تركيب الخلايا بدائية وحقيقة النواة
Structure of Procaryotic and Eucarytic Cells

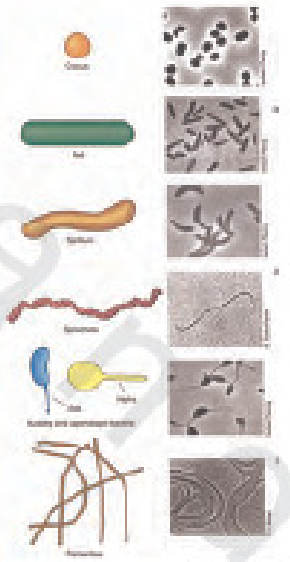
ساعد اكتشاف المجهر الضوئي والمجهر الإلكتروني على دراسة أنواع وأشكال وتراكيب الخلايا (cells) وعضياتها (organelles) ووظائفها. واعتمد ذلك على طرق تحضير العينات وعمل القطاعات الرقيقة وعالية الرقة إن لزم الأمر، علاوة على استخدام الصبغات البسيطة والسالبة والتضاضلية (انظر الشكل رقم ٢٣).

الشكل رقم (٢٣). بكتريا باسيللاس سالالس *Bacillus subtilis* بالمجهر الإلكتروني النفّال (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

أولاً: الخلية بدائية النواة
The Procaryotic Cell

للكائنات البدائية النواة procaryotae تنظيمٌ خلوي وتركيب يجعلها فريدة ويفصلها عن سائر الكائنات الخلوية حقيقية النواة eukaryotae. وتتراوح أحجام الخلايا البكتيرية الكروية مابين ٠.٢ إلى ٢ ميكرون. أما بالنسبة للبكتيريا العصوية فقطرها ١ ميكرون أما طولها قد يكون ٢ أو ٣ ميكرونات وربما يصل إلى ١٠ أو ٤٠ ميكرون (أما تحت ظروف تثبيط الانقسام الخلوي فقد يصل إلى ١٠٠ ميكرون) (انظر الشكلين رقمي ٢٤، ٢٥). ولكن أكبر بدائيات النواة حتى اليوم يبلغ طولها ٥٠٠ ميكرون وقطرها ٤٠ ميكرون وهي حالة شاذة لم توجد إلا في بكتيريا إيبولوبيسيام فيشيلسوناي *Epulopiscium fisheisoni* (الشكل رقم ٢٦) والتي توجد في أمعاء أسماك إستوائية معينة واسمها اللاتيني يعني (ضيف على مائدة من السمك). وفي الواقع فإن حجم البكتيريا الصغير يجعل فحصها صعباً بالمجهر الضوئي. ولا ترى البكتيريا بوضوح إلا باستخدام العدسة الزيتية لتصل قوة التكبير إلى ١٠٠٠ مرة. أما المجهر الإلكتروني النفّال أو المسّاح فقد أمكن بهما معرفة تفاصيل التراكيب الدقيقة الداخلية والخارجية لخلايا البكتيريا حيث قد تصل قوة التكبير ٧٥٠٠٠٠ مرة أو تزيد.

الشكل رقم (٢٤). بكتيريا باسيللاس سائلاس *Bacillus subtilis* بالمجهر الإلكتروني الماسح (عن: Madigan. *et al.*, 1997).



الشكل رقم (٢٥). أشكال بكتيرية متنوعة (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

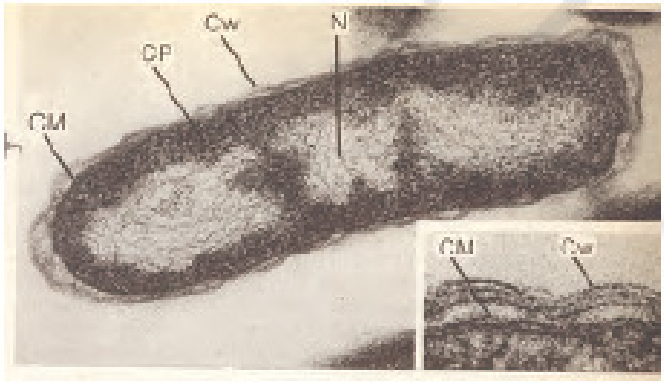
الشكل رقم (٢٦). صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني لبكتيريا إيبولويسيام فيشلسوناي حيث يصل طولها إلى ٦٠٠ ميكرومتر مقارنة بأحد الأوليات وهو باراميسيام (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

obeikandl.com

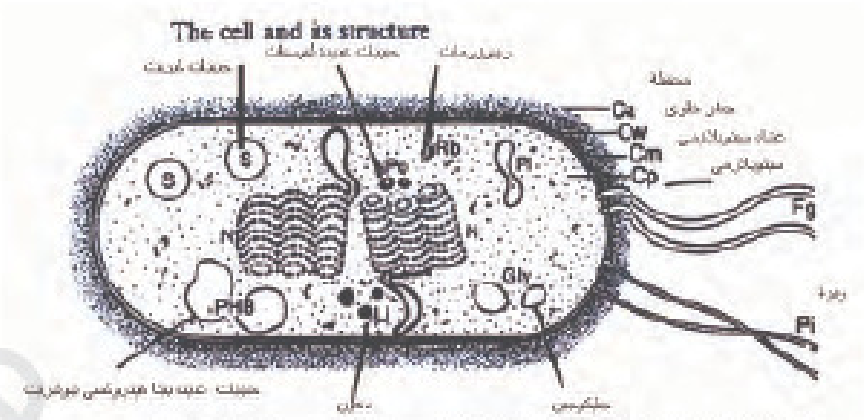
تراكيب الخلية Cell Structures

للخلية بدائية النواة، مثل سائر الكائنات الخلوية، سيتوبلازم cytoplasm ونيوكليويد nucleoid (أي المنطقة النووية التي تحتوي على (د.ن.أ = DNA) الخاص بالخلية، وريبوزومات ribosomes وأغشية بلازمية plasma membranes. وتمتلك أيضاً معظم البكتيريا (فيما عدا مايكوبلازما Mycoplasma) جداراً خلوياً cell wall، كما أن بعضاً منها أيضاً قد يغلف بأغلفة إضافية مثل المحفظة (العلبة capsule) أو الطبقة المخاطية slime layer، على حين أن أنواعاً أخرى من البكتيريا قد تحتوي أيضاً على محتويات سيتوبلازمية cytoplasmic inclusions وزوائد appendages مختلفة.

ومن الواضح أن خلايا بدائيات النواة أبسط بكثير تركيبياً عن خلايا حقيقيات النواة. ومما يدعو للعجب هو كيفية بقاء وحياة الخلايا البكتيرية وتأدية وظائفها التي تبقيها حية مثلما يحدث في خلايا حقيقية النواة التي تعتمد على عضيات organelles خلوية أخرى لتأدية هذه الوظائف المهمة ؟. جزءٌ من الإجابة يعزى إلى الحجم الصغير للبكتيريا حيث تستبعد الحاجة لشبكة التراكيب الداخلية الشاملة. أما الإستراتيجية الأخرى فتتضمن استخدام تركيب واحد مفرد لأداء وظائف عديدة، حيث إن الوظائف التي تؤديها خلايا حقيقيات النواة تكون عن طريق عضيات عديدة مختلفة محاطة بأغشية. يوضح الشكلان رقما (٢٧، ٢٨) صورة بالمجهر الإلكتروني لخلية إيشيريشيا كولاي مع رسم توضيحي يبين المكونات الداخلية.



الشكل رقم (٢٧). صورة بالمجهر الإلكتروني لإشريشيا كولاي (عن: Schlegel, 1993).



الشكل رقم (٢٨). رسم تخطيطي للمكونات الداخلية للخلية البكتيرية بوجه عام (عن: Schlegel, 1993).

cm = غشاء سيتوبلازم؛ Fg = أسواط؛ Gly = حبيبات جليكوجين؛ Ca = محفظة؛ Li = قطيرة دهن؛ N = نيوكليويد؛ PHB = عديد — بيتا — هيدروكسي بيوتيرات؛ Pi = وبرة؛ Po = حبيبات عديد الفوسفات؛ Rb = ريبوزومات وعديد الريبوزومات؛ s = حبيبات كبريتية.

وفيما يلي أهم التراكيب الخلوية لبدائيات النواة:

١— السيتوبلازم Cytoplasm

تحاط كل خلية بغشاء سيتوبلازمي يفصل الجزء الداخلي للخلية عن التعرض للبيئة الخارجية. والسيتوبلازم هو مادة الخلية المحاطة بالغشاء البلازمي والذي قد ينقسم إلى:

١— مساحة سيتوبلازمية حبيبية granular المظهر وغنية بالجزيئات الكبيرة مثل الأجسام المكونة من بروتين و ح.ن.ر (ر.ن.أ = RNA) وهي ما تعرف بالريبوسومات ribosomes والتي تتخلق عليها البروتينات.

٢— المنطقة الكروماتينية chromatic الغنية في الـ د.ن.أ DNA.

٣— الجزء السائل fluid بما يحتويه من مواد ذائبة: وعلى عكس خلايا النبات والحيوان فالخلية البكتيرية لا تحتوي على شبكة بلازمية داخلية ترتبط بها الريبوسومات.

٢— الغشاء البلازمي Plasma membrane

في خلايا بدائيات النواة، وكما هو في خلايا حقيقيات النواة، تنفصل المحتويات السيتوبلازمية عن البيئة بواسطة الغشاء البلازمي. إن أية اضطرابات في هذا الحاجز تؤدي إلى انسكاب spilling السيتوبلازم من الخلية وموت الكائن. ويعد الغشاء لبدائيات النواة موقعاً لوظائف عديدة تؤديها أو تكملها عضيات organelles داخلية متخصصة في خلايا حقيقيات النواة وهذه الوظائف:

أ) النقل الإنتخابي selective transport للجزيئات من وإلى الخلية.

ب) إفراز secretion الإنزيمات الخارج خلوية extracellular enzymes.

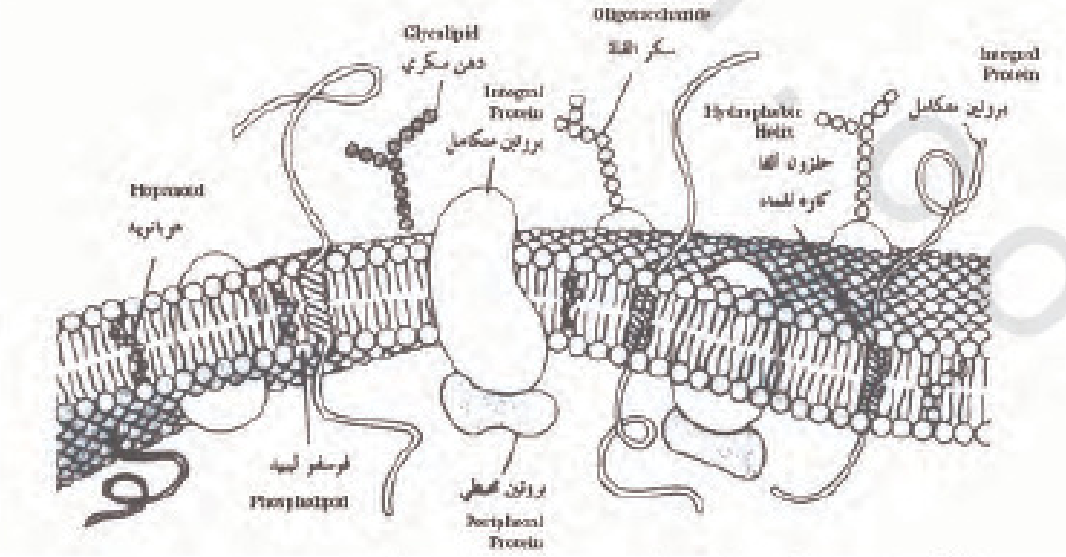
ج) التنفس respiration والتمثيل الضوئي photosynthesis.

د) تنظيم التكاثر regulation of reproduction.

هـ) تخليق (تصنيع) synthsis الجدار الخلوي.

و) مراقبة monitoring وملاءمة البيئة environment.

تركيب الغشاء البلازمي Structure of plasma membrane: يتكون الغشاء البلازمي في البكتيريا الحقيقية eubacteria من طبقتين bilayers من الفوسفوليبيد والبروتين phosphlipid-protein متشابهتين لمثيلتها في خلايا حقيقيات النواة. وتتثبت بعض جزيئات البروتين في الجزء الكاره للماء hydrophobic من طبقتي الدهون lipids، حيث تكون مغروزة inserted خلال جزء من الغشاء (بعضها يواجه سطح الخلية الخارجي وبعضها يواجه سطح الخلية الداخلي) أو أنها تشغل spanning كل الغشاء. وتكوّن الأنواع المختلفة لبروتينات الغشاء أحد الاختلافات المهمة بين الخلايا حقيقية النواة وبدائية النواة، كما أن الاختلاف الثاني هو وجود ستيرولات sterols في أغشية حقيقيات النواة وغيابها في أغشية البكتيريا الحقيقية. وفي البكتيريا الأثرية (أركيا = القديمة archaeobacteria) توفر الدهون والبروتينات أيضاً الإطار framework للغشاء البلازمي، لكن أغشيتها تختلف عن سواها من أنواع الخلايا الأخرى. ففي البكتيريا القديمة (أركيا) تكوّن دهون الغشاء سلاسل الجانب الكاره للماء hydrophobic الممتدة في وسط طبقتي الغشاء وهي دهون متفرعة branched وليست أحماضاً دهنية. علاوة على ذلك، تحل روابط الإيثير ether bonds محل روابط الإستر ester، كما يحل محل الفوسفات غالباً مركبات أخرى محبة للماء. وتُخلّق بعض البكتيريا القديمة أغشيتها من جزء كبير مفرد وليست من طبقتين bilayer كما في البكتيريا الحقيقية، وعلى الرغم من هذا فإن تكوينها الكيميائي الفريد يُمكّن الأغشية من تحمل درجات الحرارة العالية وظروف الملوحة والحامضية التي تميز البيئات المتطرفة extreme environments التي تعيش فيها العديد من البكتيريا القديمة (أركيا). ويبين الشكل رقم (٢٩) تركيب الغشاء البلازمي في بدائيات النواة.



الشكل رقم (٢٩). تركيب الغشاء البلازمي على النموذج السائل البرقش (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

ومن وظائف الغشاء:

أ) **الانتقال عبر الغشاء Membrane transport**: يجب على الكائنات أن تنظم regulate نقل المغذيات nutrients إلى داخل الخلية وتطرد الفضلات wastes إلى خارجها. ويعمل الغشاء البلازمي كحاجز نفاذية انتخابية selective permeability، حيث يحدد أي الجزيئات يمر عبر الغشاء. ويمكن لأنواع معينة من الجزيئات أن تخترق الغشاء بحرية. على حين أن جزيئات أخرى تنتقل بواسطة حاملات بروتينية نوعية specific protein carriers. إن وجود أو غياب بروتينات الحامل المعين في الغشاء البلازمي يحدد ما إذا كان جزيء معين يدخل الخلية أو يتركها. وفي الكائنات بدائية النواة تتحرك الجزيئات عبر الغشاء البلازمي بواسطة: الانتشار البسيط simple diffusion والانتشار الميسَّر (المسهَّل facilitated) والانتشار النشط active diffusion وفيما يلي بيان بهذه الطرق:

- **الانتشار البسيط Simple diffusion**: إن الجزيئات التي تتحرك بحرية خلال طبقتي الدهن من دون مساعدة من حاملات البروتين تدخل إلى الخلية وتخرج منها بواسطة الانتشار البسيط. وفي هذه العملية، تتوزع المواد الكيميائية كنتيجة لحركة الجزيئات العشوائية. وتتحرك الجزيئات كاستجابة لمتدرج التركيز concentration gradient حيث تتحرك من أماكن يكون التركيز فيها أعلى إلى مناطق يكون التركيز فيها أقل. ولا تبذل الخلية أي طاقة في النقل بالانتشار حيث إن المواد تنتشر تلقائياً (أتوماتيكياً) إلى متدرج التركيز الأدنى. ويستمر الانتشار البسيط من الجانب الأعلى تركيزاً إلى الأقل تركيزاً إلى أن يحدث تساوي أو اتزان equilibrium على جانبي الغشاء. وعندما يصبح التركيز متساوياً على كلا من الجانبين يكون قد تلاشى متدرج التركيز لأنه تساوي عليهما.

والثقوب "holes" التي تنتشر من خلالها المواد عبر الغشاء تنشأ تبعاً لظواهر عديدة. وينتشر الماء، والأوكسيجين وثاني أكسيد الكربون والمركبات الأخرى المتعادلة الصغيرة من خلال فراغات gaps مؤقتة والتي تنشأ نتيجة إعادة الترتيب المستمر لسوائل الغشاء. ولا تحتاج الدهون الصغيرة إلى أية ثقوب، إذ تذوب ببساطة في طبقتي الدهن وتتحرك خلالها.

- **الأسموزية Osmosis**: عندما تكون الجزيئات المنتشرة إلى الخلايا هي الماء عندئذ يطلق على هذه العملية أسموزية. وحيث إن الماء يمر بسهولة خلال الغشاء فإن أخذه أو فقده يعتمد على تركيزه في البيئة وعلى الفراغ المتاح داخل الخلية. وبسبب أن المواد الذائبة في الماء تأخذ شكلاً فيزيائياً. فكلما كان تركيز الذائبات solutes (المواد الذائبة) أعلى في محلول الماء، كلما كان تركيز الماء أقل. وبناءً عليه، فإنه يقال تقليدياً بأن الأسموزية تدفع الماء للتحرك في اتجاه من تركيز الذائبات الأقل (أي من التركيز الأعلى للماء) إلى تركيز الذائبات الأعلى أي نحو التركيزات المنخفضة للماء.

وكنتيجة للأسموزية، فإذا وضعت الخلية البكتيرية في ماء نقي فإنها سوف تعمل على تراكم الماء وتميل للإنتفاخ swelling. ولكن حدودها الخارجية الصلبة rigid (الجدار الخلوي)، مع هذا تحد من التمدد ومن ثم تجعل كمية الماء التي تتراكم في الخلية محدودة.

• **الانتشار الميسَّر (المسهَّل) Facilitated diffusion**: تمر الجزيئات البسيطة التي لا تذوب في الدهون مثل السكريات البسيطة والعديد من الجزيئات الصغيرة بواسطة عملية يطلق عليها الانتشار الميسَّر حيث يرتبط كل جزيء من هذه الجزيئات على سطح الغشاء بإنزيم السماح permease وهو مستقبل receptor بروتيني نوعي والذي يحمل الجزيء عبر الغشاء. ويرتبط البروتين بالمادة المراد نقلها ويغير من شكله ليكون قنية channel من شأنها أن تفتح الاتجاه المقابل من الغشاء. إن تكوين القنية البروتينية يحمي الجزيء من داخل الغشاء الكاره للماء hydrophobic، والذي غير ذلك كان من شأنه أن يطرد الجزيء مثلما يطرد الزيت الماء. ومثل الانتشار البسيط، فإن الانتشار الميسَّر لا يتطلب إنفاق أية طاقة بواسطة الخلية، وأن الحركة تستمر إلى أن يحدث اتزان equilibrium على الجانبين.

ويفشل الانتشار في إمداد البكتيريا بحل لمشكلة مستعصية، وهي كيف تبني مخزوناً stockpile من الجزيئات على أحد جانبي الغشاء البلازمي ضد متدرج تركيز concentration gradient ؟. ففي كثير من البيئات الطبيعية، مثلما في المحيط حيث توجد المواد المغذية في تركيزات منخفضة. وفي هذه البيئات فإن على البكتيريا أن تعمل على تراكم مصادر الثروة الغذائية بداخل سيتوبلازمها إن كان لها أن تعيش وتتكاثر. إن عدم القدرة على عدم تركيز المواد الكيميائية الأساسية سوف يحد restrict من أيض metabolism الخلايا ونموها. وعلى النقيض، فإن بقاء الخلايا يعتمد على قدرتها على نقل المواد السامة والفضلات wastes خارج الخلية، حتى ضد متدرج التركيز. إن كميات قليلة trace من بعض الفضلات يمكن أن تكون قاتلة، لذلك فإن الاتزان (التوازن) قد يعني موت الخلية.

• **النقل النشط Active transport**: على خلاف الانتشار، فإن حركة الجزيئات ضد متدرج تركيز يتطلب من الخلية أن تبذل (تنفق) طاقة. فالنقل النشط هو العملية التي تستخدمها بدائيات وحقيقيات النواة لنقل مواد ضد متدرج تركيز concentration gradient. وكما هو في الانتشار الميسَّر فإن الجزيء الذي يراد تحريكه عبر الغشاء يجب أن يرتبط binds أولاً بحامل نوعي من البروتين specific carrier موجوداً في الغشاء البلازمي. ويحدث عقب ذلك تغيراً في شكل الحامل البروتيني مما يحرك جزيء المادة إلى الجانب الآخر من الغشاء ويطلقه (يحرره) release، ومع هذا ففي النقل النشط فإن حدوث هذا التغير الشكلي configutrational change يتطلب طاقة، يتم توفيرها غالباً عبر طريق الطاقة الكيميائية المخزنة في جزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات adenosine triphosphate (ATP). ويوفر كل حامل بروتيني آلية نقل أحادية الاتجاه. وبعض بروتينات النقل النشطة تقوم بطرد propel الجزيئات إلى داخل الخلية حيث تتراكم، والبعض الآخر يقوم بإخراج discharge المواد إلى الوسط المحيط.

• **نقل المجموعة Group translocation**: تبذل العديد من بدائيات النواة طاقة لنقل المغذيات nutrients بواسطة نقل المجموعة، وهي عملية نقل نشطة تقوم فيها الحاملات البروتينية carrier proteins بتحوير modify الجزيئات كيميائياً عندما تعبر الغشاء. وفي إحدى هذه النظم يتفاعل الجلوكوز مع الفوسفات عند دخوله إلى السيتوبلازم ولا

يستطيع مركب فوسفات الجلوكوز على خلاف الجلوكوز العادي أن يعبر الغشاء وبهذا يكون مصطاداً داخل الخلية. ويوفر نقل مجموعة الجلوكوز ميزة أخرى للبكتيريا حيث تحتوي رابطة الجلوكوز—فوسفات على طاقة كبيرة. وتستخدم هذه الطاقة لبدء to prime التفاعلات الأيضية التي تحرر (تطلق) باقي الطاقة غير المستخدمة من جزيء الجلوكوز.

ويستخدم الانتشار البسيط الميسَّر والنقل النشط بواسطة كلٍ من الكائنات حقيقة وبدائية النواة، على حين أن نقل المجموعات يحدث فقط في بداليات النواة، وفي العديد من حقيقيات النواة. ويكون نقل الغشاء مسبوقاً preceeded بواسطة الإدخال الداخل الخلوي endocytosic حيث تبتلع المواد المبتلعة engulfed، بعد ذلك يتم تحريك (نقل) الجزيئات الصغيرة خلال مثانة غشائية vesicle membrane إلى السيتوبلازم بواسطة واحدة من الآليات السابق مناقشتها.

ب) **إفراز منتجات الخلية Secretion of cell products:** يجب على كثير من الخلايا غالباً أن تُصدِّر export البروتين ومنتجات أخرى إلى بيئاتها المحيطة بها. ويتخلق تكوين الجدار الخلوي، على سبيل المثال خارج الغشاء البلازمي ويتم تخليق المواد اللازمة لبناء وإصلاح الجدار الخلوي في السيتوبلازم ويتم نقلها عبر الغشاء البلازمي. وتقوم بروتينات متخصصة specialized في نقل تحت الوحدات subunits هذه خارج الغشاء البلازمي إلى جدار الخلية النامي.

كما تُفْرز المواد أيضاً من الخلية لتمكّنها من اكتساب المواد المغذية حيث إن جزئيات الغذاء الكبيرة الموجودة بالبيئة لا يمكن نقلها خلال الغشاء البلازمي، إذ يجب أن يتم تكسيرها إلى جزيئات أصغر. ومثل هذا الهضم الخارج خلوي extracelluar digestion تكون وسيطة فيه الإنزيمات المحررة من البكتيرة bacterium خلال غشائها البلازمي، كما تستخدم إنزيمات خارج خلوية أخرى لتدمير الكيماويات الضارة مثل المضادات الحيوية antibiotics. فمثلاً، فإن البكتيريا التي تفرز إنزيمات بنيسيلليناز penicillinases أي الإنزيمات التي تكسر البنيسيللين penicillin degrading enzymes تُحيل دواء البنيسيللين إلى مركبات متحللة غير فعالة وتحمي نفسها من الآثار القاتلة. وثمة مجموعة ثانية من الإنزيمات الخارج خلوية الخطيرة وهي ما تعرف بعوامل النشر spreading factors والتي تفرزها بعض الكائنات المُمْرضة في أنسجة العائل المصاب، وهذه الإنزيمات تفكك disassemble الأنسجة الصلبة التي لولاها لحاصرت الكائن المُمْرض وأعاقت حركته وانتشاره.

كما يمكن أيضاً للبكتيريا أن تفرز بروتينات من شانها أن تقتل الأنواع الأخرى من البكتيريا وتقلل هذه المركبات السامة حجم العشائر البكتيرية المجاورة، وبهذا تستبعدها من التنافس competition على الغذاء. كما تحرر العديد من الكائنات المُمْرضة الميكروبية إنزيمات وتوكسينات (سموم بكتيرية toxins) تهاجم عوائلها من الكائنات حقيقية النواة، ومثل هذه البروتينات ضرورية من أجل الغزو invasion الناتج وتكون مسؤولة عن العطب damage النوعي للعائل الذي يحدث بواسطة الكائن المُمْرض.

ويتم عادة تخليق البروتينات المخصصة للإفراز بواسطة الخلية على ريبوزومات مثبتة fixed ribosomes أي التي تكون متصلة بالغشاء البلازمي. وتمر هذه البروتينات خلال الغشاء بمجرد تجميعها assembled. والوظيفة الأخرى للغشاء البلازمي بناءً على هذا، هي توفير آلية لتوصيل conveying المواد لمواقع عملها الخارج خلوي.

ج) **التنفس والتمثيل الضوئي Respiration and photosynthesis**: في حقيقيات النواة، تقوم الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء بعمليتين من أهم العمليات على الأرض: التنفس والتمثيل الضوئي. وتؤدي البكتيريا هاتين العمليتين الأساسيتين باستخدام بروتينات مغموسة في الغشاء البلازمي، والعديد من هذه البروتينات يشبه أو يطابق تلك الموجودة في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء.

وكلما كانت مساحة الغشاء البلازمي أكبر كلما كانت عملية التنفس أو التمثيل الضوئي للخلية أسرع. وفي بعض البكتيريا ينغمد invaginates الغشاء البلازمي في السيوبلازم ومن ثم يزيد من مساحة السطح للغشاء البلازمي. وتحتوي بدائيات النواة التي تقوم بالتمثيل الضوئي على مثانات تسمى حاملات الأصباغ chromatophores بالإضافة إلى انغمادات الغشاء الداخلية الشاملة التي تسمى ثايلاكويدز thylakoides. وتحتوي هذه الثايلاكويدز على إنزيمات وصبغات تؤدي وظائف مشابهه لتلك الموجودة بالبلاستيدات الخضراء.

د) **التكاثر Reproduction**: يقوم الغشاء البلازمي بالمساعدة في التكاثر وإنتاج خلْفه progeny بكتيرية حيث تتصل بروتينات نوعية في الغشاء ب ح ن د (د.ن.أ = DNA) المتكاثر وتفصل الكروموسومات المتضاعفة duplicated بعضها عن بعض. علاوة على ذلك، فإن سيتوبلازم الخليتين البنويتين ينفصلان فيزيائياً بعضهما عن بعض عن طريق تكوين حاجز septum (جدار مستعرض)، وهو تركيب يتشكل بواسطة الغشاء البلازمي.

هـ) **مراقبة البيئة Monitoring the environment**: تتمكن بعض بروتينات الغشاء البلازمي للبكتيريا من أن تستجيب للكيماويات في بيئاتها، وبدلاً من نقل الكيماويات عبر الغشاء فإن بروتينات الغشاء ترتبط بجزيئات نوعية specific molecules وترسل إشارة signal إلى داخل الخلية. وهذا يعني أن سطح الخلية قد إلتقى بمادة كيميائية نوعية، عندئذ تستجيب الخلية لرسالة السطح. فمثلاً، البكتيريا المتحركة التي تكتشف الجلوكوز في البيئة يمكنها أن توجه حركتها نحو هذه المادة المغذية. ويطلق على البروتينات التي تعمل كتحورات حسية sensory devices للخلية اسم هاتف خلوي cellular phone.

٣- الجدار الخلوي Cell wall

على الرغم من أن أكثر من ٢٠٠٠ نوع من البكتيريا قد تم وصفها إلا أن نحو ١٠٠ فقط تسبب في الأساس أمراضاً للإنسان. إن العوامل التي تشارك في نشاطات البكتيريا بما فيها قدرتها على بدء initiating أو حفز promoting المرض تكون غالباً ذات علاقة مباشرة بتراكيب السطح الخارجية وزوائد appendages الخلية البكتيرية. ويدافع العائل

حقيقي النواة عن نفسه غالباً ضد الغزو الميكروبي بمعادلة neutralizing مكونات السطح البكتيرية هذه. والجدار الخلوي البكتيري عبارة عن تركيب يحيط مباشرة بالغشاء البلازمي، وهو منطقة تسمى حول البلازم periplasm. إن شكل الجدار الخلوي يضع البكتيريا في قالب mold يحدد شكلها المميز ويحمي مكوناتها الداخلية.

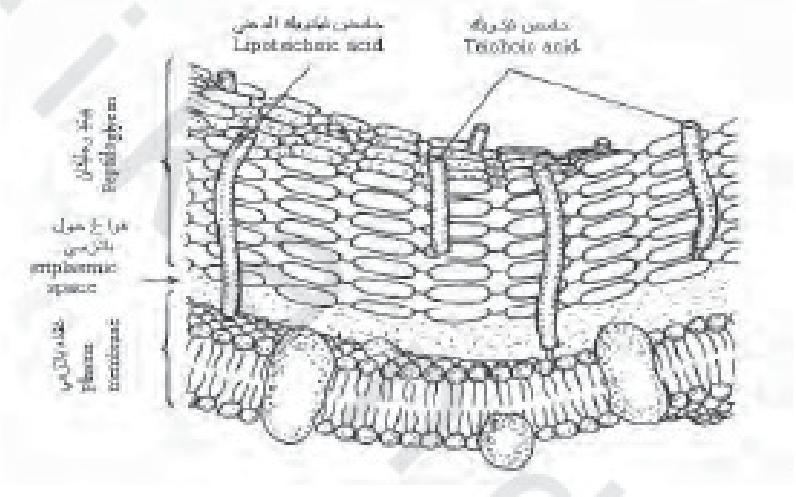
وأهم وظيفة على الإطلاق للجدار الخلوي هو الحماية الفيزيائية للخلية. وهذه الحماية تعد ضرورية بسبب قابلية الغشاء البلازمي للتحلل lysis الأسموزي أو الفيزيائي. ففي العديد من البيئات المائية يتراكم في البكتيريا الماء بسبب الأسموزية، ويزيد تدفق الماء حجم الخلية مما قد يسبب انفجارها، وهو ما يشبه البالونة عند زيادة ضغط الهواء عليها، مالم يمنع الجدار الخلية من التمدد. وفي بعض أنواع البكتيريا يكون الجدار قوياً بدرجة تكفي لتحمل ٢٥ ضغطاً جوياً (أي ما يعادل ٣٧٥ رطلاً على البوصة المربعة) وهو ما ينشأ عن الضغط الأسموزي الداخلي.

وبداية من الغشاء البلازمي فإن الخلية تحتوي على ما يسمى بروتوبلاست protoplast وبإزالة الجدار الخلوي بالهضم الإنزيمي، يتحرر البروتوبلاست، الذي يعد خلية غير محمية بجدار، وتكون حدوده الخارجية هي الغشاء البلازمي وأن هذه الخلايا الهشة ضعيفة الحماية والتحمل وسوف تتحلل في البيئة لأنها لا تستطيع أن تتحكم في الماء الداخل إليها. ولكي تنمى البروتوبلاستات في المعمل يجب أن تعلق في محاليل تحتوي على تركيزات عالية من الأملاح أو السكريات. ويمنع استخدام مثل هذه المحاليل التي تحلل البروتوبلاستات عن طريق إحداث توازن في تبادل الماء عبر الغشاء البلازمي. كما أن البروتوبلاستات عرضة أيضاً للتحلل بواسطة الجروح trauma الفيزيائية. فمثلاً: إنَّ هز مزرعة مرق broth culture (أي مزرعة سائلة) من البروتوبلاستات سوف يدمر الخلايا الهشة fragile القابلة للكسر.

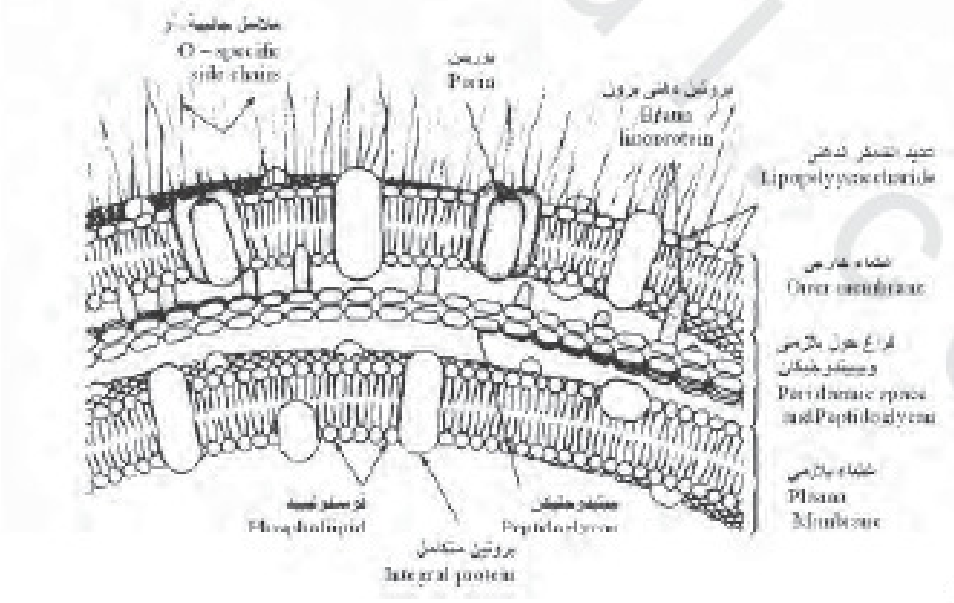
وتأخذ كل البروتوبلاستات غالباً شكلاً كروياً spherical أو قريباً منه بغض النظر عن شكل البكتيريا المشتقة منها أصلاً. وعندما تكون هذه البروتوبلاستات داخل الجدار الخلوي فإنها مع ذلك تأخذ شكلاً صلباً ثابتاً تابعاً لنوع شكل الجدار المميز للنوع المعين من البكتيريا حيث إن شكل الجدار الخلوي لأي نوع يكون محدداً وراثياً.

تركيب الجدار البكتيري Structure of bacterial cell wall: ويتميز الجدار البكتيري للبكتيريا الحقيقة eubacteria بأن تركيبه المعقد يتكون من مكونات عديدة. وتعود قوته الفائقة أساساً إلى مركب يسمى بيبتيدوجليكان peptidoglycan والذي يعرف أيضاً باسم ميورين murein أو البيبتيد المخاطي (ميوكوبيبتايد mucopeptide) وهي مادة توجد فقط في بدائيات النواة. والبيبتيدوجليكان عبارة عن جزيء ضخم يتكون من أحماض أمينية وسكريات (ببتيدو = سلسلة من الأحماض الأمينية ، وجليكان = سكر) والسكريات عبارة عن إن أستيل جلوكوزأمين N-acetylglucosamine (ناج NAG) وإن أسيتيل حامض ميوراميك N-acetyl muramic acid (نام NAM) اللذان يتبادلان المواقع ليكونا سلاسل طويلة متوازية (الشكلان رقما ٣٠،٣١) إن التدخل في قدرة البكتيريا على إنتاج البيبتيدوجليكان ينتج عنه نقصاً في الجدار الخلوي، وأن الخلية غالباً لن تعيش. وتمنع المضادات الحيوية النوعية ضد

البكتيريا مثل البنيسيلينات Penicillins وسيفالوسبورينات cephalosporins تخليق بيبتيدوجليكان، مما ينتج عنها تحلل الخلية. وحيث إنه لا يوجد بيبتيدوجليكان في خلايا البشر، فإنه يمكن إعطاء هذه المضادات الحيوية للأشخاص المصابين لتدمر البكتيريا انتخابياً من دون أن يحدث تدميراً لخلايا الإنسان. ويوجد بيبتيدوجليكان في جدر خلايا كل البكتيريا الحقيقية التي توجد لها جدر خلوية. ومع هذا، فإنه ليس المكوّن الوحيد. وعلى حسب المكونات الإضافية تنقسم أنواع الخلايا البكتيرية إلى مجموعتين عظيمتين هما. الموجبة لجرام Gram-positive والسالبة لجرام Gram negative على حسب أنواع الصبغة التي تكتسبها بعد الصبغ بطريقة جرام.

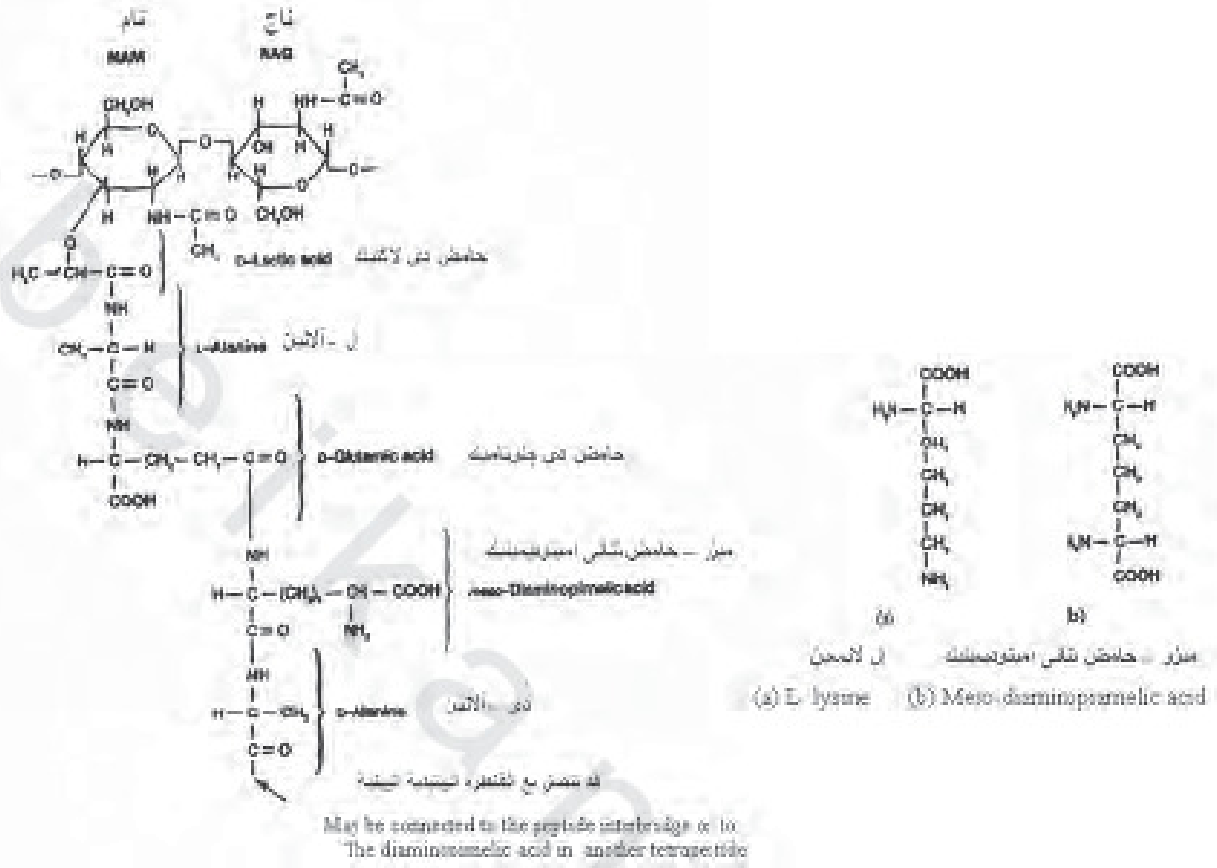


(أ)



(ب)

الشكل رقم (٣٠). أ) نموذج لتركيب الجدار في البكتيريا الموجبة لجرام. ب) نموذج لتركيب الجدار في البكتيريا السالبة لجرام (عن: Prescott. *et al.*, 1999).



الشكل رقم (٣١). a) تركيب وحدة بيبتيدوجليكان، b) الأحماض ثنائية الأمين الموجودة في بيبتيدوجليكان إلـــ – لايسين (على اليسار) ومن ميزو ثنائي بيميلين (لليمين) (عن: Prescott. *et al.*, 1999).

• **البكتيريا الموجبة لجرام Gram positive:** يتكون الجدار الخلوي للبكتيريا الموجبة لجرام أساساً من عدة طبقات من بيبتيدوجليكان (الشكل رقم ٣٠أ). إن سماكة thickness طبقات البيبتيدوجليكان للبكتيريا الموجبة لجرام تجعلها مقاومة بشكل خاص ضد التحلل الأسموزي. ويساهم الارتباط التقاطعي cross-linking بقناطر الأحماض الأمينية بين كل طبقة في تقوية الجدار الخلوي (الشكل رقم ٣٢). وعلى الرغم من سمك البيبتيدوجليكان، فإن المواد الكيميائية تمر من خلاله. ولا يمنع البيبتيدوجليكان الجزيئات الموجودة في البيئة من الدخول عبر الغشاء البلازمي، وبالمثل فإن الإنزيمات التي تفرزها معظم البكتيريا الموجبة لجرام تتحرر بسرعة إلى الوسط المحيط بها. وعلاوة على طبقات البيبتيدوجليكان، فإن معظم البكتيريا الموجبة لجرام تحتوي على أحماض تيكويك teichoic acids وهي عبارة عن جزيئات كبيرة تتكون من وحدات تكرارية repeating unites من السكريات والفوسفات، وتوجد فقط في الجدر الخلوية والأغشية البلازمية للبكتيريا الموجبة لجرام. وتعطي أحماض تيكويك شحنة سالبة

لسطح الخلية، والتي قد تكون مهمة في تحديد نوع المواد التي تنجذب للخلية، ومن ثم تنتقل إلى داخلها. وتوجد مواد إضافية auxiliary أخرى مرتبطة بجدار الخلية والتي تعطي خواصاً للسطح الخارجي للبكتيريا الموجبة لجرام والتي تؤثر على قدرتها في إحداث أمراض للإنسان. فمثلاً، بروتين م M protein المرتبط بجدر خلايا ستربتوكوكاس بيوجينز *Streptococcus pyogenes* يمنع بكفاءة ابتلاع خلايا الدم البيضاء لها. وبهذه الطريقة يساعد الجدار الخلوي من قدرة هذه البكتيريا على مقاومة دفاعات العائل. ومن المعروف أن ستربتوكوكاس بيوجينز تسبب أنواعاً من الأمراض أكثر مما يسببه أي كائن مُمْرِض آخر. ومن هذه الأمراض: التهاب الزور والحمى الروماتيزمية والخصف impetigo والحمى القرمزية scarlet fever وأمراضاً خطيرة في الكلي. ويعد حموض تيكويك والبروتينات المرتبطة بالجدار الخلوي الأنتيجينات antigens المهمة على سطح الخلايا الموجبة لجرام. وعلى الرغم من هذه المركبات الإضافية أو المساعدة في الجدار البكتيري للخلايا الموجبة لجرام إلا أن الجدار يسهل اختراقه بالبينيسيللين وسيفالوسبورينات، وهي مضادات حيوية تمنع تخليق بيبتيدوجليكان، وكذلك الإنزيم المحلل الهادم (لايسوزايم lysozyme) الذي يهضم الروابط الكيميائية بين إن أسيتيل جلوكوز أمين (ناج NAG) وإن أسيتيل حامض ميورواميك (نام NAM) وتوجد الليسوزومات lysozymes في الدموع واللعاب وإفرازات أخرى كدفاع طبيعي ضد الأمراض البكتيرية.

- **البكتيريا السالبة لجرام Gram negative bacteria**: يتميز الجدار الخلوي للبكتيريا سالبة الجرام بما يلي:

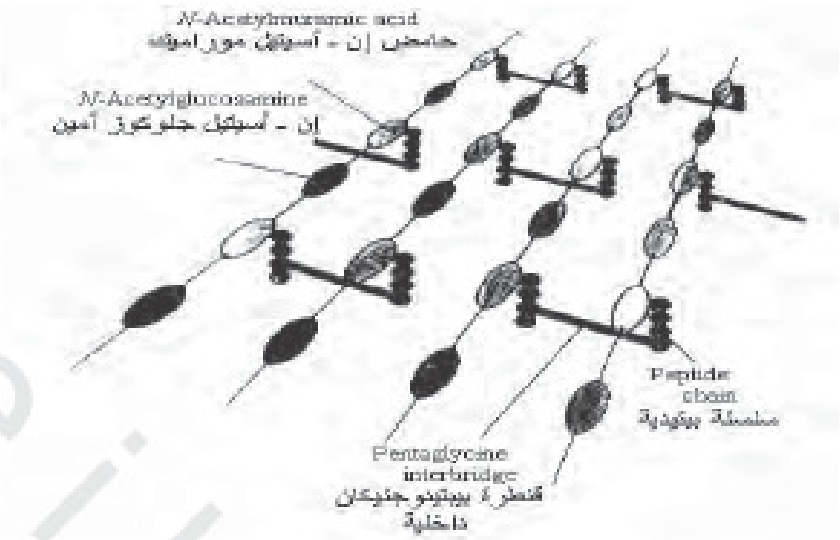
١- أكثر هشاشة عن نظيره في البكتيريا الموجبة الجرام.

٢- طبقة البيبتيدوجليكان أقل سمكاً بكثير عن البكتيريا الموجبة لجرام. إذ تبلغ نسبة وزنها إلى الخلية الجافة ١-٢٪ على حين أن نسبتها في الموجبة ٢٠٪.

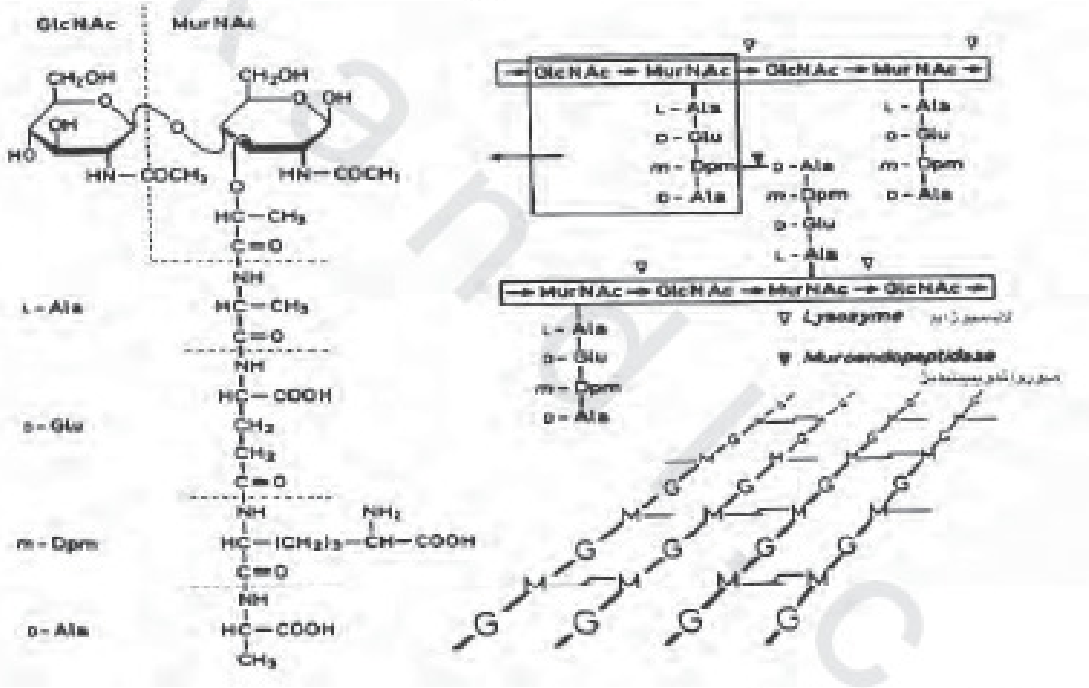
٣- تغطى الطبقة الخارجية من البيبتيدوجليكان بطبقات خارجية من الجدار الخلوي وهي سلاسل من طبقات تسمى معاً الغشاء الخارجي outer membreane وانظر الشكل رقم (٣٣) للمقارنة بين تركيب الجدار في البكتيريا الموجبة والسالبة لجرام.

٤- هذه الطبقات الخارجية توفر غطاءً حول الخلية يقاوم اختراق المواد الكيميائية السامة كما قد يعوق حركة المواد إلى خارج الخلية.

٥- البروتينات المحرَّرة من الخلية تمر بحرية خلال طبقة البيبتيدوجليكان لكن استمرار خروجها يعاق بواسطة الغشاء الخارجي، ويتم اصطياد هذه البروتينات.

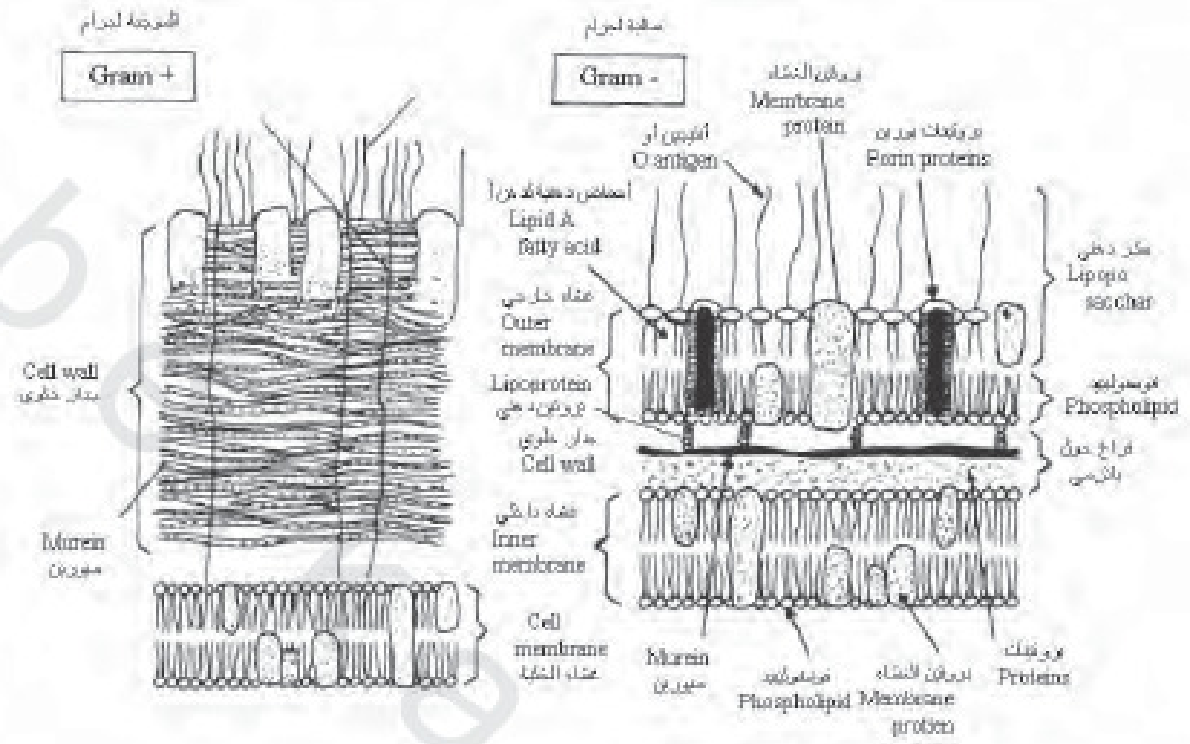


(أ)



(ب) (ج)

الشكل رقم (٣٢). أ) قطعة من بيبتيدوجليكان تظهر سلاسل عديد السكر والسلاسل الجانبية للرباعيات الببتيدية والقناطر الببتيدية البينية، ب) الارتباطات العرضية cross-links في بيبتيدوجليكان في إيشيريشيا كولاي (أعلى) وفي ستافيلوكوكس أوريس (أسفل) (عن: Prescott, et al., 1999)، ج) تركيب مورين في إيشيريشيا كولاي (عن: Schlegel, 1995).



الشكل رقم (٣٣). شكل يبين التركيب المقارن لجدر الخلايا الموجبة أ) والسالبة ب) لجرام (عن: Schaechter, et al., 1997).

٦- تؤدي بروتينات البيريبلازم periplasm عدة وظائف مهمة، فبعضها يعمل كإنزيمات تحليلية، على حين تعمل الأخرى كمستقبلات receptors لمساعدة البكتيريا في التعرف على الكيماويات الموجودة بالبيئة المحيطة بها.

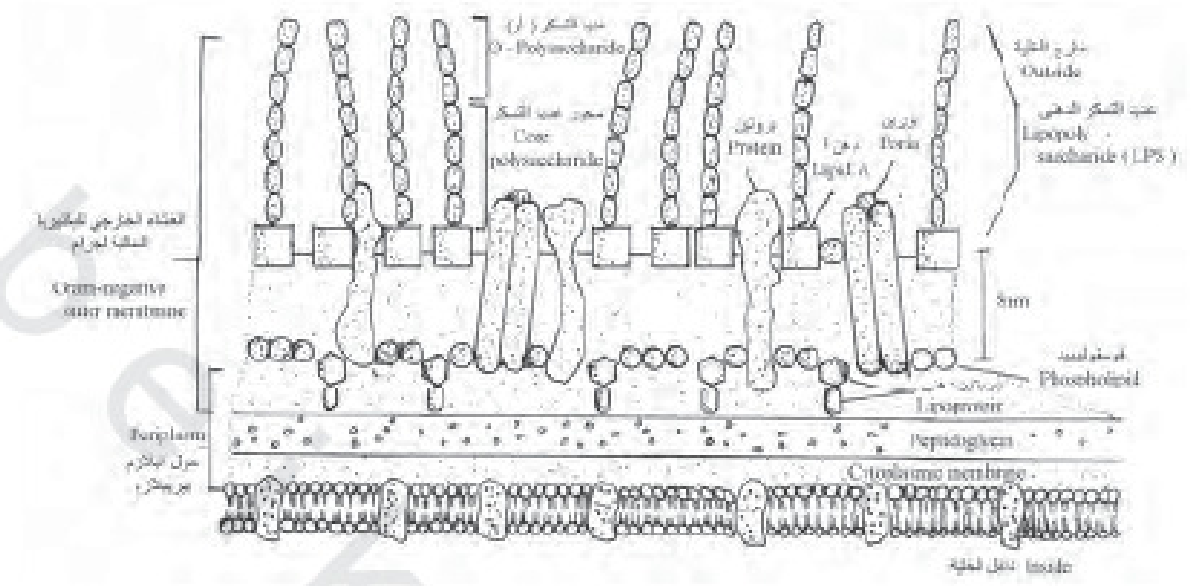
٧- تتكون طبقة الغشاء الخارجي القريبة من طبقة البيبتيدوجليكان من معقد من الدهون والبروتين أو ما يسمى البروتين الدهني lipoprotein. ويتصل أحد طرفي البروتين الدهني مباشرة بطبقة البيبتيدوجليكان، على حين أن الطرف الآخر العلوي يمتد إلى طبقتين من الفوسفوليبيد phosholipid المشابهة لمثيلتها في الغشاء البلازمي.

٨- تتكون الطبقة الخارجية من طبيقتين من الدهون، ومع هذا تتعقد معها على السطح جزيئات من الكربوهيدرات، لذلك تسمى عديد التسكر الدهني lipopolysaccharide (إل بي إس LPS). وتتكون طبقة عديد التسكر الدهني من جزيء يسمى دهن أ (lipid A) الذي يرتبط كيميائياً مع عديد التسكر.

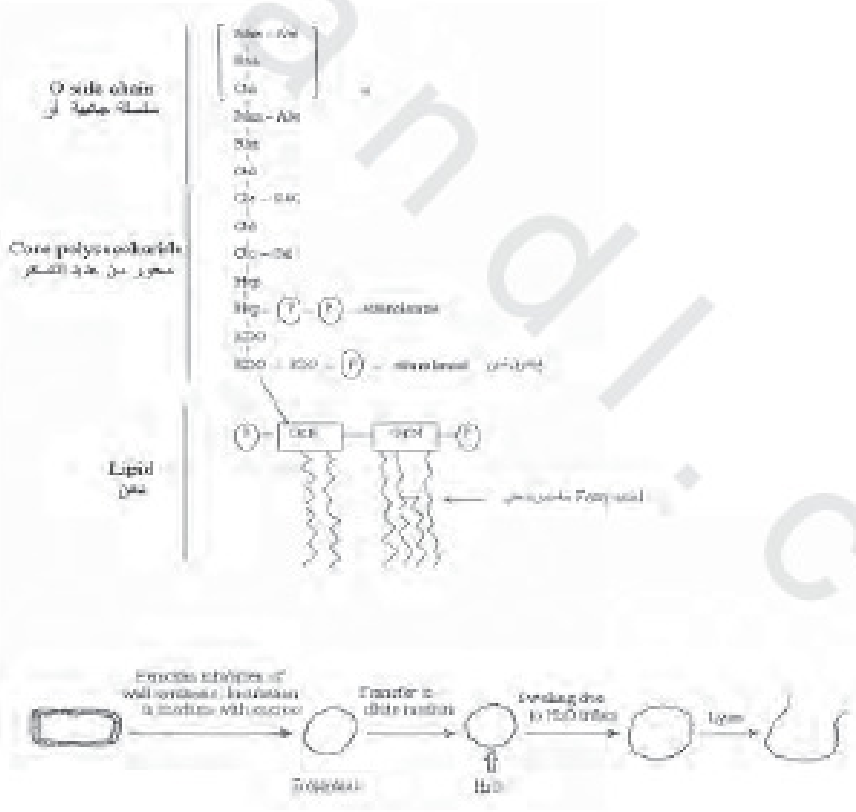
٩- عديدات التسكر التي تشكل آخر الطبقة السطحية للغشاء الخارجي والتي تمتد من الدهون تعد الأنتيجينات العظمى major antigens لسطح الخلية البكتيرية السالبة لجرام.

١٠- يمنع تركيب الغشاء الخارجي مرور معظم الجزيئات الكارهة للماء hydrophobic، وتنتشر معظم الجزيئات الكيميائية الصغيرة المحبة للماء hydrophilic خلال قنوات channels توجد بين طبقتي الدهون، وتتكون

من بروتينات تسمى بورينات (تقنيات) porins. وقنوات البورينات ليست تخصصية والتي يعتمد فيها حجم القناة على نوع البروتين المتكونة منه. وتنتقل جزيئات قطرها حتى ٦٠٠ دالتون عبر القنوات الموجودة بجدار إيشيريشيا كولاي، على حين يمكن أن يصل القطر في أنواع أخرى من البكتيريا إلى ٦٠٠٠ دالتون. أما الجزيئات المحبة للماء والتي يزيد قطرها عن هذا فإنها تنتقل بواسطة الانتشار الميسَّر في مشاركة association مع حامل نوعي من البروتينات الموزعة خلال طبقتي الدهون. وفي غياب الحامل تستبعد المركبات الكبيرة المحبة للماء من الخلية. أما أغلب الجزيئات الكارهة للماء فإنها لا تستطيع أن تخترق إلى ما بعد طبقة السطح الخارجي من عديدات التسكر وتحجز بعيداً عن الخلية. وهذا يجعل البكتيريا السالبة لجرام مقاومة لتأثيرات عقاقير معينة والمنظفات والأصباغ التي تقتل البكتيريا الموجبة لجرام. إن إضافة كيماويات كارهة للماء مثل أملاح الصفراء bile salts أو الإيوسين أو أزرق الميثيلين إلى الوسط الغذائي للمزرعة يشجع على عزل ونمو البكتيريا السالبة لجرام. وتوفر جدر البكتيريا السالبة لجرام الحماية ضد هذه المركبات السامة، على حين يثبط بها نمو البكتيريا الموجبة لجرام. وللغشاء الخارجي للبكتيريا السالبة لجرام وظائف طبية مهمة. وحيث إن له خاصية النفاذية الانتخابية selective permeability فهو يحمي البكتيريا من عديد من الكيماويات المضادة للبيبتيدوجليكان مثل البنيسيللين والإنزيم المحلل (لايسوزايم). حيث تفشل هاتان المادتان في إختراق الغشاء الخارجي، وتبعاً لذلك لا تكون قادرة على مهاجمة طبقة البيبتيدوجليكان (اللايسوزايم) ولا تتداخل مع تخليق البيبتيدوجليكان (البنيسيللين)، لذلك لا ينصح علاجها بالبنيسيللين، كما أن لطبقة عديدات التسكر الدهني (LPS) أهمية طبية. فعندما تغزو البكتيريا السالبة لجرام جسم الإنسان، فإنه يتم ابتلاع بعض خلفتها progeny بواسطة خلايا الدم البيضاء كي تمنع مزيداً من انتشار العدوى. مع هذا فإنها داخل الخلايا المبتلعة phagocytes فإن دهن أ (lipid A) المكون من عديد التسكر الدهني يستحث الخلية العائلة على إنتاج مكونات تسبب تفاعلات سُمِّية عند تحررها في مجرى الدم. وتشتمل هذه التفاعلات على الحمى والإسهال والصدمة القوية القاتلة: وبسبب كون ليبيد أجزاءً، متكاملاً مع مكونات الجدار الخلوي، لذلك يطلق عليه مصطلح السم الداخلي endotoxin (انظر الشكل رقم ٣٤، أ، ب).



(أ)



(ب)

الشكل رقم (٣٤). التركيب الكيميائي أ) ونموذج ب) لعديد التسكر الدهني (LPS) في البكتريا السالبة لجرام إيشيريشيا كولاي (عن: Prescott. *et al*., 1999).

• **البكتيريا عديمة الجدار Wall-less Bacteria (منفوصة الجدار):** تظهر أهمية الجدار الخلوي عندما تفحص خلايا بكتيريا ينقصها الجدار الخلوي. ويمكن الحصول على هذه الخلايا تجريبياً بواسطة إزالة الجدار الخلوي عن طريق الهضم الإنزيمي enzymatic digestion. ويتم هذا بواسطة معاملة الخلايا بالإنزيم المحلل الهادم lysozyme (لايسوزايم) وهو إنزيم مستخلص من حيوانات ثديية حيث يكسر روابط بيتا ١–٤ بين إن أسيتيل حامض ميورامك وإن أسيتيل جلوكوزأمين في البيبتيدوجليكان. وبمجرد أن يتحلل مائياً hydrolysed البيبتيدوجليكان، تفقد الخلية شكلها الصلب وتصبح حساسة للصدمة الأسموزية. ويمكن للمعاملة باللايسيوزايم أن تزيل كامل الجدار الخلوي في البكتيريا الموجبة لجرام، مما ينتج عنه خلية حساسة إسموزيا تسمى بروتوبلاست protoplast ودائماً تأخذ البروتوبلاستات شكلاً كروياً، لأن الضغط الأسموزي الداخلي يضغط بالتساوي في جميع الاتجاهات على السطح الداخلي للغشاء السيتوبلازمي الذي يعد الآن هو الطبقة الواقية الخارجية للخلية ويسبب نقص الجدار الخلوي الصلب. وتكون البروتوبلاستات هشة جداً، ويجب أن يحتفظ بها في محاليل متعادلة الأسموزية isotonic لمنعها من التحلل.

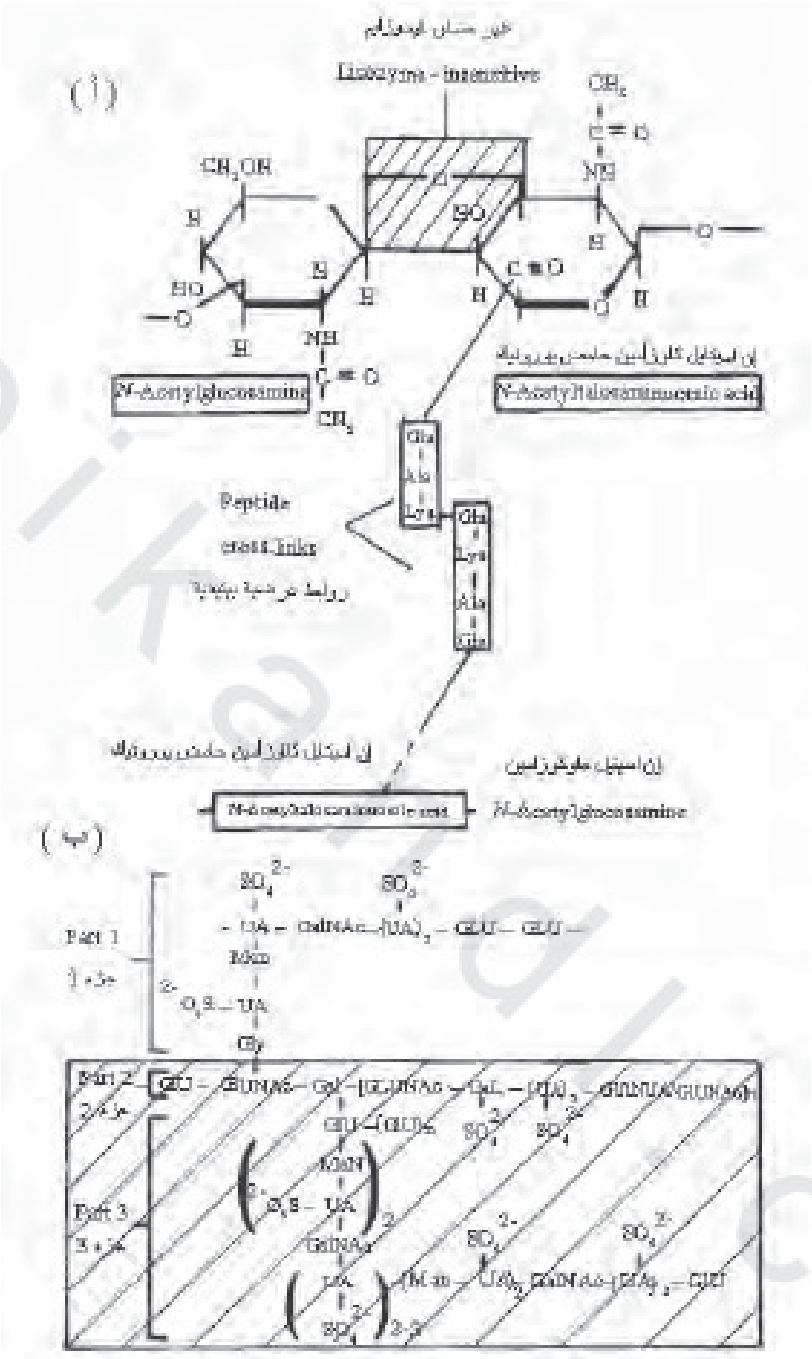
أما إزالة الجدار عن الخلية البكتيرية السالبة لجرام هي عملية أكثر تعقيداً بسبب أن اللايسيوزايم لا يستطيع أن يخترق بسهولة الغشاء الخارجي. وللتغلب على هذه المشكلة، يتم أولاً معاملة الخلايا البكتيرية السالبة لجرام بمادة مفككة مثل إديتا EDTA (إيثيلين ثنائي أمين رباعي حامض الخليك ethylene diaminetetraacetic acid ملح الصوديوم منه) لكي يمزق الغشاء الخارجي. وتمكّن هذه المعاملة من دخول اللايسوزايم لمهاجمة طبقة البيبتيدوجليكان التي تقع أسفل الغشاء الخارجي. وعندما تفقد الخلايا جدارها تفقد أيضاً شكلها وتصبح كروية spherical حيث طبقة البيبتيدوجليكان تكون قد تمت إزالتها. ويطلق على هذه الخلايا عديمة الجدر اسم سفيروبلاستات spheroplasts التي تكون حساسة إسموزياً حتى ولو ظلت بعض طبقات الجدار متصلة بالغشاء البلازمي. وعلى عكس البروتوبلاستات، فإن سفيروبلاستات تحتفظ ببعض بقايا أو علامات معينة من الجدار الخلوي التي لا تزال وظيفية.

وتوجد أنواع من البكتيريا لا تنتج أصلاً جدراً خلوية لأنها لا تستطيع أن تُخلّق حامض ميوراميك و/أو حامض ثنائي أمينوبيميليك diaminopimelic. وتعد المايكوبلازمات mycoplasmas (مثل مايكوبلازما *Mycoplasma* ويوريابلازما *Ureaplasma* وأكوليبلازما *Acholeplasma*) من المجموعات العظمى من البكتيريا التي لا تنتج مطلقاً جدراً خلوية. وبدلاً من أن تمتلك جدراً خلوية صلبة، فإن المايكوبلازمات تكون لها أشكالاً مختلفة متباينة من الكرويات الصغيرة إلى الأنبوبيات المتطاولة أو الخيوط. وكان يعتقد قديماً أنها فيروسات لأن حجمها الصغير ومرونتها تمكنها من المرور خلال المرشحات التي تحجز البكتيريا.

وتعوض بعض المايكوبلازما غياب الجدار الخلوي وذلك عن طريق إدخال ستيرولات sterols من وسط النمو أو من الحيوانات التي تصيبها إلى أغشيتها البلازمية مما يجعل الغشاء البلازمي أكثر قوة عن نظيره في الأنواع الأخرى. وبسبب عدم وجود جدار صلب في المايكوبلازما فإنها تميل إلى أن تكون متعددة الشكل pleomorphic أو متغيرة الأشكال.

أشكال إل L-forms: هي أشكال من البكتيريا التي فقدت قدرتها على تكوين جدر خلوية كاملة. وقد شوهدت لأول مرة بواسطة باحثين في معهد ليستر Lister بلندن عام ١٩٣٥م والتي اشتق اسمها إل (L) من أول حرف في اسم المعهد. وتنشأ أشكال إل من كلٍ من البكتيريا الموجبة والسالبة لجرام غالباً أثناء نموها في أنسجة الحيوان العائل. وتعمل بعض أشكال إل جدراً خلوية جزئية، على حين تكون البعض الآخر خالية تماماً من الجدار الخلوي. وتحتاج كل أشكال إل إلى وسط غذائي غني جداً مع إسموزية عالية تمنعها من التحلل. وفي كثير من الأحيان تشبه أشكال إل المايكوبلازما، كما أنه من الواضح بأن معاملة الخلايا البكتيرية بالبنسيللين للأنواع الحساسة ينتج عنها تكوين أشكال إل. وعادة تكون هذه الأشكال ناتجة عن النمو غير المنتظم في الطول والقطر للخلايا المعاملة، حيث تحدث زيادة في حجم الخلايا. وتستطيع أغلب أشكال إل أن تعيد تخليق resynthesize جدرها بمجرد إزالة المضاد الحيوي. ومع هذا، فإن بعضها قد فقدت قدرتها بصفة دائمة على إنتاج أي جدار خلوي. أو بسبب هشاشتها الأسموزية، فإنه يصعب عزلها أو التعرف عليها في كثير من المعامل. ومع هذا، فقد تلعب أشكال إل دوراً في بعض الأمراض المُعْدية حيث تكون مسؤولة عن المرض، ومع هذا يصعب زراعتها. كما أن العديد منها يقاوم العلاج بالمضادات الحيوية بسبب عدم وجود استعداد للعوامل المضادة للبيبتيدوجليكان. وتعد أشكال إل متباينات منقوصة الجدار wall-deficent variants.

الجدر الخلوية في البكتيريا القديمة (أركيا) Cell walls of Archaeobacteria: لقد اكتشف أن أنواعاً معينة من البكتيريا لا تحتوي على بيبتيدوجليكان في جدرها الخلوية، على حين أن الجدر الخلوية لبعض أنواع البكتيريا القديمة تتكون من بيبتيدوجليكان كاذب pseudo peptidoglycan. وهذه تشبه البيبتيدوجليكان فيما عدا إن أسيتيل حامض ميوراميك (نام NAM) الذي يحل محله نوع آخر من السكر، كما تغيب الأحماض الأمينية دي (D) من الأحماض الأمينية للسلسة الجانبية مثال ذلك بعض بكتيريا أركيا مولّدة الميثان methanogenic Archea كما قد يتكون الجدار في بعض أنواع البكتيريا القديمة فقط من عديد التسكر أو البروتين أو البروتين السكري glycoprotein، ففي ميثانوسارسينا *Methanosarcina*، وهي نوع آخر من الأركيا مولدة الميثان، تكون الجدر الخلوية سميكة من عديد التسكر المكونة من الجلوكوز وحامض جلوكويورونيك glucoaronic وجالاكتوزأمين وخلات. فالبكتيريا المتطرفة الملحية هالوبكتيريا Halobacteria مثل هالوكوكاس *Halococcus*، تتكون جدرها من البروتين السكري وبوجود وفرة من جزيئات الكبريتات (SO_4^{2-})، (انظر الشكل رقم ٣٥). وهي تحمي نفسها من الجفاف الأسموزي عن طريق عمل توازن لتركيز الصوديوم العالي في ماء البحر بوجود تركيز عالي من البوتاسيوم داخل خلاياها. كما تتميز البكتيريا القديمة عن غيرها من بدائيات النواة نتيجة لاختلافها في تكوين الجدار والدهون وفي الجينات الخاصة ح ن ر (ر.ن.أ) الريبوزومي ١٦ إس (16 S sribosmal RNA).

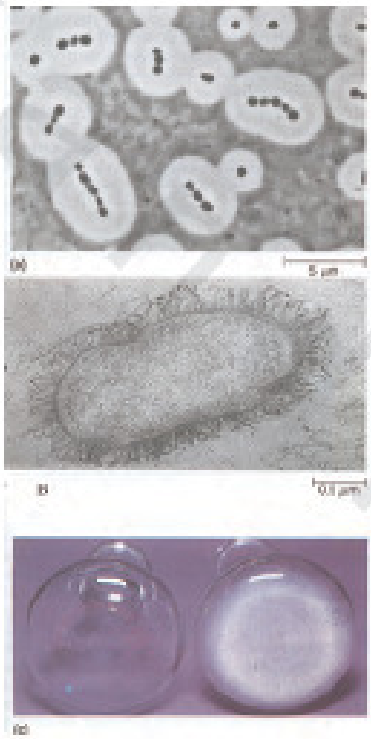


الشكل رقم (٣٥). تركيب الجدار الخلوي في البكتيريا القديمة أركيا، أ) تركيب بيبتيدوجليكان الكاذب في بكتيريا ميثانوبكتيريام *Methanobacterium*، ب) تركيب الجدار في البكتيريا المتطرفة الملحية هالوكوكاس *Halococcus* الغنية بمجموعات الكبريت، UA = حامض يورونيك، Glu = جلوكوز، Ga = جالاكتوز، Glu Nac = إن أسيتيل جلوكوزأمين، Gal NAC = إن أسيتيل جلوكوزأمين، gly = جلايسين، Gal NUA = إن أسيتيل جلوكوزأمين حامض يورونيك، Man = مانوز (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

المحافظ البكتيرية والطبقات المخاطية والكأس السكري

Bacterial capsules, slime layers and glycocalyx

المحافظ Capsules: المحافظ عبارة عن عديد التسكر المخاطي mucopoly saccharide أو طبقات بيتيدية peptide والتي تحيط خارجياً بالجدار الخلوي للبكتيريا. وبعض المحافظ تزال بسهولة عن طريق الغسيل من حول سطوح الخلايا، لذلك فهي تعرف بالطبقات المخاطية. ويمكن أن ترى حول الخلايا البكتيرية محافظاً دقيقة microcapsules تشاهد فقط بالمجهر الإلكتروني. إلا أن المحافظ الكبيرة يمكن مشاهدتها بسهولة بالمجهر الضوئي وباستخدام صبغات خاصة بالمحافظ. وفي المعامل الإكلينيكية تشاهد المحافظ بعد توزيع البكتيريا في الحبر الهندي المتدعم، بعد ذلك تصبغ بصبغة مضادة counter stain مثل السفرانين. عندئذ تظهر المحفظة كمنطقة رائقة بين الحبر الهندي الغروي الخارجي (أسود اللون) والخلايا المحصورة داخلياً المصبوغة (حمراء اللون). ويبين الشكل رقم (٣٦) المحافظ عديدة التسكر السميكة تحيط بالبكتيريا.



الشكل رقم (٣٦). محافظ سميكة تحيط بكتيريا كليبسيللا نيمونيي (عن: Mekane & Kandel, 1996).

وتعمل المحافظ كمعلامات مناعية ويعتمد على هذه القاعدة تفاعل الانتفاخ quelling reaction والذي يستخدم للتعرف على سلالات نوعية (بذاتها) specific. وفي هذا التفاعل يتم تعليق البكتيريا مع الأمصال sera المحتوية على الأجسام المضادة النوعية للنوع type-specific المضاد للمحفظة anticapsular، ثم بعد ذلك تصبغ بالحبر الهندي، فإذا كان الجسم المضاد الموجود نوعياً لهذه المحافظ فإنه سوف يتفاعل مع المحفظة مسبباً انتفاخها.

وتتكون المحافظ من وحدات تكرارية من عديدات التسكر polysaccharides البسيطة أو المتفرعة. ويتم أولاً تخليق تحت الوحدات subunits هذه في السيتوبلازم ثم تنقل إلى الخارج بواسطة جزيء حامل من باكتوبرينول bactoprenol، ومن ثم فإن المضادات الحيوية التي تتداخل مع وظيفة باكتوبرينول سوف تثبط تخليق المحافظ. وتقوم المحافظ بالوظائف التالية:

١- توجد أساساً المحافظ في البكتيريا التي تسبب إصابة قيحية pyogenic، لذلك فإن أهم وظائفها حماية هذه الكائنات من الابتلاع الخلوي phagocytosis. إما عن طريق التثبيط المباشر للابتلاع الخلوي أو بتثبيط الحث على الابتلاع opsonisation بمنع تَوَضُّع مكوِّن المكمِّل الحاث opsonin (وهو c3b) على سطح الخلية البكتيرية.

٢- تحمي المحافظ السميكة بعض البكتيريا من الجفاف dehydration.

٣- تعمل على اتصال والتصاق البكتريا بالسطوح أو بالأنسجة فتمكنها من إحداث المرض، مثل بكتيريا تسوس الأسنان وتلك التي تحدث إصابات في الأمعاء وفي المثانة.

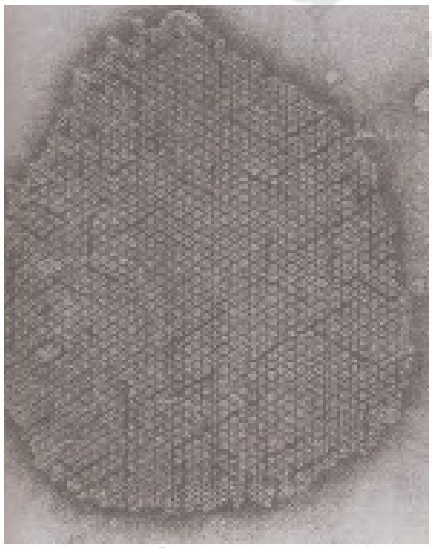
٤- وجودها يسبب الشراسة virulence كما في ستربتوكوكاس نيموني *Streptococcus pneumoniae*، على عكس السلالات التي تفقد محافظها فإنها لا تسبب مرضاً. كما توجد أنواع أخرى من البكتيريا المحفظية encapsulated والتي تثبط الابتلاع الخلوي وتسبب أمراضاً مثل كلوستريديام بيرفرينجينز *Clostridium perfringens* والتي تسبب الغرغرينا الغازية gas gangrene وباسيللاس أنثراسيز *Bacillus anthracis* المسببة للجمرة الخبيثة (أنثراكس anthrax). وكليبسيللا نيموني *Klebsiella pneumoniae* المسبة للالتهاب الرئوي، وكذلك هيموفيلاس إنفلونزي *Haemophilus influenzae* المسببة للالتهاب السحائي meningitis. أما بكتيريا ستربتوكوكاس ميوتانز *Streptococcus mutans* فهي تسبب تسوس الأسنان dental caries (tooth decay). وهي بكتيريا تسكن عادة في الفم وتكون ما يسمى الكأس السكري glycocalyx خاصة عندما تزود بسكر السكروز. وتقوم هذه البكتيريا بتكسير السكروز. وقد لوحظ أن الكأس السكري يكون عبارة عن ألياف متشابكة من جزيئات عديد التسكر تكون كتلة. تمتد من سطح الخلية البكتيرية والذي لا يرى فقط إلا بالمجهر الإلكتروني. كما يمكن من الناحية الكيميائية اعتبار أن المحافظ والطبقات المخاطية ما هي إلا كؤوساً سكرية. ومن الطريف أن الكأس السكري في بكتيريا تسوس الأسنان *S. mutans* يحلل السكروز إلى جلوكوز وفركتوز، أحدهما يستخدم كمادة غذائية للخلايا ويتولد عن استخدامه حامض، أما السكر الثاني فإنه يستخدم لتكوين الكأس السكري الذي تلتصق به البكتيريا على الأسنان. وبزيادة أعداد البكتريا يزداد تركيز الحامض حول الأسنان لشهور أو سنين مما ينتج عنه في النهاية ذوبان طبقة المينا enamel وتحلل الأسنان والذي تكون نتيجته تكوين هذه البلاكس plaques (البقع = تكتلات البكتيريا والحامض على الأسنان).

وينتج عن البكتيريا المكوِّنة للكأس السكري مشاكل جمة في الصناعة. وثمة ملحوظة أخرى هي أن الكأس السكري والمحفظة قد يتوقف إنتاجهما على التغذية والظروف البيئية. إذ أن السكروز شرط أساسي لإنتاج الكأس السكري في بكتيريا التسوس. وعلى الرغم من أن *S. mutans* تنمو جيداً في عدم وجود السكروز إلا أنها لا تكوِّن كأساً سكرياً إلا في وجوده. أما بالنسبة للعوامل البيئية فيظهر هذا واضحاً عندما نعزل كائنات مُمْرِضة حديثة من

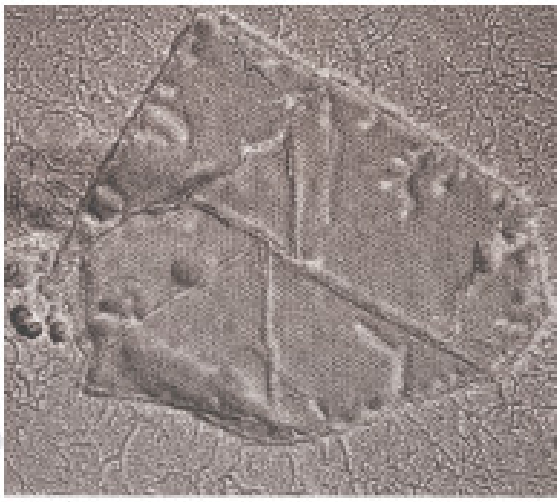
البشر المصابين فنجد أنها تكون غالباً محفظية encapsulated (أي لها محافظ)، على حين تفقد أو تقل هذه المحافظ عند زراعتها في المعمل. ونلاحظ دائماً أن البكتيريا المحفظية تكون مستعمراتها طازجة العزل رطبة وذات مظهر ناعم smooth أو مخاطي (لزج) slimy، على حين أن المزارع القديمة تكون مستعمراتها خشنة rough وغير لامعة.

ومن الجدير بالذكر أن التكوين الكيميائي للمحافظ يكون محدداً وراثياً لكل نوع، وأغلب المحافظ تتكون من عديدات التسكر أو من معقدات عديدت التسكر والبروتين (جليكوبروتين). أما في باسيللاس أنثراسيز وباسيللاس سائتلاس *B. subtilis* فإن المحفظة تتكون فقط من عديدات الببتيد أي من جزيئات من البروتين غالباً من عديد حمض جلوتاميك polyglutamic acid. بهذا فإن مصطلح الكأس السكري هو المصطلح العام للمحفظة أو للطبقة المخاطية وإن اختلفوا في التركيب أو السمك لكنها جميعاً تقع في الطبقات التي توجد خارج الجدار الخلوي البكتيري.

طبقة إس S-layer: تمتلك العديد من البكتيريا الموجبة والسالبة لجرام طبقة منتظمة التركيب regularly structured layer تعرف بطبقة إس S-layer على سطحها. كما أن طبقة إس شائعة بين البكتيريا القديمة (أركيا) حيث تكون هي تركيب الجدار الوحيد خارج الغشاء البلازمي. ولطبقة إس نمط pattern يشبه نوعاً ما بلاط الأرضيات floor tiles والذي يتكون من بروتين أو بروتين سكري (الشكلان رقما ٣٧، ٣٨). وفي البكتيريا السالبة لجرام تلتصق طبقة إس مباشرة بالغشاء الخارجي، على حين ترتبط بسطح ببتيدوجليكان في البكتيريا الموجبة لجرام. وربما أنها تحمي الخلية ضد التذبذبات الأيونية والأس الهيدروجيني، والإجهاد الأسموزي والإنزيمات، أو ضد البكتيريا المفترسة ديللوفيبريو *Bdellovibrio*. كما قد تحافظ طبقة إس على شكل وصلابة الغلاف على الأقل في أنواع معينة من الخلايا. كما يمكنها حفز التصاق البكتيريا بالسطوح. وأخيراً، يبدو أنها تحمي بعض الكائنات المُمْرضة ضد مهاجمة المكمِّل والابتلاع الخلوي.



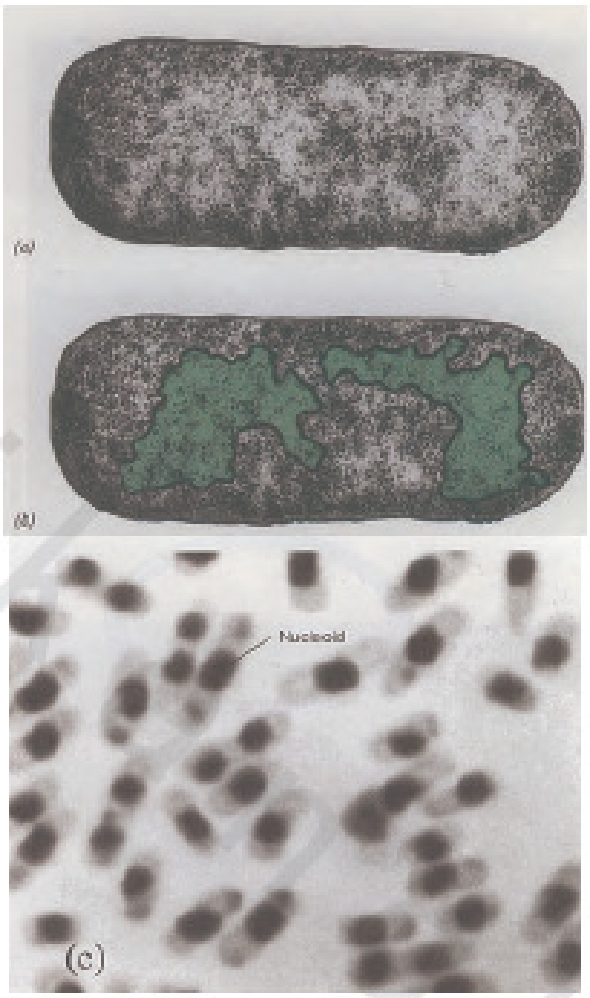
الشكل رقم (٣٧). صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني لطبقة إس S-layer في البكتيريا ديوكوكاس راديوديورانز *Deinococcus radiodurans* بعد التظليل shadowing (عن: Prescott. *et al.*, 1999).



الشكل رقم (٣٨). صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني لطبقة إس Sbayer في بكتيريا أكواسبايريللام سربنز *Aquaspirillum serpens* (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

٤- النيوكليويد The nucleoid

تسكن المعلومات الوراثية genetic information في الكائنات بدائية النواة كجزيء واحد دائري من د.ن.أ (دي.إن.إيه DNA) الذي يكوِّن ما يسمى نيوكليويد nucleoid الخلية. وتحتوي معظم الخلايا على نسخة واحدة من الكروموسوم chromosome. ويعرَّف الكروموسوم بأنه ترتيبات طولية linear arrangements من د.ن.أ (DNA) والتي تتفاعل تركيبياً مع الهيستونات histones بطرق نوعية. وعلى الرغم من أن د.ن.أ في بدائيات النواة لا ينطبق عليه هذا التعريف إلا أنه عادة ما يشار إليه على أنه كروموسسوم. وقبل أن يحدث الانقسام الخلوي، مع هذا، يتضاعف duplicates الكروموسوم إلى نسختين، بعدئذ تتوزع النسختين في الخليتين البنويتين progeny cells وتنفصلان عن بعضهما بواسطة حاجز septum هو الجدار الخلوي العرضي (cross wall)، ويمكن أن ترى منطقتين نوويتين محددتين في نفس الخلية. بعد ذلك بفترة وجيزة يقسم septum الفاصل المتكون المنطقتين إلى خليتين بنويتين daughter cells منفصلتين. ولا يحتوي كروموسوم بدائيات النواة chromosome procaryotic على بروتينات هيستونية كما في حقيقيات النواة لذلك فهو من د.ن.أ عاري naked منها إلا في البكتيريا القديمة (أركيا) الذي قد يرتبط بقليل من البروتينات. ومع هذا، توجد بعض البروتينات المرتبطة بهذا الجزيء، والتي يبدو أنها مهمة في الحفاظ على تركيبه. ولا تحتوي خلايا بدائيات النواة على نواة nucleus ولكن مادة نووية على شكل كروموسوم بكتيري دائري مغلق، وحيث لا ينفصل هذا الكروموسوم عن باقي الخلية بغشاء مثل الغشاء النووي في حقيقيات النواة. وعلاوة على الكروموسوم، يوجد جزيء أو أكثر من مادة وراثية زائدة كجزيئات صغيرة دائرية من د.ن.أ تسمى بلازميدات plasmids. ويبين الشكل رقم (٣٩) النيوكليويد في إيشيريشيا كولاي تحت المجهر الضوئي والمجهر الإلكتروني.



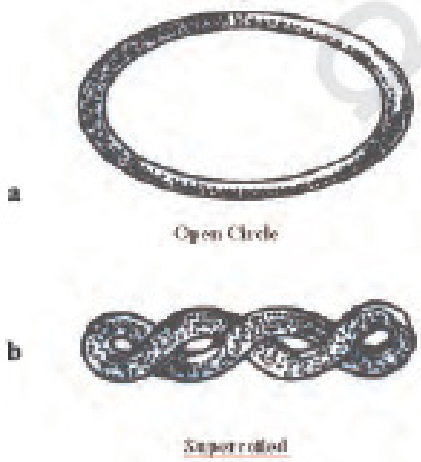
الشكل رقم (٣٩). النيوكليويد البكتيري في إيشيريشيا كولاي. a) صورة بالمجهر الضوئي. b) صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني النفّال. c) نفس الصورة بالمجهر الإلكتروني ولكن بعد معاملة النيوكليويد بطريقة تجعله مرئياً (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

ويتباين حجم الكروموسوم تبعاً للنوع، وتبلغ الكمية الكلية (د.ن.أ DNA) في كروموسوم بكتيرة مثل إيشيريشيا كولاي نحو ٤٧٠٠ كيلو زوج من القواعد النيتروجينية. وليس غريب أن هذه الكمية أقل بكثير عما هو في خلايا حقيقيات النواة ولكنها أعلى من تلك الموجودة بالبلاستيدات أو الميتوكوندريا أو الفيروسات على الترتيب. ولا توجد ريبوزومات في منطقة الخلية التي يتكتل فيها الكروموسوم البكتيري على شكل نيوكليويد، ربما لأن النيوكليويد يوجد على شكل يشبه الجيلي حيث يميل لاستبعاد المادة الحبيبية (particulate).

وتحتوي أصغر البكتيريا وهي المايكوبلازما Mycoplasma، على أصغر خيوط د.ن.أ التي توجه تخليق ما يقل قليلاً عن ألف (١٠٠٠) من المنتجات الخلوية. أما أكبر بدائيات النواة، مثل البكتيريا الزرقاء cyanobacteria، فإنها تصنع منتجات خلوية أكثر من ذلك بنحو ١٠ مرات لأنها تمتلك من الموروثات (الجينات genes) أكثر من ذلك بعشر

مرات. أما إيشيريشيا كولاي *Escherichia coli*، المعزولة من القناة المعدمعوية للثدييات، فلها كروموسوم يحتوي على معلومات وراثية لنحو ٤٠٠٠ منتج خلوي.

وإذا حدث تحليل lysis لطيف (معتدل) لـ د.ن.أ، فإنه يمكن أن يتحرر من خلايا بدائيات النواة. ويصبح الطي folding والالتفاف twisting الشديدان واللازمان لتخزين د.ن.أ واضحين بسهولة. ويمكن أن يفهم مغزى الطي والالتفاف جيداً عندما تدرك أن مورِّث (جينوم genome) إيشيريشيا كولاي يتكون من ٤.٧ مليون زوج من القواعد النيتروجينية، فإذا فتح وتم فرده طولياً linearized، فسوف يصل إلى ١ مم في الطول، على حين أن إيشيريشيا كولاي يصل طولها إلى نحو ٢–٣ ميكروميتر فقط. ومن أجل تعبئة package الـ د.ن.أ (DNA) يجب أن يكون متضاعف الحلزون (الالتفاف) spercoiled. ويأخذ د.ن.أ متضاعف الالتفاف (التضفير) شكلاً مضغوطاً (متكتلاً) أكثر مما لوكان دائرياً حراً. ومع هذا، فإن الكروموسوم التضفيري ليس شكلاً حلزونياً متضاعفاً بسيطاً، إذ يوجد أكثر من ٥٠ تكويناً أساسياً لحلزون متضاعف supercoiled domains كما هو مبين في الشكل رقم (٤٠) لكروموسوم إيشيريشيا كولاي. ويحدث ترسيخ (تثبيت stabilized) لهذه التكوينات الرئيسة (domains) بارتباطها مع بروتينات تركيبية structural proteins. ويسمح هذا التركيب لجزيء د.ن.أ الطويل جداً بأن ينطوي ويلتف كي يناسب fit الخلية. وفي بعض البكتيريا القديمة (أركيا) يكون د.ن.أ الكروموسومي معقداً بشدة بالبروتينات، لدرجة مشابهة جداً لما وجد في كروموسومات حقيقيات النواة.



الشكل رقم (٤٠). الكروموسوم البكتيري: a) دائرة مفتوحة، b) متضاعف الحلزون (التضفير) (عن: Madigan, *et al.*, 1997).

عدد النسخ الكروموسومية Chromosomal copy number: تحتوي خلايا بدائيات النواة سريعة النمو عادة على نسخ متعددة multiple أو نسخ مكتملة جزئياً (عادة من ٢–٤) من الكروموسوم البكتيري، وإنه فقط عندما يتوقف النمو فإن عدد الكروموسومات يصبح واحداً فقط بكل خلية. والسبب في هذا أن الخلايا السريعة النمو

يمكنها فعلاً أن تنقسم أسرع من سرعة صناعة آلة تكاثر د.ن.أ أن لنسخ جديدة من الكروموسوم البكتيري. بناء عليه، فلضمان وجود نسخة كاملة من الكروموسوم البكتيري جاهزة لكل خلية بنوية عند الانقسام الخلوي، فإن دورة تخليق د.ن.أ جديدة تشرع (تبدأ initiate) من قبل أن تكتمل الدورة القديمة. وهذا يؤدي إلى تكوين نسخ متعددة أو جزئية في الخلية سريعة النمو.

ومع هذا، فإن بدائيات النواة التي تتكاثر لاجنسياً تكون مثالية آحادية المجموعة الصبغية haploid في مكونها الوراثي، أي أن (المورث genome) يحتوي على نسخة واحدة من كل كروموسوم.

التبادل الوراثي في بدائيات النواة Genetic exchange in prokaryotes: على الرغم من أن بدائيات النواة آحادية المجموعة الصبغية وأنها تتكاثر لا جنسياً، إلا أنها تحدث عمليات تبادل وراثي بكثافة في بدائيات النواة، لكن آلياتها مميزة ومختلفة عن العملية التي تحدث في حقيقيات النواة.

أولاً: أن العملية متقطعة fragmentary، حيث لا تتضمن كامل الكروموسومين المكملين للخليتين.

ثانياً: أن د.ن.أ ينتقل في اتجاه واحد فقط من الخلية المانحه donor إلى الخلية المستقبلة recipient.

ثالثاً: أن الآلية التي يحدث بها نقل د.ن.أ تكون متخصصة. وقد تم التعرف على ثلاث آليات مميزة لنقل د.ن.أ في بدائيات النواة:

١- التزاوج (الاقتران) conjugation. والذي يحدث فيه انتقال د.ن.أ كنتيجة لاتصال contact خلية بخلية (وهي العملية التي تشبه كثيراً ممارسة الجنس في حقيقيات النواة).

٢- التوصيل transduction، وفيه تكون الفيروسات (البكتيريوفاجات) وسيطة في نقل د.ن.أ.

٣- التحول transformation، وهي عملية تتضمن د.ن.أ حر، حيث تتحلل عادة الخلية المانحة محررة د.ن.أ في الوسط ويمكن للخلية المستقبلة أن تأخذ بعضاً من هذا الـ د.ن.أ الحر (العاري). وقد ظهر أن كل الآليات الثلاث تحدث في البكتيريا القديمة (أركيا) وأيضاً في البكتيريا الحقيقية.

٥- البلازميدات Plasmids

يوجد في العديد من البكتيريا معلومات وراثية إضافية تكون موجودة على بلازميدات plasmids. والبلازميدات عبارة عن قطع صغيرة دائرية من د.ن.أ (DNA)، والتي يمكنها أن تتكاثر مستقلة عن الكروموسوم. وعادة تكون البلازميدات أصغر من ١/١٠٠ من حجم الكروموسوم. ويحتوي أصغر البلازميدات على عدد قليل من الموروثات (الجينات genes)، نحو خمسة. أما البلازميدات الكبيرة فقد تمتلك حتى ١٠٠ موروثة (جين). وبسبب صغر حجمها، فلا يمكن أن تُرى البلازميدات داخل سيتوبلازم الخلية مالم تصبغ بصبغات خاصة ثم تفحص بالمجهر الإلكتروني.

ويعطي د.ن.أ البلازميدي الخلية البكتيرية، التي تأويه، القدرة على تخليق منتجات جديدة، وهي منتجات لا يشفر لها not encoded على الكروموسوم البكتيري الموروث. وعلى الرغم من أن البلازميدات ليست ضرورية عادة للنمو البكتيري، إلا أن معلومات البلازميد يمكنها أن تشارك في الإبقاء على حياة survival البكتيريا. فمثلاً، توفر بعض موروثات (جينات) البلازميد مقاومة البكتيريا للمضادات الحيوية. كما توفر أنواع أخرى القدرة على إنتاج زوائد سطحية أساسية للاتصال ولتأسيس الإصابة (العدوى).

كما تستطيع بعض البلازميدات أن تنتقل بين الميكروبات باستخدام عملية تستخدمها البكتيريا لنقل معلوماتها الوراثية . فالبكتيريا كائنات آحادية المجموعة الصبغية والتي تتكاثر عادة لا جنسياً . ويعد التكاثر الجنسي سياسة (إستراتيجية strategy) مهمة لجميع الخواص الوراثية لعدة كائنات في كائن واحد. وتحقق بعض البكتيريا هذا الخلط الوراثي عن طريق نقل المادة الوراثية على بلازميدات، من خلية لأخرى على سبيل المثال. فقد يتم تبادل كل الكروموسوم الدائري أو أجزاءً منه. ويعد النقل بالبلازميد وسيلة مهمة في الهندسة الوراثية genetic engineering. وتعزل البلازميدات من البكتيريا ثم بعدئذ تُحوَّر في المعمل بإضافة موروثات (جينات) نوعية. وتتحكم هذه الموروثات (الجينات) في تخليق منتجات قيمة مثل الإنسيولين البشري. ويمكن أن يكون د.ن.أ (DNA) المضاف للبلازميد من أية خلية حقيقية أو بدائية النواة. بعدئذ يعاد إدخال البلازميد المهندس في بكتيرة، حيث يوجه الخلية لإنتاج المنتج المرغوب فيه.

٦– الريبوزومات Ribosomes

الريبوزومات عبارة عن عضيات توجد بوفرة في السيتوبلازم. ويتم تجميع assembled البروتينات على الريبوزومات التي تشغل كثيراً من حجم السيتوبلازم. وتتكون الريبوزومات من بروتين وحامض نووي عباره عن ر.ن.أ الريبوزومي (ribosomal RNA) – rRNA. وتكون ريبوزومات بدائيات النواة ذات معامل ترسيب بوحدة سفيدبرج مساوياً ٧٠ إس (70 S)، وذلك أصغر من مثيله ٨٠ إس (80 S) في ريبوزومات حقيقيات النواة. وتختلف ريبوزومات بدائيات النواة عن حقيقيات النواة أيضاً أساسياً حيث تجعل الريبوزومات البكتيرية، مثلها مثل الجدار الخلوي البكتيري، أهدافاً انتخابية لعمل المضادات الحيوية. فالمضاد الحيوي ستربتومايسين، مثلاً يرتبط بريبوزومات البكتيريا الحقيقية وتبدّل قدرتها على العمل بطريقة صحيحة في تصنيع البروتين. أما ريبوزومات الشخص المصاب بالبكتيريا فإنها لا تتأثر بالمضاد الحيوي وتستمر في عملها بطريقة صحيحة.

٧– المواد المخزّنة والمحتويات السيتوبلازمية الأخرى

Reserve materials and other cytoplasmic inclusions

وهي عبارة عن أجسام محتواة inclusion bodies من مواد عضوية أو غير عضوية والتي ترى بوضوح غالباً المجهر الضوئي في الأرضية السيتوبلازمية. وبعض هذه الأجسام المحتواة لا تكون محاطة بغشاء وترقد حرة في السيتوبلازم كمواد

تخزينية مثل حبيبات عديد الفوسفات polyphosphate والحبيبات السيانوفايسينية cyanophycin وحبيبات جليكوجين glycogen. وقد تحاط أنواع أخرى من الأجسام المحتواة بغشاء وحيد الطبقة single-layered (يختلف عن الأغشية العادية ثنائية الطبقة). ومن أمثلتها حبيبات عديد بيتا هيدروكسي بيوتيرات poly-β-hydroxybutyrate وبعض حبيبات الجليكوجين وحبيبات الكبريت sulphur والأجسام الكربوكسية carboxysomes – كربوكسيزومات، والفجوات الغازية gas vacuoles. وتتباين أغشية هذه الأجسام المحتواة في التركيب فبعضها يكون بروتينياً والآخر محتوياً على دهون.

وتتراكم هذه الأجسام المحتواة عندما تتوفر أصولها precursors في وسط النمو. ومثل هذه المواد المخزنة تكون خاملة أسموزياً وغير ذائبة في الأوساط المائية. وعند إستعادة الظروف المناسبة للنمو، أو بعد التعرض لمثبطات النمو، تستخدم هذه المواد المدخرة في أيض الخلية metabolism. إذ تستخدم عديدات التسكر، والدهون المتعادلة وعديد بيتا – هيدروكسي بيوتيريت كمصادر للكربون والطاقة، في غياب مصادر الطاقة الخارجية. وبهذا فهي تطيل فترة الحياة للكائن. وفي البكتيريا المكوِّنة للجراثيم (الأبواغ) spore-forming فإنها تسمح بالتجرثم sporulation في غياب المواد الخارج خلوية. ويمكن اعتبار عديدات الفوسفات كفوسفات، كما تقوم ترسيبات الكبريت المعدنية كمانحات للإلكترون electron donors .

٨– النظم الغشائية الداخلية Internal membrane systems

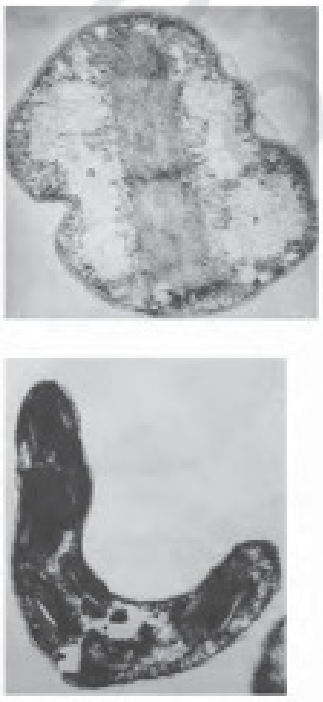
على الرغم من أن السيتوبلازم البكتيري لا يحتوي على عضيات غشائية معقدة مثل الميتوكوندريا أو البلاستيدات، إلا أن تراكيباً غشائية من أنواع عديدة يمكن مشاهدتها. والتركيب الشائع هو الميسوزوم mesosome. والميسوزومات عبارة عن انغمادات invaginations من الغشاء البلازمي في شكل مثانات vesicles أو أنبوبيات tubules أو صفائح lamellae (الشكل رقم ٤١). وهذه ترى في البكتيريا الموجبة والسالبة لجرام، على الرغم من أنها أكثر وضوحاً في الأولى.

الشكل رقم (٤١). تركيب الميسوزوم في باسيلاس فاسيديوزاس *Bacillus fastidiosus* (عن: Prescott. *et al.*, 1999).

وعلى الرغم من السنوات الطويلة من الأبحاث على الميسوزومات، إلا أن وظائفها المحددة لا تزال غير معروفة. وتوجد غالباً بجوار حواجز عرضية septa أو الجدر العرضية في البكتيريا المنقسمة وأحياناً ترى متصلة بالكروموسوم البكتيري. بناءً عليه، فإنها قد تكون مسؤولة عن تكوين الجدار أثناء الانقسام أو تلعب دوراً في تكاثر الكروموسوم وتوزيعه في الخلايا البنوية. كما أن الميسوزومات قدتكون ذات دور في العمليات الإفرازية.

وحديثاً يعتقد كثير من علماء البكتيريا بأن الميسوزومات عبارة عن أغلاط artifacts تتولد أثناء التثبيت الكيميائي للبكتيريا من أجل الفحص بالمجهر الإلكتروني. ومن المحتمل أنها تمثل أجزاءً من الغشاء البلازمي التي تكون مختلفة كيميائياً وتتمزق أكثر بالمثبتات. ومع هذا، فإنه من الممكن أن ترى الميسوزومات أحياناً في البكتيريا المعاملة بخدش التجمد freeze-etched والتي قد توجد أحياناً في الخلايا الحية. ويجب أن تجرى مزيد من الأبحاث على هذا التعارض.

وللعديد من البكتيريا نظم غشائية داخلية تختلف تماماً عن الميسوزومات مختلفة تماماً عن الميسوزوم (الشكل رقم ٤٢). حيث تصبح طبقات الغشاء البلازمي كثيرة ومعقدة مثلما في بكتيريا التخليق الضوئي مثل البكتيريا الزرقاء cyanobacteria والبكتيريا الأرجوانية purple bacteria، أو في البكتيريا ذات النشاطات التنفسية العالية جداً مثل بكتيريا النيترة nitrifying bacteria. وقد تكون عبارة عن تجمعات من مثانات كروية، أو مثانات أنبوبية أو أغشية أنبوبية. وقد تكون وظيفتها هي توفير سطح أكبر للغشاء من أجل نشاط أيضي أكبر.



الشكل رقم (٤٢). الأغشية البكتيرية الداخلية، أ) نايتروسيسيس أوشيانس *Nitrocystis oceanus* وبها أغشية متوازية تمر الخلية كلها، ب) إكوليوروردوروسبايرا موبيليس *Ectothiorhodospira mobilis* وبها نظام داخلي للأغشية غزير (عن: Prescott. *et al.*, 1999).

٩- عديدات التسكر Polysaocharides

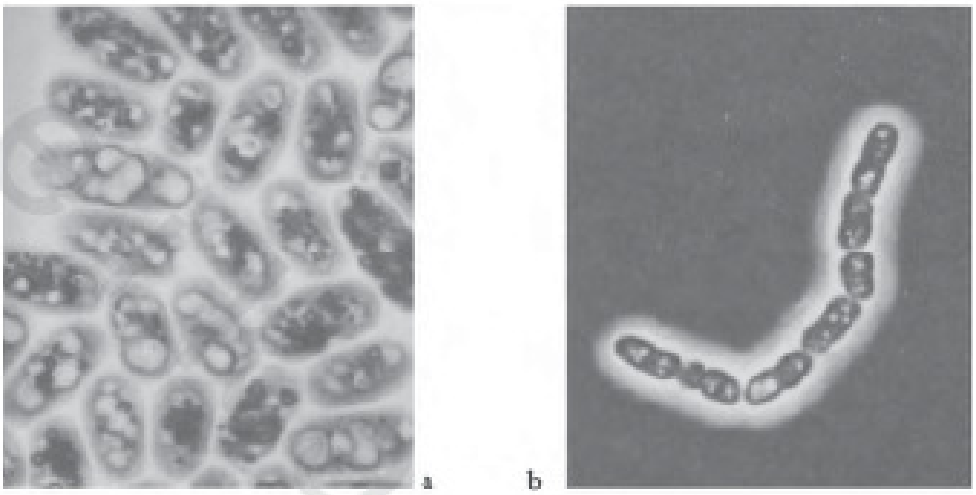
وتشتمل في الأحياء الدقيقة النشاء starch والجليكوجين glycogen (تعطي اللون الأزرق مع النشا والبني مع الجليكوجين عند إضافة محلول اليود). وقد وجدت مادة تشبه النشاء في كلوستريديام بيوتيريكام *Clostridium butyricum* التي توجد بوفرة كحبيبات صغيرة فيما عدا المنطقة القطبية للخلايا عند تكوين الجراثيم. كما يوجد النشاء أيضاً في العديد من أنواع نيسيريا *Neisseria*. ويعرف الجليكوجين أيضاً بالنشاء الحيواني، وهو مشابه للأميلوبيكتين amylopectin الموجود في النشاء، لكنه غزير التفرع. والجليكوجين أكثر انتشاراً في البكتيريا عن النشاء. كما يوجد أيضاً في الخمائر yeasts والفطريات الأخرى وأنواع باسيللاس مثل باسيللاس بوليميكسا *Bacillus polymex*. وفي السالمونيللا *Salmonella* وإيشيريشيا كولاي *E. coli* وباقي عائلة إنتيروباكتيريسي (البكتيريا المعوية) وفي مايكروكوكاس *Micrococcus* وأرثروباكتر *Arthrobacter* (الشكل رقم ٤٣).

الشكل رقم (٤٣). حبيبات جليكوجين في خلايا إيشيريشيا كولاي (عن: Schlegel, 1995).

١٠- عديد = بيتا-هيدروكسي بيوتيريت Poly-β-hydroxybutyrate

تتراكم هذه الحبيبات بواسطة البكتيريا الهوائية aerobic والاختيارية facultative الهوائية عندما تحرم من الأوكسيجين ويجب عليها أن تقوم بالأيض التخمري fermentive metabolism، لهذا فهي تعد منتجاً داخل خلوي تخمري. وعند العودة إلى الظروف الهوائية يمكن أن تستخدم كمصدر للطاقة والكربون وتدخل في أيض تأكسدي oxidative metabolism ويوضح الشكل رقم (٤٤) حبيبات عديد-بيتا-هيدروكسي بيوتيريت في البكتيريا. وتحتوي هذه الجزيئات على جزيئات بيتا هيدروكسي بيوتيريت مربوطة معاً بروابط إستر ester bonds بين مجموعات

الكربوكسيل والهيدروكسيل من الجزيئات المجاورة. وتتراكم هذه الجزيئات في أجسام واضحة قطرها ٠.٢ – ٠.٧ ميكروميتر وتصبغ بسهولة بصبغة سودان الأسود (لأنها من الدهون) حيث ترى بالمجهر الضوئي لكن المجهر الإلكتروني يجعلها أكثر وضوحاً.



الشكل رقم (٤٤). خلايا بكتيرية توضح أجسام عديد-بيتا-هيدروكسي بيوتريت: a) في كروماتيوم أوكيني *Chromatium okenii*، b) في باسيللاس ميجاتيريام *Bacillus megaterium* (عن: Schlegel, 1995).

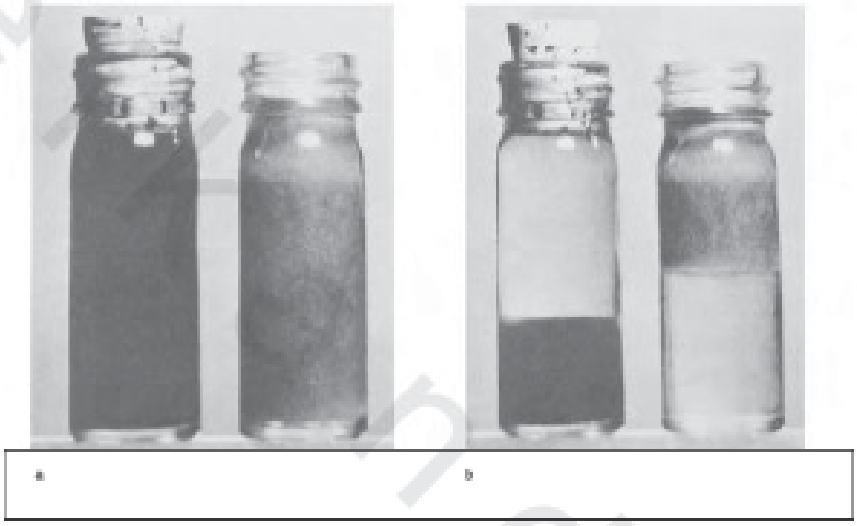
١١– الأجسام الكربوكسية (كربوكسيزومات Carboxysomes)

توجد هذه الأجسام في العديد من البكتيريا الزرقاء وبكتيريا النيترة وثيوباسيللاي thiobacilli وهي عديدة الأضلاع، قطرها نحو ١٠٠ نانومتر وتحتوي على مُرافق إنزيمي ريبولوز – ٥.١ ثنائي فوسفات كربوكسيليز ribulose-1,5-biphosphate carboxylase في ترتيب شبه بللوري. وهي تعمل كمخزون لهذا الإنزيم وقد تكون موقعاً لتثبيت ثاني أوكسيد الكربون (CO_2).

١٢– الفجوات الغازية Gas vacuoles

تعد الفجوات الغازية جسماً محتوي inclusion body غير عضوي مميز، وتوجد في العديد من البكتيريا الزرقاء وبكتيريا التخليق الضوئي photosynthetic الأرجوانية والخضراء، وقليل آخر من الكائنات المائية مثل هالوبكتيريام *Halobacterium* وثيوثركس *Thiothrix*. وتطفو float هذه البكتيريا عند السطح أو بالقرب منه، لأن الفجوات الغازية تعطيها القدرة على الطفو buoyancy. ويمكن توضيح هذا بتجربة حية وقاسية. فإذا وضعت البكتيريا الزرقاء لتملأ زجاجة مغطاة فسوف تطفو على السطح أما لو كانت في نفس الزجاجة ومغطاة بسدادة فلين ثم ضربت بمطرقة عندئذ ينتج عن هذا الضغط تهشم الفجوات الغازية ومن ثم تفقد الخلايا طفوها وترسب في القاع (الشكل رقم ٤٥).

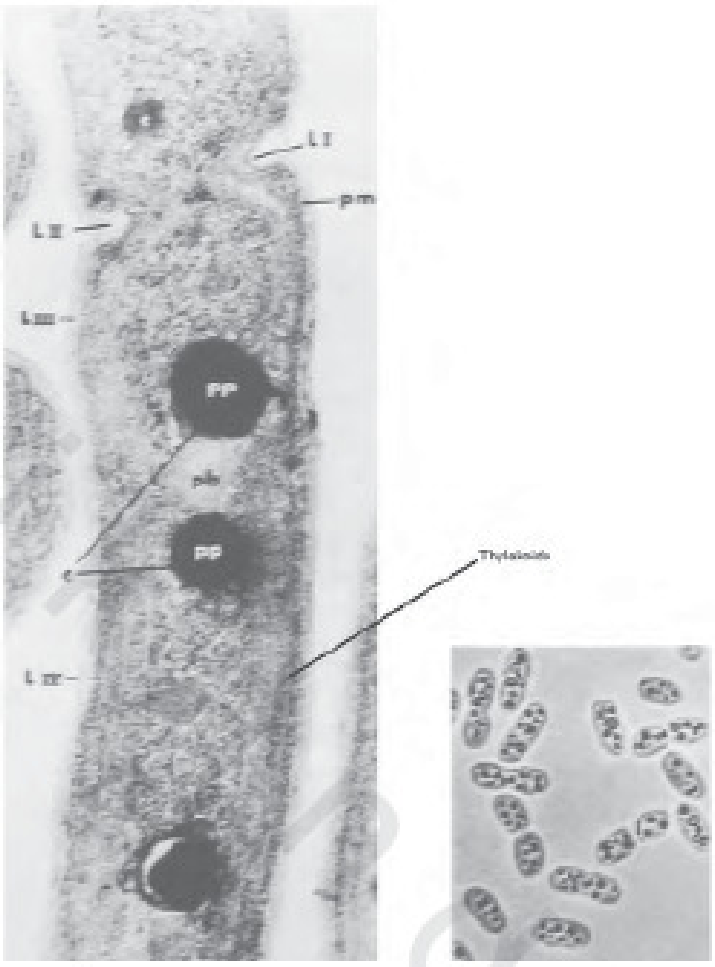
والفجوات الغازية عبارة عن أعداد كبيرة متجمعة من تراكيب صغيرة، مجوفة وإسطوانية تسمى مثانات غازية gas vesicles. ويتكون جدار هذه المثانات كله من جزيئات صغيرة من نوع واحد من البروتين الذي تكوّن إسطوانة غير منفذة للماء ولكنها تسمح بحرية مرور الغازات الجوية. ويمكن للبكتيريا التي تمتلك الفجوات الغازية أن تنظم طفوها لتطفو عند العمق الضروري تباعاً لشدة الضوء وتركيز الأوكسيجين والمستويات الغذائية. فهي تهبط عن طريق تهشيم الفجوات الغازية وتصعد عندما تتكون فجوات جديدة.



الشكل رقم (٤٥). الفجوات الغازية والطفو a) في البكتيريا الزرقاء مايكروسيستيس أيروجينوزا *Microcystis aeruginosa* قبل وبعد تطبيق الضغط عليها، b) خيوط البكتيريا الزرقاء أنابينا فلوس–آكوي *Anabena flos-aquae* قبل وبعد تطبيق الضغط عليها (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

١٣– حبيبات عديد الفوسفات وحبيبات الفوليوتين Polyphosphate granules and volutin granules

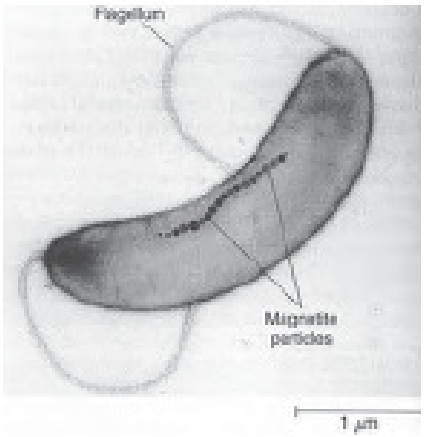
تخزن أنواع عديدة من البكتيريا حبيبات عديد الفوسفات أو حبيبات فوليوتين. وعديد الفوسفات عبارة عن بوليمر طولي من الأورثوفوسفات orthophosphates المربوط بروابط الإستر ester bonds. وبذلك تعمل حبيبات فوليوتين كمخزونات للفوسفات، وهي مكون مهم من مكونات الخلية مثل الأحماض النووية. وهي تعمل في بعض الخلايا كمصدر طاقة في التفاعلات وأحياناً تسمى هذه الحبيبات بالحبيبات الميتاكروماتية metachromatic granules لأنها تُظهر تأثيرٌ ميتاكروماتيك، بمعنى أنها تظهر حمراء أو ظل مختلف من اللون الأزرق عندما تصبغ بصبغة زرقاء مثل أزرق الميثيلين أو أزرق التولودين. كما تخزن بعض البكتيريا حبيبات الكبريت sulfur granules التي تعد أيضاً نوعاً ثانياً من الأجسام المحتواه غير العضوية (الشكل رقم ٤٦).



الشكل رقم (٤٦). a) التركيب العالي للبكتيرة الزرقاء أناسيستيس نيديولانز *Anacystis nidulans* البكتيرة منقسمة وقد تكون الجدار الفاصل جزئياً LII, LI. ويمكن رؤية طبقات الجدار الخلوي LIV, LIII، والغشاء البلازمي pm، وحبيبات عديد الفوسفات pp، وهي أجسام عديدة التضليع، ومادة سيانوفايسينية c. وتمتد الثايلاكويدات على إمتداد طول الخلية، b) كروماتيام فينوزام *Chromatium vinosum*. وهي بكتيرة الكبريت الأرجوانية بداخلها حبيبات الكبريت الداخل خلوية (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

١٤- الأجسام المغناطيسية Magnetosomes

تحتوي أنواع معينة من البكتيريا الموجودة في الرواسب البحرية على سلاسل من الماجنيتايت (Fe_3O_4) magnetite في ترسيبات تسمى الأجسام المغناطيسية (ماجنيتوزومات). وتعمل الأجسام المحتواة المعدنية كبوصلة، حيث تسمح للبكتيريا على توجيه أنفسها على طول المجال المغناطيسي للأرض (الشكل رقم ٤٧).



الشكل رقم (٤٧). الأجسام المغناطيسية. تعمل الأجسام المغناطيسية كبوصلة compass حيث توجه هذه البكتيرة التي تعيش في الماء العذب للعوم إلى أسفل نحو رواسب القاع حيث البيئة المثالية وفي اتجاه الجاذبية الأرضية (عن: Mckane & Kandel, 1996).

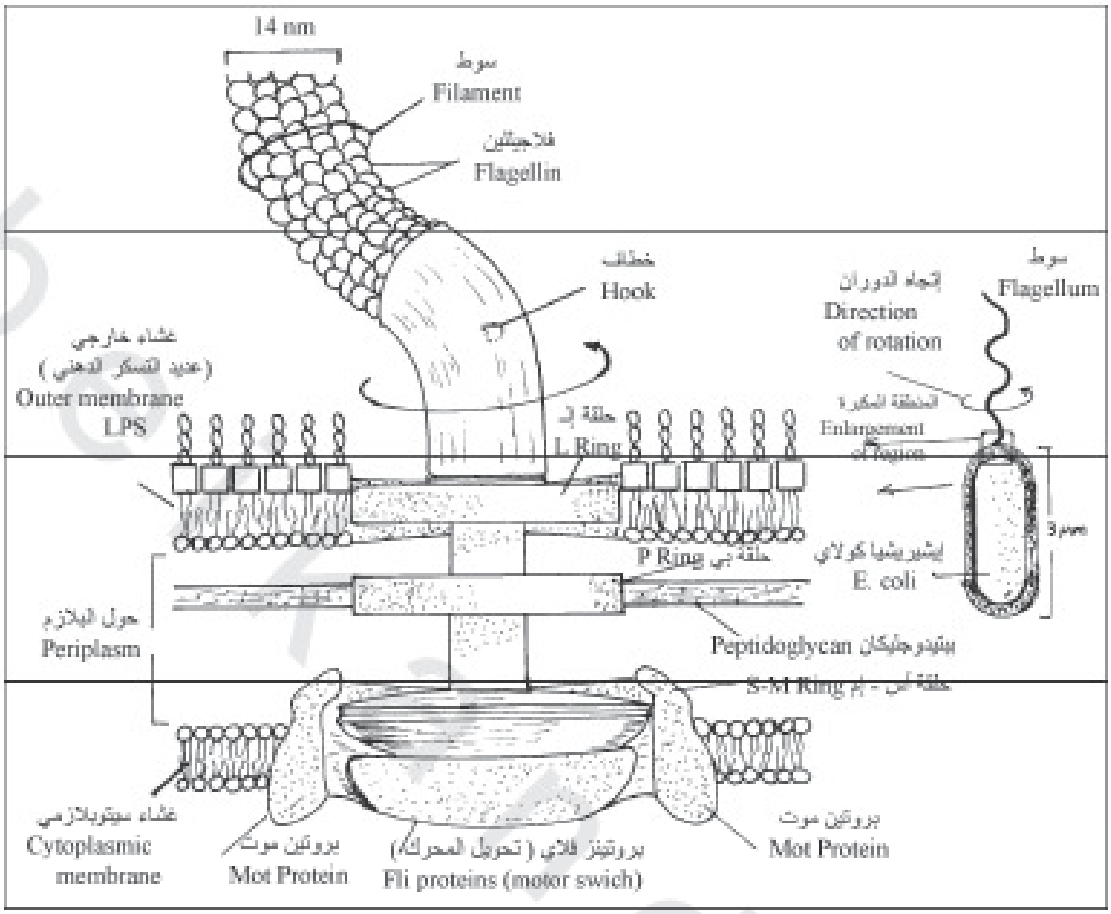
١٥- الزوائد Appendages

تخرج عدة تراكيب من خلال الجدار الخلوي لتكوّن زوائد سطحية. وتشمل الزوائد الشائعة على سطوح البكتيريا الأسواط flagella والخيوط المحورية axial filaments والأوبار (البيلات pili) والشعيرات القصيرة (فيمبريي fimbriae).

١٦- الأسواط والحركة Flagella and motility

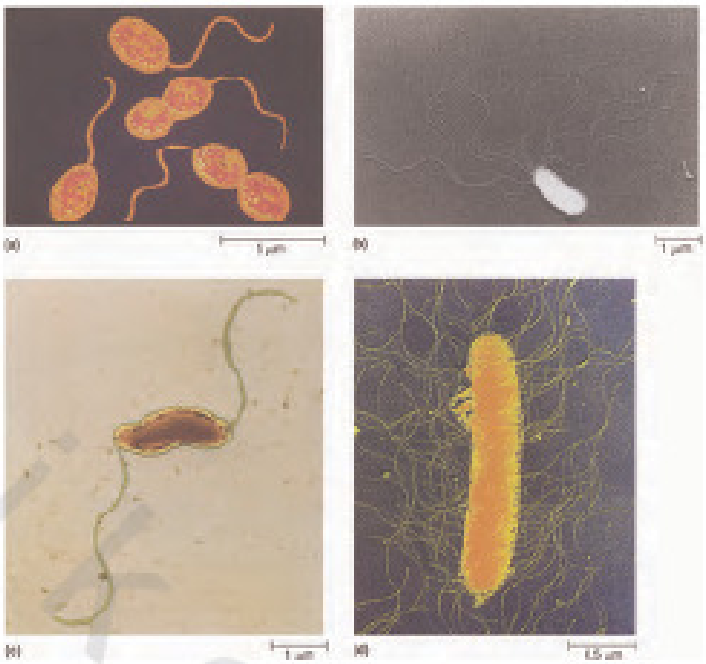
تتحرك الكثير من بدائيات النواة، وتعود هذه القدرة على الحركة المستقلة إلى تركيب خاص هو السوط flagellum (جمعه: أسواط flagella). مع الأخذ في الاعتبار أن أنواعاً من الخلايا البكتيرية يمكنها أن تتحرك على السطوح الصلبة بعملية تسمى الانزلاق gliding، كما أن أنواعاً أخرى من الأحياء الدقيقة المائية يمكنها أن تنظم وضعها في عمود الماء بواسطة تراكيب خاصة مملوءة بالغاز تسمى الفجوات أو المثانات الغازية gas vesicles. ومع هذا فإن غالبية الأحياء الدقيقة تتحرك بواسطة الأسواط. وتمكّن حركة الخلية من الوصول إلى مناطق مختلفة في بيئاتها الدقيقة. وفي الصراع من أجل البقاء، فإن الحركة إلى موضع جديد تعني الفرق بين البقاء حياً أو ميتاً. ولكن مثل أية عملية فيزيائية، فإن حركة الخلية تكون مرتبطة بشدة بالطاقة.

الأسواط البكتيرية Bacteria flagella: تتحرك أغلب البكتيريا المتحركة باستخدام الأسواط، وهي عبارة عن زوائد حركه شبه خيطية تمتد للخارج من الغشاء البلازمي والجدار الخلوي. وهي تراكيب صلبة rigid، رفيعة slender، نحو ٢٠ نانومتر في مقطعها العرضي وتصل إلى ١٥ أو ٢٠ ميكرومتر في الطول. والأسواط رفيعة جداً لدرجة أنها لا يمكن أن تشاهد مباشرة بالمجهر الضوئي، لكن يجب أن تصبغ بتقنيات خاصة لزيادة سمكها حتى يمكن رؤيتها. أما تفاصيل تركيب السوط فلا يمكن أن ترى إلا بالمجهر الإلكتروني (الشكل رقم ٤٨).



الشكل رقم (٤٨). تثبيت السوط البكتيري في الجدار الخلوي والغشاء السيتوبلازمي في البكتيريا السالبة لجرام: F = خيط السوط؛ H = الخطاف؛ Cm = غشاء سيتوبلازمي؛ /ح = حلقة عديد التسكر الدهني؛ PG = طبقة بيتيدوجليكان؛ ST = جسم قاعدي (عن: Schlegel, 1995) ورسم بياني للتركيب الدقيق للجسم القاعدي والخطاف في البكتيريا السالبة لجرام (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

وتكون بعض الكائنات ذات سوط واحد monotrichous. والبعض قد يمتلك العديد من الأسواط في خصل tufts أو تكتلات عند قطب واحد وبذا تسمى خصلية الأسواط آحادية القطب lophotrichous. وتمتلك أنواع أخرى أسواطاً عند كلا نهايتي الخلية إما مفردة وإما خصلات، ولذلك تسمى أسواطاً ثنائية القطب amphitrichous. أما إذا توزعت الأسواط حول سطح الخلية بكامله فتسمى محيطية الأسواط peritrichous (الشكل رقم ٤٩).



الشكل رقم (٤٩). ترتيب الأسواط على الخلايا البكتيرية أ) وحيدة السوط، ب) عصلية أحادية القطب، ج) ثنائية القطبية، و د) محيطية الأسواط (عن: Mekane & Kandel, 1996).

تركيب السوط Flagellum structure: لا تكون الأسواط مستقيمة ولكنها حلزونية الشكل، وعندما تفرد flattened فإنها تظهر مسافة ثابتة بين منحنيين متجاورين تسمى طول الموجه wavelength، وهذا الطول الموجي ثابت للكائن المعين، ويتكون السوط من جسم قاعدي basal body منغرز في كلٍ من الجدار الخلوي والغشاء البلازمي يعلوه فوق سطح الخلية الخطاف hook والذي يعد المنحني الأول من السوط ثم يليه باقي امتداد السوط وهو الخيط filament الذي يشكل المنحنى الثاني للسوط. ويكون الخيط عبارة عن إسطوانة صلبة مجوفة مبني من نوع واحد من البروتين يسمى سوطين (فلاجيللين flagellin)، والذي يتراوح في وزنه الجزيئي مابين ٣٠٠٠٠ - ٦٠٠٠٠ دالتون. وينتهي الخيط ببروتين التغطية (القلنسوة) capping protein، وقد تمتلك بعض أنواع البكتيريا غمداً sheath حول السوط مثلما في ديللوفيبريو *Bdellovibrio* التي تمتلك تركيباً غشائياً حول الخيط، أما في فيبريو كوليري *Vibrio cholerae* فيتكون الغمد من عديد التسكر الدهني.

ويختلف كلٌ من الجسم القاعدي والخطاف عن الخيط في التركيب (الشكل رقم ٤٨) فهو أكثر اتساعاً قليلاً عن الخيط. ويتكون الخطاف من تحت وحدات بروتينية مختلفة أما الجسم القاعدي فهو التركيب الأكثر تعقيداً في السوط. ففي إيشيريشيا كولاي، وأغلب البكتيريا السالبة لجرام، يتكون الجسم من أربع حلقات تحيط بإحكام حول قضيب مركزي. وتتشارك الحلقتان الأوليتان إل (L) و بي (P) مع طبقات عديد التسكر الدهني والبيبتيدوجليكان

على الترتيب من الجدار الخلوي. أما الحلقة إم (M) فتتصل بالغشاء البلازمي. وتمتلك البكتيريا الموجبة لجرام حلقتين فقط من الجسم القاعدي، حلقة داخلية مرتبطة بالغشاء البلازمي، وحلقة خارجية من المحتمل أن تكون متصلة بالبيبتيدوجليكان.

ويتضمن تخليق السوط عمليات معقدة تشمل من ٢٠–٣٠ موروثة (جين). وتعمل أسواط بدائيات النواة بطريقة تختلف عن أسواط حقيقيات النواة، إذ أن السوط يكون عبارة عن حلزون صلب، وتتحرك البكتيرة عندما يدور rotates هذا السوط. وقد أوضحت الأدلة على أن السوط يعمل كالمجاديف على القارب. إذ أن الطفرات البكتيرية ذات الأسواط المستقيمة أو التي تكون مناطق خطاطيفها طويلة بطريقة شاذة، ولا تستطيع أن تعوم فعندما تقيَّد بطول tethured الخلايا البكتيرية على شريحة زجاجية ثم تستخدم أجسام مضادة antibodies ضد بروتينات الخيط أو الخطاف، فإن جسم الخلية يدور بسرعة حول السوط الساكن stationary. ويستطيع محرك motor السوط أن يتحرك بسرعة جداً، إذ أن محرك إيشيريشيا كولاي يدور cv. rotates لفة revolution كل ثانية، أما فيبريو الجينوليتيكاس *Vibrio alginolyticus* فيدور ١١٠٠ لفة/ثانية (rps).

ويحدد اتجاه الدوران السوطي طبيعة حركة البكتيريا. فالبكتيريا وحيدة السوط قطبية الأسواط تدور عكس عقارب الساعة أثناء الحركة العادية للأمام، على حين أن الخلية ذاتها تدور ببطء في اتجاه عقرب الساعة. ويدفع (hrusts) خيط السوط الحلزوني الخلية للأمام وحيث يكون السوط متجرجراً trailing في الخلف. وتتوقف البكتيريا آحادية السوط وتتشقلب (تتوقف tumble) عشوائياً عن طريق عكس reversing الحركة الدورانية. أما البكتيريا محيطية الأسواط فإنها تعمل بطريقة مماثلة إلى حد ما. فلكي تتحرك للأمام، تدور الأسواط عكس عقارب الساعة. ويفعلها هذا، فإنها تنحني عند خطاطيفها لتكوّن حزمة دوران rotating bundle التي تضربها للأمام. أما الدوران في اتجاه عقارب الساعة فإنه يبعثر الحزمة وتتشقلب (تتوقف) الخلية.

١٧– الخيوط المحورية Axial Filaments والحركة الانزلاقية

هنا نتكلم عن تكوينات خلوية في خلايا الأحياء الدقيقة ليست زوائد لكنها تراكيب تسهم في حركة البكتيريا ولكن بدون أسواط. ففي البكتيريا الحلزونية (سبيروكيتات spirochetes) التي تنقصها الأسواط تعوم في الوسط السائل أو تنزلق على الأسطح الصلبة. وتنتج الحركة بواسطة لييفات fibrillae التي تتكون من بروتين السوطين flagellin مثل الأسواط حيث ترتب حلزونيات الليفات مكونة خيوط محورية أي تمتد على محور الخلية. ومن المفترض أن الدوران rotation أو التقبض contraction لهذه الليفات ينتج عنه إما حركة الالتواء twisting أو الالتفاف winding أو حركة الحية (السربنتين serpentine) (الشكل رقم ٥٠). وأحياناً يطلق عليها اسم الأسواط الداخلية endoflagella والتي توجد في الفراغ حول بلازمي مغطاة بالجدار الخلوي.

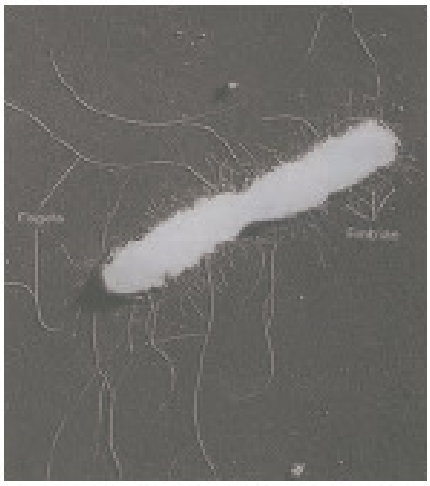
الشكل رقم (٥٠). الخيوط الهوبية. يمكن في هذه الصورة العلوية رؤية الخيوط تسير في منتصف الخلية البكتيرية الخلزونية، ومع هذا يمكن رؤيتها منطقة بالجدار الخلوي (عن: Mckane & Kandel, 1996).

١٨- الأوبار (بيلات) Pili والشعيرات (فيمبريي) Fimbriae

أ) **الأوبار**: مفرد الأوبار وبرة (بيلاس pilus) وهي عبارة عن أنابيب من البروتين تمتد من الخلية. وعلى عكس الأسواط، فهي لا تلعب أي دور في الحركة. وهي أكثر استقامة وأقصر وأنحف عن الأسواط. وتوجد فقط في أنواع معينة من البكتيريا السالبة لجرام بأعداد كبيرة عادة (الشكل رقم ٥١). وتقوم بالوظائف التالية:

١- التزاوج (الاقتران conjugation) بين البكتيريا. وفي الاقتران تتصل خليتان بكتيريتان معاً مؤقتاً حيث يحدث أثناءها انتقال المادة الوراثية (سواء كروموسومات أو بلازميدات) من خلية مانحة إلى خلية مستقبلة. ويحتاج الاقتران وبرة خاصة طويلة تسمى وبرة إف F-pilus، أي وبرة الخصوبة fertility.

٢- الاتصال attachment بالسطوح مثل أنسجة الشخص المصاب. والأوبار، مثلها مثل المحافظ capsules والكأس السكري glycocalyx، حيث تشارك في تأسيس الإصابة عن طريق ربط البكتيريا بسطوح الخلية في مواقع كان من الممكن أن تستبعد منها عن طريق حركة سوائل الجسم. فمثلاً، بعض السلالات (المتباينات variants) المُمْرضة من إيشيريشيا كولاي التي تسبب إسهالاً قاسياً، تمتلك أوباراً، على حين أن نظيرتها غير المُمْرضة لا تمتلكها ويظل الكائن المُمْرض متصلاً بجدار الأمعاء حيث كان من الممكن إزالته بواسطة حركة الأمعاء. وفي الرجال، تتحمل نيسيريا جونوربيي *Neisseria gonorrhoeae* الفعل الطارد flushing للبول عن طريق الالتصاق بقناة الإحليل (مجرى البول) بطريقة مماثلة، وبهذا تلعب الأوبار دوراً رئيساً في تكشف السيلان gonorrhea في الرجال (الشكل رقم ٥١).



الشكل رقم (٥١). صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني لبن خلية سالمونيلا تايفي منقسمة ومبينة للعديد من الأوبار موزعة على سطح الخلية (عن: McKane & Kandel, 1996) والأوبار على خلية إشيريشيا كولاي مكونة قناة تزاوج محاطة بالفيروسات (عن: Madigan. *et al.*, 1999).

ب) **الشعيرات (فيمبريي) Fimbriae** ومفردها شعيرة (فيمبريا fimbria) وهي مصطلح آخر للأوبار القصيرة التي توجد بأعداد كثيرة حول الخلية. وهي تمكّن البكتيريا من الاتصال بالسطوح بعضها مع بعض، لذلك فإن البكتيريا تكون تكتلات clumps أو أغشية films (عادة تسمى غشاء رقيق (أو جليد = pellicle) على سطح السائل التي تنمو فيه كما تشبك البكتيريا بالسطوح الصلبة مثل الصخور في المجاري المائية وأنسجة العائل.

١٩- أنواع الجذب البكتيري Types of bacterial taxes

على الرغم من أن بدائيات النواة ليست كلها متحركة، إلا أن أغلبها تتحرك، وإنه من المنطقي أن نفترض بأن الحركة تضفي ميزة انتخابية للخلايا تحت ظروف بيئية معينة. وتواجه بدائيات النواة متدرجات من العوامل الفيزيائية والكيميائية في الطبيعة. وأن الآلية الحركية مصممة للاستجابة بطريقة سلبية أو إيجابية لهذه المتدرجات عن طريق توجيه حركة الخلية إما نحو جزيء الإشارة signal molecule أو بعيداً عنها. وتسمى مثل هذه الحركات الموجهة جاذبات taxes، وأن متنوعاً من مثل هذه الاستجابات تحدث للكائنات الحية الدقيقة.

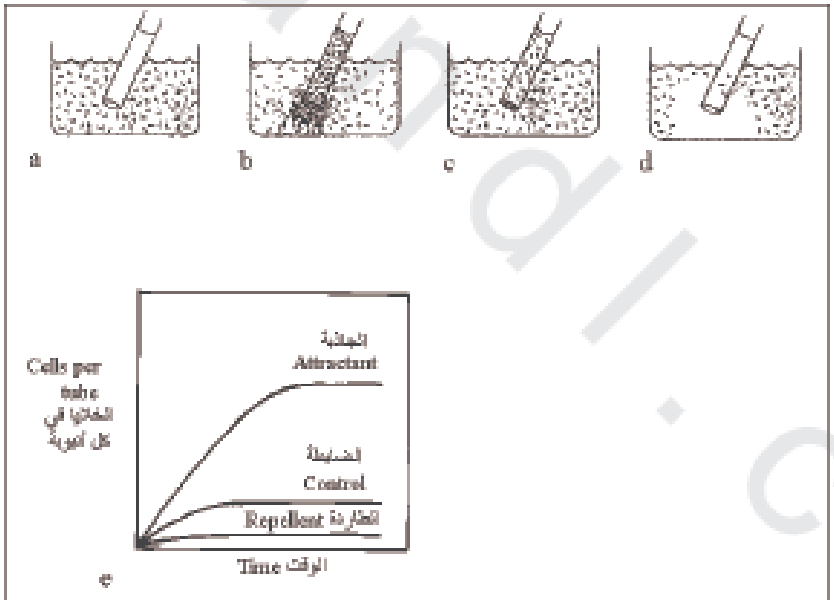
ولا تسبح البكتيريا دائماً بلا هدف، لكنها تنجذب بالمغذيات nutrients مثل السكريات والأحماض الأمينية، وتطرد repelled بالعديد من المواد الضارة والفضلات البكتيرية كما تستطيع البكتيريا أيضاً أن تستجيب لمؤثرات بيئية أخرى مثل درجة الحرارة والضوء والجاذبية الأرضية. وتعرف الحركة نحو الجاذبات attractants الكيميائية وبعيداً عن الطاردات بالجذب الكيميائي chemotaxis. وهذا السلوك يعطي ميزة واضحة للبكتيريا.

ويمكن بيان الجذب الكيميائي بملاحظة البكتيريا في متدرج كيميائي chemical gradient تم عمله بملء أنبوبة شعرية بالمادة الجاذبة ثم خفضها في معلق بكتيري. وبمجرد أن تنتشر المادة الجاذبة من طرف الأنبوبة الشعرية، عندئذ تتجمع البكتيريا وتسبح لأعلى الأنبوبة. وأن عدد البكتيريا خلال الأنبوبة الشعرية بعد فترة قصيرة من الوقت يعكس

قوة الجذب ومعدل الجذب الكيميائي. كما يمكن أيضاً دراسة الجذب الكيميائي الموجب والسالب داخل مزرعة في طبق بتري. فإذا وضعت البكتيريا في مركز طبق من الآجار المحتوي على مادة جاذبة، فإن البكتيريا سوف تستهلك المورد الموضعي ثم بعدئذ تسبح للخارج عقب أن يكون متدرج المادة الجاذبة قد تم خلقه. وعندما يوضع قرص من مادة طاردة repellent في طبق بتري من آجار شبه متصلب وكذلك أيضاً البكتيريا، فإن البكتيريا سوف تسبح بعيداً عن المادة الطاردة، مما ينتج عنه تكوين منطقة رائقة clear zone حول القرص.

وتستجيب البكتيريا للمستويات المنخفضة جداً من الجاذبات (نحو 10^{-8} مولار من السكريات)، وتكون قوة استجاباتها متزايدة بتركيز المادة الجاذبة. وأنها عادة تحس بالطاردات فقط عند التركيزات الأعلى. فإذا وجد كلٌ من المادة الجاذبة والطاردة معاً، فإن البكتيرة سوف تقارن بين إشارتيهما وتستجيب للمادة الكيميائية ذات التركيز المؤثر.

وتكتشف الجاذبات والطاردات بواسطة مستقبلات كيميائية chemoreceptors، وهي عبارة عن بروتينات خاصة ترتبط بالكيماويات وتنقل إشارات إلى مكونات أخرى من نظام الإحساس الكيميائي chemosensing system. وقد تقع بروتينات المستقبلات الكيميائية في الفراغ الحول بلازمي (البيريبلازمي periplasmic) أو في الغشاء البلازمي. وتساهم بعض المستقبلات في الطور الابتدائي لنقل السكر إلى الخلية (الشكل رقم ٥٢).



الشكل رقم (٥٢). تقنية الأنبوبة الشعرية لدراسة الجذب الكيميائي: a) غرز الأنبوبة في معلق بكتيري؛ b) تراكم البكتيريا في الأنبوبة الشعرية المحتوية على المادة الجاذبة؛ c) أنبوبة ضابطة تحتوي على محلول ملحي لا جاذب ولا طارد؛ d) طرد البكتيريا جادة طاردة؛ e) مدى الوقت الذي يبين أعداد البكتيريا في أنابيب شعرية تحتوي على مواد كيميائية مختلفة (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

الجذب الضوئي Phototaxis: تتحرك أغلب الأحياء الدقيقة ضوئية التغذية phototrophic (ضوئية التخليق photosynthetic) نحو الضوء، وهي عملية تسمى الجذب الضوئي phototaxis. وميزة الجذب الضوئي أنه يسمح

للكائن المخلّق ضوئياً phototrophic لتوجيه orient نفسه للتمثيل الضوئي الأكثر كفاءة. وتوجد مستقبلات ضوئية photoreceptors تستطيع أن تستجيب لتركيزات الضوء (كثافته) وتضبط حركتها على أساس احتياجاتها الضوئية.

الجراثيم الداخلية والأشكال المثابرة الأخرى

Endospores and other persistent (survival) forms

توجد مجموعة بكتيرية واحدة فقط قادرة على إنتاج الجراثيم الداخلية endospores، فعلى حين أن أغلب كل البكتيريا الأخرى. وكذلك أيضاً الخلايا الخضرية vegetative cells لمكوِّنات الجراثيم spore formers يمكن أن تقتل بالتسخين عند درجة حرارة ٨٠°م لمدة ١٠ دقائق (البسترة pastearisation)، فإن الجراثيم الداخلية المقاومة للحرارة يمكنها أن تتحمل العيش والتعرض لحرارة أشد، فبعض الجراثيم الداخلية (الأبواغ = endospores) تكون مقاومة لغليان الماء لعدة ساعات.

لذلك فقد تم استهداف تطوير تقنيات تطهير (تعقيم) مكلفة ومجهدة من أجل تدمير الجراثيم الداخلية (الأبواغ الداخلية). وعلى الجانب الآخر، فإن المقاومة الحرارية thermal resistance يمكن أن تستخدم أيضاً لعزل مكوِّنات الجراثيم بالمزرعة الغنية بالمغذيات enrichement culture. إذ يمكن تسخين عينات من التربة أو محاقن inocula، من مختلف البيئات ثم تسخن لمدة ١٠ دقائق عند درجة ٨٠ أو ١٠٠°م لقتل كل الخلايا الخضرية، وتبقى فقط الجراثيم المقاومة للحرارة حية بعدئذ يمكن أن تستحث هذه الجراثيم على الإنبات germination بالتحضين على الأوساط الغذائية media المناسبة.

تقسيم البكتيريا المكونة للجراثيم (الأبواغ) الداخلية

Classification of endespore-forming bacteria

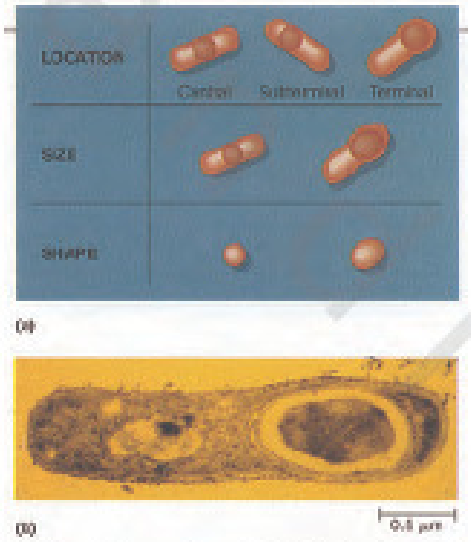
مع استثناء واحدا فقط، تكون البكتيريا المكوِّنة للجراثيم عصوية الشكل وموجبة لجرام. ومعظمها يكون متحركاً بالأسواط المحيطية peritrichous flagella. وتكون أفراد جنس باسيللاس *Bacillus* إما هوائية اجبارية وإما اختيارية. وتوجد البكتيريا اللاهوائية المكوِّنة للجراثيم في جنس كلوستريديام *Clostridium* وديسالفوتوماكيولام *Desulfotomaculum*. كما تعتمد الكلوستريديا على التخمر لاحتياجاتها من الطاقة، أما ديسالفوتوباكتيريام فتشتق طاقتها من التنفس اللاهوائي، مستخدمة الكبريتات كمستقبل للإلكترون electron acceptor وتتبع سبوروولاكتوباسيللاس *Sporolactobacillus* مجموعة بكتيريا حامض اللاكيك، أما سبوروسارسينا *Sporosarcina*، فخلاياها كروية لكن صفاتها الفسيولوجية تضعها في جنس باسيللاس. وللبكتيريا المكونة للجراثيم محتوى ملفت للنظر من الجوانين والسايتوسين(G + c) content، حيث يكون في كلوستريديا ٢٠–٢٧٪ وهو المحتوى الأقل في كل بدائيات النواة.

التعرف على الجراثيم (الأبواغ) الداخلية Recognition of endospores

يتم التعرف على الجراثيم (الأبواغ) الداخلية بسهولة بواسطة المجهر بسبب معدل انكسارها العالي high refractivity، المناظرة للبروتينات منزوعة الماء dehydrated والذي يشير إلى التركيز العالي للبروتين داخل الجراثيم. وتحتوي الجرثومة غالباً على كل الوزن الجاف للخلية الخضرية ولكنها تحتل فقط ١/١٠ من حجمها. وفي الحالات المشكوك فيها تستخدم صبغة نوعية للجراثيم التي بها يمكن التحديد بالقطع بوجود جراثيم داخلية حقيقية. فعندما يسخن

غشاء مثبت بالحرارة مع صبغة كاربول فوكسين carbol fuchsin، فإن الجراثيم تمتص الصبغة وتحتفظ بها عقب الغسيل بالكحول أو بحامض خليك واحد عياري، حيث يزيل اللون decolorizes في باقي الخلية.

تكوين الجرثومة Spore formation: تنشأ الجراثيم داخل الخلايا intracellularly، بادئة بتراكم المادة الغنية بالبروتين، التي تزيد من انكسار الضوء في هذه المساحة. وتحدث العديد من التحولات الأيضية على حساب المواد المخزنة (عديد بيتا هيدروكسي بيوتيريت في البكتيريا الهوائية وعديدات التسكر في اللاهوائية). وفي غضون الدقائق الخمس الأولى من التجرثم يتكسر مزيد من بروتين الخلية الخضرية، وتتكون مادة نوعية للجرثومة لم تكن موجودة بالخلايا الخضرية، هي حامض ثنائي بيكولينيك dipicolinic acid (بيريدين ٦، ٢- ثنائي كربونات pyridine-2,6-dicarbonate). ويحدث أثناء تخليق حامض ثنائي بيكولينيك أن تتراكم تفضيلياً أيونات الكالسيوم؛ وفي الجراثيم الناضجة من الواضح أن ثنائي البيكولينات dipicolinjate تعمل كماسكة للكالسيوم ويمكن أن تشكل ١٠-١٥٪ من الوزن الجاف للجرثومة. ويكون موضع حامض ثنائي بيكولينيك في الجرثومة هو البروتوبلاست ويوجد فقط في الجراثيم الداخلية (الشكل رقم ٥٣ أ، ب).



الشكل رقم (٥٣). a) تكوين الجراثيم الداخلية وتركيب الجراثيم الناضجة: (a, b) تكوين فاصل في بروتوبلاست الخلية الخضرية؛ (ae) تكوين بادئة الجرثومة forespore، (f) الجرثومة الناضجة، Cy = السيتوبلازم وبه منطقة نووية؛ Cm = غشاء سيتوبلازمي؛ Cw = جدار خلوي للخلية الخضرية؛ Sc = قشرة الجرثومة، eSE = غلاف الجرثومة الخارجي؛ Esp = الجدار الخارجي للجرثومة exosporium (عن: Schlegel, 1995)، b) مظهر وحجم وموضع الجراثيم الداخلية (عن: McKane & Kandel, 1996).

ويعد التجرثم أحد أكثر العمليات تعقيداً في تمايز انقسام الغشاء السيتوبلازمي من جزء من بروتوبلاست الخلية. ويبدأ بانقسام خلوي نوعي غير متساوي كما في الشكل. ويحتوي هذا البروتوبلاست الجرثومي المقتطع على جزء من المادة النووية. وعلى نقيض الانقسام الخلوي العادي، فإن البروتوبلاستين لا يصبحان منفصلين بجدار

خلوي؛ وإنما تدريجياً يحاط بروتوبلاست الجرثومة بغشاء سيتوبلازمي من الخلية الأم. وكنتيجة لذلك، يصبح بروتوبلاست الجرثومة في النهاية محاطاً بغشائين سيتوبلازميين؛ يلعب كلٌّ منهما دوراً في تخليق جدار الجرثومة. ويكوّن غشاء بروتوبلاست الجرثومة جدار الإنبات للخلية نحو الخارج، أما الغشاء الذي ينشأ عن الغشاء السيتوبلازمي الخضري فيخلّق قشرة cortex الجرثومة نحو الداخل. وتتكون القشرة من هيكل متعدد الطبقات من بيبتيدوجليكان الذي يختلف عن مثيله في الخلية الخضرية في نواحي عديدة، تتضمن درجة الربط المستعرض cross-linking. ويتكون الغلاف envelope الخارجي للجرثومة بواسطة الخلية الأمية والذي يتكون في غالبه من عديدات البيبتيد. وفي قليل من البكتيريا (باسيللاس سيرياس *Bacillus cereus*)، يتكون غلافاً إضافياً هو الإكسوسبوريام exosporium بواسطة الخلية الأم. ويبقى هذا كغلاف باللوني سائب loose في الجرثومة الناضجة. ويسبب هذا الغلاف متعدد الطبقات فإنه قد يمثل حتى ٥٠٪ من الحجم أو الوزن الجاف للجرثومة. ومن الملاحظ أن الاختلافات بين الخلية الخضرية والجرثومة الداخلية تكون كثيرة كما هو موضح في الجدول رقم (٨).

الجدول رقم (٨). الاختلافات بين الجرثومة الداخلية والخلية الخضرية*.

الصفة	الخلية الخضرية	الجرثومة الداخلية
التركيب	نموذجياً خلية موجبة لجرام	قشر الجرثومة سميكة، غطاء الجرثومة، والإكسوسبوريام
المظهر المجهري	غير كاسرة للضوء	كاسرة للضوء
محتوى الكالسيوم	منخفض	عالي
حامض ثنائي بيكولينيك	غائب	موجود
النشاط الإنزيمي	عالي	منخفض
الأيض (O_2 أخذ)	عالي	منخفض أو غائب
تخليق الجزيئات الكبيرة	موجود	غائب
ر.ن.أ الرسول (m RNA)	موجود	منخفض أو غائب
المقاومة للحرارة	منخفضة	عالية
المقاومة للإشعاع	منخفضة	عالية
المقاومة للكيماويات والأحماض	منخفضة	عالية
القابلية للصبغ بالصبغات	قابلة للصبغ	قابلة للصبغ بتقنيات خاصة فقط
فصل الإنزيم المحلل الهادم (لايسوزايم)	حساسة	مقاومة
محتوى الماء	عالي، ٨٠–٩٠٪	منخفض، ١٠–٢٥٪ في المحور
البروتينات الصغيرة الذائبة في الأحماض	غائبة	موجودة
الأس الهيدروجيني للسيتوبلازم	نحو ٧	نحو ٥.٥–٦ في المحور

* عن: (Madigan. *et al.*, 1997).

وقد وجد أن التجرثم في باسيللاس ساتلاس *Bacillus subtilis* يستغرق نحو ٨ ساعات، وهي عملية تتضمن نحو ٢٠٠ موروثة (جين).

إنبات الجرثومة Spore germination: يمكن أن تستحث أغلب الجراثيم على الإنبات في الأوساط الغذائية المناسبة أو عند توفر كل الشروط اللازمة. ومع هذا، فإن معاملات سابقة protreatments، مثل التخزين والتعرض الوفير لدرجة حرارة مرتفعة، يمكن أن تزيد من النسبة المئوية لإنبات الجراثيم. فمثلاً تتطلب جراثيم باسيللاس ساتلاس فترة راحة rest period من ٧ أيام وتسخين ٥ دقائق عند درجة ٦٠°م كظروف مثالية للإنبات أما الجراثيم الأخرى فإنها تنشط بتعريضها لدرجة حرارة غليان الماء (١٠٠°م) لمدة ١٠ دقائق. ويجب أن تجري عملية الصدمة الحرارية هذه مباشرة قبل وضع الجراثيم على وسط الإنبات. ويكون إنبات الجرثومة مسبوقاً بأخذ الماء وانتفاخ الجرثومة. وفي بعض الحالات، تكون هذه العملية معتمدة على وجود الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والنيوكليوسيدات، ومواد أخرى. وتحدث تغيرات فسيولوجية جوهرية أثناء الإنبات، حيث يزيد بسرعة التنفس والنشاطات الإنزيمية، والأحماض الأمينية. وحامض ثنائي بيكولينيك والبيتيدات المفرزة وفقدان نحو ٢٥٪ من الوزن الجاف للجرثومة. كما تفقد مقاومة الجرثومة للحرارة أثناء الإنبات وتخرج أنبوبة إنبات من الجرثومة إما قطبياً وإما جانبياً ويبدو أنها تكون محاطة بجدار خلوي رقيق جداً وربما يكون غير مكتمل، ويتمزق غلاف الخلية أو يثقب بخروج الأنبوبة.

ومن الملاحظ أن موضع الجرثومة داخل الحافظة الجرثومية sporangium يكون نوعياً للأنواع البكتيرية فقد يكون طرفياً terminal أو تحت طرفي subterminal أو مركزياً central.

بقاء الجراثيم حية Survival of spores: يمكن تكوين جراثيم البكتيريا من العيش في حالة كمون latent state (كمون = dormancy مثل بذور النباتات). لقد وجدت قليل من الجراثيم الحية من باسيللاس ساتلاس وباسيللاس ليشينيفورميز *Bacillus lichenifformis* في تربة متصلة بالنباتات التي تم تخزينها تحت الظروف الجافه في معشبة حدائق كيو Kew Gardens بإنجلترا لمدة ٢٠٠–٣٠٠ سنة ويعتقد بأن الجراثيم الداخلية يمكنها أن تبقى ساكنة لآلاف السنين.

الأشكال المثابرة الآخرى من الجراثيم المثابرة Other persitent forms of spores: من بين الأشكال المثابرة للجراثيم التي تنتجها البكتيريا، تظهر الجراثيم الداخلية مقاومة أكثر للحرارة والجفاف والإشعاع والكيماويات. ومع هذا، فإن عدداً قليلاً من البكتيريا تنتج أنواعاً أخرى من الأشكال المثابرة مثل الأكياس cysts والجراثيم الخارجية exospores. وقد لوحظت الجراثيم الخارجية فقط في البكتيرة التي تستغل الميثان المسماة ميثايلوساينس

ترايكوسبوريام *Methylosinus trichosporium*. وتتكون هذه الجراثيم الخارجية (إكسوسبورز) بالتبرعم budding من الخلية الخضرية. ولها نفس خواص الجراثيم الداخلية للباسيللاس. وتكوِّن بعض البكتيريا خلايا كروية سميكة الجدر والتي تسمى أكياساً أو حويصلات cysts. ويحدث تكوين الأكياس عندما تستهلك المواد المغذية، إذ تتحول كامل الخلية الخضرية العصوية إلى كيس وليس جزءاً منها كما هو الحال بالنسبة للجرثومة الداخلية. وتكون أكياس أنواع أزوتوباكتر *Azotobacter* وميثايلوسيستيس *Methylocystis* مقاومة للجفاف، والإجهاد الميكانيكي والإشعاع، ولكنها ليست مقاومة للحرارة. ويحدث تحول مماثل في إنتاج الجراثيم المخاطية myxospores من الخلايا الخضرية عصوية الشكل في أجناس ميكسوكوكاس *Myxococcus* وسبوروسايتوفاجا *Sporocytophaga*.

وتكون خلايا جنس أرثروباكتر *Arthrobacter* متغيرة الشكل pleomorphic. وعندما تتوفر وفرة من مادة الوسط، فإنها تنمو على شكل عصي؛ وعندما تستهلك مادة الوسط، تصبح الخلايا كروية coccoid. وتتبع أرثروباكتر لتلك البكتيريا التي تستطيع أن تقاوم الجفاف لوقت ما، في التربة الجافة، ومع هذا، فلا توجد أية تمايزات معروفة.

الأغماد Sheaths: تكوِّن بعض أنواع البكتيريا الخيطية أغلفة أنبوبية tubular envelopes تسمى أغماداً sheaths مثل سفيرتيلاس ناتانز *Sphaerotilus natans* ولبتوثريكس أوكراسيا *Leptothrix ochracea*. وتتكون الأغماد من عديد التسكر المتباين heteropolysaccharide المحتوي على جلوكوز، وحامض جلوكيورونيك، وجالاكتوز وفيوكوز. وفي أنواع قليلة من البكتيريا يتم إفراز المخاط مع التوجيه القطبي مثل جاليونيللا فيريوجينيا *Gallionella ferruginea*. وفي أنواع أخرى، قد تمكِّن المادة المخاطية الكائن من البقاء في شكل مستعمرات كما في زووجليا راميجيرا *Zoogloea ramigera* أو تحيطها بجلد مثل باكتيريوجليا *Bacteriogloea*. وفي البكتيريا أسيتوباكتر أسيتاي من متباينة زايلينام *Acetobacter aceti var. xylinum* تفرز سيليلوز والذي يكوِّن طبقة جلدية تسمى مايكودرم أسيتاي mycoderm aceti. وترتبط خلايا سارسينا فينتريكيولي *Sarcina ventriculi* ولامبروبيديا هيالينا *Lampropedia hyalina* معاً بالسيليلوز المفرز في تكتلات منتظمة.

البكتيريا الخيطية والمدمجة خلوياً Trichomes and coenocytic bacteria

الخيوط trichomes تعني بقاء الخلايا المنقسمة متصلة معاً في صف بعضها يكون مفصولاً عن بعض بجدر عرضية، ويكون الاتصال بين الخلايا بواسطة بلازماديزماتا دقيقة microplamadesmata. وفي أنواع السلاسل البسيطة كما في السبحيات streptococci لاتوجد مثل هذه الثقوب الدقيقة. وقد تكون خلايا الخيوط مغطاة أو غير مغطاة

بغمد عام. وتتكون الخيوط بواسطة العديد من البكتيريا الزرقاء وبيجياتوا Beggiatoa. أما البكتيريا المدمجة خلوياً مثل ستربتومايسيز *Streptomyces* وغيرها فهي تتكون من هيفات مدمج فيها السيتوبلازم والأنوية بدون جدر فاصلة.

ثانياً: الخلية حقيقية النواة

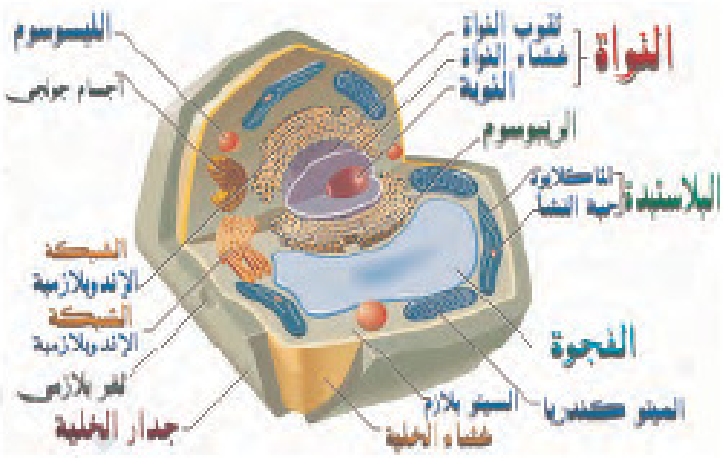
The Eukaryotic Cell

تم في الجزء الأول وصف تراكيب الخلايا بدائية النواة التي تشكل جزءاً مهماً من الأحياء الدقيقة مثل البكتيريا والبكتيريا الزرقاء (الطحالب الخضراء المزرقة سابقاً). ومع هذا فإن أنواعاً عديدة أخرى من الأحياء الدقيقة مثل الطحالب والفطريات والأوليات تمتلك خلاياها أنوية حقيقة يفصلها عن باقي السيتوبلازم أغشية نووية.

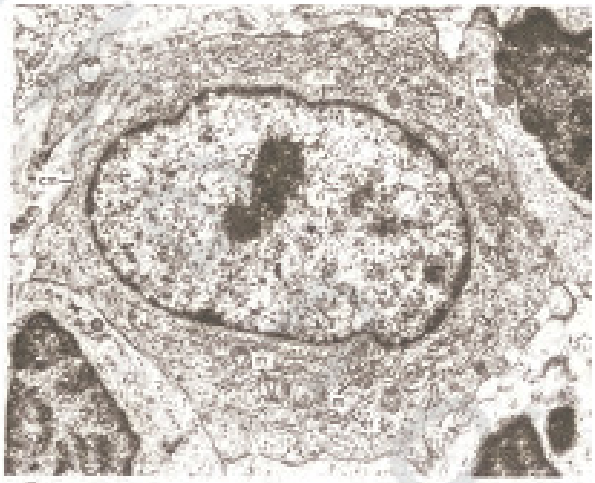
وفي هذا الجزء الثاني يتركز الاهتمام على تركيب الخلايا حقيقية النواة وعلاقة هذه التراكيب بالوظائف التي تؤديها.

التركيب العام للخلايا حقيقية النواة General Structure of Eucaryotic Cells

إن أهم اختلاف جوهري بين الخلية بدائية النواة والخلية حقيقية النواة هو في استخدامها للأغشية membranes. فللخلايا حقيقية النواة أغشية محدِّدة للنواة، كما تلعب الأغشية أدواراً مهمة في تركيب العديد من العضيات organelles الأخرى. وتعد العضيات تراكيب داخل خلوية ؛ لأنها بالنسبة للخلية تشبه الأعضاء بالنسبة للجسم. وتركيب الخلية حقيقية النواة معقد، ويرجع هذا التعقيد إلى استخدام الأغشية الداخلية في أغراض عديدة. وبسبب تجزؤ داخل الخلية بواسطة الأغشية الداخلية فإن هذا جعل من الممكن أداء الوظائف الكيميائية والفسيولوجية في أماكن منفصلة ومن ثم إجراؤها في نفس الوقت تحت ظروف تحكم مختلفة وتآزر حقيقي. كما أن السطوح الغشائية الكبيرة تؤدي إلى حدوث أقصى نشاط في التنفس والتمثيل الضوئي ؛ لأن هاتين العمليتين مكانهما هو الأغشية . كما يخدم معقد الغشاء الداخل خلوي أيضاً كنظام نقل ليحرك المواد بين مواقع الخلية المختلفة. ولهذه الأسباب فإن الخلايا حقيقية النواة يلزم لها وجود نظم غشائية وافرة بسبب حجمها الكبير والحاجة للتنظيم regulation المناسب وللنشاط الأيضي وللنقل كما في الشكل رقم (ج، ب، أ، ٥٤) (الجدول رقم ٩).

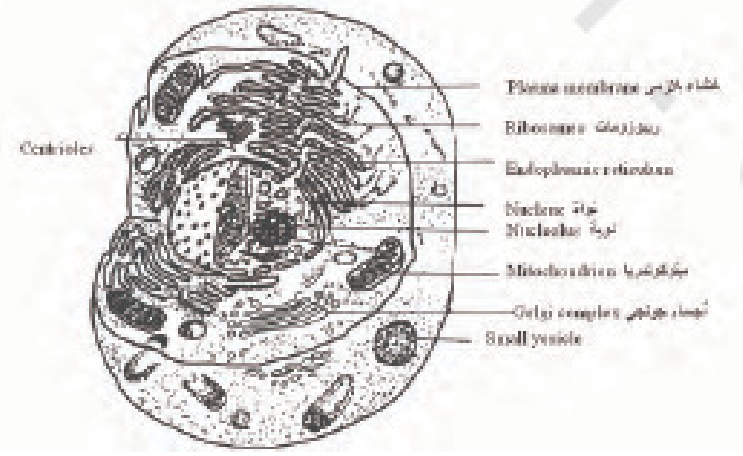


(أ)



B

(ب)



(ج)

الشكل رقم (٥٤). أ) الخلية النباتية: رسم تخطيطي يوضح البلاستيدات الخضراء، غشاء سيتوبلازمي، سيتوبلازم، نكليوسوم، جهاز جولجي، شبكة بلازمية داخلية، ميتوكوندريا، نواة، ريبوزوم، فجوات، جدار خلوي (عن: Schlegel, 1995)؛ ب) صورة بالمجهر الإلكتروني لخلية حيوانية؛ ج) رسم تخطيطي لخلية حيوانية يبين الأحجام النسبية للعضيات (عن: Ketchum, 1988).

الجدول رقم (٩). عضيات الخلايا حقيقية النواة ووظائفها.

العضية	الوظيفة
١– الغشاء البلازمي.	١– الحدود الميكانيكية للخلية ٢– حاجز شبه منفذ إنتخابي مع نظام للنقل ٣– وسيط في تفاعل خلية مع خلية ٤– الالتصاق بالسطوح ٥– الإفراز.
٢– الأرضية السيتوبلازمية.	١– بيئة للعضيات الأخرى ٢– موقع للعديد من العمليات الأيضية.
٣– الخيوط الدقيقة والمتوسطة والأنيوبيات الدقيقة.	١– تركيب الخلية وحركاتها ٢– تكوين الهيكل الخلوي.
٤– الشبكة البلازمية الداخلية	١– نقل المواد، ٢– تخليق البروتين والدهون.
٥– الريبوزومات	تخليق البروتين.
٦– جهاز جولجي	١– تعبئة وإفراز المواد لأغراض عديدة، ٢– تكوين اللايسوزومات (الأجسام المحلّلة).
٧– اللايسوزومات (الأجسام المحلّلة).	الهضم الداخل خلوي.
٨– الميتوكوندريا	إنتاج الطاقة من خلال استخدام دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل ونقل الإلكترون والفسفرة التأكسدية والمسارات الأخرى.
٩– البلاستيدات الخضراء	التمثيل الضوئي باصطياد طاقة الضوء وتكوين الكربوهيدرات من ثاني أكسيد الكربون والماء.
١٠– النواة	١– تخليق ح.ن.ر (ر.ن.أ – RNA) الريبوزومي، ٢– بناء الريبوزومات، ٣– مكان المادة الوراثية.
١١– الجدار الخلوي والجليد pellicle	التقوية وإعطاء الشكل للخلية.
١٢– الأهداب والأسواط	حركة الخلية.

١– الأرضية السيتوبلازمية والخيوط الدقيقة والمتوسطة والأنيوبيات الدقيقة

أ) **الأرضية السيتوبلازمية Cytoplasmic matrix:** عند فحص الخلية حقيقية النواة تحت القوة الصغرى للمجهر الضوئي فإن عضياتها الأكبر تكون راقدة في مادة متجانسة عبارة عن الأرضية السيتوبلازمية cytoplasmic matrix أو مايسمى السيتوبلازم. وتعد الأرضية السيتوبلازمية أكثر أجزاء الخلية أهمية وتعقيداً فهي بيئة أو وسط للعضيات وموضعاً للعديد من التفاعلات الكيميائية والفسيولوجية وتشاهد في الخلية العديد من التغيرات الفيزيائية، مثل اللزوجة والانسياب السيتوبلازمي وغيرها والتي تعود إلى نشاطات الأرضية السيتوبلازمية.

ويشكل الماء نحو ٧٠–٨٥٪ من وزن الخلية حقيقية النواة، ولذلك فإن الجزء الأعظم من الأرضية السيتوبلازمية عبارة عن ماء. ويوجد ماء الخلية على صورتين بعضه يكون ماءً حراً عادياً نشطاً إسموزياً. كما يمكن أيضاً أن يوجد الماء مقيداً bound وهو ما يسمى ماء التميه hydration الذي يكون مرتبطاً بسطوح البروتينات والجزيئات الكبيرة وغير نشط أسموزياً. وتوجد أدلة كثيرة على أن الماء المقيد هو موضع العديد من عمليات الأيض وبسبب زيادة محتوى البروتين في الخلايا، لذلك فإن الأرضية السيتوبلازمية قد تبدو شبه بللورية. وعادة يكون الأس

الهيدروجيني متعادلاً تقريباً (٦,٨–٧,١)، ولكنه قد يختلف بشدة. فمثلاً قد يصل الأس الهيدروجيني في الفجوات الهضمية للأوليات إلى ٣ أو ٤.

ب) **الخيوط الدقيقة Microfilaments**: عبارة عن خيوط بروتينية دقيقة قطرها ٤–٧ نانومتر، والتي إما أن تكون مبعثرة خلال الأرضية السيتوبلازمية وإما منتظمة في شكل شبكي network وإما أن تكون متوازية parallel. وتشترك الخيوط الدقيقة في تغيرات حركة وشكل الخلية. ومن أمثلة مشاركة الخيوط الدقيقة في حركة الخلية ما يظهر من حركة حبيبات الأصباغ والحركة الأميبية والانسياب السيتوبلازمي في فطريات العفن. وقد أظهر الفحص بالمجهر الإلكتروني مشاركة الخيوط الدقيقة في الخلية حيث تشاهد هذه الخيوط متركزة عند السطح البيني الفاصل بين السيتوبلازم الساكن والمتحرك في خلايا النبات والأعفان الفطرية. كما تأكد ذلك عند إضافة مادة سيتوكالاسين – ب cytochalasin B التي تحطم الخيوط الدقيقة وما يصاحبها من تثبيط لحركة الخلية. ويتكون بروتين الخيوط الدقيقة من نوع يسمى أكتين actin والذي يشبه كثيراً بروتين عضلات الخلايا الحيوانية، وهذا دليل إضافي على عمله في حركة الخلية.

ويوجد نوع آخر من عضيات الخيوط الصغيرة في الأرضية السيتوبلازمية ويكوّن شكلاً كالإسطوانة الدقيقة وقطرها ٢٧ نانومتر، ويطلق على مثل هذه العضيات الأنابيب الدقيقة microtubules. والأنبوبيات الدقيقة عبارة عن تراكيب معقدة من نوعين مختلفين من تحت وحدات كرية من مادة بروتينية تسمى تيوبيولين tubulin، كل منها قطره ٤–٥ نانومترات. وتترتب تحت وحدات تيوبيولين هذه في نظام حلزوني لتكون أسطوانة من متوسط ١٣ تحت وحدة بكل لفة أو محيط.

وتؤدي الأنبوبيات الدقيقة ٣ وظائف رئيسة هي:

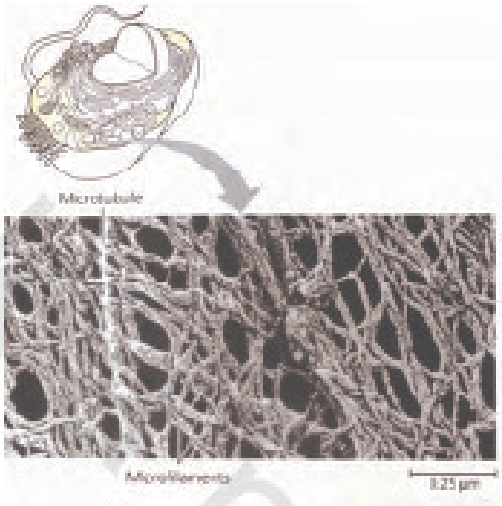
١– تساعد في الحفاظ على شكل الخلية.

٢– تتشارك مع الخيوط الدقيقة في حركة الخلية.

٣– تساهم في عمليات النقل الداخل خلوي. وقد ساعد في فهم تركيبها ووظائفها المعاملة بمادة اللحلاحين (الكولشيسين) colchicin، وهو نوع من العقاقير تستخرج من جذور نبات (اللاحلاح)، حيث يثبط تكوين هذه الأنبوبيات الدقيقة.

كما توجد أيضاً الأنبوبيات الدقيقة في تراكيب تساهم في حركة الخلية أو العضيات فمثلاً، يتكون مغزل الانقسام mitotic spindle من أنبوبيات دقيقة، وهو الذي يساعد في تحرك الكروموسومات المتضاعفة في الخلايا المنقسمة نحو قطبي الخلية. ويلاحظ أن معاملة الخلية المنقسمة بالكولشيسين يمنع تكوين أنبوبيات المغزل ومن ثم تظل الكروموسومات متكتلة عند خط الإستواء ولا تنفصل ولا تتحرك نحو قطبي الخلية. كما تعد الأنبوبيات الدقيقة مهمة أيضاً في حركة كلٍ من أهداب cilia وأسواط flagella الخلايا حقيقية النواة.

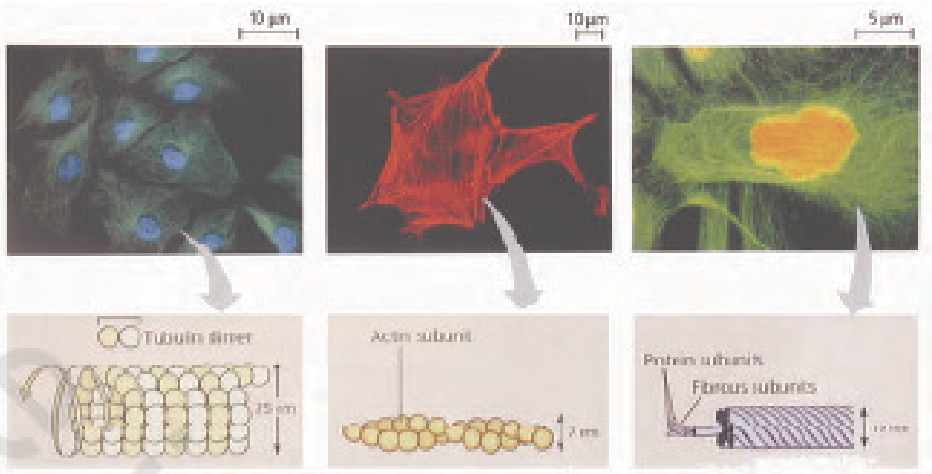
ج) **الخيوط المتوسطة Intermediate filaments**: وهي عبارة عن خيوط متوسطة القطر قطرها من ٨–١٢ نانومتر، وتشكل كل من الخيوط الأنبوبيات الدقيقة والخيوط المتوسطه هيكل الخلية cytoskeleton ويقوم هيكل الخلية بتأدية وظيفتين مهمتين أولهما: تدعيم شكل الخلية وثانيهما المساعدة في حركة الخلية. ولا توجد في خلايا بدائيات النواة بروتينات شبيهة بالأكتين (انظر الشكل رقم ٥٥ والجدول رقم ١٠ والشكل رقم ٥٦).



الشكل رقم (٥٥). الهيكل الخلوي cytoskeleton: أ) صورة بالمجهر الإلكتروني النفّال توضح الأنبوبيات الدقيقة microtubules والخيوط الدقيقة microfilaments (عن: Campbell & Reece, 2002).

الجدول رقم (١٠). تركيب ووظيفة الهيكل الخلوي (عن Campbell & Reece, 2002).

الخاصية	الأنبوبيات الدقيقة microtubules	الخيوط الدقيقة Microfilaments	الخيوط المتوسطة Intermediate filaments
التركيب	أنابيب مجوفة ، يتكون الجدار من ١٣ عمود من جزيئات تيوبيولين.	خيطان ملتفان حول بعضهما من الأكتين.	بروتينات ليفية متضاعفة الإلتفاف في كوابل أسمك.
السمك	٢٥ نانومتر مع تجويف ١٢ نانومتر.	٧ نانومتر.	٨–١٢ نانومتر.
تحت وحدات البروتين	تيوبيولين، يتكون من ألفا تيوبيولين وبيتا تيوبيولين.	أكتين.	واحد من أنواع عديدة من البروتين من عائلة كيراتين، اعتماداً على نوع الخلية.
الوظائف الرئيسة	الحفاظ على شكل الخلية (الكمرات المقاومة للانضغاط)	الحفاظ على شكل الخلية (عناصر تحمل التوتر)	الحفاظ على شكل الخلية (عناصر تحمل التوتر)
	حركة الخلية (كما في الأهداب أو الأسواط)	تغير شكل الخلية	تثبيت النواة وعضيات معينة أخرى
	حركة الكروموزوم في الانقسام الخلوي	تقلص العضلات	تكوين الصفيحة lamina النووية
	حركة العضيات	الانسياب السيتوبلازمي	
		حركة الخلية (كما في الأقدام الكاذبة)	
		انقسام (تكوين اتغماد الانقسام)	



الشكل رقم (٥٦). صور ورسوم توضيحية للخصائص التركيبية للأنبوبيات الدقيقة والخيوط الدقيقة والخيوط المتوسطة (عن: Campbell & Reece, 2002).

٢- الشبكة البلازمية الداخلية The Endoplasmic reticulum

علاوة على هيكل الخلية فإنه يوجد في الأرضية السيتوبلازمية نظاماً شبكياً network آخر ولكنه غير منتظم ومتفرع، ويتكون من أنبوبيات غشائية membranous tubules قطرها ما بين ٤٠-٧٠ نانومتر إضافة إلى أكياس مبطحة تسمى زوائد غشائية cisternae (زائدة غشائية cisterna). ويطلق على الأنبوبيات والزوائد الغشائية معاً اسم الشبكة البلازمية الداخلية endoplasmic reticulum (E.R.) (الشكل رقم ٥٧). وتختلف طبيعة الشبكة البلازمية الداخلية تبعاً للحالة الوظيفية والشكلية للخلية. ففي الخلايا التي تخلق كميات كبيرة من البروتين من أجل الإفراز، فإن كمية كبيرة من الشبكة البلازمية الداخلية يكون ملتصقاً بسطوحها أعداد كبيرة من الريبوزومات ويكون مظهرها محبباً granular أو خشناً ومن ثم يطلق عليها الشبكة البلازمية الداخلية الخشنه rough (R.E.R.). أما الخلايا الأخرى، مثل التي تنتج كميات كبيرة من الدهون فإن سطوح شبكتها البلازمية الداخلية تكون ناعمه smooth لعدم التصاق الريبوزومات بسطوحها ويطلق عليها الشبكة البلازمية الداخلية الناعمة (S.E.R.).

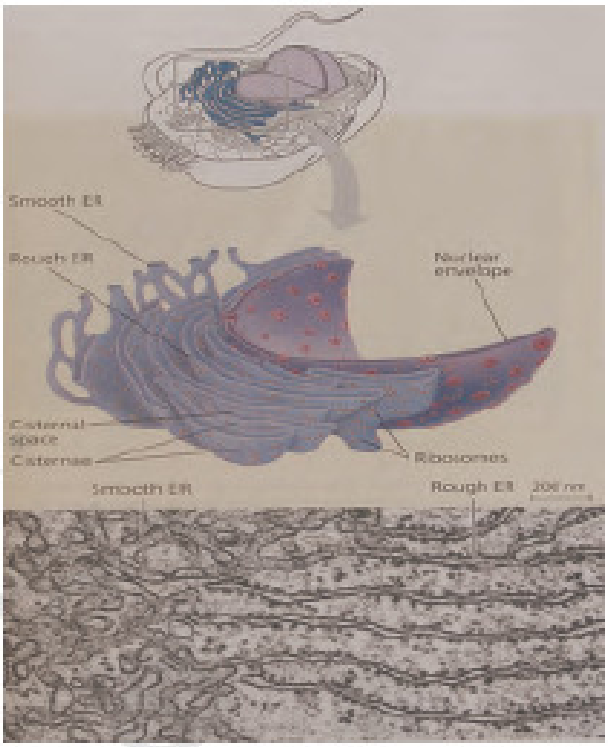
وتقوم الشبكة البلازمية الداخلية بعدة وظائف منها:

١- تخليق البروتين.

٢- تخليق الدهون.

٣- نقل البروتين والدهون من أماكن تصنيعها إلى أجزاء مختلفة في الخلية.

٤- تخليق مادة أغشية الخلية.



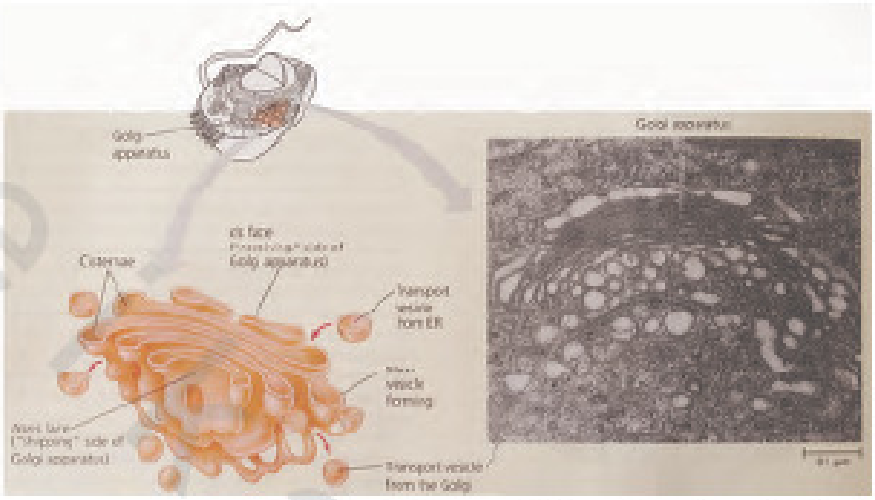
الشكل رقم (٥٧). الشبكة البلازمية الداخلية (ER) رسم تخطيطي وصورة بالمجهر الإلكتروني الماسح (عن: Campbell & Reece, 2002).

٣- جهاز جولجي Golgi apparatus

يعد جهاز جولجي Golgi apparatus أحد العضيات الخلوية الغشائية ويتكون من زوائد غشائية شبه كيسية sacelike cisternae مفلطحة متراصة بعضها فوق بعض (الشكل رقم ٥٨)، ولا يرتبط بهذه الأغشية أية ريبوزومات. ويوجد نحو ٤-٨ من هذه الأكياس الغشائية المثانية متراصة بعضها فوق بعض وربما يزيد العدد عن ذلك. وكل كيس سمكه ١٥-٢٠ نانوميتر وبين كل كيس وأخر مسافة ٢٠-٣٠ نانومتراً. كما توجد أيضاً شبكة من الأنبوبيات والمثانات (٢٠-١٠٠ نانوميتر في القطر) تقع على حافة رصة الأكياس الغشائية، ولرصة الأكياس الغشائية قطبية polarity محددة حيث تكون متراصة هلالية الشكل ذات سطح علوي محدب وسفلي مقعر. ويتصل بالسطح العلوي عادة الشبكه البلازمية، ويوجد تركيز أعلى من المواد والإنزيمات بالأقراص العليا cis والتي يبدو أنها تنتقل إلى الأقراص السفلي trans عن طريق تكوين مثانات تتبرعم من الأقراص العليا لتندمج مع الأقراص السفلي ويطلق أحياناً على رصات الأكياس الغشائية مصطلح الأجسام الشبكية dictyosomes.

ويقوم جهاز جولجي بتعبئة المواد وتجهيزها للإخراج خاصة مواد الأغشية وجدر خلايا الفطريات وحراشيف الطحالب السوطية وإشعاعات (إمتدادات) الأوليات الشعاعية. وفي كل هذه الأحوال، تتحرك هذه المواد مع مثانات تنفصل عن الشبكة البلازمية الداخلية وتندمج مع الأكياس الغشائية لجهاز جولجي. ولذلك فالشبه كبير بين تركيب ووظائف جهاز جولجي والشبكه البلازمية الداخلية، ومعظم البروتينات التي تدخل جهاز جولجي عن طريق الشبكة البلازمية الداخلية

عبارة عن بروتينات سكرية تحتوي على سلاسل قصيرة من الكربوهيدرات. وفي بعض الأحيان يضيف جهاز جولجي مجموعات كيميائية نوعية مثل بروتينات اللايسوزومات (الأجسام المحلّلة) حيث يضيف إلى سكر المانوز بها مجموعة فوسفات.



الشكل رقم (٥٨). جهاز جولجي، رسم تخطيطي وصورة بالمجهر الإلكتروني (عن: Campbell & Reece, 2002).

٤- اللايسوزومات (الأجسام المحلّلة) والابتلاع الخلوي Lysosomes and Endocytosis

من بين الوظائف المهمة الأخرى التي تقوم بها كلٌ من الشبكة البلازمية الداخلية وجهاز جولجي تصنيع اللايسوزومات أو الأجسام المحللة lysosomes. وتوجد عضيات اللايسوزومات في الأحياء الدقيقة مثل القطريات وبعض الطحالب والأوليات وفي النباتات والحيوانات. واللايسوزومات عبارة عن تراكيب كروية كبيرة مكونة من غشاء مفرد متوسط قطرها ٥٠٠ نانوميتر والذي يتراوح ما بين ٥٠ نانومتراً إلى عدة ميكروميترات. وتقوم اللايسوزومات بالهضم الداخل خلوي لكثير من المواد، وتحتوي على الإنزيمات المحللة الهادمة اللازمة لتحليل وهضم جميع أنواع الجزيئات الكبيرة. ويطلق على هذه النوعية من الإنزيمات مصطلح الإنزيمات المحللة مائياً hydrolases والتي تساعد في التحلل المائي للجزيئات الكبيرة والتي تعمل عند وسط حامضي قليلاً (أي عند أس هيدروجيني ٣,٥-٥). وتحافظ اللايسوزومات على بيئتها الحامضية عن طريق ضخ بروتونات إلى داخلها. ويتم تصنيع الإنزيمات المحللة الهادمة في الشبكة البلازمية الداخلية، على حين يقوم جهاز جولجي بتعبئتها وتكوين اللايسوزومات.

وتعد اللايسوزومات مهمة وبخاصة للخلايا التي تحصل على احتياجاتها الغذائية عن طريق الابتلاع الداخل خلوي endocytosis. حيث تأخذ الخلايا المواد الذائبة والدقائق الصلبة في فجوات vacuoles ثم تنفصل عنها كمثانات من الغشاء الخلوي. وتعد الفجوات والمثانات فراغات غشائية تحتوي على سائل وأحياناً مواد صلبة، وتسمى الفراغات الكبيرة فجوات والصغيرة مثانات. ويوجد نوعان من الابتلاع الداخل خلوي هما: الابتلاع الخلوي phagocytosis الخاص بابتلاع وأخذ الجزيئات الكبيرة وأحياناً الأحياء الدقيقة وتعرف الفجوة المبتلعة بالجسم المبتلع phagosome. أما عملية المص الخلوي والمز pinocytosis ففيها يتم أخذ كميات صغيرة من السائل المحيط بالخلية مع الجزيئات الذائبة ثم تنفصل هذه

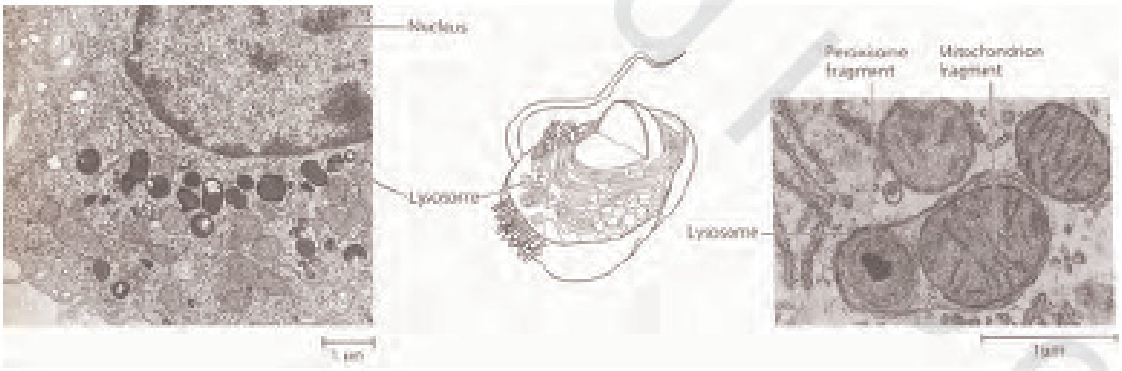
الفجوات الغشائية الصغيرة التي تسمى أحياناً أجسام المص pinosomes. ويطلق أحياناً على الأجسام المبتلعة والأجسام الماصة اسم الأجسام الداخلية endosomes لأنها تتكون عن طريق الأخذ الداخل خلوي للمواد والأغشية التي تحيطها.

ويتم هضم المواد والتكوينات الموجودة بالأجسام الداخلية بمساعدة اللايسوزومات. وتندمج اللايسوزومات حديثة التكوين، التي تسمى اللايسوزومات الابتدائية، مع الفجوات الابتلاعية ليكونان معاً ما يعرف باللايسوزومات الثانوية (أي اللايسوزومات التي تحتوي على مواد للهضم). ويطلق على اللايسوزومات أحياناً اسم الفجوات الغذائية food vacuoles. وتخرج المواد الغذائية المهضومة من اللايسوزوم إلى السيتوبلازم. وعندما تتراكم داخل اللايسوزوم كميات كبيرة من المواد غير القابلة للهضم عندئذ يطلق عليه الجسم المتبقي residual body.

وتندمج الأجسام المحللة (اللايسوزومات) مع الأجسام المبتلعة لأغراض دفاعية مثلما تفعل من أجل اكتساب المواد الغذائية. فالبكتيريا التي تبتلع بواسطة الخلية المبتلعة لا تتدمر عندما يندمج الجسم المحلل مع الجسم المبتلع. ويشاهد هذا بكثرة في خلايا الدم البيضاء leukocytes في الحيوانات الفقارية.

ويمكن للخلية أن تهضم أجزاءً من سيتوبلازمها في نوع من اللايسوزومات الثانوية وهو ما يسمى بالفجوات ذاتية الهضم autophagic lysosomes. ويعتقد بأن الهضم الذاتي يلعب دوراً في التحول turnover الطبيعي أو في إعادة تدوير recycling مكونات الخلية. كما تستطيع أيضاً الخلية أن تعيش وتبقى فترة من الجوع وذلك بالهضم الانتخابي لأجزاء منها وذلك من أجل أن تبقى حية. علاوة على ذلك، فإنه عقب موت الخلية، فإن اللايسوزومات تساعد في هضم الخلايا الميتة وإزالة بقاياها.

والشيء المدهش عن اللايسوزومات أنها تؤدي كل هذه الأعمال من دون أن تحرر (تخرج منها) الإنزيمات الهاضمة في السيتوبلازم ؛ لأن هذا معناه كارثة تؤدي إلى تحلل الخلية بالكامل (الشكل رقم ٥٩).



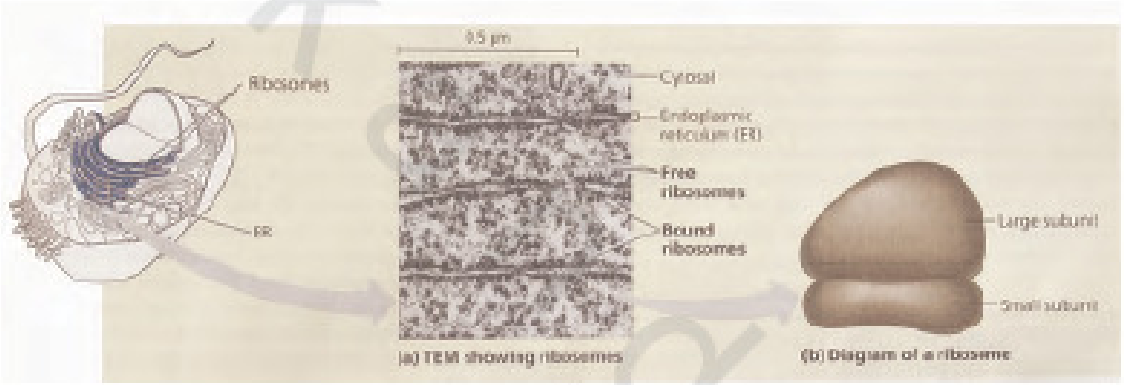
الشكل رقم (٥٩). أ) صورة دقيقة بالمجهر الإلكتروني تبين اللايسوزومات؛ ب) رسم تخطيطي يبين أدوار اللايسوزومات في الابتلاع الخلوي والإدخال الخلوي والإخراج الخلوي (عن: Ketchum, 1988).

٥- الريبوزومات The ribosomes

يمكن لريبوزومات حقيقيات النواة أن ترتبط بالشبكة البلازمية الداخلية أو أن تظل حرة في السيتوبلازم، وهي أكبر من ريبوزومات البكتيريا حيث إن معامل ترسيبها هو ٨٠ إس (80 S) وعندما يتفكك الريبوزوم ينتج عنه تحت

وحدتين الصغيرة ٤٠ إس والكبيرة ٦٠ إس. والريبوزومات عضيات كثيرة في السيتوبلازم قطر الواحدة منها ٢٢ نانومتراً. ويرتبط بعض منها بالأجزاء الخشنة من الشبكة البلازمية الداخلية ويكون هذا الاتصال بواسطة تحت الوحدات الكبيرة.

وتقوم كلّ من الريبوزومات الحرة والمرتبطة بالشبكة البلازمية الداخلية بتخليق البروتين. والبروتينات المصنعة على ريبوزومات الشبكة البلازمية الداخلية الخشنه أي أن تدخل في تجويف الشبكة البلازمية الداخلية لنقلها أو إفرازها وكذلك تدخل كمكون متكامل في تكوين غشاء الشبكة البلازمية الداخلية. وتقوم الريبوزومات الحرة أيضاً بتصنيع البروتينات غير الإفرازية والتي لا تدخل في تكوين الأغشية. كما قد تفرز بعض البروتينات المصنعة على الريبوزومات الحرة في عضيات مثل النواة والميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. وعادة يتصل عديد من الريبوزومات برسالة مفردة من ح ن ر الرسول (ر.ن.أ الرسول mRNA) messenger RNA، والتي تقوم تزامنياً بترجمة الرسالة الوراثية إلى ما يناظرها من بروتينات. ويطلق على هذا المعقد عديد الريبوزومات polyribosome or polysomes (انظر الشكل رقم ٦٠).



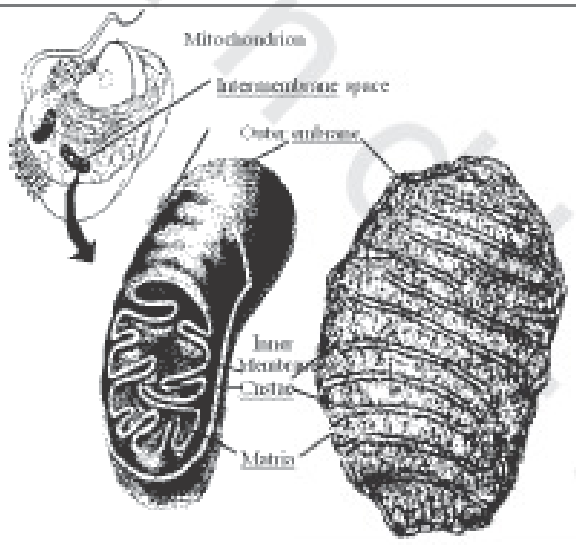
الشكل رقم (٦٠). الريبوزومات. a) صورة بالمجهر الإلكتروني النفّاذ. b) رسم تخطيطي لريبوزوم (عن: Campbell & Reece, 2002).

٦– الميتوكوندريا The mitochondria

الميتوكوندريا mitochondria (مفردها ميتوكوندريون mitochondrion) عبارة عن عضيات يطلق عليها عادة بيوت الطاقة نظراً لأنها الأماكن التي يتم فيها دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل وتوليد أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) عن طريق نقل الإلكترون والفسفرة التأكسدية. وتظهر الميتوكوندريا تحت المجهر الإلكتروني النفاذ كتراكيب إسطوانية عرضها ٠.٣ إلى ١ ميكرومتر وطولها ٥–١٠ ميكرومتر (أي تقريباً نفس حجم الخلية البكتيرية). وعلى الرغم من أن الخلية يمكنها أن تمتلك ١٠٠٠ ميتوكوندريا أو أكثر فإن خلايا بعض الخمائر والطحالب وحيدة الخلية والتريبانوسوما (من الأوليات) يوجد بها ميتوكوندريون منفرد ضخم وأنبوبي ملتف بكل خلية في نظام شبكي مستمر عبر السيتوبلازم.

والميتوكوندريون محاط بغشائين غشاء خارجي ممتد ومنفصول عن الغشاء الداخلي بفراغ بين غشائين سمكهما ٦–٨ نانومترات. ويكون الغشاء الداخلي مطوياً folded للداخل إلى امتدادات إصبعية cristae (مفردها امتداد إصبعي crista) والتي تزيد من مساحة السطح. ويختلف شكل الميتوكوندريا على حسب الأنواع المختلفة للأحياء الدقيقة، فللفطريات زوائد إصبعية

صفائحية (lamellar = plate-like)، على حين تكون في اليوجليينيات السوطية قرصية الشكل، أما في الأميبا فالميتوكوندريا بها تكون بدون زوائد إصبعية وعلى شكل مثانات vesicles. ويضم الغشاء الداخلي للميتوكوندريا الأرضية matrix وهي كثيفة وتحتوي على ريبوزومات و ح ن د (د.ن.أ DNA)، وفي معظم الأحيان يوجد بها حبيبات من فوسفات الكالسيوم. وريبوزومات الميتوكوندريا أصغر من الريبوزومات الموجودة بالسيتوبلازم وتشبه مثيلاتها في البكتيريا سواء في الحجم أو التكوين، على حين أن ح ن د (د.ن.أ DNA) الميتوكوندريا يكون دائرياً مغلقاً. ويختلف تكوين الغشاء الخارجي عن الداخلي من حيث تكوين الدهون. وتوجد الإنزيمات وحاملات الإلكترون فقط على زوائد الغشاء الداخلي حيث تقوم بنقل الإلكترون وبالفسفرة التأكسدية. كما توجد في الأرضية إنزيمات دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل والخاصة بمسار بيتا للأكسدة β-oxidation pathway. ويتصل بالسطح الداخلي للغشاء الداخلي العديد من الزوائد الكرية الصغيرة (قطرها ٨٫٥ نانومترات) محمولة على أعناق، وتقوم بتخليق أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) أثناء التنفس الخلوي (انظر الشكل رقم ٦١). علاوة على ذلك فإن الميتوكوندريا تتميز بخصائص أخرى منها أن مادتها الوراثية من ح ن د (د.ن.أ DNA) والريبوزومات تقوم بتخليق البروتينات الخاصة بها والتي تصنع تحت إشراف النواة. إضافة إلى ذلك فالميتوكوندريا ذاتية التكاثر حيث تنقسم بالانشطار الثنائي وهي مثل البلاستيدات الخضراء لأنهما مستقلتان جزئياً وتنقسمان بالانشطار الثنائي، ولأنهما تشبهان البكتيريا، يفترض البعض بأنهما نشأ من الارتباط التكافلي بين أنواع من البكتيريا والخلايا الأكبر.



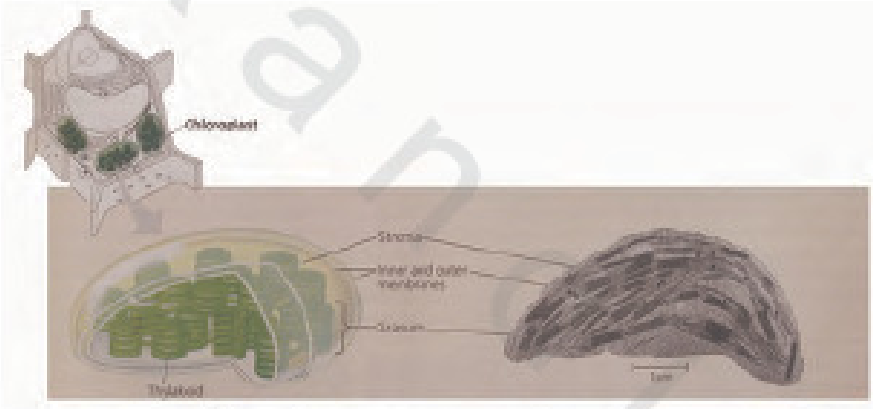
الشكل رقم (٦١). الميتوكوندريون يشمل رسماً تخطيطياً لقطع وقطاع عالي الرقة بالمجهر الإلكتروني النقّال (عن: Campbell & Reece, 2002).

٧– البلاستيدات الخضراء The chloroplasts

تعد البلاستيدات plastids بما فيها البلاستيدات الخضراء عضيات توجد في الطحالب والنباتات الرقية والتي تمتلك غالباً صبغات مثل الكلوروفيللات chlorophylls والكاروتينات carotenoids، وهي أماكن لتخليق وتخزين الغذاء المدخر وأهم هذه البلاستيدات هي البلاستيدات الخضراء (chloroplastids). وتحتوي البلاستيدات الخضراء

على الكلوروفيل وتستخدم طاقة الضوء لتحول ثاني أوكسيد الكربون CO_2 والماء إلى كربوهيدرات وأوكسيجين، أي أنها تقوم بعملية التمثيل الضوئي photosynthesis.

وتتباين أحجام وأشكال البلاستيدات الخضراء فمنها البيضي والقرصي والنجمي والصفائحي والشريطي ... إلخ. وتتراوح أبعادها ما بين ٢–٤ × ٥–١٠ نانومترات، ولكن بعض الطحالب بها بلاستيدات خضراء ضخمة تملأ كل الخلية. وكمثل الميتوكوندريون، فكل بلاستيدة خضراء تتكون من غشائين ولكنهما هنا يكونان مفرودين stretched. ويوجد في الداخل أرضية matrix أو ما تسمى أيضاً ستروما stroma داخل الغشاء الداخلي، والتي تحتوي على ح ن د (د.ن.أ DNA) وريبوزومات وقطرات دهن وحبيبات نشاء ونظام غشائي داخلي معقد يتكون من أقراص غشائية مبططة يطلق عليها ثايلاكويدات thylakoids. وتتوزع داخل الأرضية تكتلات clusters (رصات stacks) من أقراص الثايلاكويدات (عددها اثنين أو أكثر) وذلك في معظم بلاستيدات الطحالب. وتكون رصات الثايلاكويدات بعضها فوق بعض (تشبه رصات العملة المعدنية) ما تسمى جرانا grana (مفردها رصة granum) (انظر الشكل رقم ٦٢).



الشكل رقم (٦٢). البلاستيدات الخضراء في رسم تخطيطي وصورة بالمجهر الإلكتروني النقّال (عن: Campbell & Reece, 2002).

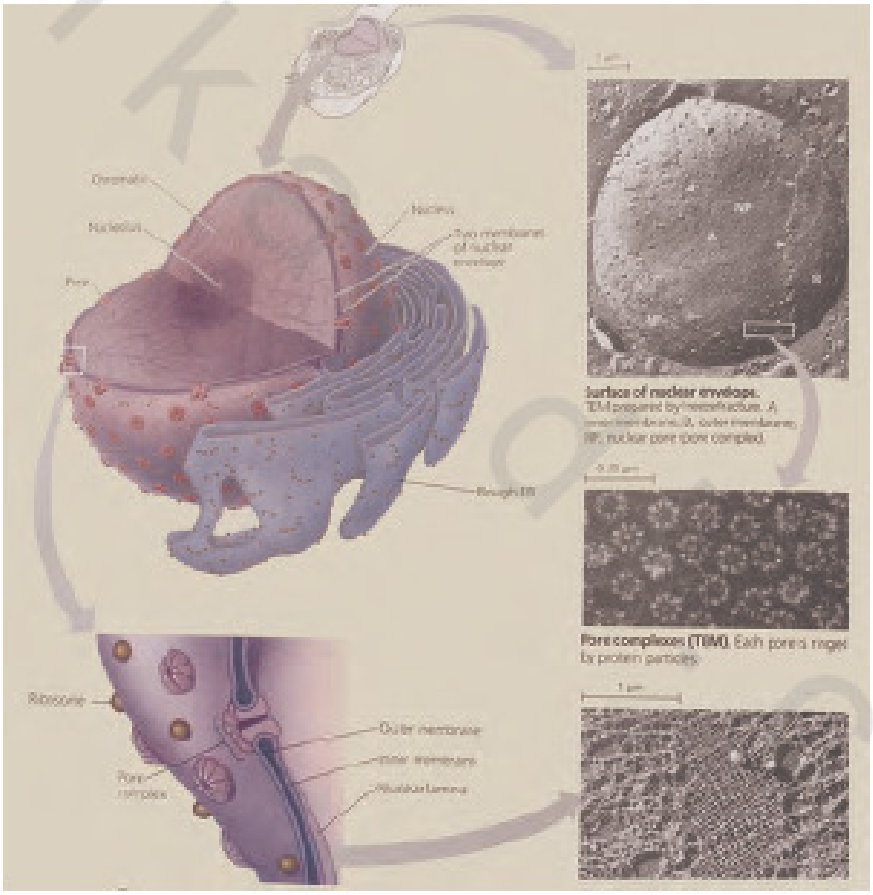
وتتم تفاعلات التمثيل الضوئي داخل أرضية البلاستيدات الخضراء حيث يحدث كلاً من تفاعل الضوء لتثبيت ثاني أكسيد الكربون مع الماء وتفاعل الظلام الذي تتكون به المواد الكربوهيدراتية.

وتحتوي البلاستيدات الخضراء للعديد من الطحالب على ما يسمى بيرينويد pyroneid وهي منطقة كثيفة من البروتين يحيط بها النشاء.

٨– النواة The nucleus

تعد النواة nucleus أكبر عضيات الخلية حقيقية النواة وأهمها لأنها تحتوي على المادة الوراثية ح ن د DNA (د.ن.أ) مفصولة عن باقي مكونات الخلية بواسطة الغشاء النووي nuclear membrane (الشكل رقم ٦٣). وتتشكل المادة الوراثية على شكل صبغيات (كروموسومات) chromosomes داخل النواة. ويوجد في كل نواة صبغيين أو أكثر طوليين،

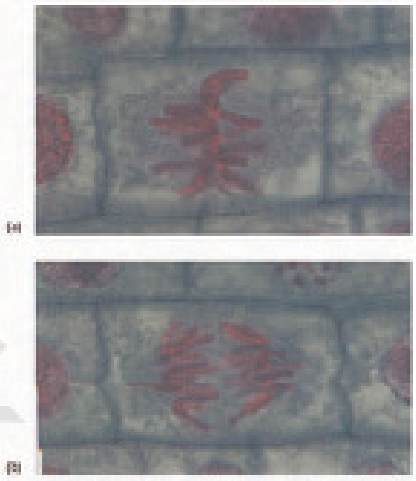
وعلى خلاف الخلية بدائية النواة التي تحتوي على صبغ واحد دائري مغلق. ويعد عدد الصبغيات (الكروموسومات) في النواة مميزاً لنوع الكائن (فهي في الإنسان ٤٦ كروموسوم) وفي كروموسومات حقيقيات النواة يكون أغلب ح ن د (DNA = د.ن.أ) ملفوفاً حول بروتينات تسمى هستونات histones كما يرتبط أيضاً بالكروموسومات بروتينات غير هيستونية nonhistone proteins، والتي يعتقد بأنها تلعب دوراً في تنظيم المادة الوراثية. كما يظهر جزء من المادة الوراثية داخل النواة داخل جسم صغير أو أكثر يسمى النوية nucleolus والذي يقوم بتصنيع الحامض النووي الريبوزي ribonucleic acid (ح ن ر = ر.ن.أ = RNA). وتعد الصفات الشكلية للنويات والكروموزومات صفات مميزة تساعد في التعرف على بعض الأوليات المُمْرضة وتستخدم كأدلة تشخيصية للأمراض التي تسببها. مثال ذلك، البروتوزوا المسببة للدوستاريا والتي يمكن تمييزها عن البروتوزوا غير الضارة بالأمعاء عن طريق مظهر النواة تحت المجهر.



الشكل رقم (٩٣). تركيب النواة وأغلفتها: a) رسوم توضيحية. b) أغلفة النواة بالمجهر الإلكتروني. c) تحلق ثقوب النواة بالبروتين بالمجهر الإلكتروني. د) الصفيحة النووية الشبكية للغلاف الداخلي للنواة بالمجهر الإلكتروني (عن: Campbell & Reece, 2002).

وعندما تنقسم الخلايا حقيقية النواة لتكوين خليتين بنويتين عندئذ تتضاعف كروموسومات النواة وتستقر مجموعة منها في كل خلية بنوية جديدة. ويحدث هذا الانقسام بطريقة تسمى الانقسام غير المباشر mitosis. وتقوم

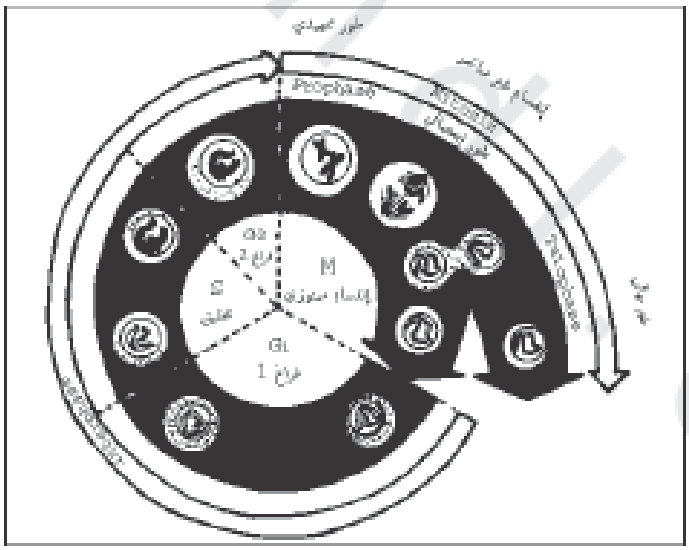
الخلية حقيقية النواة أثناء الانقسام غير المباشر بتخليق جهاز معقد والذي يقوم بتوزيع الكروموسومات المتضاعفة بدقة داخل الخليتين البنويتين (الشكلان رقمي ٦٤، ٦٥).



الشكل رقم (٦٤). تضاعف الكروموسومات أثناء الانقسام غير المباشر (الميتوزي) بالمجهر. a) الطور الإستوائي؛ b) الطور الانفصالي (عن: Madigan. *et al.*, 1997).

الشكل رقم (٦٥). الأطوار الرئيسة للانقسام غير المباشر (الميتوزي) موضحة الطور التمهيدي (صد)؛ والطور الإستوائي (d)؛ والطور الانفصالي (f, e) والطور النهائي (h, g) حتى تكوين خليتين بنويتين (i) (عن: Ketchum. 1988).

ومن الجدير بالذكر بأن الخلايا حقيقية النواة تمر بدورة خاصة بكل نوع تسمى دورة الخلية cell cycle، خاصة في الخلايا القادرة على الانقسام، حيث يتحدد الزمن الذي تتضاعف فيه أعداد هذه الخلايا (الشكل رقم ٦٦). كما يجب أيضاً ملاحظة أن شكل النواة يختلف على حسب المرحلة أو الطور الذي توجد فيه النواة أثناء دورة الخلية. فأثناء طور السكون تكون النواة واضحة ومحاطة بغشاء نووي مزدوج متخللة بثقوب، ويوجد بداخلها سائل نووي nucleoplasm تنغمس فيه الكروموسومات كخيوط طويلة متشابكة ومتقاطعة ومكونة لشبكة تسمى الشبكة الكروماتينية لأنها تصطبغ بوضوح بالصبغات القاعدية. ويوجد داخل الشبكة الكروماتينية نوية أو نويتين. وأثناء طور الانقسام يختفي الغشاء النووي والنوية وتظهر الكروموسومات التي تبدو أقصر وأسمك وأوضح خاصة في الطور الإستوائي من الانقسام. وبظهور خيوط المغزل التي ترتبط بالكروموسومات عند خط الإستواء تبدأ هذه الخيوط في التقلص وسحب الكروموسومات لتصل كل مجموعة إلى أحد قطبي الخلية في الطور الانفصالي. أما في الطور النهائي يزداد الطول الخيطي للكروموسومات وتتشابك لتكون شبكة ثم تظهر النوية ويتكون الغشاء النووي وهذا ما يطلق عليه الطور النهائي. عقب الانقسام النووي يتكون خط فاصل بين الخليتين البنويتين ويتكون جدار، وبذلك يحدث الانقسام السيتوبلازمي في خلايا الفطريات والطحالب، أما في حقيقيات النواة من الأوليات وغيرها فإن الغشاء البلازمي ينحصر ليفصل الخليتين البنويتين تماماً بعضهما عن بعض.



الشكل رقم (٦٦). شكل توضيحي لدورة الخلية cell cycle (عن: Ketchum, 1988).

٩– الجدار الخلوي The cell wall

لا تمتلك الأوليات أي جدار خلوي فهي عديمة الجدار، وإنما يحدد البروتوبلازم ويحميه الغشاء البلازمي الخارجي. وتوجد جدر خلوية cell walls في الفطريات ومعظم الطحالب. ويعطي الجدار الخلوي الصلابة والشكل

للخلية. علاوة على أنه يقوم بحماية الخلية عن طريق تمكينها من مقاومة الانتفاخ ومن ثم الانفجار عندما يزداد الضغط الداخلي على محتويات الخلية وبالتالي، فإنه تحت الظروف التي تميل الخلية فيها لأخذ كميات كبيرة من الماء في داخلها — لو غمست في الماء — فإنه من المرجح أن تنفجر الخلية وتتحلل.

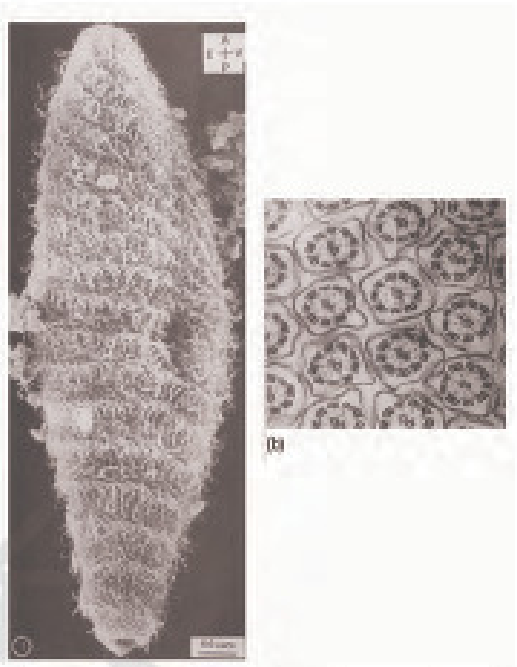
ومعظم الجدر الخلوية تتكون من بعض أنواع من الكربوهيدرات عديدة التسكر. وفي خلايا النبات ومعظم الطحالب يتكون الجدار الخلوي من عديد التسكر المسمى سيليلوز cellulose، أما جدر خلايا الفطر فتتكون من عديد تسكر آخر ليكون ما يسمى بالكيتين Chitin.

١٠— المحافظ (العلب) The capsules

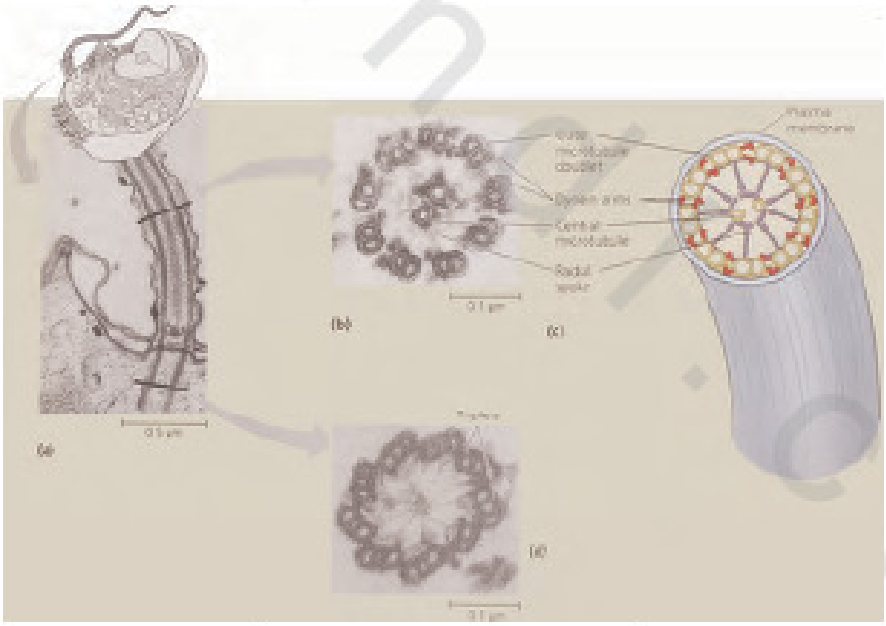
يحيط بالجدار الخلوي في عدد محدود من أنواع الأحياء الدقيقة حقيقية النواة طبقة خارجية إضافية تعرف بالمحفظة (العلبة) capsule. وليس من الضروري وجود هذه المحافظ تحت كل الظروف البيئية من أجل بقاء الخلايا حية، ولكن تحت ظروف معينة تقوم المحافظ بحماية الكائن الحي الدقيق من التدمير. ومثال ذلك فطرة كريتوكوكاس نيوفورمانز *Crytococcus neoformans* التي تستخدم علبتها لتهرب من دفاعات الجهاز المناعي للشخص المصاب بها، حيث تحمي المحفظة سطح خلية الفطر من هجوم خلايا الدم البيضاء. وبهذا فإن الفطر المحاطة خلاياه بالمحافظ قد يصبح راسخاً في الرئة ويبدأ في غزو الجهاز العصبي المركزي ويمكن مشاهدة الخلايا الكبيرة المحفظية بالفحص المجهري للعينات الإكلينيكية المصبوغة.

١١— تراكيب الحركة Structures of motility

تفتقر العديد من الأحياء الدقيقة حقيقية النواة أو خلاياها إلى الحركة، ويوجد عدد من الأحياء الدقيقة لها القدرة على الحركة عن طريق آليات مختلفة. فالأميبات (من الأوليات) تتحرك عن طريق إرسال امتدادات من سطحها الخارجي يطلق عليها مصطلح **الأقدام الكاذبة pseudopodia**، ومن ثم تتحرك باقي الخلية بانسيابها نحو قمة القدم الكاذب الممتد، وبنفس هذه الطريقة تتحرك خلايا الدم البيضاء في البشر. وتعتمد باقي الأحياء الدقيقة في حركتها على زوائد مرنة تسمى **الأسواط flagella أو الأهداب cilia**. والأسواط (مفردها سوط flagellum) عبارة عن خيوط طويلة تضرب للأمام وللخلف وبذلك تدفع الخلايا للأمام. أما الأهداب cilia (ومفردها هدب cilium) فهي زوائد خيطية أقصر من الأسواط وعادة تكون أوفر عدداً ولكنها فيما عدا ذلك تكون متماثلة في الشكل الظاهري والتركيب الكيميائي. وهي تعمل كمجاديف دقيقة. ويحتوي أي سوط أو هدب على ١٠ أزواج من قضبان مجوفة تسمى أنبوبيات دقيقة microtubules والتي تمتد على طول الزائدة (الشكلان رقما ٦٨، ٦٧) وتنزلق كل أنبوبية دقيقة للخلف وللأمام. وتؤدي هذه الحركة الانزلاقية إلى انحناء السوط أو الهدب لينتج عنها الحركة الدافعة.



الشكل رقم (٦٧). صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح للبارامسيام مع توضيح لحركة الأهداب (عن: Ketchum, 1985).



الشكل رقم (٦٨). التركيب الدقيق للسوط أو الهدب: a) قطاع طولي للهدب يبين الأنبوبيات الدقيقة مرتبة بالطول بالمجهر الإلكتروني النفاذ، b) مقطع عرضي في الهدب يبين ترتيب الأنبوبيات الدقيقة في نظام ٩ + ٢، c) ثلاثيات الأنبوبيات الدقيقة الخارجية والأنبوبيين الدقيقين بالمركز ممسوكة معاً بجزيئات البروتين. لاحظ أن بروتين دايين dynein هو البروتين المحرك، d) الجسم القاعدي basal body، لاحظ ترتيب الأنبوبيات الدقيقة في الثلاثيات وعدم وجود الأنبوبيين الدقيقين المركزيين مثلما في جسم السوط أو الهدب (عن: Campbell & Reece, 2002).