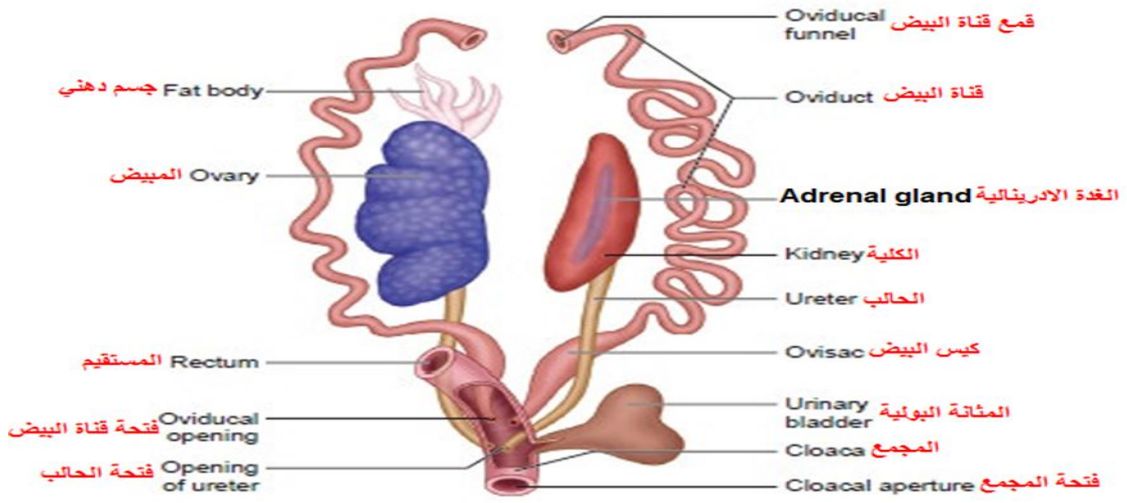
التكوين الجنيني للبرمائيات

AMPHIBIAN EMBRYOLOGY

تعتبر طائفة البرمائيات سواء الذيلية مثل السلمندر أو اللاذيلية مثل الضفدعة أحد النماذج الرئيسية والأساسية في دراسة التكوين الجنيني وذلك لعدة أسباب من أهمها أن لهذه الحيوانات نمطين من الحياة فعند تكوينها الجنيني اليرقي تعيش في الماء وتتنفس الأكسجين بواسطة الخياشيم وهي بذلك تمثل الحالة في الأسماك وهي طائفة التي تسبقها في سلم التصنيف ثم عند اكتمال تكوينها تختفي الخياشيم ويتنفس الحيوان بواسطة الرئتين كما في حالة الفقاريات اللاحقة لها في سلم التصنيف، ويسهل على الدارسين للتكوين الجنيني لهذه الطائفة الحصول على البويضات والأطوار الجنينية المبكرة. ولذا نأخذ الضفادع كنموذج للدراسة الكاملة لهذه الطائفة من حيث الجهاز التناسلي وتكوين الأمشاج وكذلك الإخصاب والتفلج وتكوين الأعضاء.

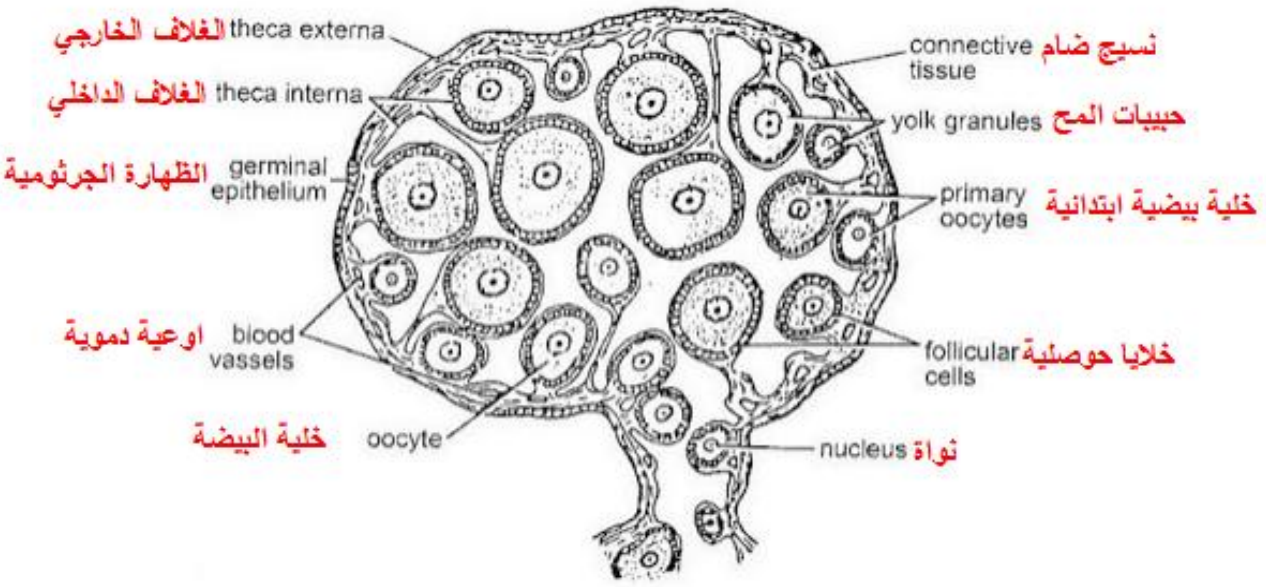
المبيض والتبويض :

يتصل مبيض البرمائيات الكبير المحتوي على 2000 خلية بيضية تقريباً بجدار الجسم بغشاء مزدوج من الخلب peritoneum .هذا الغشاء هو المسراق المبيضي mesovarium والذي هو استمرار للخلب المغطي للمبيض.



شكل (9-1أ) الجهاز التناسلي الانثوي للضفدع

تحت الخلب توجد طبقة رقيقة من النسيج الرابط تدعى بالغلاف الخارجي theca externa . يحتوي هذا الغلاف على أوعية دموية ما عدا في المنطقة الصغيرة فوق كل خلية بيضية حيث ستتمزق لكي تنطلق الخلية البيضية إلى الجوف الجسمي . هناك طبقة رقيقة أخرى مكونة من نسيج رابط تقع إلى الجهة الداخلية من الغلاف الخارجي تدعى بالغلاف الداخلي theca interna (شكل 9-1ب).



شكل (9-1ب) جزء من المبيض للضفدع

يحاط الغشاء البلازمي للخلية البيضية بغشاء أخر هو الغشاء المحي vitelline membrane ويحاط هذا الغشاء بدوره بصف واحد من الخلايا الحوصلية follicle cells والتي بدورها تحاط بالغلاف الداخلي المذكور أعلاه. يبلغ قطر الخلية البيضية في المبيض حوالي 2 ملم. بعد أن تبلغ هذه الخلية اقصى حجم لها تخرج من حوصلتها وهي محاطة بالغشاء المحي وتطرح في الجوف الجسمي وهذه هي عملية التبويض. يكون الجوف الجسمي مبطن بالخلب الذي يغطي سطحه طبقة خلوية رقيقة مهدبة . أن فعل الضرب المنتظم المتزامن لهذه الأهداب يجرف الخلايا البيضية بالاتجاه الامامي من منطقة قرب المبيض الي فتحة قناة البيض التي تقع إلى الجهة الظهرية من الرئة وبهذا فأن الخلايا البيضية تجتاز جزءا كبيراً من الجوف العام قبل دخولها فتحة قناة البيض .

تكمل الخلية البيضية انقسامها النضجي الأول في القسم العلوي لقناة البيض مكونة الجسم القطبي الأول الذي يستقر في الفسحة تحت الغشاء المحي ، عند مرور الخلية البيضية في قناة البيض تغطى بأغلفة مختلفة من الجيلاتين واخيراً تستقر في توسع في قناة البيض والمسمى بالرحم uterus حيث يكون قد بدأ الانقسام النضجي الثاني ووصلت الدور الاستوائي metaphase إلى أن تخصب . تعاني كل خلية بيضية هذه العملية إلى أن يتجمع حوالي 2000 منها في رحمي قناتي البيض . تطرح كتلة الخلايا البيضية هذه كلياً من مجمع الانثى خلال عملية الحضن amplexus حيث تكون متماسكة مع بعضها بواسطة الجيلاتين في الوقت الذي يحرر الذكر النطف sperms فيحدث الإخصاب خارجياً في الماء . تبدأ الخلايا الجنسية الصغيرة في المبيض بالنمو بعد التبويض وتنمو الى خلايا بيضية جديدة في السنة التالية .

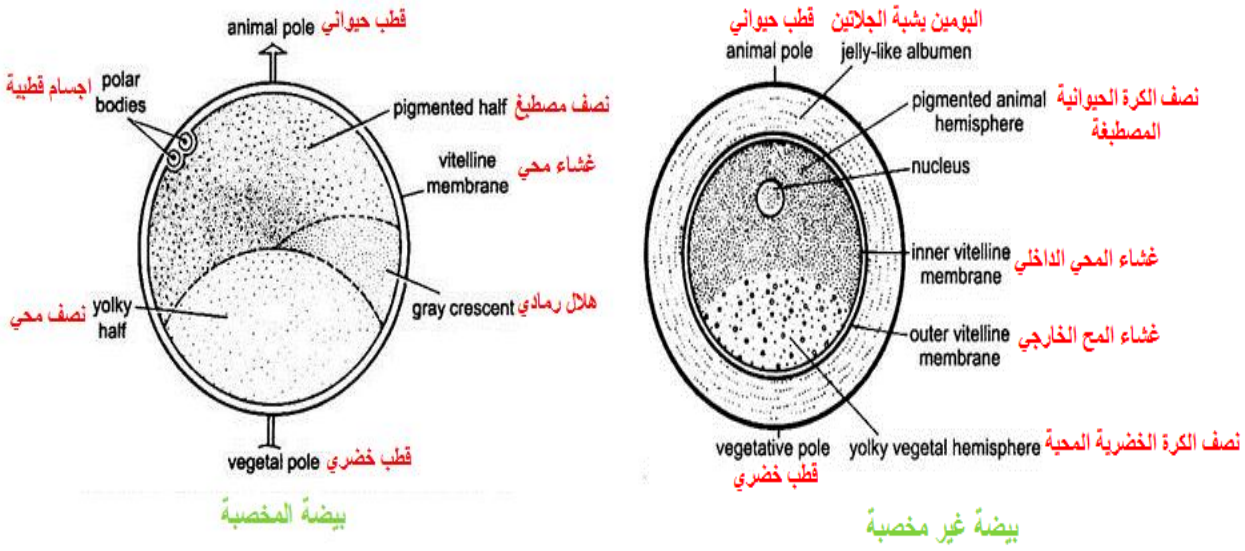
البيضة والاخصاب :

تتشابه بيوض اللاذنبيات Anura (الضفادع frogs) والذنبيات Urodeles ولذا فان الوصف التالي يمكن تطبيق معظمه على النمو الجنيني للاثنين ولو أن هذا النمو يختلف بعض الشيء بين الأنواع المختلفة ، البيضة الكاملة النمو عبارة عن خلية كبيرة نسبياً كروية الشكل يتراوح قطرها بين 2-3 ملم . اما بالنسبة لمحتوياتها المحية فهي من نوع متوسطة المح mesolecithal أي أنها تحتوي على كمية معتدلة من المح اكثر مما تحتويه بيوض الرميح ولكنها أقل بكثير من تلك التي للطيور والزواحف . يوجد المح بشكل صفيحات صغيرة أو حبيبات بيضوية ومنتشرة في السيتوبلازم لكنها تظهر تدرجاً في التركيز من قطب لأخر في البيضة وتبعاً لذلك فيقال عن بيوض البرمائيات بانها طرفية المح telolecithal ولكن بصورة معتدلة حيث يكون التركيز العالي في القطب الخضري والتركيز الواطي في القطب الحيواني. بالإضافة الى ذلك يكون نصف الكرة الحيواني مثقلاً بالصبغة أكثر مما هو عليه في نصف الكرة الخضري (شكل 9-2). وهناك منطقة شفافة في السايتوبلازم تحيط بالنواة او ما تسمى بالحوصلة الجرثومية germinal vesicle والتي تقع قرب القطب الحيواني. كذلك توجد طبقة قشرية cortical layer خالية من المح نسبياً.

تحاط البيضة بألاف النطف الفعالة عند تحررها من المجمع في الماء ولكن وأحدة منها فقط ينجح في أخصابها. تتركب النطفة كما في بقية الفقريات من رأس وقطعة وسطية وذنب ويتميز الرأس باستطالته وفي قمته يوجد الجسيم الطرفي acrosome . أن التصاق النطفة بسطح البيضة يحفزها على تكملة انقسامها النضجي الثاني وتكوين الجسم القطبي الثاني (شكل 9-2). كذلك تعمل النطفة على ارتفاع الغشاء المحي وتثخنه ويدعي عند ذلك بغشاء الأخصاب fertilization membrane وتتكون فسحة حول خلية البيضة تدعى بالفسحة حول المحية perivitelline space والتي تسمح للبيضة بان تدور بحيث يقع نصف الكرة الخضري باتجاه الاسفل ونصف الكرة الحيواني باتجاه الأعلى وذلك لان الثاني أخف من الأولى في النصف الخضري والذي يحتوي على كمية أكبر من المح. بالإضافة الى ذلك فان الأغلفة الجيلاتينية المضافة على الخلية البيضية خلال مرورها في قناة البيض تنتفخ لتشريها بالماء حيث تكون غطاء ميكانيكية واقية يحمي الخلية من الاحتكاك والبكتريا . ولما كان هذا الغطاء عديم الطعم فأنه يحمي البيضة من الحيوانات المفترسة الأخرى المائية. يؤدي انتفاخ الأغلفة الجيلاتينية إلى فصل البيوض عن بعضها البعض معطياً بيئة مثالية اكثر لكل بيضة ضمن الكتلة الكلية.

تكون البيضة قبل الأخصاب متناظرة شعاعياً ولكن الاخصاب واختراق النطفة لها والذي يحدث عادةً من مكان ما في نصف الكرة الحيواني حيث توجد النواة يجعل لها تناظر جانبي أو ظهري بطني . أن سبب هذا التناظر هو حدوث تغيرات داخلية في البيضة تبدأ بمجرد دخول النطفة لها. يعمل دخول النطفة على سحب بعض

الصبغة السطحية لتلك المنطقة في نصف الكرة الحيواني معه الى الداخل ويرافق نواته مجرى من السايتوبلازم باتجاه الطريق الذي سيسلكه نحو نواة البيضة نتيجة لذلك تهاجر بعض الحبيبات الصبغية من مناطق أخرى من البيضة وخاصة المنطقة المقابلة لمنطقة دخول النطفة والتي هي ضمن نصف الكرة الحيواني وعند حافة نصف الكرة الخضري . تظهر هذه المنطقة فاتحة اللون بكل وضوح في بيوض الضفادع وبعض الذنبيات وبشكل هلالي لذا فتدعى بالهلال الرمادي gray crescent (شكل 9-2).



(شكل 9-2) بيضة الضفدع غير المخصبة والمخصبة على التوالي

بعد دخول رأس النطفة يتغير اتجاهه ويصبح باتجاه نواة الخلية البيضية وبهذا يتغير طريقه للوصول إلى النواة يدعي هذا الجزء الثاني من الطريق بطريق التزوج copulatior path. يعين هذا الطريق محور الجنين المتكون . فالمستوى المتضمن نقطة الاختراق والمحور الأصلي للبيضة (المحور المار في مركز البيضة وخلال القطبين الحيواني والخضري) يعين المحور الجنيني الرئيسي الذي يحدد جهات الجنين . لما كانت نقطة دخول النطفة والتي تمثل القسم الامامي المستقبلي للجنين مقابلة للهلال الرمادي فان الأخير يمثل القسم الخلفي المستقبلي للجنين . عند اقتراب النواتين الأوليتين الذكرية والأنثوية من بعضهما ينحل الغشاء النووي لكل منهما وتترتب كروموسوماتهما في خط استواء المغزل تهيأً للتفلج الأول للزيجة zygote او البيضة المخصبة fertilized ovum .

التفلج Cleavage

ليس لبيضة البرمائيات المخصبة جهاز منظم لدرجة الحرارة وان معدل نموها يعتمد على درجة الحرارة البيئية. وهكذا فالبيضة تصل المرحلة المطلوبة بسرعة مضاعفة ثلاث مرات في درجة 20 م اكثر من درجة 10 م. أن

زيادة معدل النمو هي مظهر عام لزيادة معدل التفاعلات الكيميائية بزيادة درجة الحرارة . ولو أنه يمكن استعمال درجة الحرارة للسيطرة على معدل النمو هناك حدود لمدى درجة الحرارة التي تستطيع فيها بيضة الضفادع أن تصمد . لقد وجد أن بيوض الضفدع *Rana pipiens* تنمو طبيعياً عند درجة حرارة تتراوح من 3-24 م ولكن أبعد من هذا المدى يكون النمو غير طبيعياً.

هناك عوامل بيئية أخرى تغير مجرى النمو فمثلاً يجب أن تربى بيوض الضفدع في ماء ذي تركيز أيوني مناسب . فالمحاليل الملحية كمحلول رنكر Ringer's solution والتي تكون متساوية التركيز isotonic مع أنسجة الضفدع البالغ المعرضة له تسبب دائماً الموت المبكر للبيوض. بينما تكون المحاليل الملحية المخففة أو ماء البرك مناسبة جداً . بالإضافة الى ذلك فان حجم الماء الذي تنمو فيه البيوض مهم أيضاً . تستهلك البيوض الأوكسجين باستمرار وتطرح ثاني أوكسيد الكربون والامونيا واليوريا فاذا كانت البيوض مزدحمة معاً في حجم صغير من الماء فأنها تموت من استنفاذ الأوكسجين وتجمع الفضلات.

يحدث التفلج والنمو إلى المرحلة اليرقية المبكرة ضمن غشاء الاخصاب والاغلفة الجيلاتينية. بعد الاخصاب بفترة تتراوح بين 2-12 ساعة حسب نوع الحيوان البرمائي يبدأ التفلج الأول الذي يكون مغزله مزاحاً باتجاه القطب الحيواني حيث يقل تركيز المح . لذا يظهر أخدود التفلج الأول على السطح العلوي الغامق اللون للبيضة في البداية حيث يقسم هذا الأخدود القطب الحيواني الى نصفين ويقسم الهلال الرمادي. يلتقي هذا الأخدود نتيجة لتخصر البيضة في الوسط وتتكون خليتان كاملتان متساويتان في الحجم (شكل 9-3).

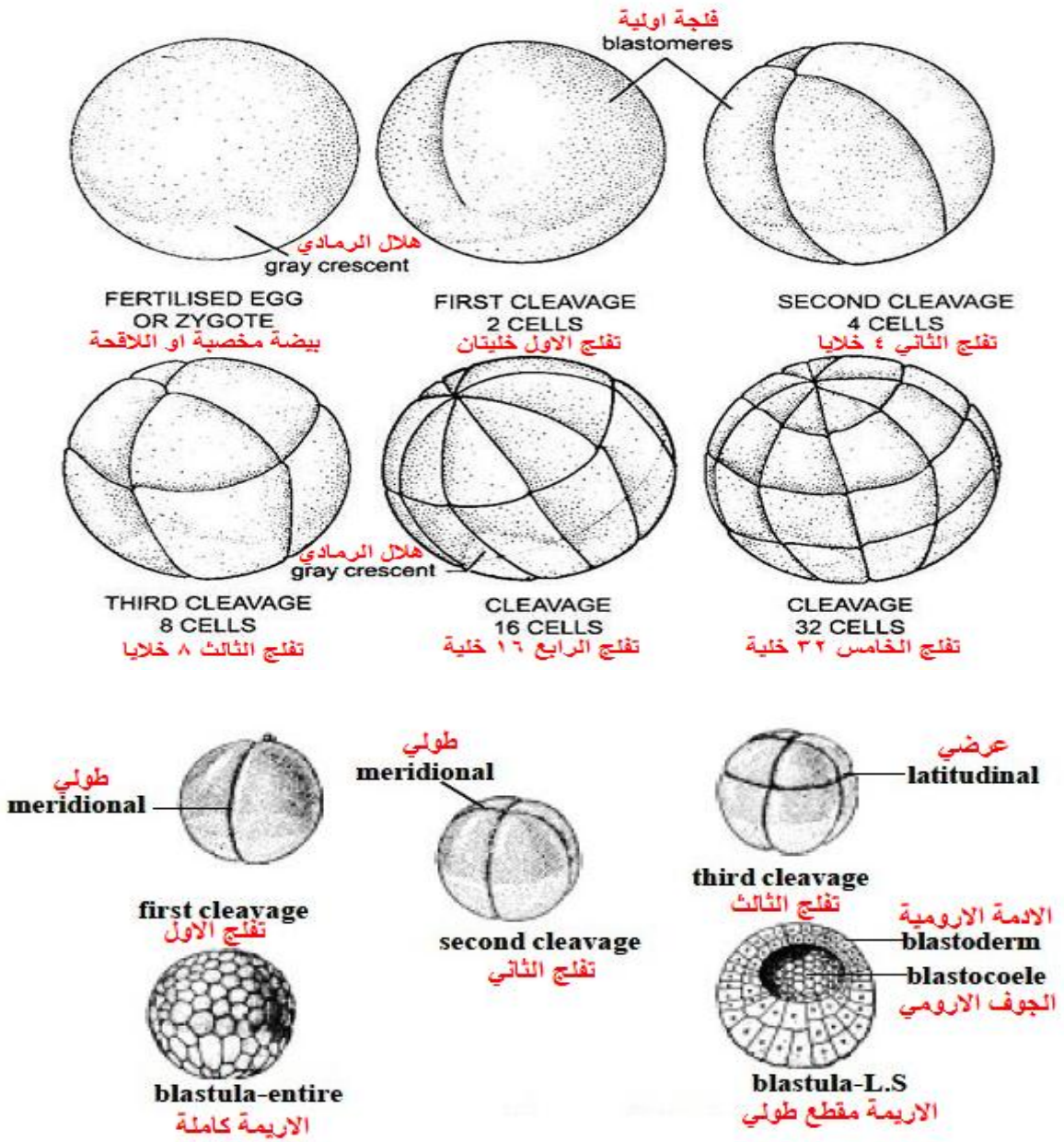
أن المستوى الذي يقسم الهلال الرمادي إلى نصفين سيطابق المحور الوسطى للجنين المتكون وهكذا فكل من الفلجتين الأوليتين تحتوي نصف الهلال الرمادي وتمثل جانب واحد من الجنين المتكون في المستقبل . يمكن تقييم أهمية الهلال الرمادي المستقبلية بنوع خاص من التجارب . فاذا حدث التفلج الأول بحيث تكون أحدى الفلجتين محتوية على كل الهلال الرمادي والفلجة الأخرى لا تحتويه ثم فصلت هاتان الفلجتان عن بعضهما فان الفلجة المحتوية على الهلال ستنتج جنيناً كاملاً بينما الأخرى تكون أجزاء قليلة وناقصة النمو.

يتبين مما سبق أن التفلج الأول يمكن أن يوصف بأنه أولاً كلي ومتساوي وطولي ، يحدث التفلج الثاني بعد فترة اقل عادةً من الفترة بين الأخصاب والتفلج الأول وهكذا تقل الفترة كلما استمر التفلج. لقد لوحظ ان التفلج الثاني يبدأ عادةً قبل أن يكتمل التفلج الأول حيث تبطيء عملية التفلج في منطقة نصف الكرة الخضري لوجود الكمية الكبيرة من المح. يشابه التفلج الثاني التفلج الأول من حيث أنه كلي ومتساوي وطولي وان كل من الفلجتين الأوليتين تنقسم في نفس الوقت. يشكل أخدود هذا التفلج زوايا قائمة مع اخدود التفلج الأول وتمر كذلك خلال

القطب الحيواني وتتكون نتيجته اربع خلايا متساوية في الحجم . أما التفلج الثالث فيختلف عن التفلج الأول والثاني في أنه عرضي مكوناً مستواً موازياً لخط استواء البيضة وأنه عمودي على مستوى التفلجين الأول والثاني.

أن المح غير الموزع بصورة متجانسة يجعل تأثيره محسوماً في هذا التفلج حيث تتخذ مغازل الانقسامات مواضعها بصورة موازية للمحور القطبي وتكون مزاحة باتجاه القطب الحيواني فتنقسم كل من الفلجات الأربع بصورة غير متساوية فتكون النتيجة ثماني خلايا اربع منها صغيرة في نصف الكرة الحيواني وهي الفلجات الصغيرة micromeres وأربع منها كبيرة في نصف الكرة الخضري وهي الفلجات الكبيرة macromeres . لذا فيوصف التفلج الثالث بأنه كلي وموازي أو عرضي وغير متساوي . أما التفلج الرابع فيمر خلال المحور القطبي أي انه طولي ويكون بمستويين حيث تنقسم كل من الخلايا الثماني إلى اثنتين وتكون النتيجة ست عشرة خلية . مجموعة مكونة من ثماني خلايا صغيرة في نصف الكرة الحيواني ومجموعة مكونة من ثماني خلايا كبيرة في نصف الكرة الخضري (شكل 9-3).

يعقب هذا التفلج تفلجاً خامساً بمستويين عرضيين يبدان في نفس الوقت قاسماً كل من الخلايا الثمان العليا الصغيرة وكذلك كل من الخلايا الثمان السفلى الكبيرة الى اثنتين وتتكون نتيجة ذلك 32 خلية . الصغيرة منها تقع في نصف الكرة الحيواني والكبيرة منها في نصف الكرة الخضري . يتأخر اكتمال انقسام الخلايا الثمان السفلى في هذا التفلج عما هو عليه في الخلايا الثمان العليا لاحتوائها على كمية اكبر من المح. من هنا فصاعداً تكون عمليات التفلج غير منتظمة ويكون انقسام الخلايا بمعدلات مختلفة حيث يكون انقسام الصغيرة منها في نصف الكرة الحيواني اسرع وبتكرار اكثر مما هو عليه في الخلايا الكبيرة من نصف الكرة الخضري . وهكذا كلما استمر التفلج كلما أصبحت الفلجات اصغر فأصغر .

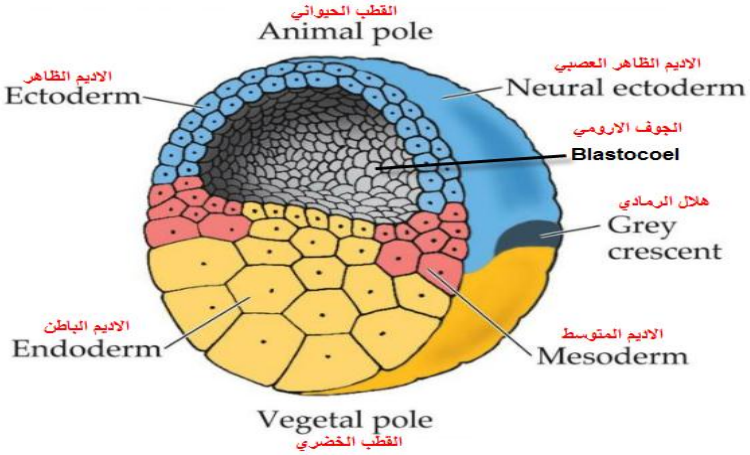


شكل(9-3) مراحل التفلج وتكوين الاريمة

الاريمة Blastula :

في حوالي مرحلة التفلج الرابع أو الخامس تظهر فجوة صغيرة هي الجوف الأرومي blastocoel ضمن مجموعة الخلايا المنقسمة . ينشأ الجوف الأرومي أولاً نتيجة لانحناء السطوح الداخلية للفلجات وان حجمه يتزايد بسرعة وبسبب التضاعف السريع للخلايا الحيوانية ينتقل الجوف تدريجياً باتجاه القطب الحيواني. خلال ذلك يصبح مملوء بالماء وسائل أحي albuminous fluid يفرز من قبل الخلايا المحيطة به. يدعي الجنين في هذه المرحلة بالأريمة blastula حيث تحتوي على الجوف الأرومي (شكل9-4) والذي يكون موضعه في نصف

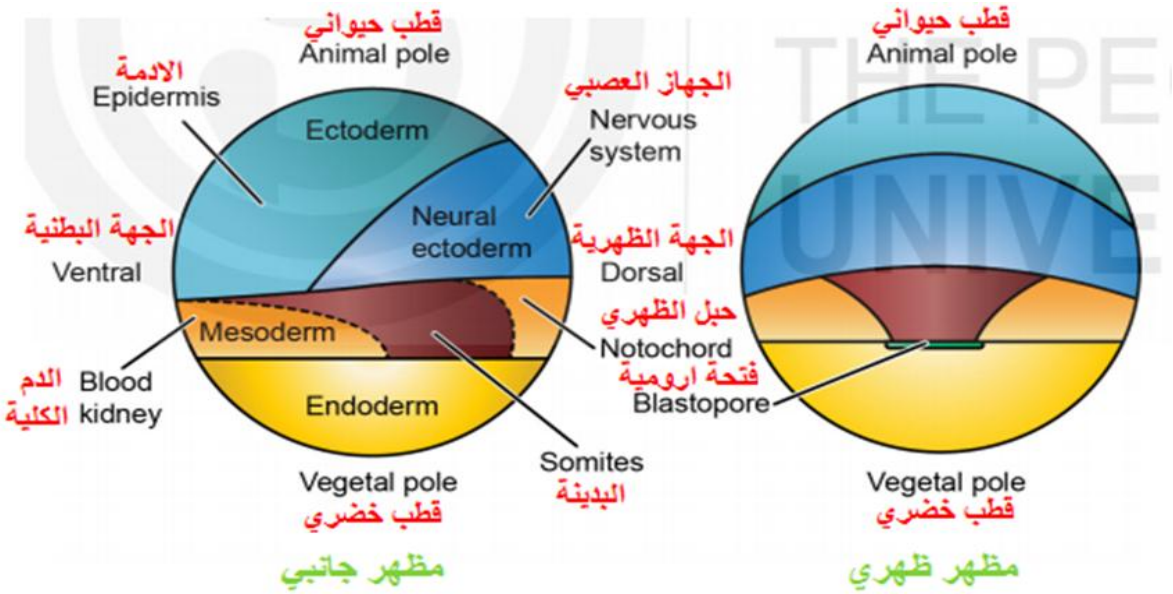
الكرة الحيواني أي غير مركزي وذو سقف رقيق مكون من عدة طبقات من الخلايا الحيوانية الصغيرة الحجم وقاع سميك ذو فلجأت كبيرة محملة بالمح .



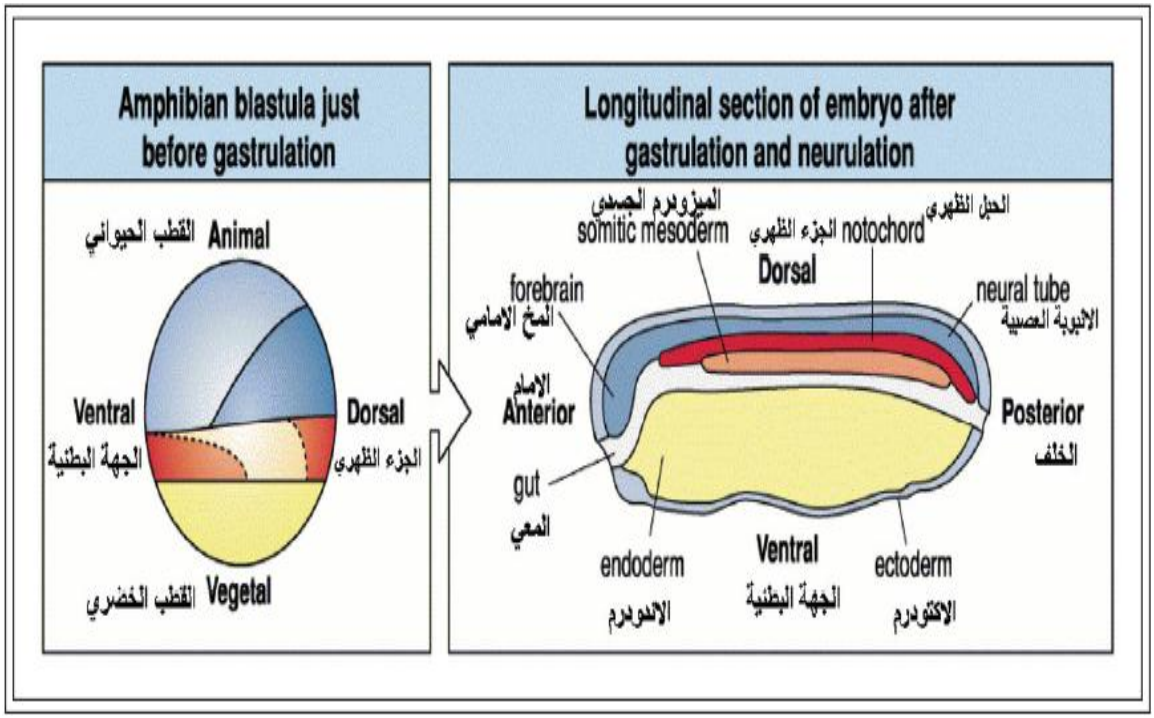
شكل9-4. مقطع مستعرض لاريمة الضفدع موضحاً عليها الخارطة المصيرية

الخريطة المصيرية Fate map

لقد أمكن الحصول على خرائط مصيرية للمناطق الأعضاء المستقبلية لعدد من أنواع البرمائيات . انها تختلف نوعاً ما في التفاصيل ولكن أساسها وأحد لجميع الانواع . يظهر في (شكل 9-5أ) أن نصف الكرة الحيواني بأكمله تقريباً يمثل الأديم الظاهر المستقبلي prospective ectoderm بضمنه الأديم الظاهر العصبي neural ectoderm في الجهة الظهرية المستقبلية والأديم الظاهر البشري epidermal ectoderm في الجهة الأمامية البطنية المستقبلية. أما الجزء السفلي من نصف الكرة الخضري فسيكون الأديم الباطن endoderm للمعي ومشتقاته ويدعي الأديم الباطن المستقبلي prospective endoderm . بين الأديم الظاهر المستقبلي والأديم الباطن المستقبلي يقع شريط عريض من الجهة الظهرية ومتضيق من الجانبين . تطابق هذه المنطقة الهلالي الرمادي للبيضة الأصلية. ان الجزء الظهري الوسطي لهذه المنطقة سيكون الحبل الظهري notochord في المستقبل ولذا فيدعى بالحبل الظهري المستقبلي prospective notochord . أما الجزئيين الجانبين فسيكونان الأديم المتوسط mesoderm المسؤول عن تكوين البدينات somites والأديم المتوسط الجانبي lateral mesoderm . هناك منطقة من الأديم المتوسط المستقبلي تقع بين الحبل الظهري المستقبلي و بين الجزئيين الجانبين للأديم المتوسط وامام الأديم الباطن المستقبلي وتدعى بالصفيحة قبل الحبلية المستقبلية prospective prechordal plate أو الأديم المتوسط المستقبلي للرأس head mesoderm .



شكل 9-5أ . الخارطة المصيرية لاريمة الضفدع



شكل 9-5 ب . الخارطة المصيرية للضفدع