب دقيقة جدا تسمى القصيبات الهوائية . يبلغ قطر القصيبات 0.5 - 0.1 . مايكرون وطولها عدة مئات من المايكرونات وهي تفتح من جهة مع نهاية القصبة الهوائية المتصلة بها أما من الجهة الاخرى فتكون مغلقة ، هذا وبأمكان الخلية الواحدة أن تكون عدة قصيبات هوائية . تتظلل القصيبات بين خلايا النسيج وقد تضغط على الخلايا المكونة للنسيج فتصبح وكأنها داخل الخلايا ومثال ذلك حالة الانابيب المستعرضة في عضلات الطيران الليفية لبعض الحشرات ، وقد ذكر (Chapman 1978) أن مركز أي خلية حية لا يبعد أكثر من 10



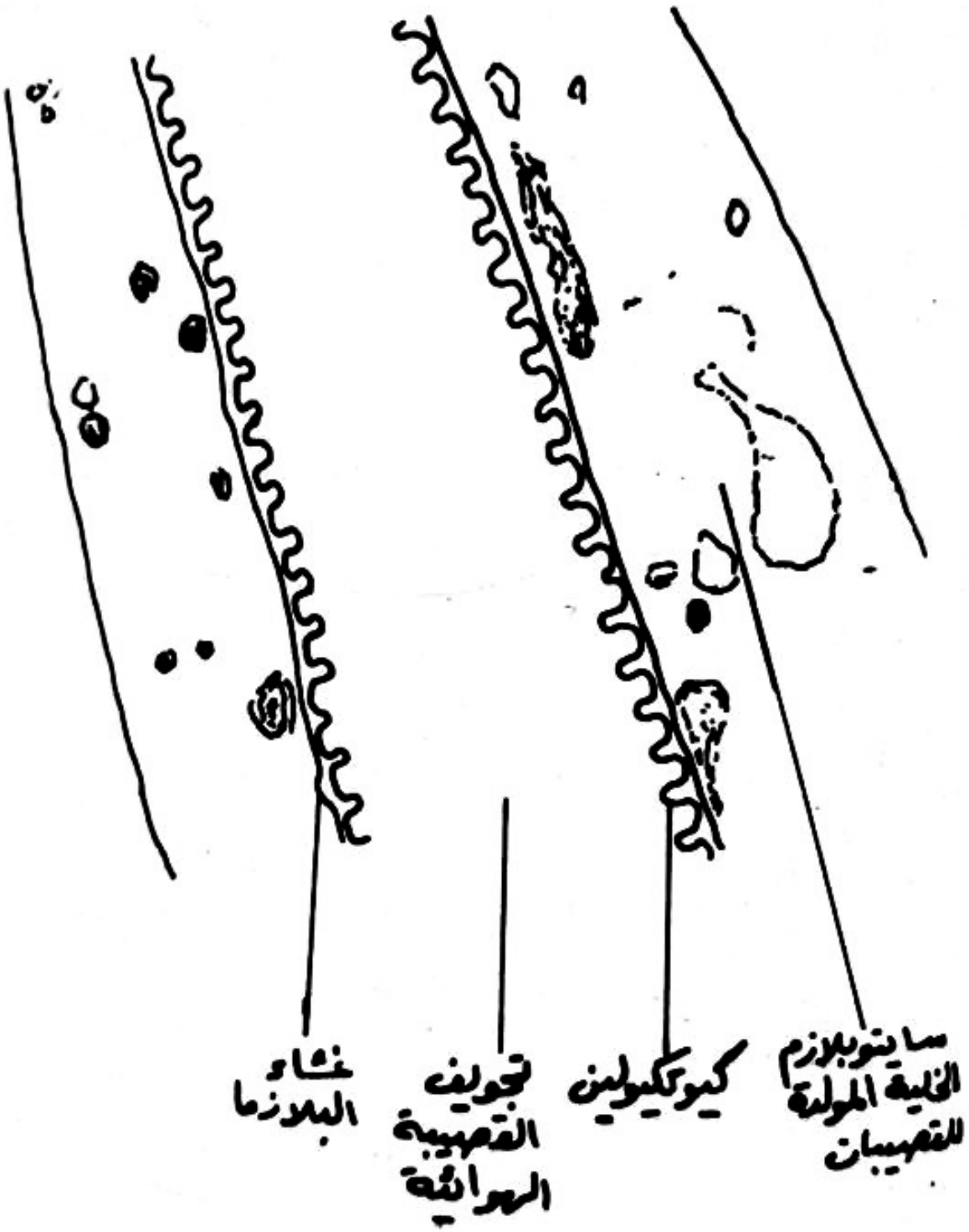
شكل (٣٤) : مراحل تكوين القصيبات الهوائية (عن Chapman 1978)



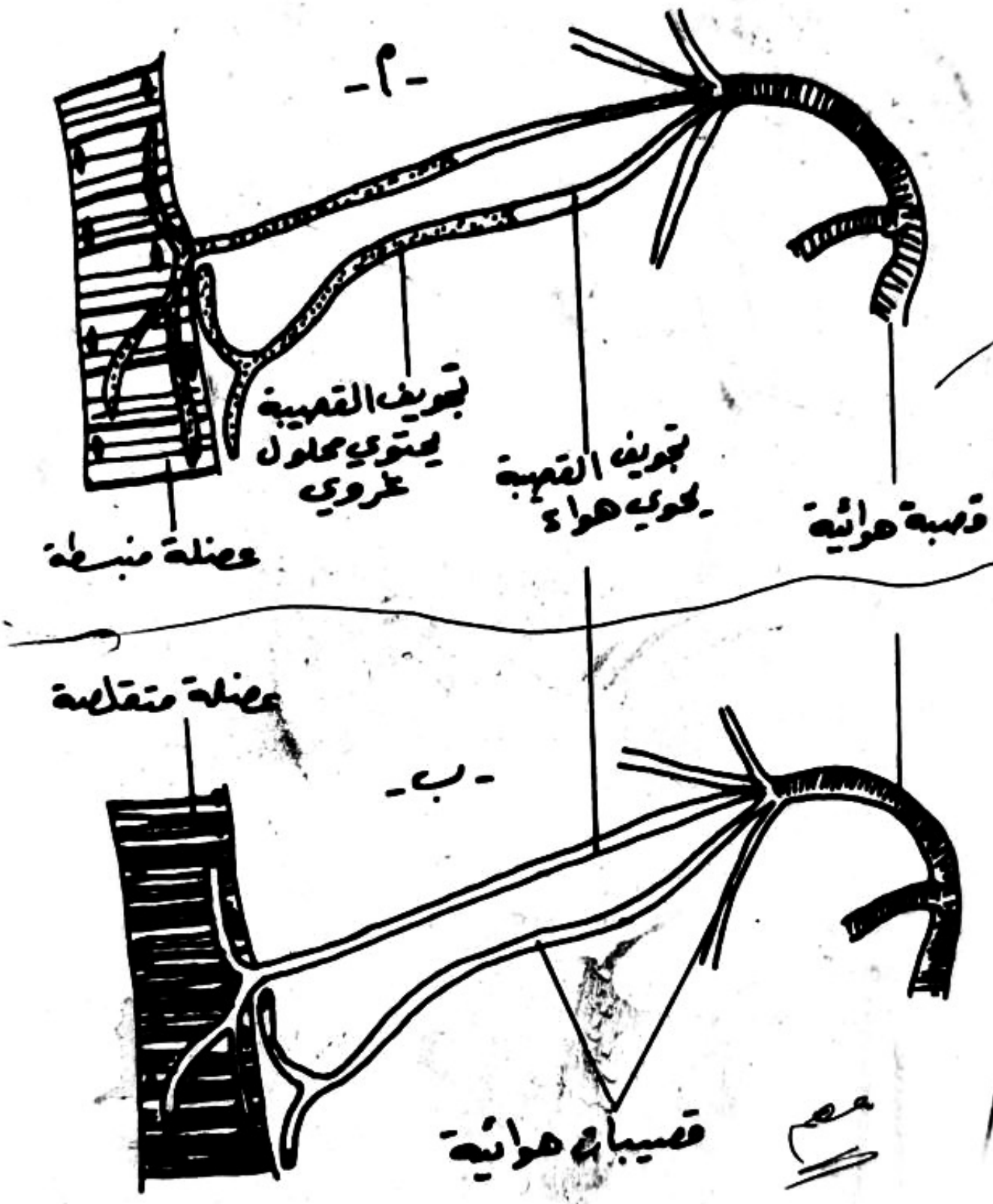
شكل (٣٥) : مقطع طولي في جدار قصبة هوائية (عن Michael، في Rockstein 1974)

مايكرونات عن أقرب قصبة هوائية وبذلك فإن القصيبات الهوائية في الحشرات تشابه من حيث أنتشارها الاوعية الدموية الشعرية لجهاز الدوران في الفقريات. تبطن القصيبات من الداخل بالكيوتكيولين حيث يترتب بشكل تثخنات حلزونية ولكن هذه التثخنات تكون خالية من البروتين والالياف الكايتينية كما لا توجد طبقة شمعية ولا جليد سطحي بروتيني (شكل 36). وقد أشار (Rockstein 1974 في Miller) بأنه لوحظ بالمجهر الالكتروني وجود ثقوب قطرها 30 أنكستروم في جدار القصبة الهوائية ويعتقد بأن لها أهمية في حركة السوائل عبر جدار القصيبات. يحتوي الجزء القريب من النهاية المغلقة للقصيبات على سائل غروي مجهول التركيب الكيمياوي وتتجاذب هذا السائل قوتان متعاكستان في الاتجاه أولهما قوة الجذب الشعري - للقصيبات الى أن يبلغ قطرها 0.3 مايكرون وتحاول هذه القوة الابقاء على السائل داخل القصيبة، والقوة الاخرى هي الضغط التنافذي لمحلول سايتوبلازم خلايا النسيج الموجودة فيه القصيبة الهوائية (شكل 37)، فعند أرتفاع الضغط التنافذي لمحلول سايتوبلازم الخلايا نتيجة زيادة الايونات والجزيئات العضوية وذلك مايحدث أثناء نشاط خلايا النسيج فأن السائل القصيبي وبالاخص جزيئات الماء الموجودة فيه تنتقل عن طريق الانتشار عبر الثقوب الموجودة في جدران القصيبات ثم عبر الخلية المولدة للقصيبات الى منطقة الجذب الخارجية وبذلك يقل طول عمود السائل داخل القصيبة ويحل محله الهواء الحاوي على الاوكسجين وبما أن خلايا النسيج في حالة نشاط أي تستهلك الاوكسجين في دورة كريب فأن الضغط الجزئي للاوكسجين في القصيبات يكون أعلى منه في داخل خلايا النسيج فينتشر الاوكسجين نحو الخلايا لتستفاد منه وعند أنتهاء نشاط الخلايا وعودتها لوضعها الاعتيادي السابق فأن الايونات والجزيئات العضوية خصوصا تلك التي أستخلصت منها الطاقة تنتشر في بلازما الدم الى الجهاز الاخراجي فيقل الضغط التنافذي لمحلول سايتوبلازم الخلايا وبذلك يعود السائل القصيبي للقصيبات من جديد بتأثير قوة الجذب الشعري.

وتمتاز بطانة القصيبات الهوائية بعدم أنسلاخها أثناء أنسلاخ جليد الحشرة ولذلك أهمية كبيرة في أستمرار تزويد الانسجة بالاوكسجين



شكل (٣٦) : مخطط لمقطع طولي في القصيبة الهوائية بعد تكوينها بفترة قصيرة (رسمت من صورة بالمجهر الالكتروني بتكبير ٣٧٠٠٠ مرة ، عن Locke في Rockstein . 1974)



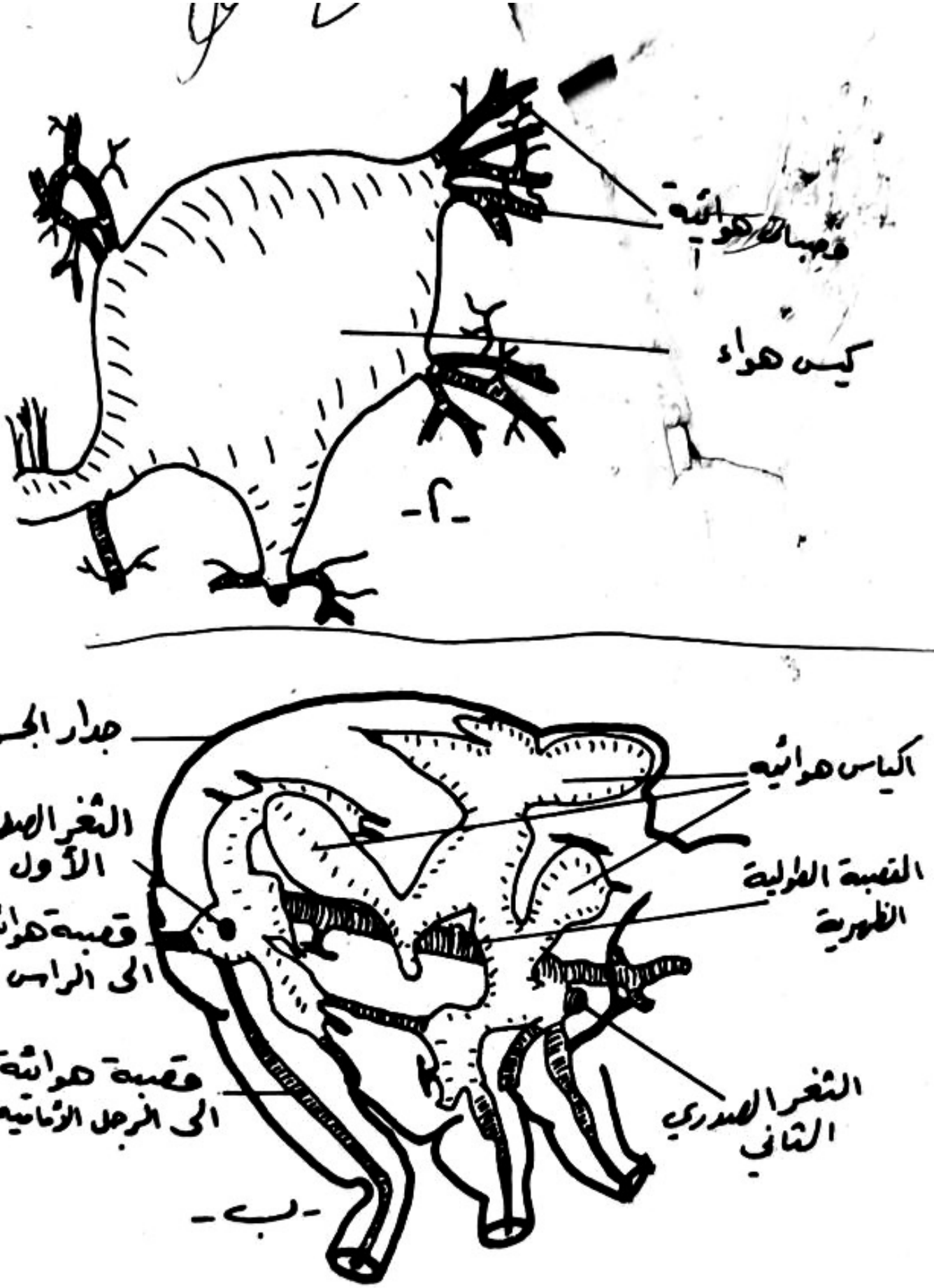
شكل (٣٧) : حركة المحلول الغروي في القصيبات الهوائية
أ : عندما تكون العضلة في حالة البسط
ب : عندما تكون العضلة في حالة تقلص
(عن رزق، ١٩٨٠)

المخزون داخل القصيبات أثناء الانسلاخ وبذلك يستمر التنفس في خلايا الانسجة بالرغم من الانفصال الارتباط بين القصبات والقصيبات ، كما يمتاز أنتشار القصيبات الهوائية بأنه يتحدد وفق حاجة كل نسيج للاوكسجين فكلما زاد نشاط النسيج أزداد تزويده بالقصيبات الهوائية وفي أحدى التجارب حرمت مشاحة من البشرة من مصادر تزويدها بالاوكسجين ولوحظ أن هذه الخلايا بدأت بأرسال بروزات سايتوبلازمية تشابه الاقدام الكاذبة بأتجاه القصيبات الهوائية الموجودة على مسافة تصل الى 100 مايكرون ثم أمسكت بهذه القصيبات وسحبتها نحو الخلايا لذلك فالمعتقد بأن أنتشار القصيبات الهوائية يتحدد بايولوجيا الى حد كبير ويكون تأثير العوامل الوراثية فيه أقل من تأثيرها على انتشار وتفرع القصبات الهوائية .

3 ـ الاكياس الهوائية : Air Sacs

في أجزاء معينة من القصبات الهوائية توجد أتساعات مرنة قابلة للتغير في حجمها بسبب عدم وجود أو أختزال التثخنات الحلزونية كما أن جدرانها تكون رقيقة لعدم وجود الكايتين وهذه تسمى بالاكياس الهوائية (شكل 38 ـ أ ـ) وهي منتشرة في أماكن مختلفة من تجويف الجسم ويختلف عددها بأختلاف أعمار وأطوار الحشرة حيث يزداد عددها في الجراد الصحراوي والعديد من الحشرات ناقصة التطور Hemimetabola بتعاقب الانسلاخات . والملاحظ أن الاكياس الهوائية توجد بكثرة في الحشرات النشطة كالذباب (شكل 38 ـ ب ـ) والزنابير والنحل والنمل والرعاشات كما لوحظ علاقة طردية وثيقة بين تطور الاكياس الهوائية في انواع رتبة غشائية الاجنحة وبين حجم ونشاط هذه الانواع .

وغالبا ماترتبط جدار الاكياس الهوائية بالالياف العضلية خصوصا العضلات الطويلة الصدرية والبطنية . وأهم وظائف الاكياس الهوائية هو كدور الرئة في الشهيق والزفير حيث تقوم العضلات المرتبطة بها بالتقلص فيكبر حجم الاكياس مما يؤدي لدخول الهواء عبر فتحات أو ثغور الشهيق وعند أغلاق هذه الفتحات وأنبساط العضلات السابقة وتقلص عضلات أخرى هي العضلات العمودية التي تربط بين



شكل (٣٨) : ا - كيس هواء واتصاله بالقصبات الهوائية (عن رزق ١٩٨٠)
ب - الجهاز القصبي في صدر الذباب Mycetophila مبيناً الاكياس الهوائية (عن Miller، في Rockstein 1974).

الصفائح الظهرية والبطنية لحلقات الجسم فإن الاكياس الهوائية تتقلص في الحجم ويؤدي ذلك لدفع الهواء لكافة التفرعات القصبية وبعد ذلك الى ثغور الزفير وتسمى هذه الحركات التنفسية بالتهوية الميكانيكية أو التهوية العضلية ، كما أن للاكياس الهوائية فائدة في تقليل كثافة الحشرة وبالتالي تتمكن من الطيران كما هو عليه الحال في بالغات رتبة نصفية الاجنحة Hemiptera ، كما أن بأمكان الحشرات الغاطسة في الماء من التحكم بالغطس أو الصعود لسطح الماء عن طريق حجم الهواء في هذه الاكياس .

٤ ـ الثغور التنفسية Spiracles

يتكون الجهاز القصبي أثناء التطور الجنيني من انبعاجات في البلورا Pleura للحلقات الصدرية والبطنية وتسمى بداية هذه الانبعاجات بالثغور التنفسية ، وهي تربط بين هواء المحيط الخارجي والقصيبات الهوائية ، ويذكر Miller في (1974 Rockstein) أنه يوجد في جنين الحشرات ١٢ زوجا من الثغور وأثناء المراحل المتأخرة من التطور الجنيني تختزل زوج ثغور حلقة الشفة السفلى وزوج ثغور خلقة الصدر الامامي وبذلك فأن أقصى عدد للثغور التنفسية في الحشرات يبلغ ١٠ أزواج ، زوج في كل من الصدر الثاني والثالث وثمانية أزواج في الحلقات البطنية من الثانية الى التاسعة ويشذ عن ذلك بعض أفراد رتبة ثنائية الذنب Diplura حيث يوجد ١١ زوجا من الثغور ٤ منها صدرية و ٧ بطنية تقع الثغور الصدرية بين الحلقات الصدرية المتجاورة أما الثغور البطنية فأنها تقع على الحلقات البطنية الخاصة بها . أن وجود ١٠ أزواج من الثغور التنفسية في الحشرات لايعني أنها جميعا تقوم بوظيفتها في التنفس حيث يغلق قسم منها تماما ولا يقوم بأي دور في التنفس ولا تفتح الا عند الانسلاخ . ومن الممكن تقسيم الحشرات على أساس عدد الثغور التنفسية وتوزيع العاملة منها في التنفس الى المجاميع الاتية حسب النظام الذي ذكره (1978 Chapman). : ـ

١ ـ حشرات عديدة الثغور العاملة : Polypneustic

ويوجد فيها ٨ أزواج من الثغور العاملة على الاقل تقوم بدورها في التنفس وتقسم الى : ـ

أ ـ حشرات كاملة الثغور العاملة : Holopneustic

وفيها ١٠ أزواج من الثغور التي تقوم بدورها في التنفس، زوج منها في الصدر الوسطي وأخر في الصدر الخلفي و ٨ أزواج بطنية. يوجد هذا النوع في معظم الحشرات الكاملة كالصراصر ويرقات غشائية الاجنحة وحرشفية الاجنحة.

ب ـ حشرات محيطية الثغور العاملة : Peripneustic

وفيها زوج الصدر الوسطي و ٨ أزواج بطنية عاملة، ومن أمثلتها يرقات عائلة Cecidomyidae من رتبة ثنائية الاجنحة.

جـ ـ حشرات نصفية الثغور العاملة : ـ Hemipneustic

وفيها ثماني أزواج عاملة واحد في الصدر الوسطي و ٧ بطنية ومن أمثلتها يرقات عائلة Mycetophilidae من رتبة ثنائية الاجنحة.

٢ ـ حشرات قليلة الثغور العاملة : ـ Oligopneustic

وفيها زوج واحد أو زوجان من الثغور التي تقوم بدورها في التنفس أما البقية فمغلقة وتقسم الى :

أ ـ حشرات الزوجين العاملين : Amphipneustic

ذات زوجين عاملين أحدهما في الصدر الوسطي والاخر في نهاية البطن كما في يرقات عائلة الحرمس Psychodidae.

ب ـ حشرات خلفية الزوج العامل : Metapneustic

وفيها زوج واحد فقط يقوم بدوره في التنفس ويقع في نهاية البطن مثل يرقات البعوض Culicidae

جـ ـ حشرات أمامية الزوج العامل : ـ propneustic

وفيها زوج واحد فقط عامل يقع في الصدر الوسطي مثل عذارى رتبة ثنائية الاجنحة

٣ ـ حشرات عديمة الثغور العاملة : Apneustic

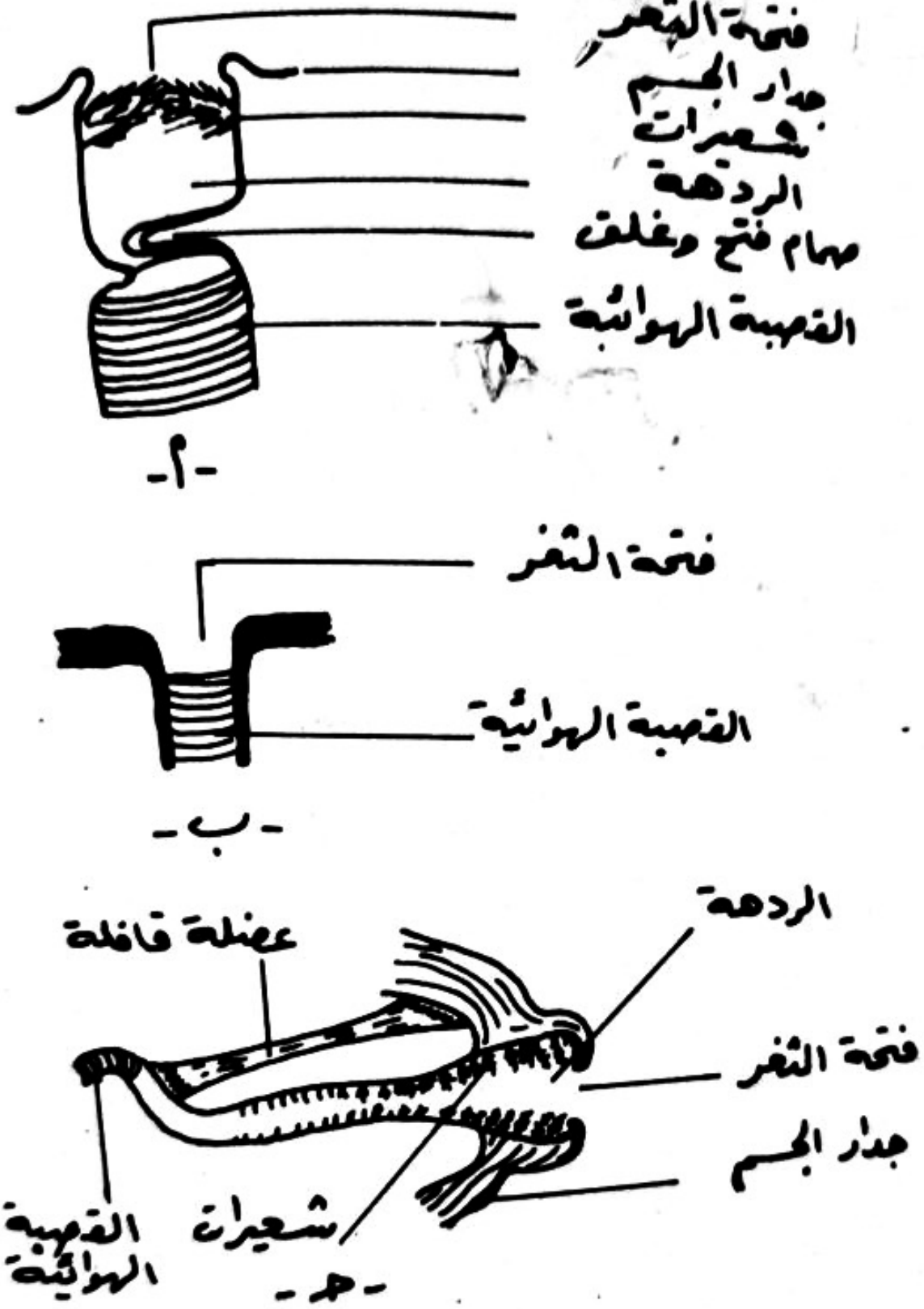
لايوجد أي زوج من الثغور عاملا كما في يرقات الهاموش من عائلة Chironomidae وحوريات الرعاش.

تركيب الثغر التنفسي : Spiracular Structure

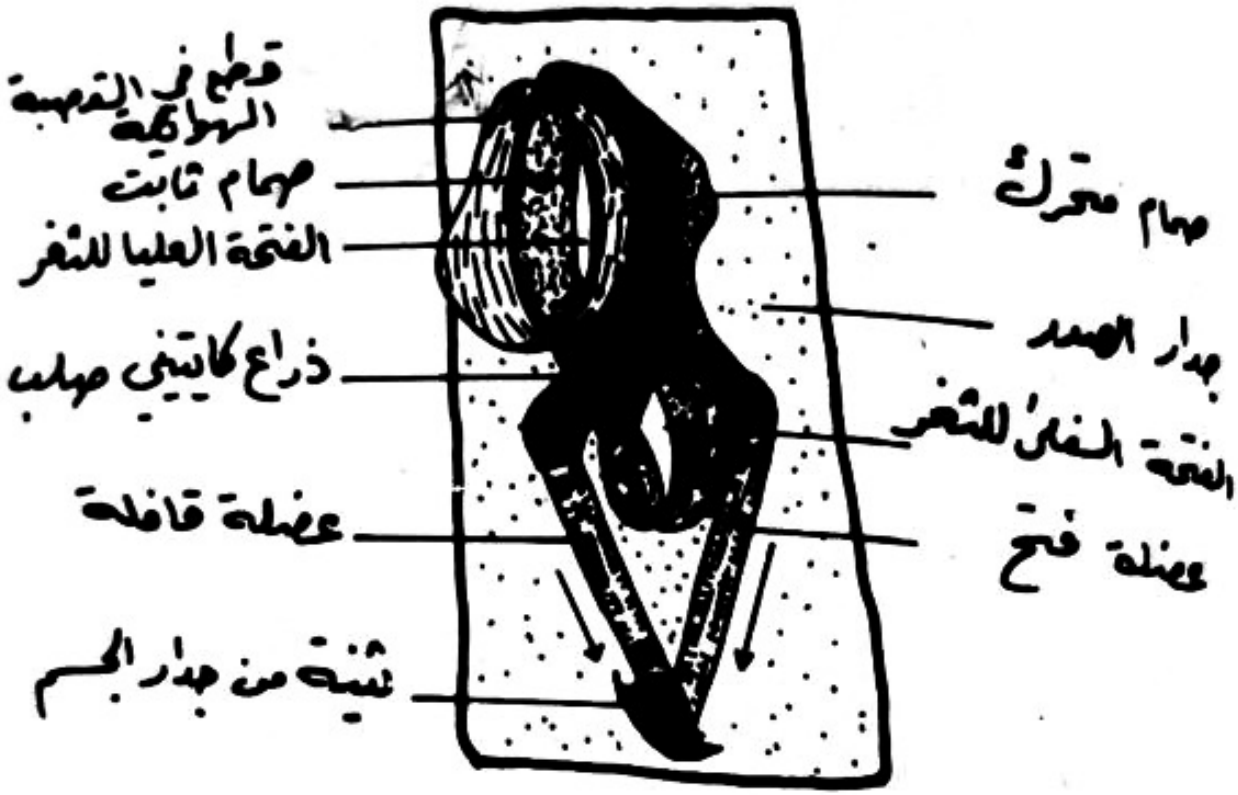
يتركب الثغر التنفسي في العديد من الحشرات غير المجنحة Apterygota من فتحة خارجية Orfice تؤدي مباشرة الى القصبة الهوائية المتصلة بها (شكل ٣٩ ـ ب) أما في الحشرات المجنحة Pterygota فأنه يلي الفتحة الخارجية وجود ردهة Atrium متسعة قصيرة (شكل ٣٩ ـ أ ـ جـ) وفي كثير من الاحيان تبطن الردهة بشعيرات لمنع دخول الغبار أو الاجسام الغريبة الى داخل الجهاز القصبي .

ويشير (Miller في 1974 Rockstein) و (1978 Chapman) الى أن فتحة الثغر في جميع يرقات رتبة ثنائية الاجنحة والعديد من نصفية الاجنحة وغمدية الاجنحة وحرشفية الاجنحة تكون مغطاة بصفيحة غربالية Sieve Plate ثقوبها دقيقة جدا تسمح للهواء بالمرور خلالها ولا تسمح للماء بالمرور وذلك لان الصفيحة كجدار الجسم لها خاصية كره الماء Hydrophobic كما أنها تمنع دخول الطفيليات الى الجهاز القصبي . وفي بعض بقية أنواع الحشرات المجنحة وبعض أنواع رتبة ذات الذنب الشعري Diplura فأن الثغور التنفسية تكون مزودة بجهاز مخصص لقفل وفتح الثغور Spracular Closing apratus وله أهمية كبيرة في تقليل فقدان الماء عن طريق التبخر من الجهاز القصبي . يتألف هذا الجهاز في الثغور الصدرية من صمام متحرك Movable valve واحد كما في الثغر الاول الصدري للجراد (شكل ٤٠) أو صمامان متحركان كما في الثغر الثاني الصدري للجراد (شكل ٤١) وهذه الصمامات تقع خارجاً وتتحرك بتأثير عضلي . وفي الثغور البطنية للحشرات يتألف هذا الجهاز من ذراع كايتينية صلبة متحركة بتأثير عضلي (شكل ٤٢ ـ ٤٣) وتؤدي حركتها غلق الثغر التنفسي بين الردهة والقصبة الهوائية . وقد لايوجد من جهاز قفل الثغور سوى عضلة واحدة متصلة بالقصبة الهوائية ويؤدي تقلصها الى ثني القصبة وغلقها (شكل ٣٩ جـ) ويعمل جهاز قفل الثغور التنفسية بتأثير عضلي من أحد الانواع الاتية : ـ

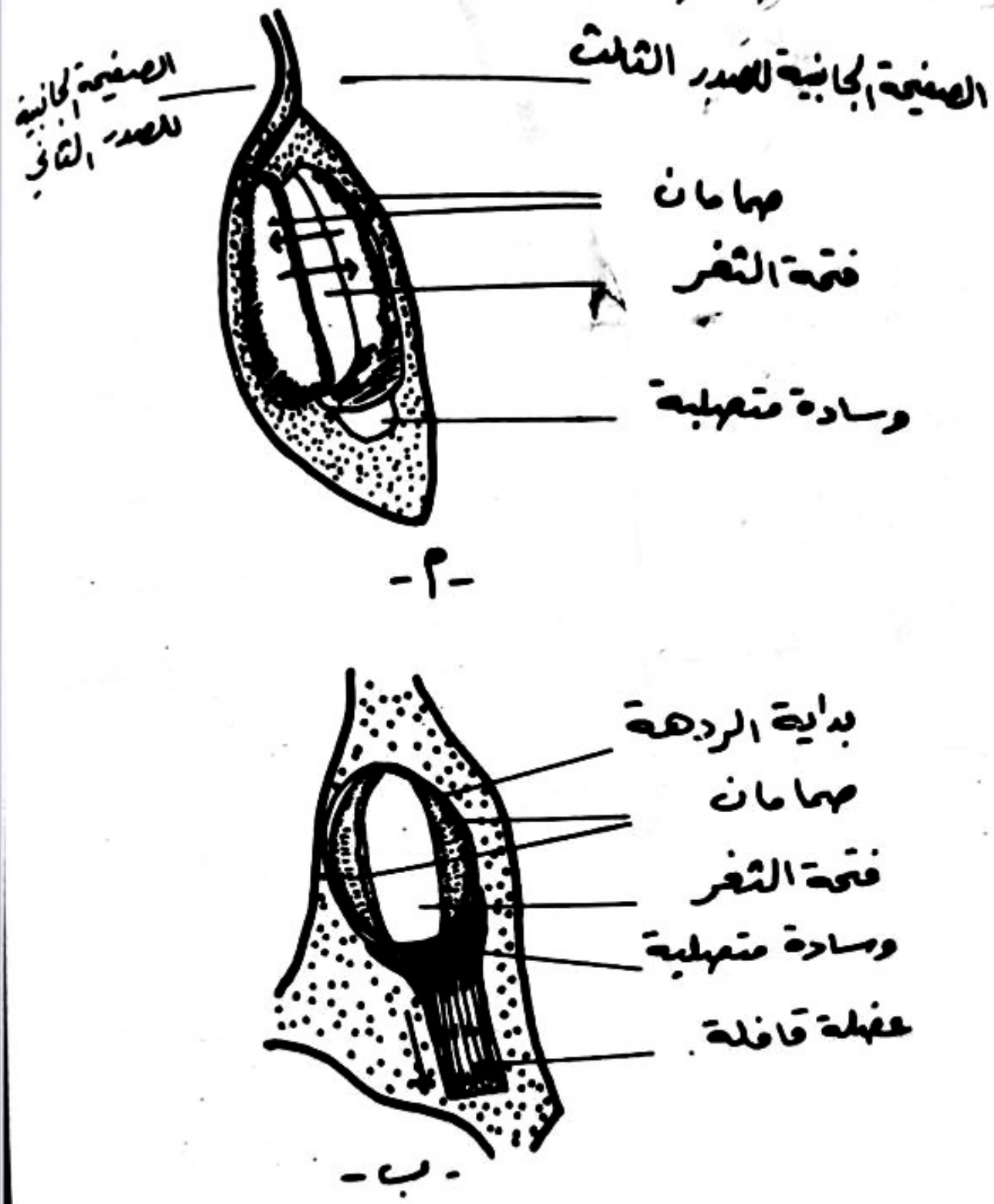
١ ـ ينفتح الثغر بواسطة عضلة فاتحة Opener Muscle وينغلق بتأثير مطاطية جليد الجسم وقد لوحظت هذه الحالة في حشرة Thermobia رتبة Thysanura .



شكل (٣٩) : تركيب الثغر التنفسي.
أ - مخطط لثغر تنفسي ذو ردهة (عن Villee
ب - مخطط لثغر تنفسي بدون ردهة (عن حماد ١٩٧٤)
جـ - مخطط لمقطع عرضي لثغر تنفسي في القمل Haematopinus (عن Çhapman 1978)

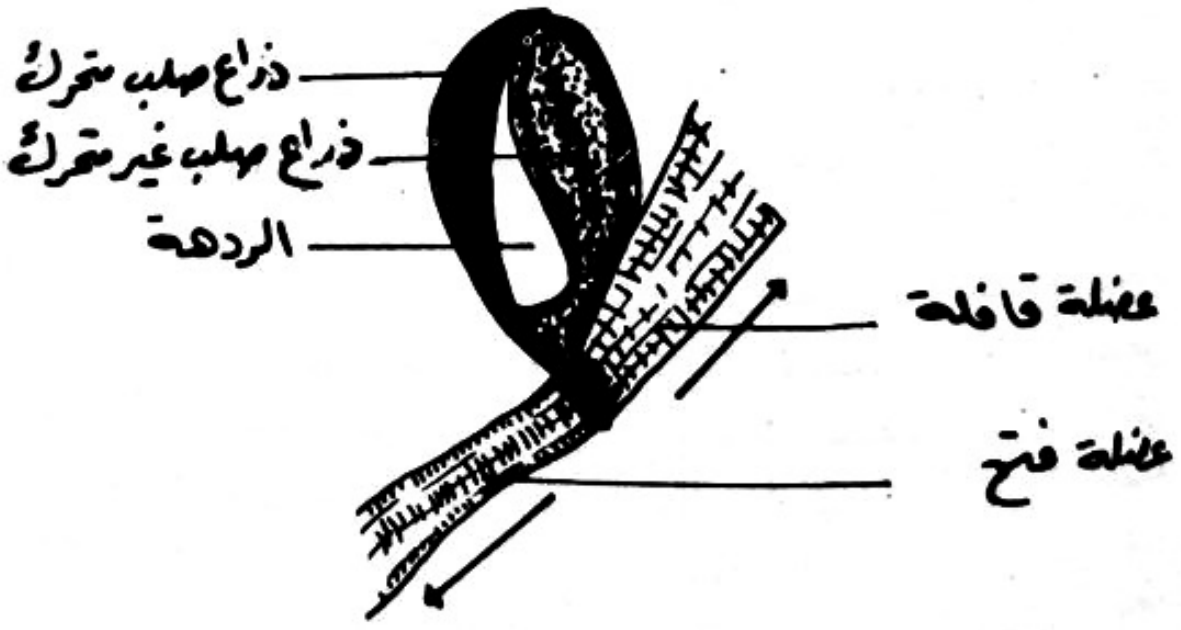


شكل (٤٠) : مخطط لمنظر داخلي للثغر التنفسي الاول الصدري في الجراد . الاسهم تدل على اتجاه تقلص العضلات (عن Chapman 1978)



شكل (٤١) : الثغر التنفسي الصدري الثاني في الجراد
ا : مخطط للثغر من الخارج (الاسهم تدل على اتجاه حركة الصمامات عند غلق الثغر .
ب : مخطط للثغر من الداخل (السهم يدل على اتجاه تقلص العضلة) (عن Chapman 1978 مع التوضيح)

شكل (٤٢) : جهاز فتح وغلق الثغر التنفسي في يرقات حرشفية الاجنحة . السهم المستمر يدل على اتجاه تقلص العضلة . السهم المنقط يدل على شد الرباط المطاطي (عن Chapman 1978 بتوضيح) .



شكل (٤٣) : منظر داخلي لثغر تنفسي بطني لحشرة من رتبة مستقيمة الاجنحة Orthoptera مبيناً جهاز فتح وغلق الثغر . الاسهم تدل على اتجاه تقلص العضلة (عن Chapman 1978) .

٢ ـ ينفتح الثغر بواسطة مطاطية جليد الجسم أو بواسطة روابط ليفية مطاطية وينغلق بتقلص عضلة قافلة Closer Muscle (شكل ٢٩ جـ ـ ٤١ ـ ٤٢) وهـــــــذا هو نوع الثغور الاكثر أنتشارا بين الحشرات .

٣ ـ ينفتح الثغر بتقلص عضلة فاتحة وينغلق بأرتخاء العضلة الفاتحة وتقلص عضلة قافلة (شكل ٤٠ ـ ٤٣) وهذا النوع موجود في بعض الثغور التنفسية الصدرية ومنها الثغر الاول الصدري للجراد الصحراوي

ميكانيكية التحكم بفتح الثغور التنفسية :

Control of Spiracular opening

١ ـ الثغور ذات العضلة القافلة : ـ

وهي الثغور الشائعة بين الحشرات . تتزود العضلة القافلة بزوج من المحاور العصبية أو أكثر من العقدة العصبية التابعة للحلقة التي يوجد بها الثغرة . عند وجود تركيز كاف من الاوكسجين حول العقدة العصبية فأنها ترسل سلسلة من منبهات عصبية الى العضلة القافلة وبذلك تتقلص هذه العضلة ويغلق الثغر ، وعند أنخفاض تركيز الاوكسجين فأن عدد المنبهات المرسلة يتناقص . ففى الرعاش وجد ان 10% من الاوكسجين يؤدي الى انخفاض عدد المنبهات اما 2% من الاوكسجين فقد أدى الى أيقاف أرسال المنبهات وأدى ذلك الى لرتخاء العضلة وأنفتاح الثغر . وقد ذكر (Miller Hyalophora 1966) أن التجـــارب التي أجريـــت علـــى الثغر الثـــاني الصـــدري للجراد الصحراوي وعذارى حشرة Hyalophora أوضحت بأن أنخفاض الجزئي للاوكسجين عن حد معين وأرتفاع الضغط الجزئي لثاني أوكسيد الكاربون يؤدي الى قلة أرسال المنبهات العصبية للعضلة القافلة وبنفس الوقت يقوم ثاني اوكسيد الكاربون بالتأثير على الجهد الفعال Action potential لغشاء الالياف العضلية للعضلة القافلة حيث يؤدي الى رفع أستقطاب الغشاء Hyperpolarization عن طريق زيادة نفاذية الغشاء لأيونات الكلور ، ويؤدي رفع الاستقطاب الى أرتخاء الالياف العضلية للعضلة القافلة وبذلك ينفتح الثغر . ومن الجدير بالذكر أن تكرار المنبهات العصبية المرسلة الى العضلة القافلة

يزداد عند أنخفاض المحتوى المائي للحشرة حيث يؤدي ذلك الى غلق الثغر ولا ينفتح ألا بتراكيز أعلى من ثاني أوكسيد الكاربون وذلك للتقليل من فقدان الماء عن طريق التبخر عبر الجهاز القصبي، ويؤدي الجوع الى حدوث نفس الحالة أما أرتفاع درجة الحرارة فيسبب أنخفاض عدد المنبهات وبذلك ينفتح الثغر التنفسي بتراكيز أوطأ من ثاني أوكسيد الكاربون وذلك في محاولة من الحشرة لخفض درجة حرارة الجسم عن طريق التبخر ومثال ذلك ذبابة تسي تسي Glossina

٢ ـ الثغور ذات عضلة قافلة وعضلة فاتحة : ـ

تتم السيطرة على تقلص هذه العضلات عن طريق الجهاز العصبي المركزي. ويشير (1966 Miller) بأنه تتزود العضلة القافلة للثغر التنفسي الصدري الاول في الجراد الصحراوي بزوج من المحاور العصبية آتية من العقدة العصبية الصدرية الاولى وزوج أخر من المحاور العصبية الى العضلة الفاتحة، كما ويتجه محور عصبي آخر الى العضلة الفاتحة قادما من العقدة العصبية للصدر الثاني. عند أرتخاء العضلتان ينفتح الثغر بمقدار 20-30% من مساحة الفتحة. عند غلق الثغر تتلقى العضلة الفاتحة سلسلة منبهات بطيئة وطويلة المفعول من العقدة العصبية الصدرية الاولى، أما العضلة القافلة فتتلقى سلسلة منبهات سريعة وقصيرة المفعول، وعند أنخفاض نسبة الاوكسجين الى ثاني أوكسيد الكاربون فأن عقدة الصدر الثاني ترسل المنبهات الى العضلة الفاتحة ويؤدي هذا الى زيادة تقلص العضلة الفاتحة فينفتح الثغر، اما عند الطيران حيث تنفرج الاجنحة الجلدية الموجودة في الصدر الثاني نتيجة التقلص العضلي فأن أنخفاض نسبة الاوكسجين الى ثاني أوكسيد الكاربون يكون كبيرا لذلك تستمر العقدة الصدرية الثانية بأرسال منبهات للعضلة الفاتحة ويستمر فتح الثغر التنفسي. وقد وجد أن أرتفاع تركيز ثاني أوكسيد الكاربون وأنخفاض تركيز الاوكسجين حول الخلايا العصبية يؤدي الى أزالة الاستقطاب Depolarization في غشاء المحاور العصبية وهذا يؤدي بدوره الى زيادة تكرار المنبهات العصبية. ومن المعتقد أن الثغرة ذات العضلتين هي نوع بدائي ومنه تطورت الثغور ذات العضلة الواحدة القافلة.

العوامل المؤثرة على انتشار الغازات :
Factors affecting the diffusion of gases

يعتمد أنتشار الغازات على عدة عوامل أهمها : ـ

١ ـ ينتشر الغاز في المحيط المفتوح بسرعة تتناسب عكسيا مع الجذر التربيعي لوزنه الجزيئي وبذلك فأن الاوكسجين الذي وزنه الجزيئي 16 ينتشر بسرعة 1.3 مرة قدر أنتشار غاز ثاني أوكسيد الكاربون الذي وزنه الجزيئي 28.

٢ ـ الاختلاف في تركيز الغاز وهو ما يطلق عليه بالضغط الجزئي للغاز Partial pressure بين منطقتين حيث ينتشر نفس الغاز من منطقة التركيز العالي لجزيئاته الى منطقة التركيز الواطىء .

٣ ـ الاختلاف في نفاذية الطبقة الفاصلة بين مناطق تركيز الغاز وهذه الطبقة الفاصلة تكون أما الهواء شرط أن يكون ساكنا أو السوائل كالماء والدم أو خلايا النسيج ممثلا بالغشاء القاعدي وغشاء البلازما وسايتوبلازم الخلايا ولكل من هذه الطبقات الفاصلة معامل نفاذية permeability constant ويختلف معامل النفاذية لنفس الطبقة بأختلاف الغازات وبأختلاف درجة الحرارة . ويمكن تعريف معامل النفاذية بأنه أنسياب مادة معينة (سواء كانت غاز أو سائل) عبر وحدة مساحة من الطبقة الفاصلة في وحدة زمن وذلك عند ثبات الضغط الجزئي للغاز في كل منطقة من المنطقتين المعزولتين (أو ثبات تركيز السائلين المعزولين) فعلى سبيل المثال يذكر (Chapman) أن معامل نفاذية الهواء للاوكسجين بدرجة حرارة 20م يبلغ ١١ سم^{٣}/ دقيقة/ سم^{٢}/ ضغط جوي/ سم ، بينما يبلغ معامل نفاذية الهواء للاوكسجين تحت نفس الظروف 0.000034، ومعامل نفاذية أحد أنواع العضلات 0.000014 وهذا يعني أن أنتشار الاوكسجين في الهواء يبلغ 300 ألف مرة أسرع مما عليه في الماء, 800 ألف مرة أسرع مما عليه في العضلات . من ذلك يتضح أهمية الجهاز القصبي في تنفس الحشرات وذلك لان الغازات تمر عبر الانابيب القصبية والقصيبية في محيط هوائي الى أن تصل الى مسافة قريبة من خلايا الانسجة وعندئذ تنتشر من القصيبات الى ميتاكوندريا الخلايا في وسط السائل وقد وجد أن طول المسافة التي يقطعها الغاز من فتحة الثغر الى نهاية القصبة الهوائية قد تبلغ مائة ألف مرة

لطول من المسافة التي يقطعها من نهاية القصبية الى ميتاكوندريا الخلايا غير أن سرعة أنتشار الغاز في الجهاز القصبي تبلغ عشرة آلاف مرة أسرع من أنتشاره في تلك المسافة القصيرة بين نهاية القصبية وميتاكوندريا الخلايا وكما ذكر فأن أنتشار الغاز لايتم فقط بواسطة نفاذية الطبقات الفاصلة وأنما يندفع نتيجة الاختلاف في الضغط الجزئي للغاز بين خلايا نسيج القصيبات وفتحة الثغر حيث المحيط الخارجي، وقد وجد أن أنخفاض الضغط الجزئي للاوكسجين في خلايا النسيج بمقدار 5% ضغط جوي عما عليه في القصيبات يعتبر كافيا لتجهيز الخلايا بالاوكسجين حتى لو كانت على بعد 15 مايكرون من القصبة الهوائية، أما أنخفاض الضغط الجزئي للاوكسجين في القصيبات بمقدار 2% ضغط جوي عما عليه في المحيط الخارجي فأنه يعتبر كافيا لانتشار الاوكسجين من المحيط الخارجي الى القصيبات.

٤ ـ **الاختلاف في ذوبان الغازات في المحاليل** : حيث أن الغازات تختلف فيما بينها في معامل نفاذيتها عبر نفس الاوساط السائلة فمثلا معامل نفاذية الانسجة لثاني أوكسيد الكاربون تبلغ 34 مرة أكثر من الاوكسجين وذلك لذوبان ثاني أوكسيد الكاربون بكميات أكبر وبذلك يمكن لثاني أكسيد الكاربون من الانتقال عن طريق الذوبان السريع من خلايا الانسجة الى السائل الدموي للحشرة ومنه الى المحيط الخارجي عن طريق جدار الجسم وخصوصا في الاغشية بين الحلقات حيث تطرح ربع كمية ثاني أوكسيد الكاربون بهذه الطريقة غير أن أكبر كمية تطرح من ثاني أوكسيد الكاربون تتم عن طريق القصبات الهوائية وذلك بأنتشار هذا الغاز من السائل الدموي الى القصبات عبر بطانة الجليد.

٥ ـ **الاختلاف في الضغط المسلط على الغاز** : ـ أن حركة الهواء تؤدي الى زيادة سرعة أنتشار الغازات كما أن تسليط ضغط على الجهاز القصبي يؤدي الى حركة الغازات وأنتشارها بسرعة أكبر من حالة السكون ويتم ذلك في الحشرات بطريقتين الاولى عن طريق فتق الثغور التنفسية وعزل هواء الجهاز القصبي عن هواء المحيط

الخارجي وعند أستهلاك الاوكسجين يتكون ضغط سالب داخل الجهاز القصبي حيث أن ثاني أوكسيد الكاربون يتحول الى بيكاربونات في السائل الدموي وذلك للحفاظ على الضغط الجوي السالب وعند أنفتاح الثغر فأن الاوكسجين يندفع من المحيط الخارجي الى الجهاز القصبي بسبب الاختلاف في الضغط الجوي الجزئي للاوكسجين أما البيكاربونات فتتحول الى ثاني أوكسيد الكاربون وتطرح من الجهاز القصبي . والطريقة الاخرى بتكوين ضغط جوي موجب داخل الجهاز القصبي وذلك بمساعدة اتساع وتقليص حجم الاكياس الهوائية عن طريق العضلات حيث بأتساع الاكياس وفتح ثغور الشهيق وغلق ثغور الزفير يدخل الهواء من المحيط الخارجي الى الجهاز القصبي وعند غلق ثغور الشهيق والضغط على الاكياس الهوائية وتقليص حجمها يتكون ضغط عالي على بقية الجهاز القصبي يؤدي الى سرعة أنتشار الغازات في الجهاز القصبي وتنفتح ثغور الزفير لتسمح بخروج الهواء المستهلك .

التنفس في الحشرات الارضية :

Respiration in Terrestrial insects

الحشرات الارضية هي الحشرات التي تعيش في ظروف اليابسة وتتنفس الهواء الجوي ، هناك ثلاث طرق لتنفس هذه الحشرات وهي : ـ

١ ـ الانتشار : ـ Diffusion

يتم التنفس في الحشرات الصغيرة وفي البيوض والاطوار الساكنة من الحشرات الكبيرة عن طريق الانتشار للغازات . وقد علمنا أن أفراد رتبة ذات الذنب القافز Collembola ورتبة ذات الذنب العجزي Protura لاتملك جهازا قصبيا وبذلك فأن هذه الحشرات تتنفس عن طريق انتشار الغازات عبر جدار الجسم Cutaneous respiration ويساعد جهاز الدوران وحركة السائل الدموي على سرعة نقل الغازات التنفسية ، ومن الملاحظ أن هناك تجمع كبير من القصبات الهوائية حول القلب في معظم الحشرات ومن المعتقد أن نسبة لابأس بها من الغازات التنفسية تنتشر بين

السائل الدموي والجهاز القصبي وخصوصا غاز ثاني أوكسيد الكاربون وعلى هذا الاساس فأن الاطوار الساكنة من الحشرات كالبيوض والعذارى الصغيرة والحشرات الساكنة يمكنها الاعتماد على أنتشار الغازات التنفسية ومما يساعد على ذلك أن المساحة السطحية لهذه الاطوار تكون كبيرة بالنسبة لحجم الطور مما يفسح مجالا أوسع لانتشار الغازات عبر جدار الجسم .

٢ ـ التهوية غير المباشرة : Passive suction ventilation

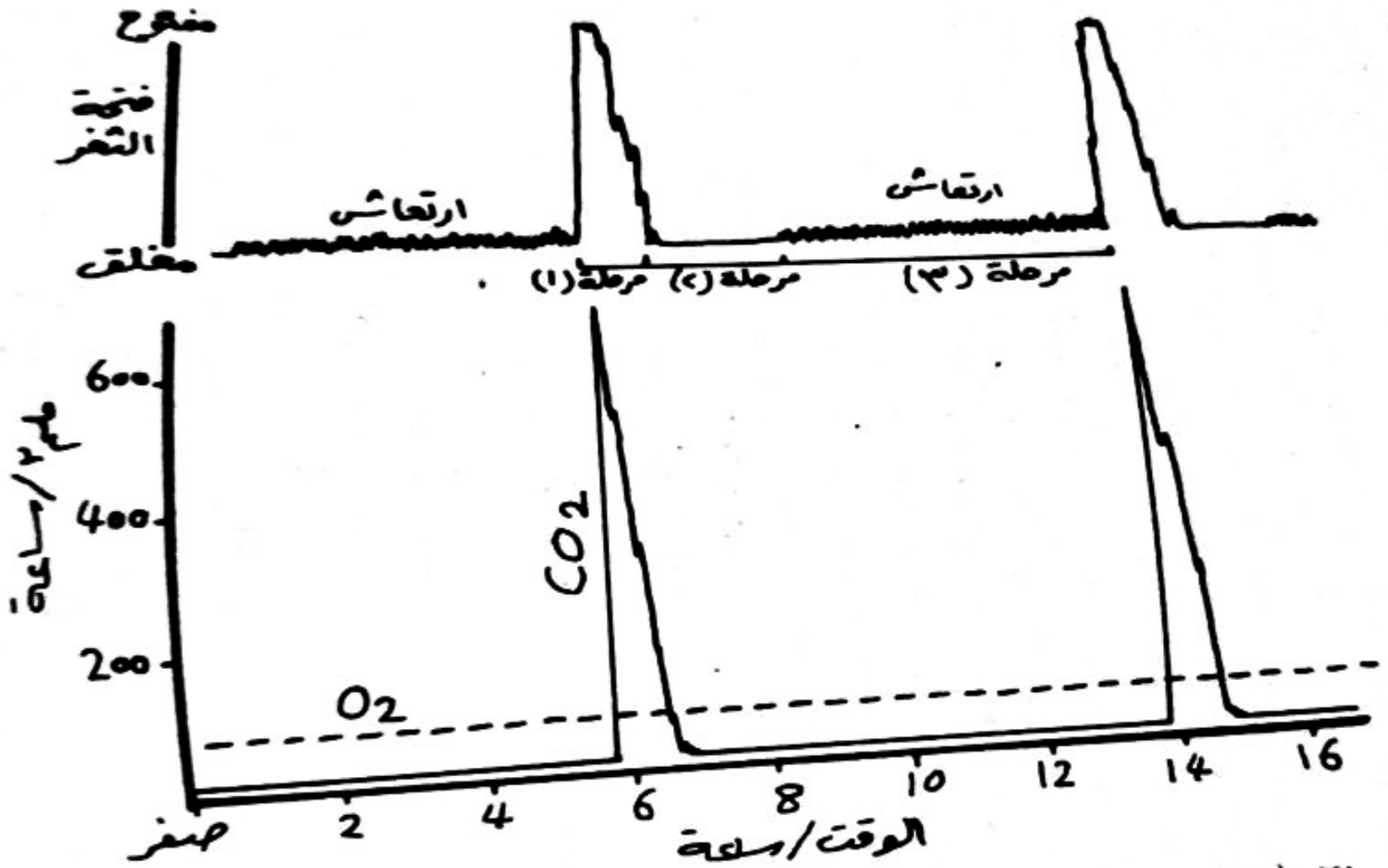
وتسمى ايضا بالتهوية الهادئة وتتم حركة الهواء في الجهاز القصبي دون الحاجة الى نشاط عضلي وانما عن طريق تكوين تخلخل في الضغط الجوي بحيث يصبح داخل الجهاز القصبي سالبا بالنسبة للهواء الجوي .

ذكر (Miller 1966) و (Miller في Rockstein 1974) أن هذا النوع من التنفس يتم في يرقات وعذارى حرشفية الاجنحة وفي بعض غمدية الاجنحة وحوريات الجراد البالغ كبير العمر حيث يكون هادئا وفي البراغيث ، وفي هذه الحشرات نرى ان التنفس عن طريق الانتشار فقط لايتماشى مع حاجة الحشرة للتبادل الغازي اما لكبر حجمها بالنسبة لمساحتها السطحية او لوجود جدار جسم يحوي على جليد سطحي epicuticle سميك يعيق تبادل الغازات . والملاحظ في هذا النوع من التهوية ان الاوكسجين يستمر بالدخول الى الجهاز القصبي اما ثاني اوكسيد الكاربون فأنه لايطرح الا في دفعات عن طريق فتح الثغور في فترات متباعدة ولتوضيح هذا النوع من التهوية نشرح ميكانيكية هذا النوع من التنفس في عذارى حشرة Hyalophora من رتبة حرشفية الاجنحة .

تفتح الثغور التنفسية للعذارى كل سبع ساعات غير ان ذلك يتغير بتغير الحرارة ومدى تطور العذراء ويمكن تقسيم الفترة بين انفتاح الثغر وغلقه ثم اعادة فتحه الى ثلاثة مراحل (شكل 44) : ـ

المرحلة الاولى ـ مرحلة الانفتاح الكامل للثغر : ـ

ينفتح الثغر نتيجة ارتخاء العضلة القافلة ومطاطية الجليد فيتحرك الصمام الكايتيني عن فتحة الثغر ، يستمر الثغر مفتوحا لمدة 15 ـ



شكل (٤٤) : مخطط يبين مراحل التهوية غير المباشرة ومستوى استهلاك الوكسجين وتحرير ثاني اوكسيد الكاربون في المراحل الثلاثة في عذراء Hyalophora رتبة حرشفية الاجنحة (عن Chapman 1978)

30 دقيقة ويتم الانفتاح الكامل عند وصول الضغط الجزئي لثاني اوكسيد الكاربون 6.4% داخل الجهاز القصبي مقابل صفر تقريبا في المحيط الخارجي اما الاوكسجين فيصل ضغطه الجزئي داخل الجهاز القصبي 3.5% مقابل 21% في المحيط الخارجي. ويتم فتح الثغر نتيجة تأثير نقص الاوكسجين على تكرار المنبهات العصبية حيث يقل عدد المنبهات المتجهة للعضلة القافلة، اما ثاني اوكسيد الكاربون فأنه يؤثر على الجهد الفعال لغشاء الالياف العضلية ويؤدي الى رفع أستقطابه وبذلك فأن العضلة ترتخي وينفتح الثغر بكامله وبنهاية انفتاح الثغر ينخفض الضغط الجزئي لثاني اوكسيد الكاربون الى 3.5% في حين يرتفع الاوكسجين ويصل الى 18.2%.

المرحلة الثانية ـ الغلق الكامل للثغر :

ويستمر حوالي ساعة وفي هذه الاثناء تستهلك الانسجة الاوكسجين الموجود في الجهاز القصبي ويعود ضغطه الجزئي ليصبح 3.5% أما ثاني اوكسيد الكاربون المتكون فأنه يتحول الى بيكاربونات ذائبة في محلول النسيج ومن ثم ينتقل الى بلازماً الدم.

المرحلة الثالثة ـ الانفتاح المرتعش للثغر :

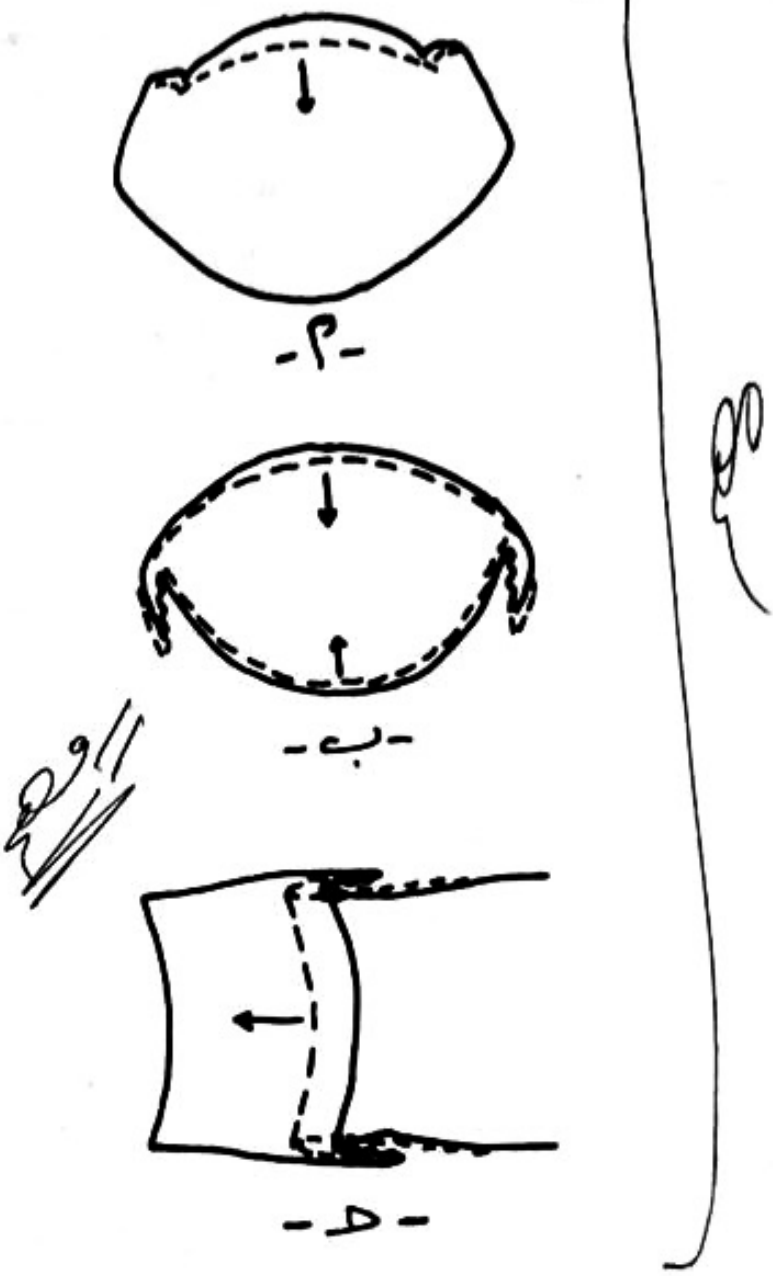
نتيجة استهلاك الاوكسجين فأن الثغر ينفتح لبضعة ثواني وينغلق ثانية لفترة ثم ينفتح ثوان اخرى ويغلق وهكذا علما بأن المساحة المفتوحة من الثغر أثناء هذه المرحلة تبلغ 5-10% من المساحة الكلية للانفتاح الكامل للثغر. تتأثر هذه المرحلة بأنخفاض الضغط الجزئي للاوكسجين وارتفاع الضغط الجزئي للنتروجين اما الضغط الجزئي لثاني اوكسيد الكاربون فليس له دور لانه يتحول الى بيكاربونات. فعند انخفاض الضغط الجزئي للاوكسجين الى 2.90% ينفتح الثغر قليلا فيندفع الهواء من المحيط الخارجي الى الجهاز القصبي الى ان يعود الضغط الجزئي الى 3.5% فيغلق الثغر، ونتيجة استمرار دخول الهواء في سلسلة الانفتاح المرتعش فأن الضغط الجزئي للنتروجين يزداد عما عليه في المحيط الخارجي ولما كانت سرعة أنتشار النتروجين في الهواء اسرع من الاوكسجين فأثناء الانفتاح الجزئي للثغر يخرج النتروجين. وفي نهاية هذه المرحلة يصبح الضغط

الجزئي لثاني اوكسيد الكاربون 6.4% داخل القصبات وعندئذ ينفتح الثغر بكامله وتتجدد المرحلة الاولى . وقد وجد أن 350 ملم مكعب من غاز ثاني اوكسيد الكاربون يتحرر اثناء مرحلة الانفتاح الكامل للثغور ولما كان حجم الجهاز القصبي للعذراء هو 400 ملم مكعب لكل 5 غرامات من وزن العذراء لذلك فأن معظم ثاني اوكسيد الكاربون المتحرر ناتج عن تفككه من البيكاربونات الموجودة في بلازما الدم . كما وجد انه بهذه الطريقة من التنفس لا تفقد العذارى سوى 5% من محتواها المائي خلال اربعة اشهر وذلك لان بخار الماء لا يفقد الا اثناء مرحلة الانفتاح الكامل للثغور اما اثناء الانفتاح المرتعش فأن الضغط السالب في الجهاز القصبي ودخول تيار الهواء من المحيط الخارجي للداخل يمنع من فقدان الماء . وقد لوحظت نفس الحالة من التنفس في الجراد الصحراوي المعرض للعطش اما في العذارى التي تعيش في بيئات رطبة فلم يلاحظ هذا النوع من التنفس .

٣ ـ التهوية العضلية او التهوية الميكانيكية : ـ

Mechanical or Mascular ventilation

وتتم في الحشرات الكبيرة والنشطة حيث تحتاج الى كميات كبيرة من الاوكسجين . تتم التهوية العضلية عن طريق تغيير حجم الجهاز القصبي وخصوصا حجم الاكياس الهوائية وذلك بواسطة تقلص وانبساط العضلات الهيكلية . ولايضاح ذلك ذكر (Chapman 1978) ما يلي عن التهوية العضلية في الجراد الصحراوي، عند الراحة تنفتح الثغور 1 ,2 ,4، أثناء الشهيق ثم تغلق ثم يفتح الثغر العاشر عند الزفير ، وعندما تبذل الحشرة نشاطا فأن الزفير يتم عبر الثغور 5-10 وفي هذه الحالة تفتح ثغور الشهيق مباشرة بعد غلق ثغور الزفير ويندفع الهواء الى داخل الجهاز القصبي نتيجة اتساع الاكياس الهوائية بفعل حركات التهوية التي تقوم بها البطن (شكل 45) ثم تغلق كافة الثغور وتستمر حركات التهوية فيندفع الهواء من الاكياس الى القصبات الهوائية بفعل الضغط المسلط على الاكياس وبعد ذلك تنفتح ثغور الزفير ، وعند الطيران فإن نظام غلق وفتح الثغور يتغير . فالثغر الاول الصدرى يفتح بين الثغور (4-10) تغلق وهكذا بالتبادل ،



شكل (٤٥) : مخطط توضيحي لانواع حركات التهوية البطنية . الخطوط المنقطة تبين حالات التقلص ، الاسهم تبين اتجاه الحركة .
أ، ب مقاطع عرضية في البطن ، جـ مقطع طولي (عن Chopman 1978)