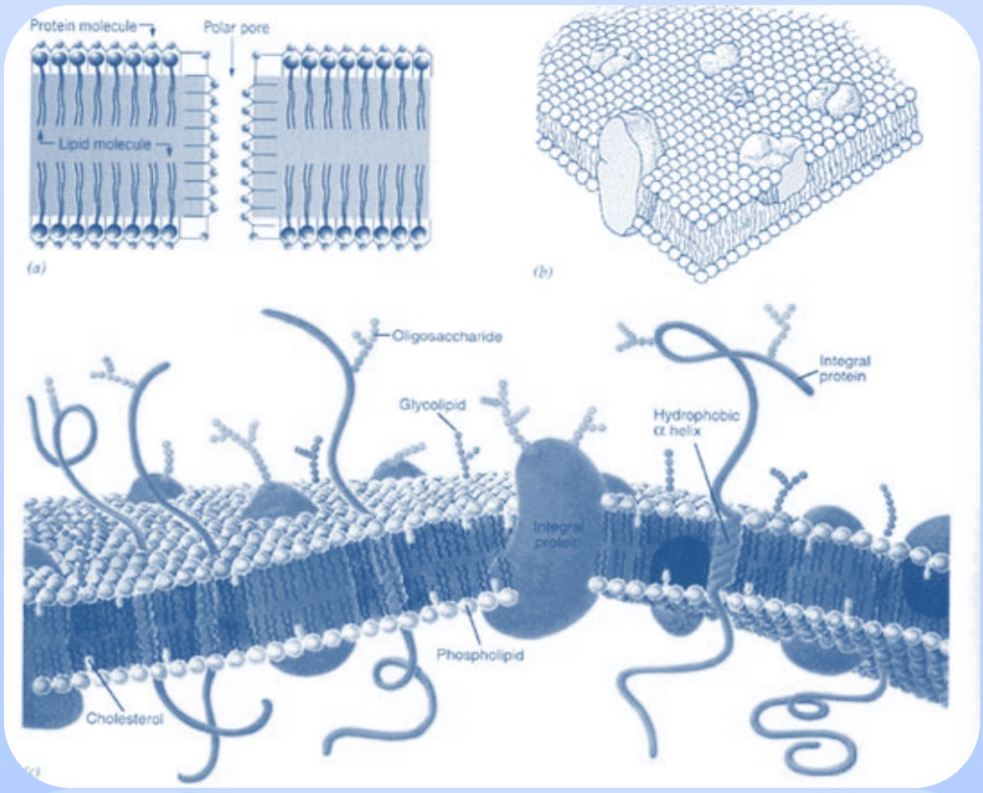
الفيزيولوجية الخلوية و الجزيئية
physiologie cellulaire et moléculaire

السنة الثالثة بيولوجيا و فيزيولوجيا النبات



د. قادري منيرة
جامعة الشهيد حمة لخضر بالوادي كلية علوم الطبيعة و الحياة

برنامج مقياس البيولوجيا الخلوية و الجزيئية

القسم الأول: الأغشية الحيوية

I. طرق الدراسة

II. تركيب الغشاء

- البروتينات
- الدسم
- السكريات
- المستقبلات

III. نماذج الغشاء الخلوي

IV. النقل الغشائي

القسم الثاني: العلاقة بين تركيب الخلية و وظيفتها

I. التركيب الحيوي للدسم و البروتينات الغشائية

II. الهيكل الخلوي (التركيب و الوظيفة)

III. ميكانيكية الانقسام الخلوي و التمايز

IV. الطاقة الكيميائية (تركيب ATP)

V. النمو

VI. الشيخوخة و موت الخلية

Chapitre I. BIOMEMBRANE

1. Méthodes d'études
2. Composition des membranes : Isolement, Composition

- Protéines
- Lipides
- Glucides
- récepteurs

3. Modèles membranaires
4. Transports membranaires

- Eucaryotes
- Procaryotes

Chapitre II. RELATIONS : Structure- Fonction de la Cellule

1. Biosynthèse des lipides et des protéines membranaires et des protéines de sécrétion
2. Cytosquelette : structure, synthèse et fonction
3. Mécanisme de la division cellulaire et la différenciation
4. Energétique chimique (synthèse l'ATP)
5. Croissance : étapes et développement, déterminisme et taille des cellules

VII. Sénescence et mort cellulaire

Chapter I. BIOMEMBRANE

1. Study methods
2. Composition of the membranes: Isolation, Composition

- Proteins
- Lipids
- Carbohydrates
- receivers

3. Membrane models
4. Membrane transport

- Eukaryotes
- Prokaryotes

Chapter II. RELATIONS: Structure-Function of The Cell

1. Biosynthesis of lipids and membrane proteins and secretory proteins
2. Cytoskeleton: structure, synthesis and function
3. Mechanism of cell division and differentiation
4. Chemical energetics (ATP synthesis)
5. Growth: stages and development, determinism and size of cells
6. Senescence and cell death

قائمة الأشكال

رقم الشكل	عنوان الشكل	الصفحة
1	أجزاء المجهر الضوئي المركب	9
2	مجهر المجال المضيء	10
3	مجهر المجال المظلم	10
4	المجهر المتألق	10
5	المجهر المستقطب	10
6	المجهر التشريحي	11
7	المجهر المتباين الأطوار	11
8	المجهر الإلكتروني	11
9	ملاحظة مجهرية للصانعة الخضراء بالمجهر الإلكتروني النافذ	11
10	ملاحظة مجهرية للصانعة الخضراء بالمجهر الإلكتروني الماسح	12
11	تقنية التصوير الاشعاعي الذاتي	13
12	تقنية الكسر بعد التجميد	15
13	التركيب الجزيئي للغشاء الخلوي	16
14	البروتينات المحيطية	17
15	البروتينات التكاملية	18
16	بعض أدوار البروتينات الغشائية	20
17	التركيب الكيميائي لبعض الاستيرولات	25
18	تحديد الجزء المحب للماء و الجزء الكاره للماء	27
19	سلوك الدسم في الماء	28
20	حركة جزيئات الدسم	29
21	النفاذية الاختيارية بتدخل طبقة الدهن الثنائية	30
22	جزء من الغشاء الخلوي يظهر الكربوهيدرات الغشائية	31
23	التركيب الكيميائي لبعض السكريات المشكلة للكربوهيدرات الغشائية	31
24	المستضدات الغشائية في نظام ABO	32
25	بعض أدوار الكربوهيدرات الغشائية	33
26	أنواع المستقبلات	34
27	آلية عمل المستقبل داخل الخلوي	35
28	المستقبلات المرتبطة بالقنوات	36
29	آلية عمل المستقبلات التيروزين كيناز	37
30	آلية عمل المستقبلات المرتبطة بالبروتين G	37
31	صورة توضح بعض الرسل الثانوي	38
32	آلية عمل الكألمودين	39

33	نقل الاشارة بتدخل انزيم محلق الأدينيل	40
34	بعض نماذج الغشاء الخلوي	43
35	عوامل ميوعة الغشاء	44
36	أحد أشكال البروتينات القنوية	46
37	أنواع بروتينات الحمل	46
38	أنواع النقل الغشائي	47
39	أنواع الانتشار البسيط	47
40	ظاهرة الحلول	47
41	ظاهرة الإنتشار الميسر	48
42	مضخة الصوديوم و البوتاسيوم	49
43	النقل الفعال الثانوي	50
44	مراحل الاخراج الخلوي	51
45	مراحل تركيب الأحماض الدهنية	54
46	موجز خطوات بناء البروتين	67
47	تنشيط الحمض الأميني	74
48	بدء بناء سلسلة بيبتيدية	74
49	اطالة سلسلة بيبتيدية	75
50	انهاء سلسلة بيبتيدية	75
51	طريقة اتحاد و فصل أجزاء الرايبوزوم عند البدء و الانتهاء من بناء البروتين	76
52	الهيكل الخلوي	77
53	صورة بالمجهر الالكتروني باستعمال الفلورة	77
54	أنواع الهيكل الخلوي	78
55	تنظيم خيوط و أنيبيات و خيوط الهيكل الخلوي	80
56	دورة حياة الخلية	82
57	نقاط التوقف و التدقيق في حياة الخلية	83
58	رسم توضيحي بين أطوار الانقسام الخيطي	88
59	مراحل الانقسام الاختزالي	89
60	تركيب و اماهة ATP	93
61	رسم تمثيلي لنموذج ATP	94
62	آلية عمل الأكسين في الاستطالة	99

قائمة الجداول

رقم الجدول	عنوان الجدول	رقم الصفحة
01	نسب الدسم الغشائية في بعض الغشية	28
02	بعض الأحماض الدهنية المشبعة	52
03	بعض الأحماض الدهنية غير مشبعة	52
04	جدول الشفرة الوراثية	69

مقدمة

يهدف علم وظائف الأعضاء الخلوية والجزيئية إلى توضيح الطريقة التي تعمل من خلالها الخلايا لتضمن دورها ومهمتها داخل الكائن الحي ، لأن الخلية هي أصغر وحدة بنائية و وظيفية في الكائن الحي. و كما يدرس أيضا الأساليب التجريبية المستخدمة لفهم المنظومة الهيكلية والوظيفية للخلية مثل نماذج الأغشية ، تكوين الأغشية ، النقل الغشائي ، الهيكل الخلوي ، انقسام الخلايا والتمايز ، المستقبلات الغشائية و آلية استقبال الخلايا، النمو والتطور وموت الخلايا أيضًا. وهذا من أجل توضيح التخصص الخلوي هيكلا ووظيفة

القسم 1: الغشاء الحيوي Biomembrane

تحتوي الخلية على عدد من الأغشية الخلوية التي تعمل على عزل السيتوبلازم وبعض العضيات الأخرى (كالنواة و الميتوكوندري و الكلوروبلاست ....الخ) بعضها عن بعض، وتهيئ لها بيئات صغرى لتأدية وظائفها الحيوية بصورة صحيحة وبدون تداخل، ويمثل الغشاء الخلوي أو ما يسمى بغشاء الخلية الجزء الخارجي الرقيق الذي يحيط بالخلية و بعضياتها (السيتوبلازم و العضيات) ويعزلها عن محيطها الخارجي .

I. طرق الدراسة

تتشارك جميع الكائنات الحية في الوحدة البنائية و الوظيفية و المتمثلة في الخلية، حيث اكتشفت الخلية لأول مرة على يد روبرت هوك في 1665. عندما درس شرائح رقيقة جداً من الفلين وشاهد عددا كبيرا من المسام الصغيرة التي تشبه خلية النحل .وبسبب هذا التشابه، أسماها خلية .ومع ذلك، لم يكن هوك يعرف حقيقية بنية الخليةأو وظيفتها، أما انطوني فان ليفينهوك أول رجل يشاهد الخلايا الحية تحت المجهر، وقام بتسمية الكائنات الدقيقة

تعَد الخلايا الوحدات الأساسية للمخلوقات الحية جميعها. وتوجد بأشكال وحجوم مختلفة. كما تختلف بناءً على الوظيفة التي تؤديها في المخلوقات الحية. تشترك جميع الخلايا في صفة شكلية هي الغشاء الخلوي. و لدراسة الغشاء الخلوي هناك العديد من الطرق التي استخدمت سابقا نذكر من بينها:

1. الدراسة المجهرية :

عرفت الخلية باستعمال المجهر الضوئي ولكن معرفة التركيب الدقيق فلم يعرف الا بالمجهر الالكتروني. ان كلمة المجهر microscope هي كلمة اغريقية تتكون من مقطعين هما:
Mirco=small صغير skopin= to see or to look ينظر او يشاهد

(المِجهَر) الميكروسكوب هو جهاز لتكبيرالأجسام الصغيرة التي لا يمكن رؤيتها بالعين المجردة أو لإظهار التفاصيل الدقيقة للأشياء من أجل اكتشاف تكوينها و دراستها، و العلم المهتم بإستكشاف الأجسام الصغيرة أو التفاصيل الدقيقة للأشياء بواسطة هذة الأجهزة يسمي علم المجهريات. و كلمة "مجهرية" أو "مجهري" تستخدم لوصف الشيء الذي لا يمكن رؤيته إلا بمساعدة المجهر.

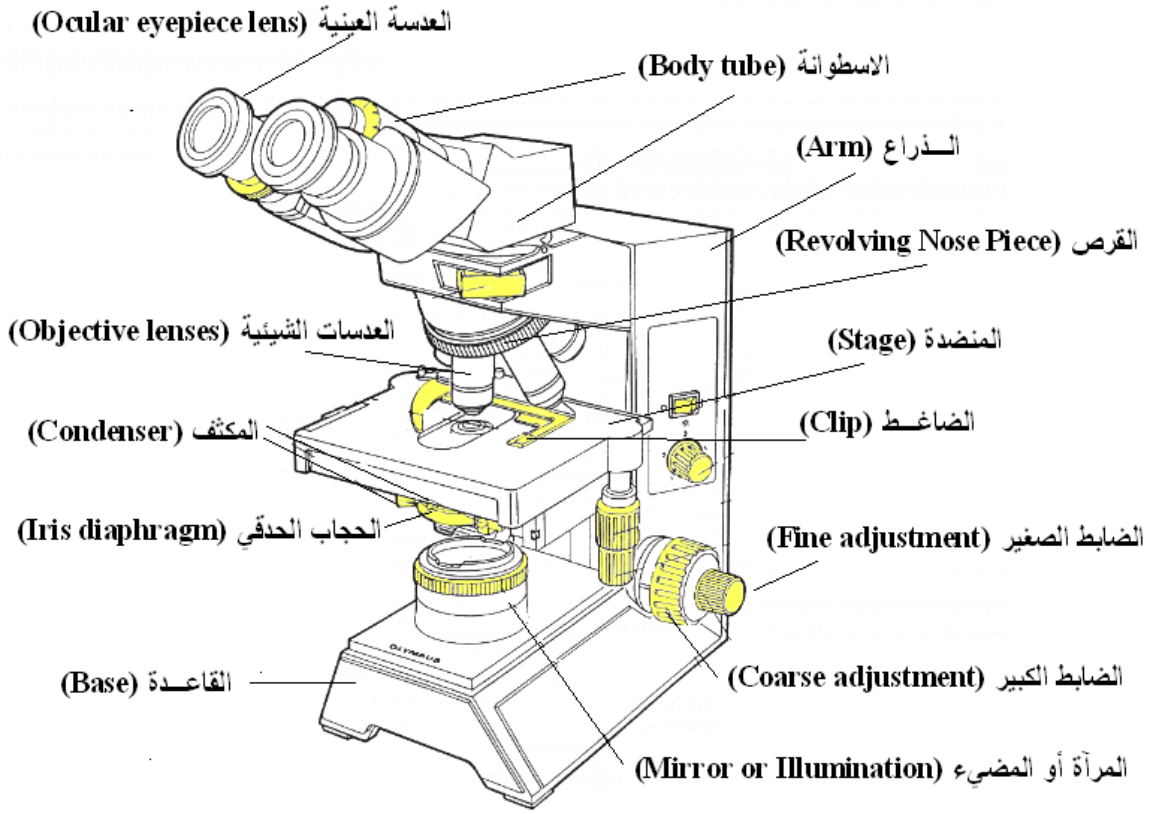
هناك أنواع كثيرة من المجاهِر، أكثرها شيوعاً وأقدمها إكتشافاً هي المجاهِرُ البصرية أو الضوئية التي تعتمد علي استخدام خصائص الضوء في تكبير الأجسام أو إظهار تفاصيلها الدقيقة ومكوناتها. ومن المجاهر الضوئية ما هو بسيط وما هو مركب.

أما المجهر البسيط فهو عبارة عن أي جهاز فيه مرحلة واحدة فقط من مراحل تكبير الصورة - وهذا يعني ، منظومة واحدة فقط من العدسات ، و التي قد تتكون من عدسة واحدة فقط أو مجموعة عدسات مرتبطة بعضها في

نظام عمل وظيفي. ولهذا فإن أدوات بصرية كثيرة مثل العدسة المكيرة و نظارات القراءة و عدسة الجواهر تعتبر مجاهر بسيطة وبفضلها نحصل على صورة مكبرة للجسم.

و أما المجهر المركب فيتكون علي الأقل من منظومتين مختلفتين و منفصلتين من العدسات. المنظومة الأولي هي عبارة عن عدستين أو مجموعة من العدسات يتم توجيهها نحو الجسم المراد تكبيره و تقوم بتكوين صورة حقيقية مكبرة للجسم أعلي بؤرة المنظومة الثانية من العدسات. و تقوم المنظومة الثانية و هي تتكون في الغالب من عدستين علويتين بزيادة تكبر صورة الجسم الحقيقية التي كونتها المنظومة الأولى.

1. 1. أجزاء المجهر الضوئي المركب



شكل (1): أجزاء المجهر الضوئي المركب

1.1. أنواع المجاهر

- **مجهر المجال المضيء**

وفى هذا النوع من المجاهر الحقل الميكروسكوبي مضيئًا إضاءة كاملة، وبقية الأجسام المفحوصة تبدو داكنة أومصبوغة. ويصل أقصى تكبير إلى 1000مرة

فمجهر الحقل المضيء هو عبارة عن مجهر مركب ويتكون من نوعين من العدسات: العدسة العينية ، والعدسة الشيئية ويستخدم أشعة الضوء المرئي كمصدر لإضاءة الجسم المفحوص، ويمكننا بواسطة هذا النوع من المجاهر دراسة كائنات متناهية الصغر إضافة إلى دراسة بعض تفاصيلها الدقيقة أحيانًا. ونحصل على هذه التكبيرات عندما تمر أشعة الضوء (من مصدر الإضاءة) خلال المكثف الذي يوجهها بدوره لكي تسقط على الجسم المفحوص. وتمر الأشعة من خلال الجسم المفحوص لكي تدخل إلى العدسة الشيئية والتي تكبر العينة ثم تعمل العدسة العينية مرة أخرى على مضاعفة هذا التكبير لكي نصل إلى التكبير النهائي.

الشكل(2): مجهر المجال المضيء

- **مجهر المجال المظلم**

يستخدم هذا النوع لدراسة العينات الحية غير المصبوغة، إما لأن الصبغ يؤثر في مكونات العينة ويفقدها وضوحها، أو لغرض دراسة الكائنات في صورتها الحية. بحيث لا يصل أي ضوء للعين الا في الجسم الموجود على مسرح المجهر وتكون ارضية الشريحة معتمة تماما ويتركب هذا المجهر من نفس

الشكل(3): مجهر المجال المظلم

الأجزاء الموجودة في مجهر المجال المضيء باستثناء نوع المكثف .

- **المجهر المتالق**

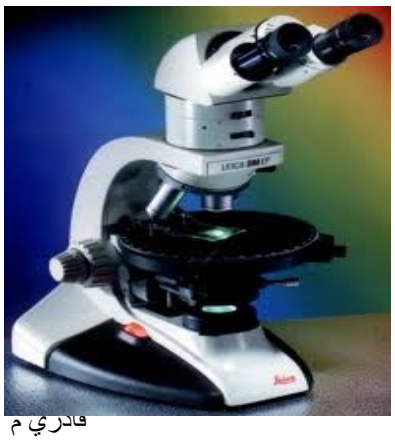
يعتمد مبدا عمله على اساس امتصاص الطاقة من قبل أي جسم و تحويل هذه الطاقة الى ضوء يتألق، حيث للجسم القدرة على امتصاص أشعة الضوء ذات الموجات القصيرة غير المرئية، ثم تطلق أشعة ضوئية ذات موجات أطول ولونًا مميزًا، وتسمى هذه الظاهرة الظاهرة الفلورسينية Fluorescence.

الشكل(4): المجهر المتألق

- **المجهر المستقطب**

يستخدم المجهر المستقطب للتميز بين المواد ذات قوة انكسار مزدوجة حيث تغير

اتجاه تذبذب الشعاع الضوئي عند فحصها وبعض هذا الضوء يمر من خلال الموشور المحلل مسببا اضاءة الجسم ، ومن امثلة المواد ذات قوة انكسار



الشكل(5): المجهر المستقطب

مزدوجة الالياف النباتية مثل القطن والكتان والالياف الغراوية و المادة البينية للعظم والالياف العضلية المخططة .

- **المجهر المتباين الأطوار**

الشكل(6): المجهر المتباين الأطوار

وهو مجهر ضوئي عادى متخصص لفحص العينات الحية غير مثبته وغير معاملة بالصبغات . يعمل هذا المجهر على أساس أن الأجزاء المختلفة لشيء ما لها معاملات انكسار مختلفة للضوء. فيؤدي إلى حدوث تباين فتظهر الصور واضحة بالخلفيات يمكن التحكم في زوايا سقوط الضوء لإحداث التباين ، و الفرق بين المجهر المظلم و المجهر متباين الاطوار يكمن في أن حزمة الضوء للمجهر المظلم تكون بزاوية واحدة أما مجهر تباين الأطوار فيكون بزوايا مختلفة

- **المجهر التشريحى**

الشكل(7): المجهر التشريحي

لهذا المجهرعدسة أوعدستان من العدسات العينية وعدسة شيئية مختلفة التكبيرات ويستعمل هذا المجهر لفحص الحيوانات والنباتات الصغيرة وأجزائها التي لانستطيع مشاهدتها بوضوح بالعين المجردة وللحاجه إلى عمل مقاطع رقيقه في الكائن الحي، ويتراوح مدى تكبيره من 6 -50 مرة

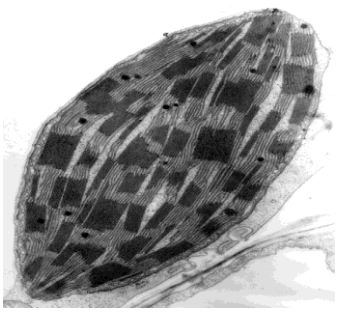
- **المجهر الإلكتروني**

يستخدم للحصول على تفاصيل دقيقة جدا للعينة المفحوصة، مقارنة مع ماهو متاح بالمجهر الضوئي نتيجة لاستعمال موجات إلكترونية ذات أطوال موجات قصيرة جدا، بدلا من موجات الضوء العادي فى إضاءة الجسم المفحوص، مما يعطى قدرا أكبر من قوة التمييز باستعمال المجهر الضوئي حيث يمكن الوصول إلى تكبيرات تزيد عن مليون مرة. و المجهر الالكتروني نوعان :

الشكل (8): المجهر الإلكتروني

- **المجهر الالكتروني النافذ**

وهو من أول المجاهر الالكترونية التي تم استخدامها في دراسة الخلية حيث بدأ العلماء باستخدام هذا النوع من المجاهرالالكترونية في الخمسينات من القرن الماضي، وقد كان للمجهر الالكتروني النافذ الدورالكبير في دراسة التركيب الدقيق للخلية واكتشاف العديد من عضياتها المتناهية في الصغر والتي كان من المتعذر رؤيتها بواسطة المجهر الضوئي، يتكون المجهر الالكتروني النافذ



الشكل (9): ملاحظة مجهرية للصانعة الخضراء بالمجهر اللاكتروني النافذ

منمصدر الكترونات والذي تنبعث منه حزمة مكثفة من الالكترونات تمر خلال مكثف ثم تخترق حزمة الالكترونات العينة المراد فحصها والتي يشترط أن يتراوح سمكها بين

0.01 – 0.2ميكرومتر، ثم تمر الالكترونات بالعدسات الكهرومغناطيسية الشيئية فالعدسات الكهرومغناطيسية العينية حتى تصل إلى المسرح وهو عبارة عن شاشة فلوروسنتية والتي تصطدم بها الالكترونات وعليها تظهر صورة العينة فالأجزاء الكثيفة من العينة والتي لم تخترقها الالكترونات يمكن رؤيتها بألوان داكنةأما الأجزاء الرقيقة والتي نفذت منها الالكترونات فيمكن رؤيتها بألوان فاتحة وهكذافان درجة التباين والوضوح تعتمد على كمية الالكترونات النافذة خلال العينة .

- **المجهر الالكتروني الماسح**

من المجاهر الحديثة، تركيب المجهر الالكترونيالماسح يشبه المجهر الالكتروني النافذ من حيث مصدر الإضاءة والعدسات المستخدمة إلا أنه يختلف عن النافذ في كيفية إظهار صورة العينة حيث يعتمد إظهارالصورة في هذا النوع من المجاهر الالكترونية على الالكترونات المرتدة من على سطح العينة لتظهر على شاشة تلفزيونية وعادة ما يستخدم المجهر الالكتروني الماسح في دراسة العينة كاملة أو جزء منها.

الشكل(10) : صورة لملاحظة مجهرية للصانعة الخضراء (بالمجهر اللكتروني

2. ملاحظة حية :

قد تدرس الخلايا الحية و هي في الجسم و ذلك بعد استقصاء المنطقة المراد فحصها و تثبيت مخدع معدني مزود بعدسة يمكن من خلالها مشاهدة الخلايا او زراعة خلايا خارجية و مراقبة نموه و تغيراته .

3. زراعة الأنسجة :

أي زراعتها خارج الجسم في أنابيب اختبار باستعمال محيط غذائي ملائم يتفق مع هدف الدراسة فزراعة الأنسجة لا تستخدم فقط لملاحظة التغيرات المورفولوجية بل أيضا لدراسة الفعاليات الفيزيولوجية و الكيميائية للخلايا .

4. التجزئة الخلوية :

و هي احدى الطرق الرئيسية في الوقت الحاضر لدراسة التراكيب المختلفة للخلية و ذلك بفصل مكوناتها يتم ذلك عن طريق :

- **سحق الخلية**:تستخدم هذه الطريقة من أجل تمزيق أغشية الخلايا ليسهل فصل العضيات ويتم الهرس بواسطة الهراسة Homogenizerوهي عبارة عن أنبوبة زجاجية خاصة ومدقة معدنية أو زجاجية في الأنبوبة، كما يمكن أيضاً إجراء الهرس بإستخدام الخلاطأو في مهراس هاون .

- **الصدمة الحلولية :** و ذلك بوضع الخلية في محلول ناقص اسموزية مما يسبب دخول الماء اليها و بالتالي حدوث صدمة حلولية
- **الأمواج فوق صوتية :**هو وسيلة فعالة لتمزيق الأغشية الخلوية، وهذا التأثير يمكن أن تستخدم لاستخراج ما بداخل الخلية .
- **المهاجمة الانزيمية :** استعمال انزيمات نوعية لمهاجمة الغشاء
- **الطرد المركزي :** هو أحد الطرق الرئيسية في الوقت الحاضر في دراسة التراكيب المختلفة للخلية و ذلك بفصل مكوناتها عن طريق وضعها في انبوب ثم جعلها تدور بسرعة في حركة نابذة ثم تترسب في القعر بسرعات مختلفة .

5. طريقة الوسم بالعناصر المشعة :

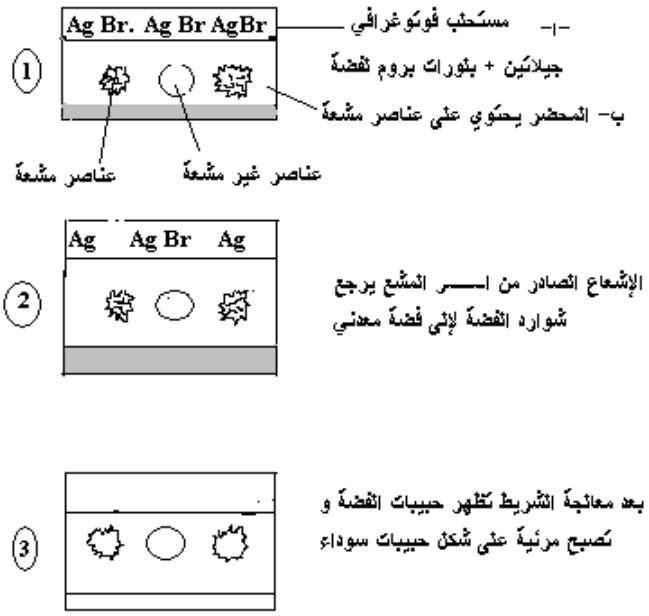
تعتمد هذه الطريقة على استعمال النظائر المشعة للعناصر الكيميائية التي تدخل في تركيب المكونات الحية وهي على سبيل المثال C^{14}،O^{18}، N^{18} ، H^3 ويهدف من خلال هذه العملية معرفة دور عضيات الخلية أو البحث عن تمركز مادة أو جزيئات معينة في الخلية .

6. الفحص الكيميائي المناعي الخلوي : (الفلورة المناعية)

تعتمد هذه الطريقة على تفاعل الأجسام المضادة مع المستضدات حيث يتم أولا اتحاد الأجسام المضادة مع مواد مفلورة ثم تزرع في الجسم و عند الفحص بالمجهر الخاص لهذا الغرض فتضهر المناطق التي وصل فيها التفاعل كمناطق اشعاع .

7. طريقة التصوير الإشعاعي الذاتي :

تعتمد على مبدأ الوسم بالعناصر المشعة حيث يتم الكشف أو تحديد مواقع الجزيئات أو العضيات الموسمة وذلك بتغطية المحضر بشريط حساس وهذا في غرفة مظلمة. والشريط الحساس عبارة عن مستحلب فوتوغرافي يتكون من بلورات بروم الفضة AgBr والجيلاتين فينطبع الشريط الحساس بواسطة الإشعاعات الصادرة عن العناصر المشعة والداخلة في تركيب الجزيئات الخلوية حيث ترجع شوارد الفضة باكتسابها لل (e-) الصادر عن العنصر المشع في صورة إشعاعات بيتا (β) وبعد معالجة الشريط الحساس



الشكل (11): تقنية التصوير الاشعاعي الذاتي

بالتحميض والتثبيت تظهر الفضة على شكل حبيبات (بقع) سوداء تدل على أماكن تواجد المادة المراد الكشف عنها.

8. الفحص الوراثي الخلوي:

يتم عندما تكون الخلية في حالة انقسام و بالتحديد في الطور الاستوائي حيث تأخذ الكرموسومات الشكل المثالي و يتم ايقاف الانقسام بواسطة مادة كيميائية و هي الكولشيسين ، كما تصبغ الكرموزومات بصبغة معينة حيث تؤدي إلى اظهار المورثات على شكل اشرطة .

9. الكروموتوغرافيا

تعرف الطرق الكروماتوغرافيا بأنها عبارة عن عمليات فصل للمواد الممتزجة والتي تتوزع بين طورين أحدهما ثابت والآخر متحرك يمر خلال الطور الثابت، فعند تحميل مزيج من المركبات على سطح الطور الثابت(الذي هو عبارة عن مادة دامصة) ثم جرف هذه المركبات بواسطة تيار من غاز أو سائل ، فإن مكونات المزيج ستنجرف بسرعات مختلفة وتتو زع على طول الطور الثابت بشكل يعتمد على قوة ادمصاصها . وهذه العملية ستؤدي إلى تشكل مناطق منفصلة لكل مكون من مكونات المزيج .

10.الهجرة الكهربائية :

هي تقنية تستخدم لفصل الاحماض النووية RNA & DNA أو جزيئات البروتين .وذلك بإستخدام تيار كهربائي يعمل على الجل لفصل الجزيئات المستهدفة على أساس الوزن .ويعتمد الجهاز على القوة الكهرو حركية التي تستخدم لتحريك الجزيئات(العينة) من خلال الجل .بوضع الجزيئات(العينة) في فتحات داخل الجل و يتم تشغيل التيار الكهربائي ، تتحرك الجزيئات بطريقة صفوف بمعدلات مختلفة ، وعادة ما تحدد بالوزن ، في اتجاه القطب الموجب اذا كان سالبا أو في اتجاه القطب السالب اذا كان موجبا

11. طريقة القطع بعد التجمد Cryofractures

تعتمد هذه الطريقةعلى مبدأ التجميد السريع للمحضر ثم كسره في وسط مفرغ من الهواء ثم إبراز تضاريس سطح الكسر بتبخير هذا الأخير ثم تظليله للحصول على قالب يفحص بالمجهر الإلكتروني.

تهدف هذه التقنية إلى تحسين ملاحظة المكونات الصغيرة الأبعاد و بشكل خاص التضاريس و السطوح الخلوية.

تتضمن تقنية الكسر بالتبريد (Cryofracture) عدة مراحل، بما في ذلك:

تحضير العينة: يتم إعداد العينة المراد دراستها بتقنية الكسر بالتبريد عن طريق غسلها ومعالجتها بمحلول يحتوي على مواد حافظة تحميها من الضرر خلال التجميد.

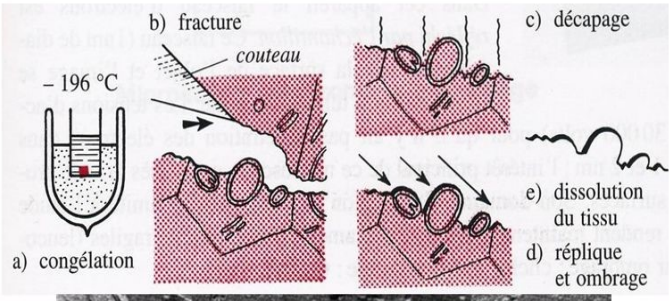
التجميد السريع: يتم تجميد العينة بسرعة في سائل تبريد مثل النيتروجين السائل لمنع تكوين بلورات الثلج التي يمكن أن تلحق ضررًا بالخلايا.

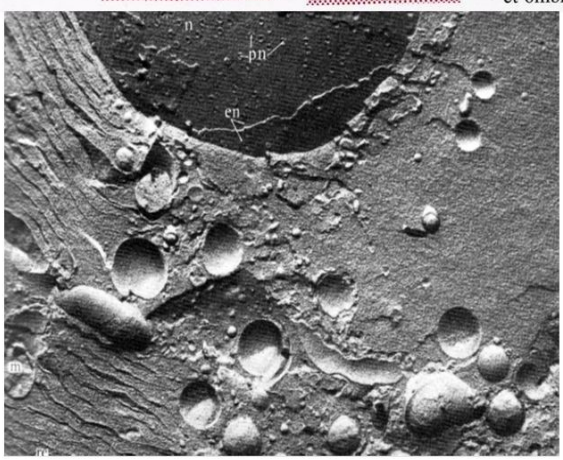
الكسر: يتم كسر العينة المجمدة بواسطة أدوات خاصة مثل جهاز كرايو-ألترامايكروتوم أو جهاز كسر العينات بالتبريد .(cryo-fracture device) يكشف الكسر عن الجزء الداخلي من الخلايا بما في ذلك الغشاء الخلوي.

التعرية: يتم معالجة السطح المكسور للعينة بمحلول مثل الأسيتون لإزالة أي ثلج زائد وكشف تفاصيل البنية الداخلية للخلايا والغشاء الخلوي.

التكرار: يتم تطبيق طبقة رقيقة من المعدن مثل البلاتين أو الكربون على السطح المكسور باستخدام تقنية يسمى صب النسخة .(replica casting) يتم بعد ذلك تقشير السطح المطلي بالمعدن لإنشاء نسخة من السطح المكسور، والتي يمكن عرضها تحت المجهر الإلكتروني.

المراقبة: يتم دراسة النسخة أو السطح المكسور الأصلي تحت المجهر الإلكتروني لدراسة بنية ووظيفة الغشاء الخلوي وغيرها من المكونات الخلوية.





Une portion de cellule observée au MET après cryofracture

الشكل (12): تقنية الكسر بعد التجميد

II. تركيب الغشاء الخلوي

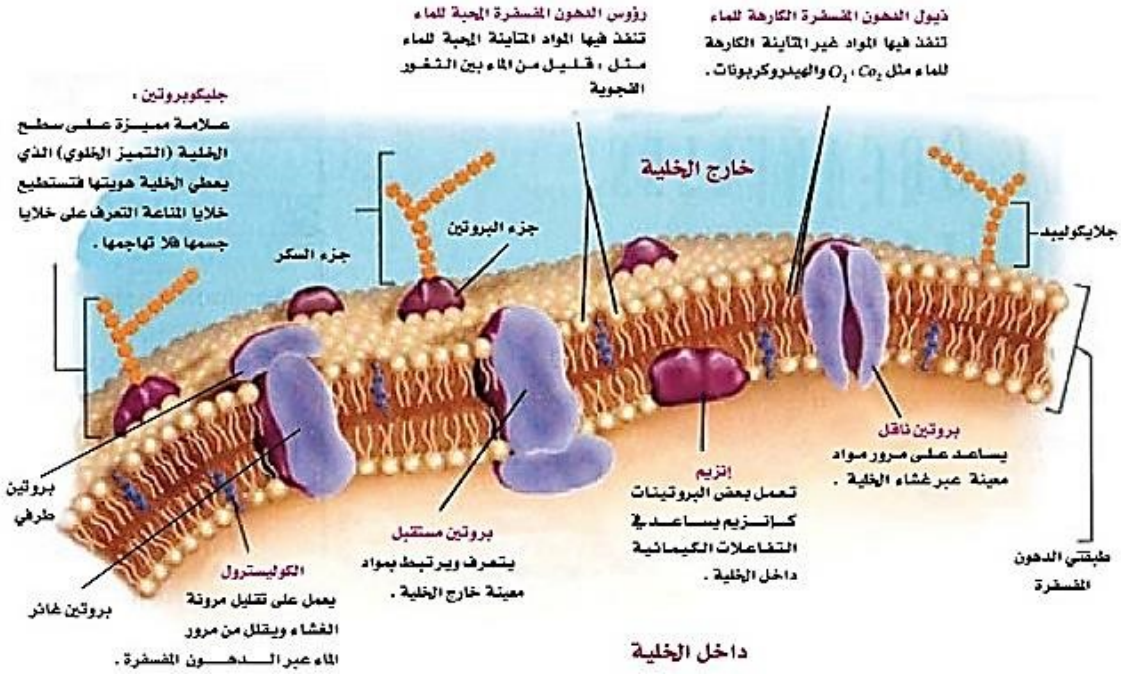
يمثل الغشاء الخلوي membranecellulaire) الجزء الخارجي الرقيق الذي يحيط بالخلية (السيتوبلازم و العضيات) ويعزلها عن محيطها الخارجي ، مكونا حاجزا غشائيا ذو نفاذية اختيارية perméabilité) (sélectiveيسمح بنفاذ بعض المواد من خلاله بسهولة ، و البعض الآخر بصعوبة ، وقد لا يسمح بمرور مواد أخرى بتاتا في ظروف معينة أو دائما ، يبلغ سمكه من 7 – 10 نانومتر حيث لا يلاحظ إلا بالمجهر الالكتروني على شكل طبقتين داكنتين سمكهما 2 نانومتر بينهما طبقة نيرة سمكها 3,5 نانومتر

تعد الأغشية الخلوية ذات تراكيب متغيرة باستمرار وغير ثابتة ، فهي تتغير بين لحظة وأخرى ومن موقع خلوي لآخر ، ولا يمكن مشاهدتها بالمجهر الضوئي ، لذلك تباينت الآراء فيها وافترضت عدة أنماط (نماذج) للغشاء البلازمي تطورت حسب وجهة نظر الباحث وطبيعة الانتقادات الموجهة لها . واعتمد تركيبها بشكل خاص على تحليل الصورة الناتجة عن المجهر الإلكتروني فضلا عن بعض الخصائص الكيميائية و الفيزيائية .فمثلا لوحظ أن المواد التي تذوب في الشحوم تنفذ بسهولة من خلال الغشاء البلازمي ولهذا استنتج بان الشحوم تشترك في تركيبه وبما أن المواد القابلة للذوبان في الماء لا تذوب في الشحوم وتمر بسهولة عبر الغشاء لذا افترض وجود ثقوب صغيرة في هذا الغشاء تسمح بنفاذ المواد ذات الجزيئات الصغيرة كالتي تذوب في الماء . كما وجد أيضا أن الأيونات المشحونة كهربائيا تنفذ من خلال الغشاء وأنه سهل الابتلاع (توتره السطحي ضعيف) لذلك اقترح وجود طبقات من البروتين تحمل مجاميع كيميائية مختلفة على سطح الغشاء ، وهكذا افترضت عدة نماذج توضح تركيب الغشاء البلازمي آخرها النموذج الفسيفسائي المائع لسنجر ونيكلسن (model de mosaique fluide de Singer &Nicolson) والذي يعتبر أفضل نموذج مقترح في الوقت الحاضر

1. التركيب الكيميائي للغشاء الخلوي:

تتكون الأغشية البلازمية ، بشكل عام من البروتينات والدسم ونسبة قليلة من الكربوهيدرات ، وتكون السيادة غالبا للبروتينات على جميع المركبات الأخرى

2. التركيب الجزيئي للغشاء الخلوي



الشكل (13): التركيب الجزيئي للغشاء الخلوي

1.2. البروتينات الغشائية Protéines membranaires

تشكل البروتينات المكونات الرئيسية لمعظم الاغشية البيولوجية ولها وظائف متعددة فهي تساهم في أغلب أدوار الغشاء والبروتينات الغشائية نوعان هما:**بروتينات تكاملية و بروتينات محيطية**

أ- البروتينات الغشائية المحيطية (الخارجية) (Péripherale Membrane protéine PMP (extrinsèque)

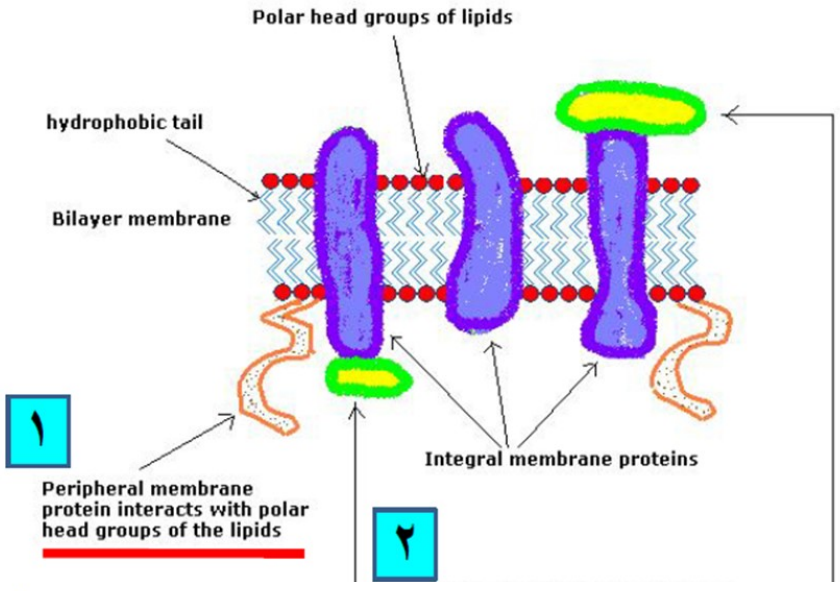
تشمل البروتينات التي تغطي مناطق معينة من طبقة الدهن الثنائية ولا تخترقها وتشكل نسبة تقل عن 30% من مجموعة البروتينات الغشائية وتتميز بما يلي:

1- تكون مرتبطة ارتباطاً ضعيفاً بالغشاء البلازمي بحيث يمكن فصلها بسهولة.

2- تذوب في المحاليل المائية.

3- تكون غنية بالأحماض الأمينية التي تمتلك سلاسل جانبية محبة للماء (Hydrophilic) التي تسمح بالتفاعل مع الماء المحيط بها ومن السطح القطبي لطبقة الدهن الثنائية الجزيئات.

4- تمتلك البروتينات المحيطية عند السطح الخارجي للغشاء سلاسل من السكريات



الشكل (14): البروتينات المحيطية

الشكل (14) : البروتينات المحيطية PMP

ب -البروتينـــــات الغشـــــائية التكامليـــــة (الداخليـــــة) Membrane Intégrale(IMP

(protéine(intrinsèque

بروتينات غشائية لا تتجزأ وتنقسم الى قسمين:

- البروتينات Intégralepolytopicهي ما تسمى ب "بروتينـات عبـر الغشـاء" , تمتـد عبـر الغشـاء مـرة واحدة على الاقل
- البروتينات Intégralemonotopicهي بروتينات الغشاءالتي تعلق على جانب واحد فقط مـن الغشـاء و لا تمتد طول الغشاء

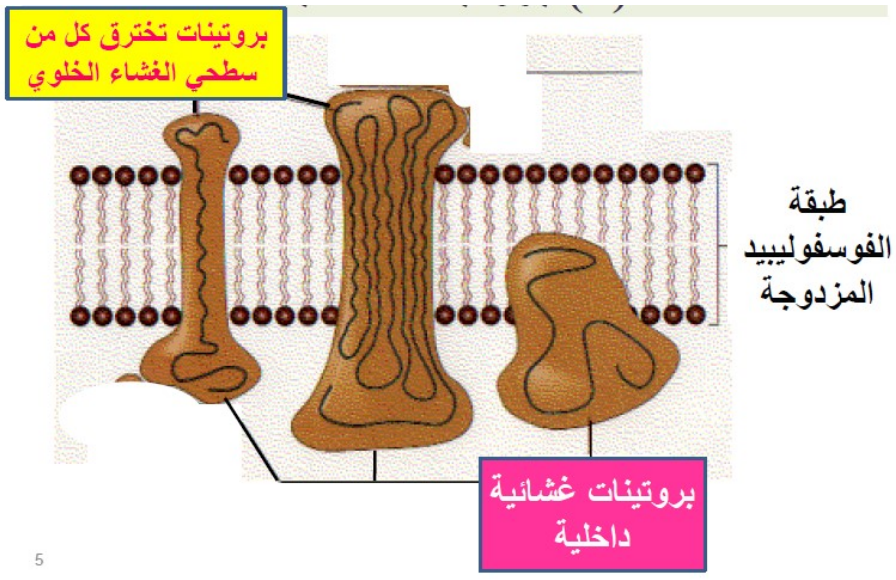
وهذه البروتينات يكون اجزاء منها مغمورة في طبقة الدهن الثنائية واجزاء اخرى مواجهة لاحد السطحين (الخارجي او الداخلي) او كليهما ويشكل هذا النوع من البروتينات الغشائية نسبة تزيد على 70% وتتميز بما يلي:

1- تكون مرتبطة ارتباطاً وثيقاً بالغشاء البلازمي لذلك تتطلب طرقاً معقدة لعزلها ويستعمل لهذا الغرض مواد صابونية Detergent

2- لاتذوب في المحاليل المائية

3- الاجزاء البارزة منها على السطح الخارجي للغشاء ترتبط مع الكاربوهيدرات لتكون البروتينات السكرية.

4- تكون غنية بالأحماض الأمينية التي تمتلك سلاسل جانبية محبة للماء (Hydrophilic) ((خاصة تلك الاجزاء من البروتين البارزة من طبقة الدهن الثنائية) واخرى كارهة للماء (Hydrophobic) ((خاصة تلك الاجزاء من البروتين المغمورة في طبقة الدهن الثنائية)) أي انها تشبه الدهون الغشائية بكونها مزدوجة الألفة



الشكل(15): البروتينات التكاملية IMP

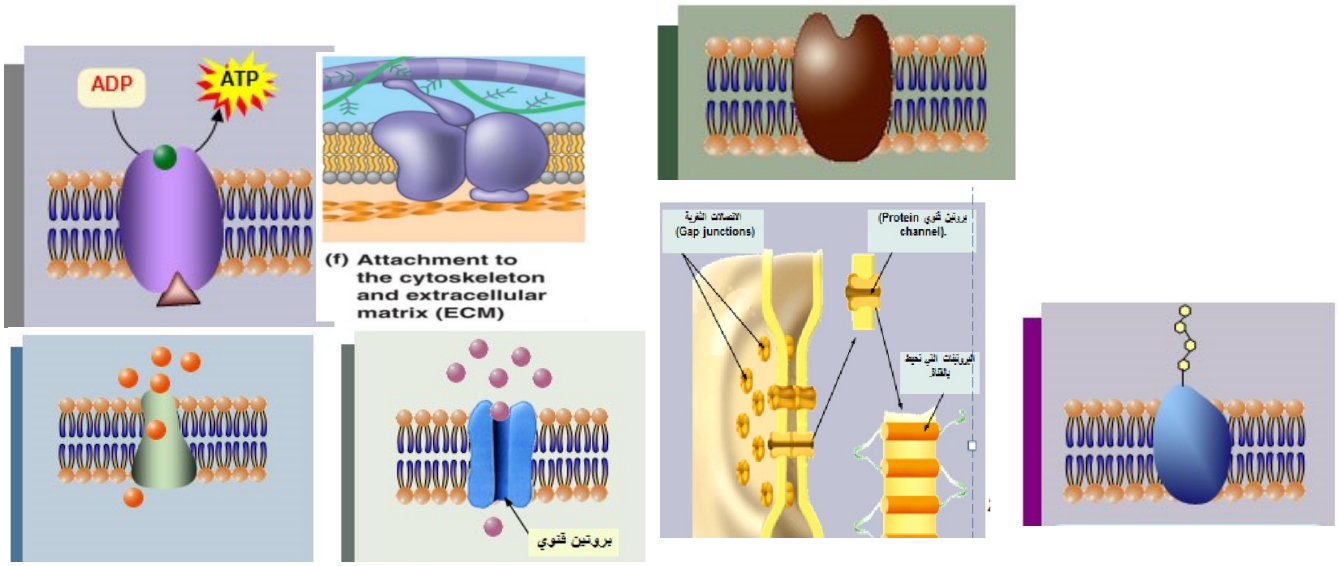
ملاحظـــة: لقـــد اثبـــت أن البروتينـــات الغشـــائية لـــديها القابليـــة للحركـــة و هـــي حركـــة جانبيـــة عند تنمية الخلايا في مزرعة نلاحظ اتحاد الخلايا خلية بخلية اخرى بين فتره واخرى لتكوين خلية اكبر ويزداد تذبب الاتحاد الخلوي في المزرعة الخلوية بدرجة كبيرة باضافة فايروس يسمى Sendai Virus حيث ان وجود هذا الفيروس قد يعمل على احداث اتحاد للسلالات المختلفة للخلايا منتجة خلايا هجينية HybridCells او تسمى خلايا متباينة النواة Heterokaryon وقد استغل كل من فراى D.Frye وايديدن Edidin هذه الظاهرة لاثبات ان البروتينات الغشائية قد لا تبقى ثابتة المواقع في الغشاء بل قد تتحرك جانبياً خلال طبقة الدهن الثنائية حيث عمل فراي وايديدن على اتحاد خلايا الانسان والفأر لتكوين خلايا متباينة النواة مستعملين معلمات (Labbled) من الاجسام المضادة المستحثة توزيع البروتينات الغشائية لخلايا الانسان والفأر في الخلية متباينة النواة خلال الفترة الزمنية التي تعقب الاتحاد فعند بداية الاتحاد تكون البروتينات الغشائية لخلايا الانسان والفأر على التعاقب محصورة بأنصافها في الخلية الهجينية ولكن في اقل من ساعة واحدة يصبح كلا نوعي البروتينات الغشائية موزعة بصورة منتظمة في كل الغشاء

دور بروتينات الغشاء

1- النقل النشط و النقل السلبي الميسر، حيث تكون البروتينات على شكل
   - قنوات بروتينية مفتوحة باستمرار لتسمح بمرور الأيونات أو الخاصة بنقل الماء Aquaporine .
   - قنوات مبوبة تفتح فقط استجابة لمؤثرات كيميائية وكهربائية و ميكانيكية
   - بروتينات حاملة ناقلة للجزيئات الكبيرة حيث تغير هذه القنوات من شكلها بهدف نقل الجزيئات
   - المضخات التي تعمل على نقل الجزيئات عكس تدرج التركيز باستهلاك طاقة
2- في الخلايا الحيوانية تلعب البروتينات دور مناعي و ذلك من خلال ظاهرة" تعرف الخلايا على الخلايا"،وظاهرة" التعرف المزدوج و ذلك من خلال المستضدات و مولدات الضد و معقد التوافق النسيجي .CMH، TCRو BCR
3- الاتصال بالهيكل الخلوي و السائل بين خلوي الCytoskeleton+ Extracellular Matrix

البروتينات البينية تتقيد ضمن الغشاء بواسطة شبكة بروتينية ممتدة تحت الوجه الداخلي للغشاء ان هذه الشبكة تتلازم مع نظام من الخيوط والأنيبيبات الدقيقة السايتوبلازمية في العديد من الخلايا مكونة الهيكل الخلوي

4- مستقبلات غشائية تعمل على استقبال مواد حيوية مثل والنواقل الكيميائية والهرمونات. ارتباط هذه المواد الحيوية بهذه البروتينات يؤدي إلى استجابة هذه المستقبلات بطرق متنوعة تؤدي إلى تغيرات ضمن الخلية له نتائج متعددة.
5- تلعب البروتينات الغشائية دور انزيمي .
6- الربط بين الخلايا مثل الوصلات البلازمية



الشكل (16): بعض أدوار البروتينات الغشائية

2.2. الدسم الغشائية Lipides membranaires

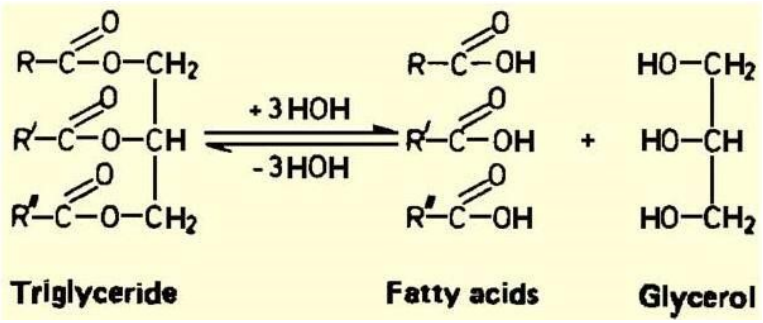
الدسم هي استرات لأحماض دهنية مع كحول ، حيث أن الأحماض الدهنية fattyacids أو acides gras هي أحماض تحتوي على 4 – 36 ذرة كربون و تتكون من مجموعة الكربوكسيل و سلسلة هيدروكربونية غير متفرعة قد تكون مشبعة اي لا تحتوي على رابطة مزدوجة أو غير مشبعة أي تحتوي على روابط مزدوجة صيغتها العامة CnH_2nO_2 و يرمز لها كذلك $C_nH_{2n-2x}O_2$ حيث n عدد ذرات الكربون و X هو عدد الروابط المزدوجة.

و تقسم الدهون حسب الوظيفة إلى

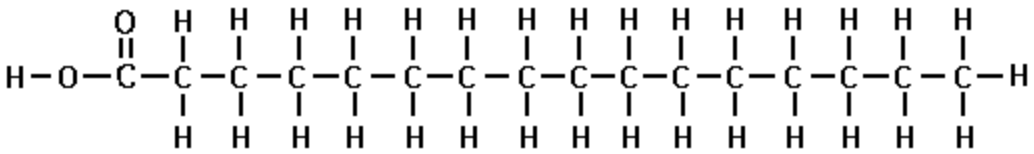
1.2.2. دهون خزنية Storage lipids و تضم بالدرجة الأولى الجليسيريدات الثلاثية TG و بعض الشموع Waxes

أ. **الجليسيريدات الثلاثية**

و هي استرات لثلاث احماض دهنية مع الجليسيرول و قد تكون متجانسة أو غير متجانسة عادة في الخلايا الحيوانية تكون الدهون المخزنة صلبة و هذا لاحتوائه على الأحماض الدهنية المشبعة بينما في النبات فتكون سائلة و هذا لأنها غنية بالأحماض الدهنية غير مشبعة



ب. **الشموع** : هى استرات الأحماض الدهنية مع كحولات اخرى غير الجليسرول تكون هذه الكحولات طويلة السلسلة و هي أكثر صلابة من الجليسيريدات الثلاثية مثل شمع النحل الذي يتكون من حمض البالميتيك و كحول مشبع مكون من 30 ذرة كربون



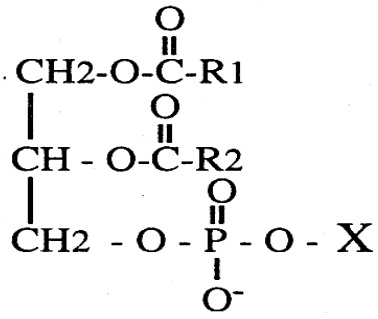
Palmitic Acid

2.2.2. الدهون التركيبية (المكونة للأغشية)

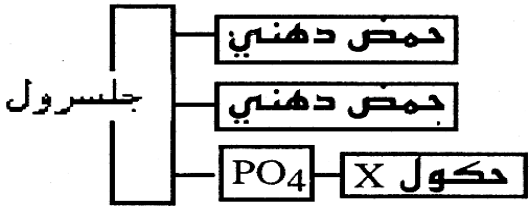
تتكون الأغشية الحيوية من طبقة مزدوجة من الدهون مكونة حاجز يمنع نفاذ المركبات القطبية و الأيونات و تنتمي الدهون المكونة للغشاء من عدة اقسام و ذلك حسب نوع الكحول المرتبط بالأحماض الدهنية (جليسيرول أو سفنجوزين) و كذلك حسب وجود مكونات اخرى مثل الفوسفات و السكر و نضرا للتداخل بين الأقسام فإن انواع من الدهون تنتمي إلى اكثر من قسم و على كل يمكن تقسيم الدهون الغشائية إلى

أ. **الفوسفوجليسيريداتPhosphoglycerides**

و هي دهون فوسفاتية تحتوي على الجليسيرول و تتكون من اتحاد حمضين دهنيين في الأوضاع 1 و 2 و مجموعة الفوسفات في الوضع 3 بالاضافة إلى الكحول الذي يرمز إليه بحرف X



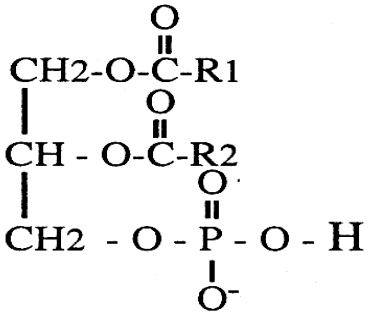
فسفوحلسريد
Phosphoglyceride



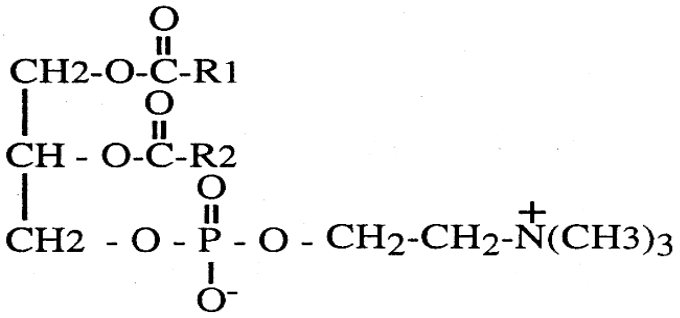
يوجد 6 أنواع من الجلسروفسفولسبيدات تختلف فيما بينها باختلاف المركب X كما يلي :

* حمض الفسفاتيديك : عندما يكون المركب X هو ذرة هيدروجين H .

* فسفاتيديل كولين : عندما يكون المركب X هو كحول أميني يسمى كولين.



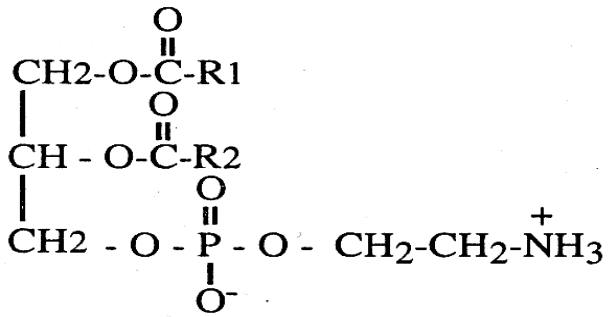
حمض الفسفاتيديك
Phosphatidic Acid (PA)



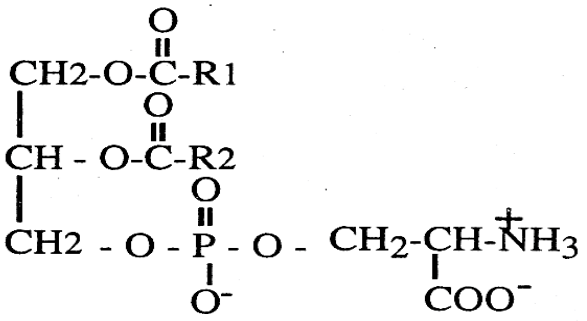
فسفاتيديل كولين
Phosphatidyl Choline(PC)
(Lecithine)

* فسفاتيديل إيثانول أمين : عتدما يكون المركب X هو كحول أميني أخر يسمى إيثانول أمين.

* فسفاتيدل سيرين : عندما يكون المركب X هو الحمض الأميني سيرين Ser.

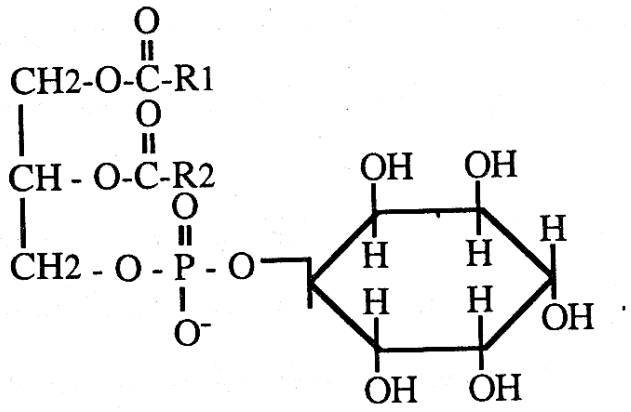


فسفاتيديل إيثانول أمين
Phosphatidyl Ethanolamine(PE)
(Cephaline)



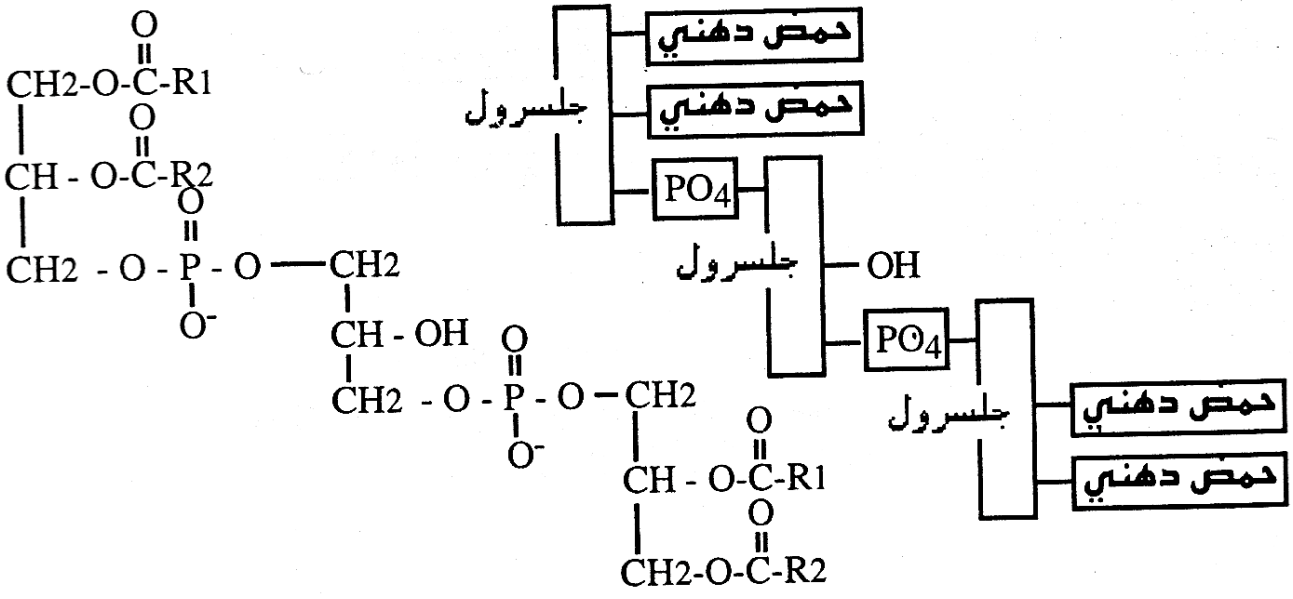
فسفاتيديل سيرين
Phosphatidyl Serine(PS)

* فسفاتيديل إينوسيتول : عندما يكون المركب X هو كحول حلقي cyclitol يسمى إينوسيتول



فسفاتيديل إينوسيتول
Phosphatidyl Inositol(PI)

* **ثنائي فسفاتيديل جلسرول :** عندما يكون المركب X هو فسفاتيديل جلسرول .



ثنائي فساتيديل جلسرول
Di Phosphatidyl Glycerol (DPG)
(cardiolipine)

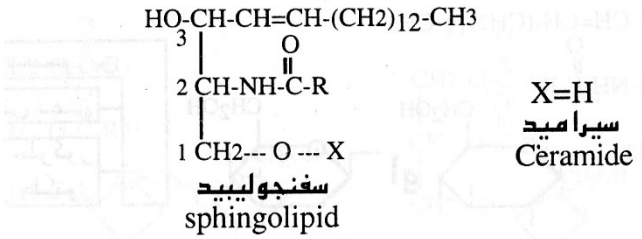
يعتبر حمض الفسفاتيديك PA مركب وسطي هام في إستقلاب الدهون ، حيث يمكن أن يتحول إلى أحد الأنواع الأخرى بإضافة الكحول X. كما أن إضافة مجموعة فسفات إلى ثنائي الجلسريد DG يعطي حمض الفسفاتيديك.

تختلف أنواع الفوسفوجليسيريدات حسب نوع النسيج و نوع الكائن الحي و كذا حسب ظروف الوسط و ذلك تبعا لاختلاف الأحماض الدهنية الداخلية في تركيبها و غالبا ما يكون أحد الأحماض الدهنية مشبعا و الأخر غير مشبع

تتحلل الفوسفوجليسيرات بواسطة انزيمات الفوسفولييباز **(A,C,D)**

ب. السفنجولييبيدات Sphingolipides

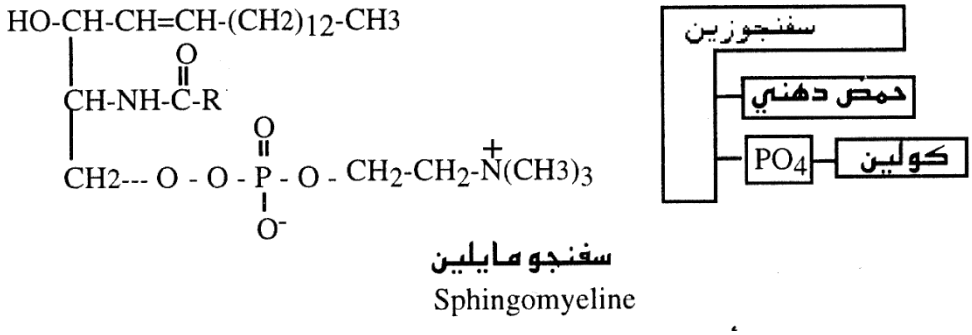
يضم هذا القسم الدهون التي تحتوي على السفنجوزين بدل الجليسيرول و تتكون السفنجولييبيدات من احاد كحول اميني طويل السلسلة (18 ذرة كربون) يسمى السفنجوزين مع حمض دهني برابطة اميدية في C2 و كحول Xو تنقسم الي



- **السفنجولييبيدات الفوسفاتية Phosphosphingolipides**

و هي سفنجولييبيدات محتوية على الفوسفات و أهم مجموعة هي سفنجومايلين و الذي يتكون من اتحاد السفنجوزين مع حمض دهني في C2 و مركب فوسفوكولين في الوضع C1

يتواجد هذا النوع في اغشية الخلايا الحيوانية و خاصة في غمد النخاعين المغلف لمحور الخلية العصبية

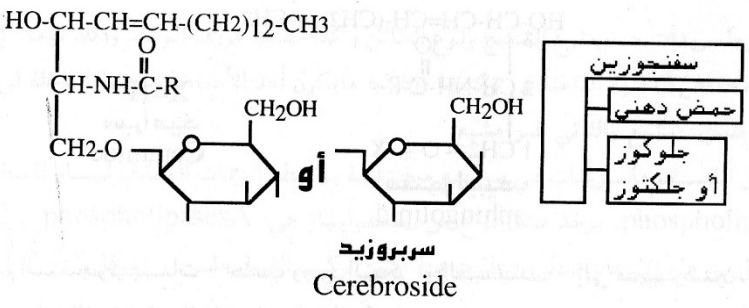


- **السفنجولييبيدات السكرية Glycosphingolipides**

و هي سفنجولييبيدات محتوية على السكر و تقسم حسب عدد الوحدات السكرية إلى مجموعات

أهمها :

السربروزيدات Cerebrosides



تتكون من اتحاد السفنجوزين مع حمض دهني في الوضع C2 و سكر الجلوكوز أو الجلاكتوز في الوضع C1 جليكوسربروزيد أو جلاكتوسربروزيد ،

تتواجد هذه الأنواع من الدهون في أغشية الخلايا العصبية في الدماغ و منها جاءت التسمية

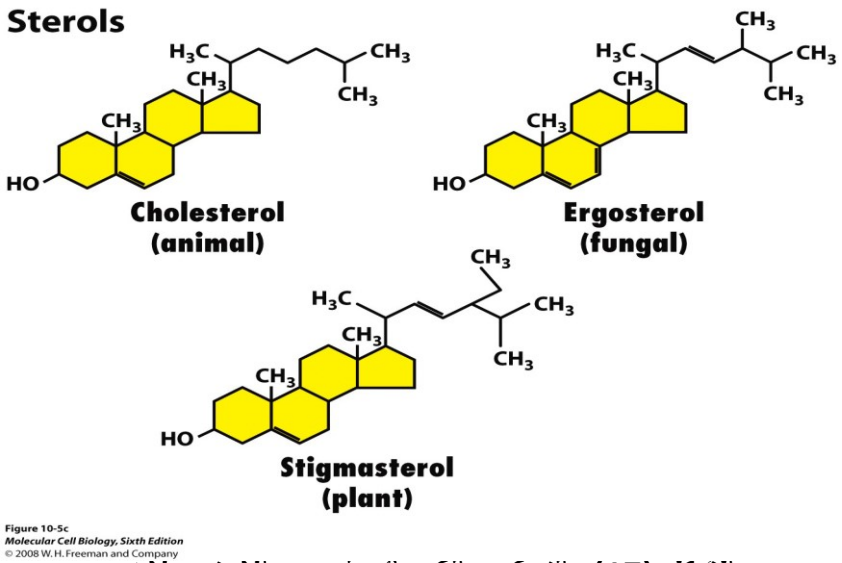
الجانكليوزيدات Gangliosides:

تتكون من اتحاد السفنجوزين مع حمض دهني في الوضع C2 و سلسلة سكرية قليلة التعدد في الوضع C1

ج. الستيرولات Sterols

تدخل في تركيب الأغشية الخلوية في الخلايا ذات النواة الحقيقية و لا تتواجد عادة في بدائيات النوى تتكون الستيرولات من النواة الحلقية الرباعية بالاضافة إلى السلسلة الهيدروكربونية في C17 و مجموعة مثيل جانبية تمتد خارج الحلقات كما تحتوي الستيرولات على مجموعة هيدروكسيل في C3 و تمثل الجزء الصغير المحب للماء في جزيء الستيرول و يعتبر الكوليسترول من أهم الستيرولات الحيوانية و يتكون من النواة الرباعية و سلسلة هيدروكربونية تحتوي على 8 ذرات كربون و مجموعتي مثيل في C10 و C13 بالاضافة الى مجموعة الهيدروكسيل في C3

تأخذ الستيرولات شكلا مكدسا و صغيرا رغم احتوائها على عدد كبير من ذرات الكربون مما يجعله اقل طولا من السلاسل الهيدروكربونية للاحماض الدهنية و يمكنه من الدخول بينها نظرا لتركيبه الكاره للماء ما عدا الراس القطبي الصغير جدا المتمثل في مجموعة الهيدروكسيد

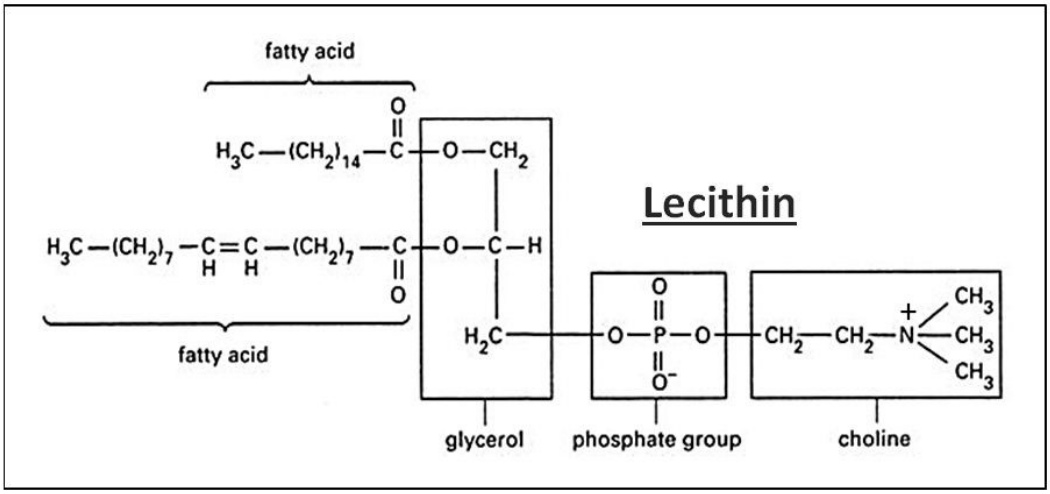


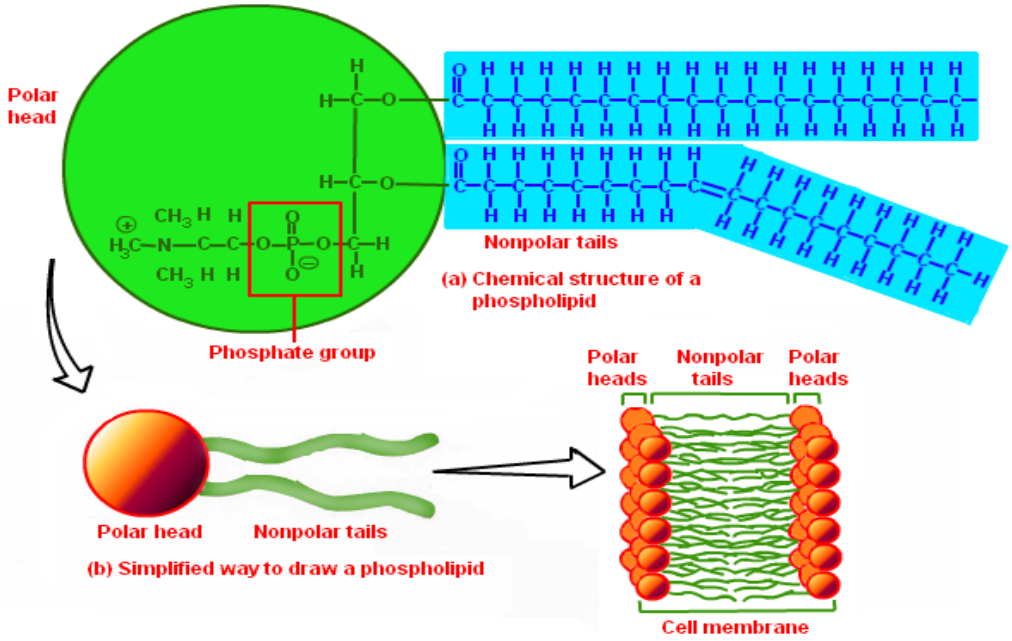
الشكل (17): التركيب الكيميائي لبعض الاستيرولات

الجدول (1): نسب الدسم الغشائية في بعض الاغشية الخلوية

type de membrane (foie de rat)	Cholestérol	PC	SM	PE	PI	PS	DPG	PA
Plasmique	30	18	14	11	4	9	---	1
RE rugueux	6	55	3	16	8	3	---	---
RE lisse	10	55	12	21	7	---	2	---
mitochondie – interne	3	45	2,5	24	6	1	18	0,7
mitochondie – externe	5	50	5	23	13	2	3,5	1,3
membrane nucléaire	10	55	3	20	7	3	---	1
appareil de golgi	7,5	40	10	15	6	3,5	---	---
Lysosome	14	25	24	13	7	---	5	---
membrane plasmique - E. coli	0	0	---	80	---	---	5	

اعتمادا على النموذج الفسيفسائي المائع نجد أن الغشاء يكون على شكل طبقة المزدوجة من الدهون المُفسفَرة ، كل طبقة دهون مُفسفَرة رُسمَت على شكل رأس له ذيلان؛ حيث تُكوّن مجموعة الفوسفات رأسًا قطبيًّا في كل طبقة من الدهون المُفسفَرة. وينجذب الرأس القطبي إلى الماء، لأن الماء قطبي أيضًا. أما ذيلا الأحماض الدهنية فهما غير قطبيان ويتنافران مع الماء.



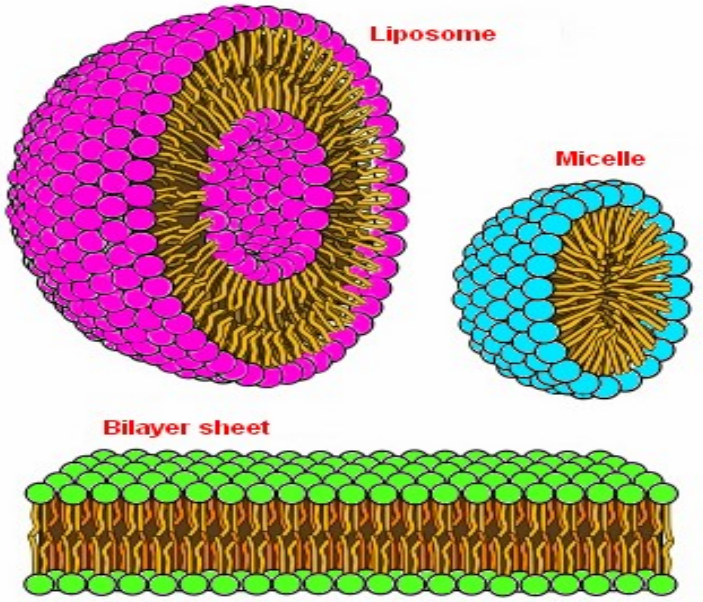


الشكل(18): تحديد الجزء لبمحب للماء و الجزء الكاره للماء من الدسم

سلوك الدسم في الماء :

نضرا لطبيعتها الكارهة للماء تأخذ الدهون عند وضعها فيالماء تجمعات ذات أشكال محددة تحاول من خلالها تجنب الماء ، عند وضع الدسم ثنائية القطب في الماء فإن اجزاءها الكارهة للماء تنجذب إلى بعضها تاركة الرؤوس القطبية على اتصال مع الوسط المائي مؤديا إلى تكوين اشكال تعرف بالطبقات المزدوجة في صورة مفتوحة (الشطيرة Bilayer sheet) أو مغلقة (حويصلة أو جسم دهني (liposome) حيث تكون الأطراف الهيدروكربونية لجزيئات الدهون القطبية إلى الداخل مكونة بيئة هيدروفوبية مستقرة بينما تمتد الرؤوس المحبة للماء إلى الخارج نحو الطور المائي و يمكن الحصول عليها بمزج دهن فوسفاتي في وسط مائي و باستخدام الأمواج فوق صوتية فإن الحويصلات المتشكلة تفصل بين وسطيين مائيين هما الفراغ الداخلي و المحلول الخارجي في الوسط .

أما الدهون القطبية (كالصوابين) في المحاليل المائية فإنها تتحوصل بسرعة مكونة ما يسمى بالمسيلات (المذيلات) و التي تكون فيها السلسلة الهيدروكربونية الدهنية مختفية عن الماء و تكون الرؤوس القطبية المحبة للماء معرضة للسطح الخارجي

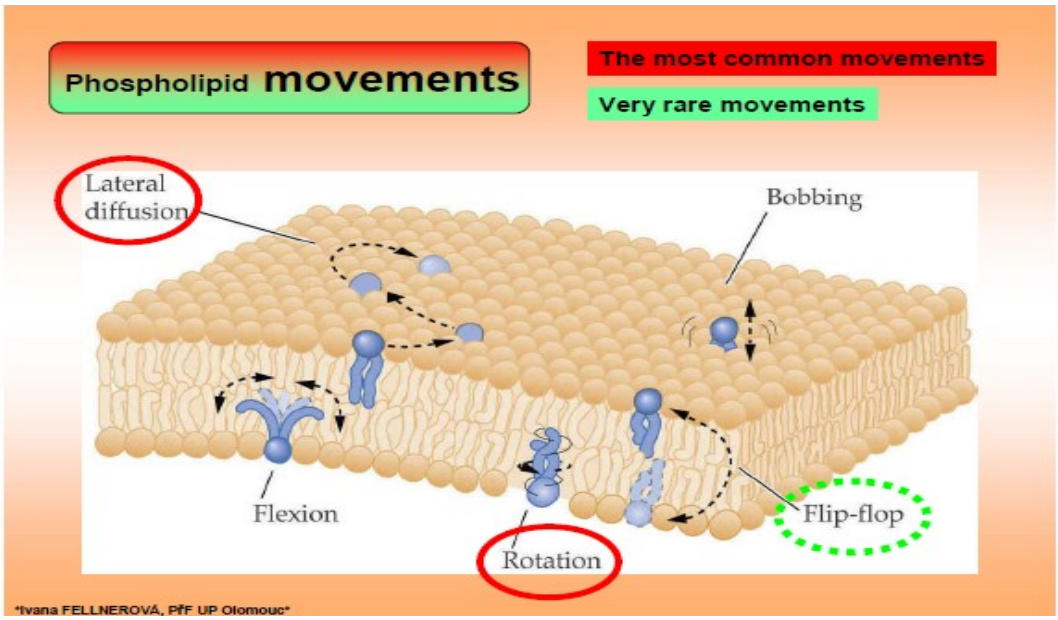


الشكل(19): سلوك الدسم في الماء

دور الدسم في الغشاء :

* **الميوعة :**

إن الخاصية ثنائية القطب تكسب الدهون اهمية كبيرة من الناحية البيولوجية حيث وان تركيب الأغشية يختلف باختلاف الغشاء وعمر الخلايا . إن بقاء الغشاء البلازمي مائعا شرط أساسي لكي يقوم بوظائفه بصورة جيدة فعندما يتصلب تتغير نفاذيته ويقل نشاط الأنزيمات فيه أو تتثبط ، ويتم ضمان المرونة المناسبة عن طريق التحكم في نسبة الكولسترول بين 15 و50 بالمئة من الشحوم الكلية) وضبط نسبة الشحوم غير المشبعة الداخلة في تركيبه ، فيلاحظ أن للخلية القدرة على تغيير نسبة الشحوم غير المشبعة بعض الشيء . فعندما تقل مرونة الغشاء بسبب انخفاض درجة الحرارة ، تعمل على رفع نسبة الفوسفوليبيدات غير المشبعة أثناء تجديد الأغشية الخلوية مما يجعلها أكثر تكيفا مع درجات الحرارة المنخفضة . فالنباتات التي تتحمل البرد القاسي مثل نبات القمح الشتوي ، قادرة على رفع نسبة الفوسفوليبيد غير المشبع في فصل الخريف وهو تكيف يمنع الأغشية من التصلب في فصل الشتاء. و الذي يتحكم في الميوعة هو حركات جزيئات الدسم و نسب الأحماض الدهنية المشبعة وغير مشبعة و كذلك نسبة الاستيرولات



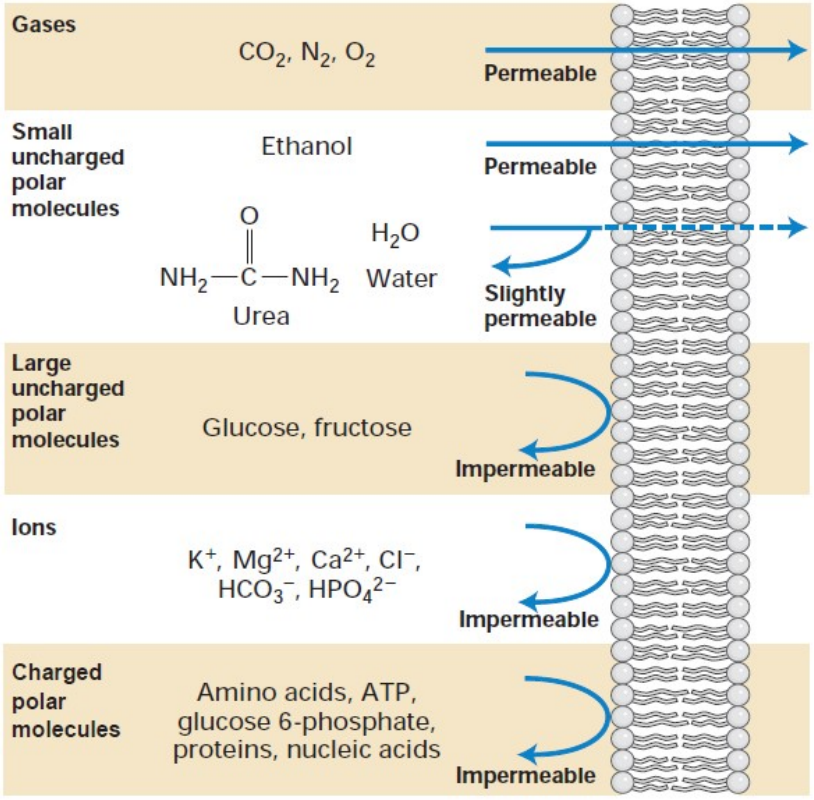
الشكل(20) : حركة جزيئات الدسم

* **النفاذية الاختيارية :**

تشكل جزيئات طبقتي الدهون المُفسفَرة ما يشبه الشطيرة، حيث تُكوِّن فيها ذيول الأحماض الدهنية الجزء الداخلي (الأوسط) من الغشاء البلازمي، في حين تُكوِّن رؤوس الدهون المُفسفَرة مواجهة للبيئة السائلة داخل الخلية وخارجها، ويُعدُّ التركيب المزدوج مهمًّا في تكوين الغشاء البلازمي وأدائه لوظيفته. تترتَّب الدهون المُفسفَرة بطريقة تجعل الرؤوس القطبية هي الأقرب إلى جزيئات الماء، والذيول غير القطبية هي الأبعد عنها. وعندما تتجمَّع جزيئات الدهون المُفسفَرة معًا بهذا النمط فإنها تُشكِّل حاجزًا سطحه قطبي وأوسطه غير قطبي. ولذلك لا تمرُّ المواد الذائبة في الماء بسهولة عبر الغشاء البلازمي؛ لأن وسط الغشاء غير القطبي يُعيقها. وهكذا يستطيع الغشاء البلازمي فصل بيئة الخلية الداخلية عن بيئتها

* **الدعامة:**

توضع الدسم على شكل طبقتين فوسفوليبيديتين رؤوسها متجهة إلى الخارج و الأذيال إلى الداخل يمنح الغشاء الدعامة



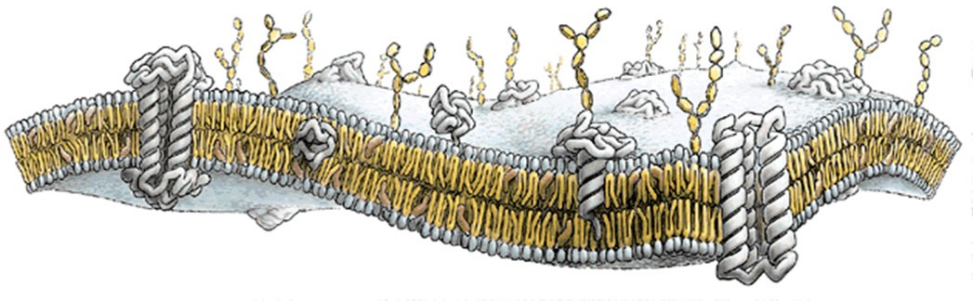
الشكل (21): النفاذية الاختيارية بتدخل طبقة الدهن الثنائية

3.2. الكربوهيدرات الغشائية Membrane carbohydrates

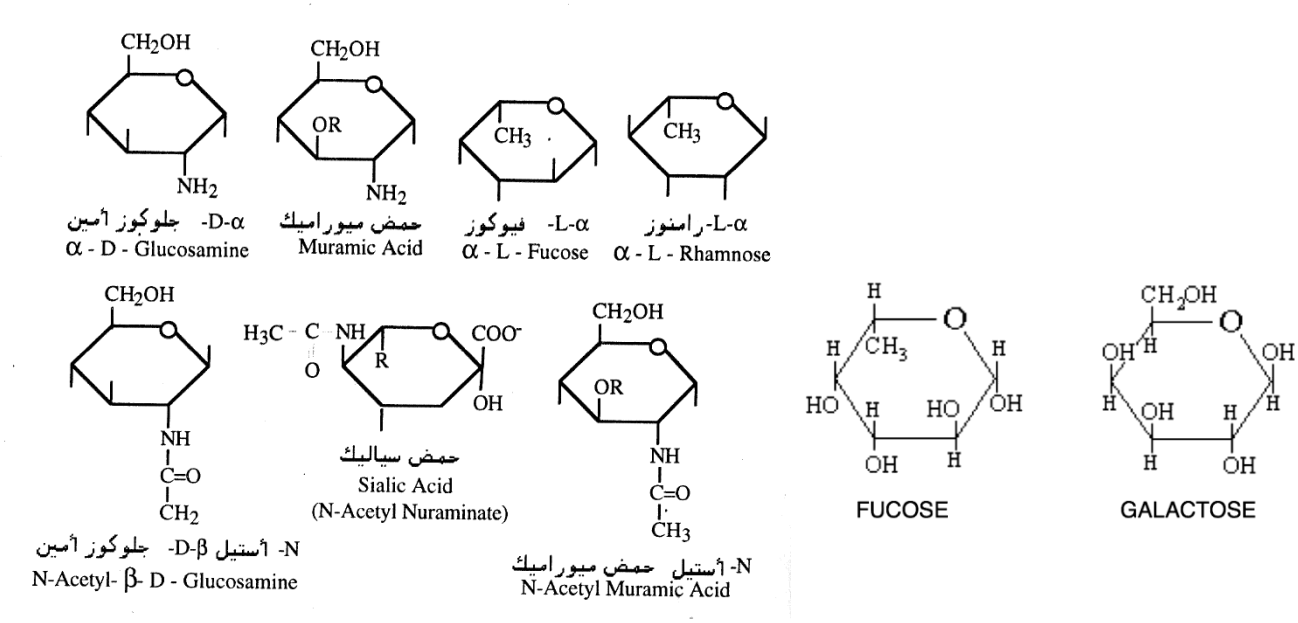
توجد الكاربوهيدرات بنسبة قليلة جداً في الاغشية البلازمية بصورة سلاسل قصيرة او متفرعة في بعض الاحيان من جزيئات السكر المتصلة بالبروتينات مكونة بروتينات سكرية Glycoprotéine او تتفرع من النهايات القطبية لجزيئات الدهن المفسفرة في طبقة الدهن الخارجية ((مكونة الدهون السكريةGlycolipidsولا توجد الكاربوهيدرات الغشائية على السطح الداخلي للاغشية البلازمية . وتتكون الكربوهيدرات الغشائية بشكل خاص من الهكسوزات (السكريات السداسية (héxoses) و الفيكوز (fucose)، و السكريات السداسية الأمينية (héxoseamines) ، وحض السياليك (sialique) و التي تكون سلاسل السكريات البسيطة من نوع**Oligosaccharides** مثل :

N-Acetylglucosamine(NAGlc), N-Acetylgalactosamine(NAGal),N-Acetylneuraminique(Sialicacid)

و السكريات الأحادية مثل 6 D-Mannose , D-Glucose , L-Fucose , Xylose , Galactose



الشكل(22): جزء من الغشاء الخلوي يظهر الكربوهيدرات الغشائية



الشكل(23): التركيب الكيميائي لبعض السكريات المشكلة للكربوهيدرات الغشائية

يحمل السطح الخارجي في الغشاء البلازمي شحنة سالبة بسبب وجود حامض السياليك اضافة الى مجموعتي الكاربوكسيل والفوسفات وهذا ما يجعل البروتينات الموجبة الشحنة تلتصق بها.

تشكل الدهون السكرية المكون الاساسي لسطح الخلايا حيث تلعب دوراً مهماً في النقل الايوني.

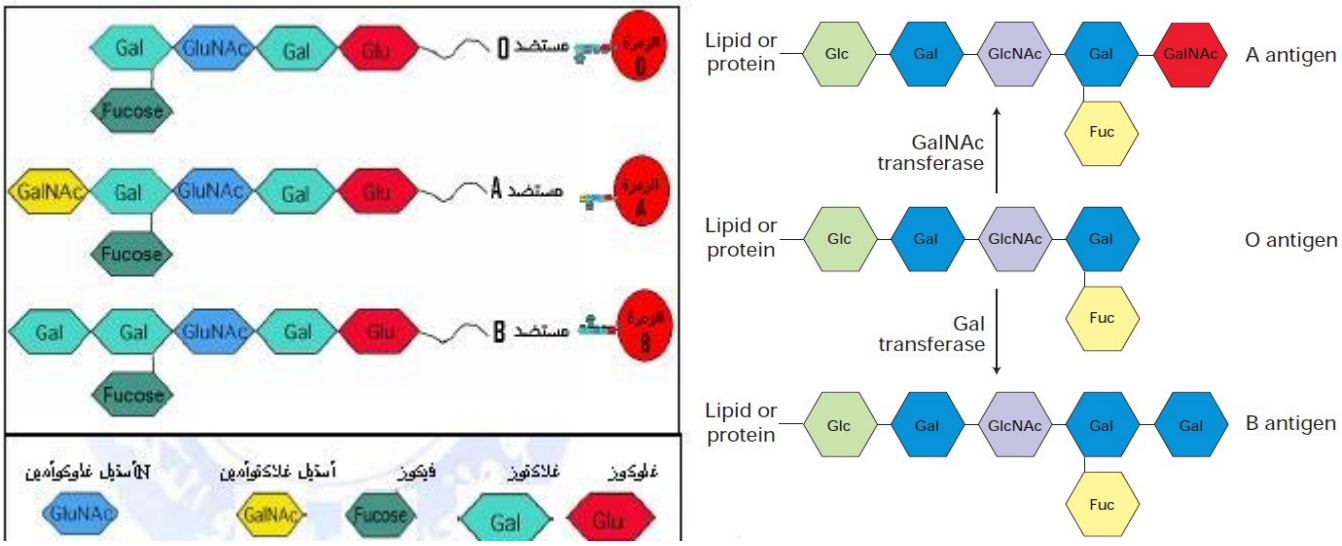
و من امثلة البروتينات السكرية أو الدهون السكرية نجد غشاء كريات الدم الحمراء و المتمثلة في نظام ABO

*طبيعة محددات مولد الضد في النظامABOعبارة عن جزيئات غليكوبروتينية.

*المقارنة : تتكون المؤشرات الثلاثة من بنية مشتركة تتمثل في Nأسيتيل غلاكتوزامين و N أسيتيل غلوكوزامين وغلاكتوز و فوكوز على الترتيب.

و تختلف فيما بينهم في إضافة N أسيتيل غلاكتوزامين عند الفرد ذو زمرة دمويةA غلاكتوز عند الفرد ذو الزمرة الدموية B مقارنة بالفرد ذو الزمرة الدمويةO.

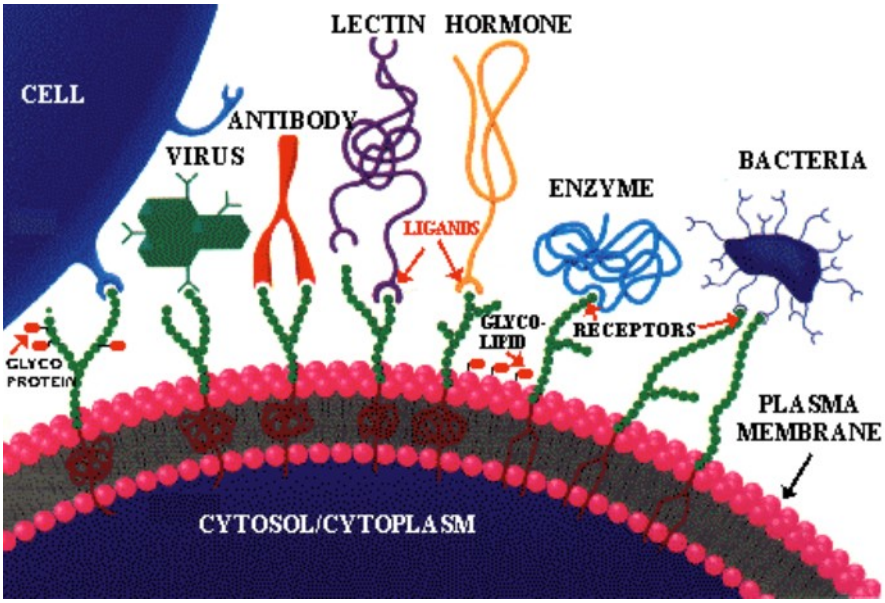
سبب اختلاف الزمر في النظامABO الزمر الدموية المختلفة تعود الى ربط وحدة سادسة للجزيئة القاعدية وعليه فنوع السكر السادس- المركب النهائي --هو المميز لكل زمرة دموية.



الشكل(24): المستضدات الغشائية في نظام ABO

دور الكربوهيدرات الغشائية :

- تلعب دورا أساسا في تعرف الخلايا عن بعضها البعض فالخلايا تتعرف عن بعضها بواسطة جزيئات كيميائية ومن أهمها السكريات الغشائية
- يساعد الغطاء الكربوهيدراتي على ربط وتثبيت الخلايا بعضها ببعض
- بعض الكربوهيدرات يكون مستقبلات للاشارات الكيميائية من خارج الخلية مثل الهرمونات فكيف يؤثر هرمون مثلا على نوع من الخلايا دون الاخر؟ فالسلاسل السكرية دور كبير في تحديد هوية الخلية فهي بصمات لتلك الخلية .
- للبروتينات السكرية ادوار مختلفة لا يزال يكتشف العديد منها لحد الساعة توحي إلى
- تشكل الدهون السكرية المكون الاساسي لسطح الخلايا حيث تلعب دوراً مهماً في النقل الايوني. وان الشحنة السالبة للاغشية البلازمية تعود للدهون السكرية



الشكل(25): بعض أدوار الكربوهيدرات

4.2. المستقبلات الغشائية Récepteur membrane :

1. نضرة عامة حول التواصل بين الخلايا:

التواصل بين الخلايا شائع في الطبيعة ، فالترميز بين الخلايا يحدث في الكائنات متعددة الخلايا جميعها مشكلا آلية لا يمكن الاستغناء عنها الترميز الفعال يتطلب جزيئا يدعى الرابطLigand و جزيئا يرتبط به يدعى البروتين المستقبل protéine Récepteur، ان التفاعل بين هذين المكونيين ينشئ عملية تحويل الاشارة التي تتحول بها المعلومات الواردة على هيئة اشارة إلى استجابة خلوية.

هذه الاشارات يمكن أن تكون بيبتيدات ، بروتينات ، احماض آمينية ، نكليوتيدات ، ستيرويدات ، دهون ، أو حتى غازات ذائبة مثل NO أكسيد النتريك.

أي خلية في المخلوقات متعددة الخلية تتعرض لتيار مستمر من الاشارات الكيميائية المختلفة لكنها تستجيب لإشارات معينة فقط و هذا يقرره عدد الجزيئات المستقبلة و نوعها الموجودة على مستوى الغشاء ، فعندما يقترب الرابط من البروتين المستقبل يرتبطا نتيجة التكامل البنوي بينهما ليشكلا معقد ، يحدث هذا الارتباط تغيرا في شكل البروتين المستقبل ما ينتج عنه في النهاية استجابة الخلية من خلال تحويل الاشارات.

يعرف الترميز بدلالة المسافة بين المصدر و المستقبل حيث يمكن أن تتواصل الخلايا بأربع آليات أساسية و هي

- **الاتصال المباشر :** يمكن للخلية ان ترسل اشارات من خلال المفاصل الفجوية (gap junction)(مراحل التكوين الجنيني)أو الوصلات البلازمية في الخلية النباتية (Plasmodisme)
- **الترميز عن طريق الافرازات الجوارية** : تنتشر الجزيئات خلال السائل خارج خلوي الى الخلايا الاخرى القريبة منها (مراحل التكوين الجنيني ، الاستجابة المناعية)

- **الترميز بهرمونات الغدة الصماء :** هنا الجزيئات تطرح في الدم لتنتقل بعيدا عن الخلية المفرزة و تدعى هذه الجزيئات بالهرمونات
- **الترميز التشابكي(المشبك العصبي) :** افراز وسائط عصبية من قبل العصبون قبل مشبكي لتؤثر على العصبون بعد مشبكي

2. مفهوم المستقبلات :

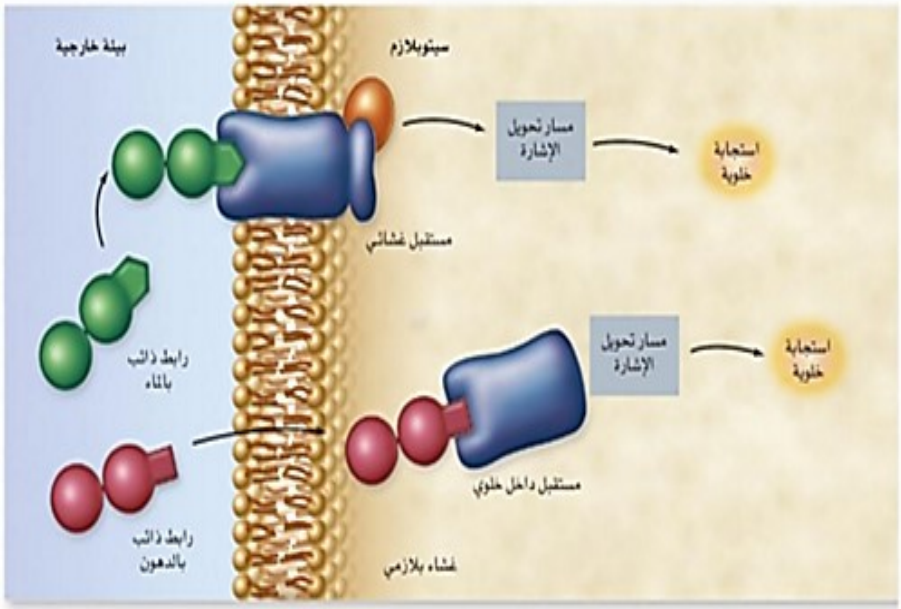
في الكيمياء الحيوية، المستقبلات عبارة عن بروتينات وظيفية تتركز أساسا على الغلاف السيتوبلازمي الخارجي للخلايا الحية أو ضمن السيتوبلازم أو على نواة الخلية، وتعمل على استقبال مواد حيوية مثل المرسالات الخلوية والنواقل الخلوية والهرمونات. ارتباط هذه المواد الحيوية بهذه البروتينات يؤدي إلى استجابة هذه المستقبلات بطرق متنوعة تؤدي إلى تغيرات ضمن الخلية له نتائج متعددة.

هذه المستقبلات هي نفسها التي تستهدف من قبل الأدوية لإحداث تأثير بيولوجي مطلوب أو إعاقة استجابة حيوية غير مرغوبة.

3. أنواع المستقبلات:

الخطوة الأولى لفهم ترميز الخلايا هي النظر في المستقبلات نفسها فالخلايا يجب أن يكون لديها مستقبل محدد لتكون قادرة على الاستجابة لجزيء الاشارة معين.

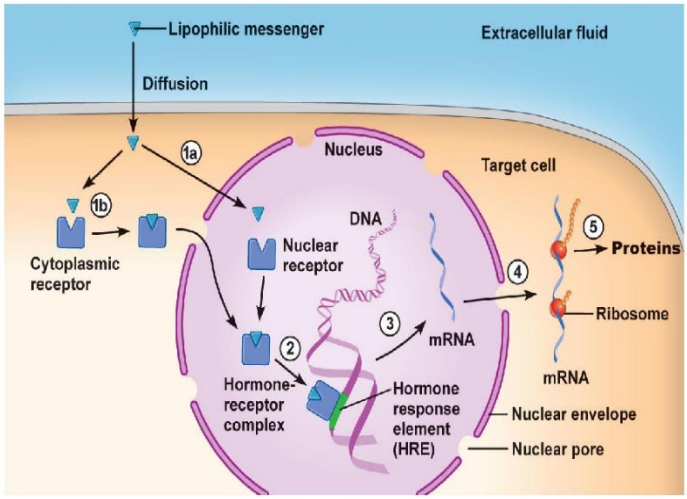
تعتمد طبيعة الجزيئات المستقبلة على مواقعها و على نوع الرابط الذي ترتبط به و الأنواع الرئيسية للمستقبلات هي تلك التي ترتبط بالرابط داخل الخلية مستقبلات داخل الخلية (récepteur intracellulaire) و تلك التي تربط بالرابط خارج الخلية مستقبلات سطح الخلية أو مستقبلات غشائية (récepteur membrane)

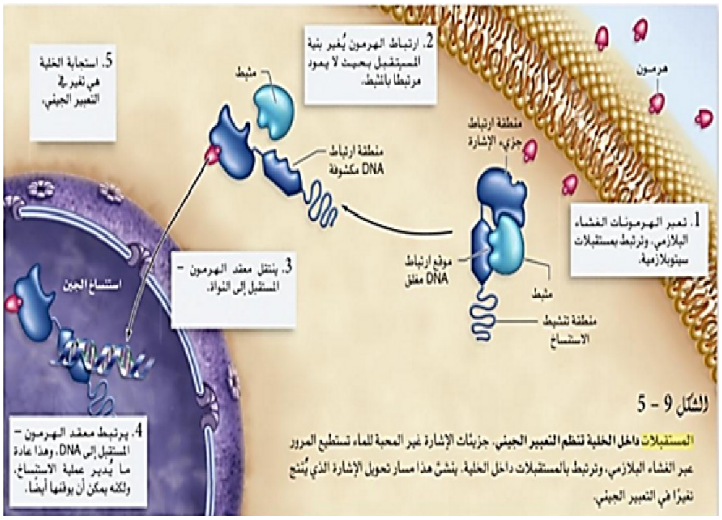


الشكل(26): أنواع المستقبلات

أ. مستقبلات داخل الخلية

* تتواجد في الوسط الداخل خلوي (السيتوبلازم او النواة).
* تستقبل اشارات من جزيئات صغيرة ذائبة في الدهون مثل الهرمونات الستيرويدية –هرمونات الغدة الدرقية
* يحتوي على موقع لتثبيت الرابط و موقع للتثبيت على ADN



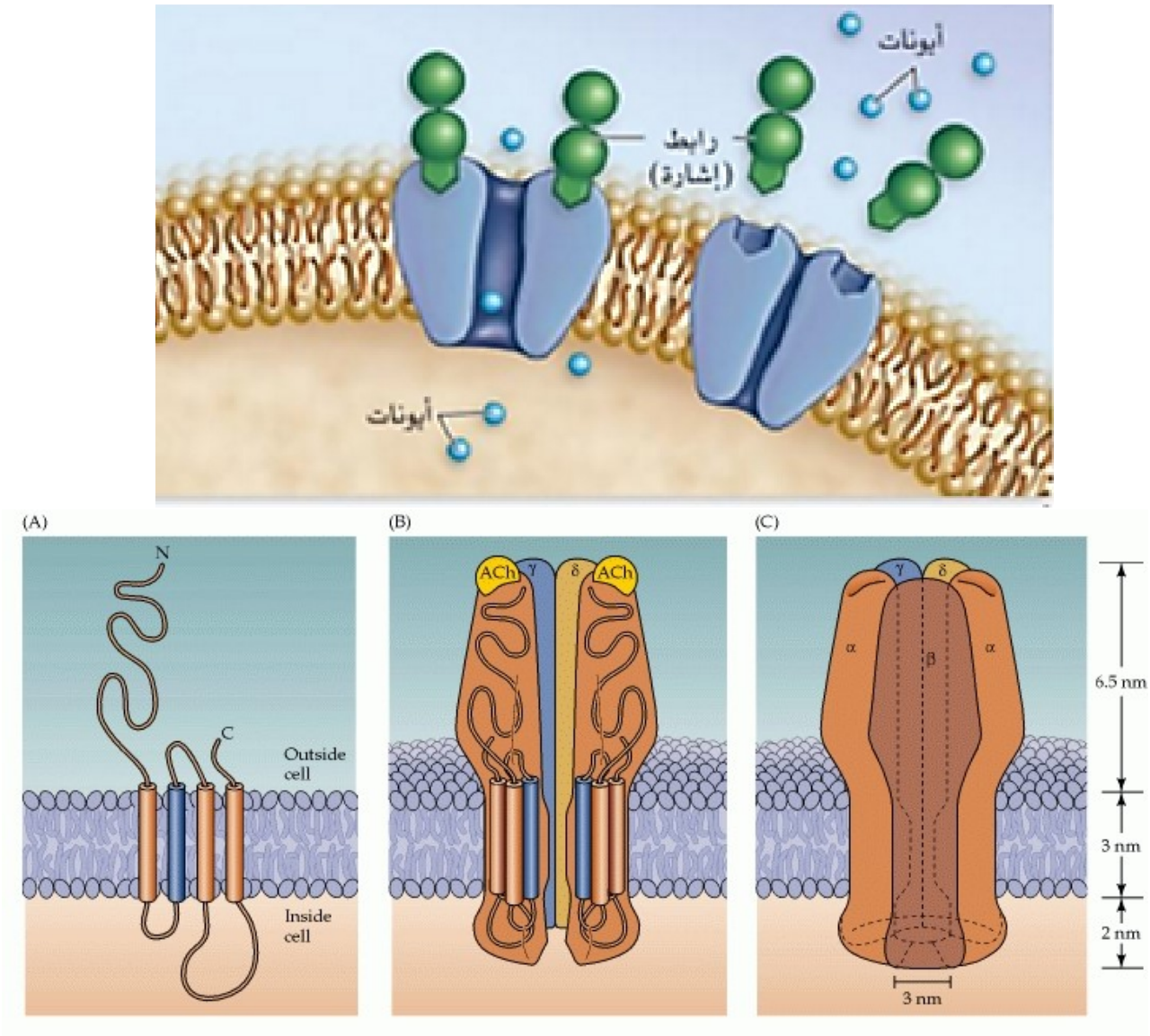


الشكل (27): آلية عمل المستقبل داخل خلوي

ب. مستقبلات سطح الخلية (المستقبلات الغشائية):

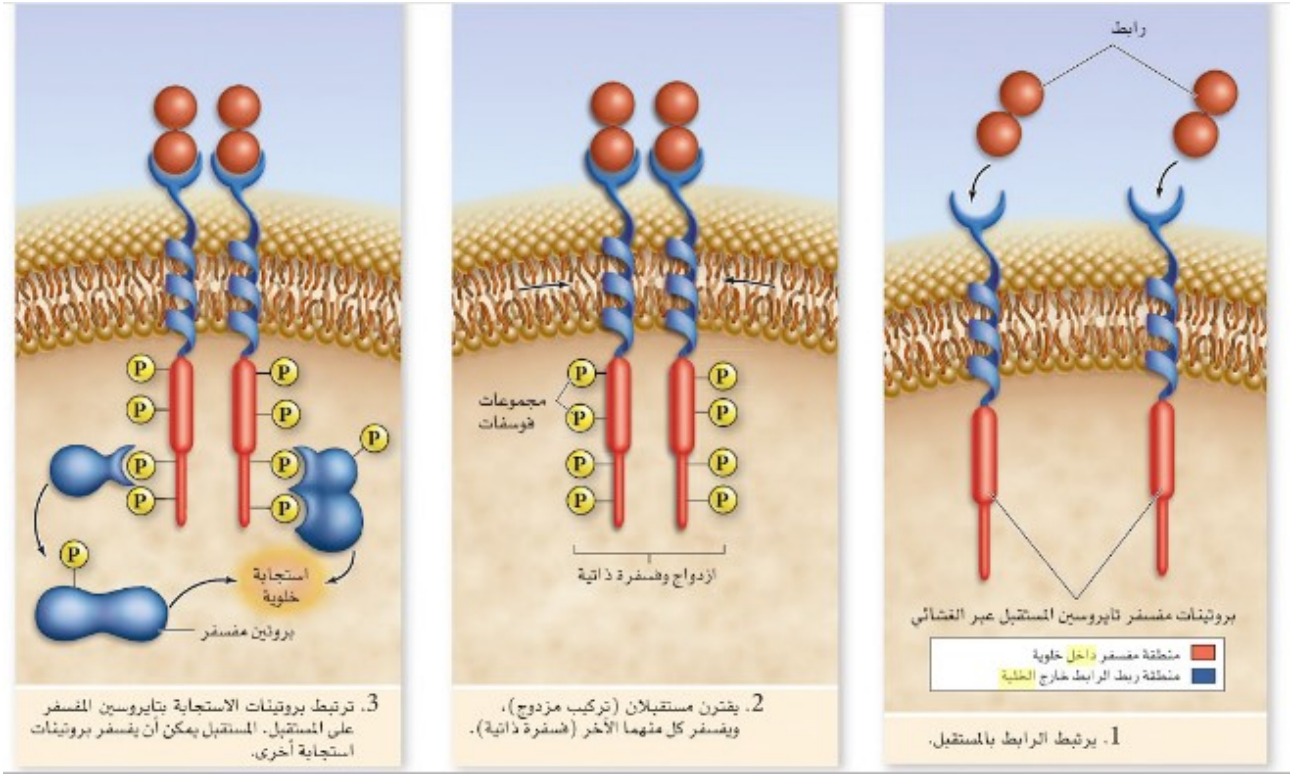
عندما يكون المستقبل بروتينا عبر غشائي يستطيع الرابط الارتباط بالمستقبل خارج الخلية و لا يعبر الغشاء البلازمي أبدا و في هذه الحالة يكون المستقبل نفسه و ليس جزيء الاشارة مسؤولا عن انتقال المعلومات عبر الغشاء: و تتضمن المستقبلات الغشائية ثلاث أنواع:

- **المستقبلات المرتبطة بالقنوات:** و هي القنوات الايونية المبوبة كيميائيا هي بروتينات مستقبلة تسمح بعبور الايونات و يقال عنها أنها مبوبة كيميائيا لأنها تفتح فقط عندما يرتبط الرابط(المادة الكيميائية أو الناقل العصبي) بها أما نوع الايون المنقول فيعتمد على شكل شحنة القناة و تركيبها فكل من أيونات الصوديوم و البوتاسيوم و الكالسيوم و الكلور له قناته اليونية الخاصة به



الشكل (28): المستقبلات المرتبطة بالقنوات

- **المستقبلات الانزيمية :** إن المستقبلات المرتبطة بالإنزيم هي مستقبلات سطح الخلية قد ترتبط بإنزيم داخل خلوي أو يكون المستقبِل نفسه عبارة عن إنزيم، كمثال عم المستقبلات المرتبطة بالانزيم مستقبلات التيروزين كيناز و الذي يتكون من وحدتين منفصليتين (Monomére)، كل وحدة تحمل موقع لتثبيت الركيزة (الرابط)، سلسلة حلزونية مغمورة داخل الغشاء الخلوي، يحوي الجزء الداخلي الطرفي انزيم الكيناز تيروزين

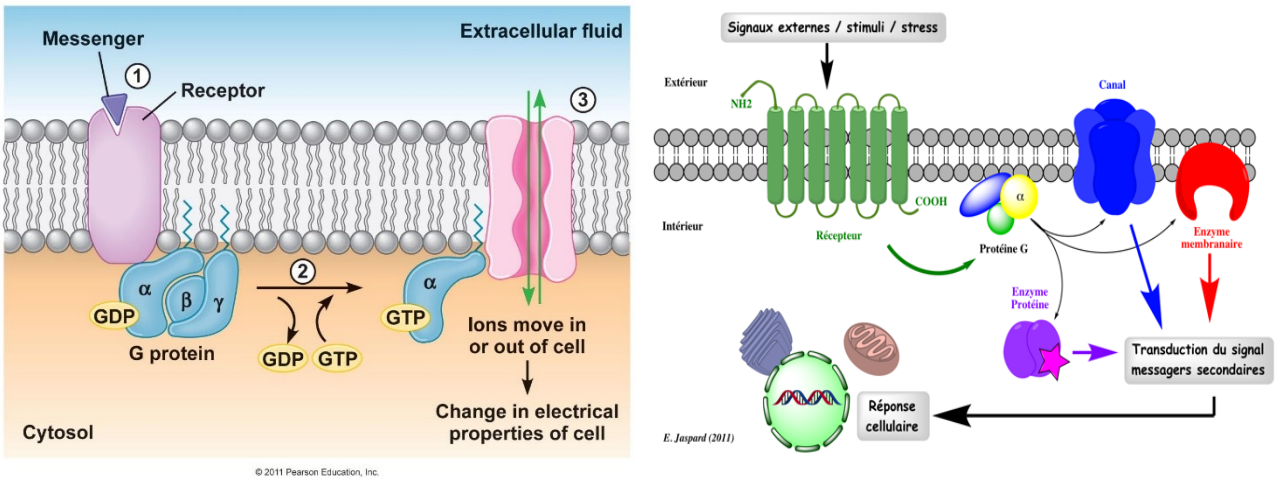


الشكل(29): آلية عمل مستقبلات التيروزين كيناز

- **المستقبلات المرتبطة بالبروتين G**

المستقبلات المرتبطة بالبروتين G(RCPG) هي بروتينات تكاملية عبر غشائية سباعية العبور TM7 بروتينG ينتمي إلى عائلة من البروتينات التي تعمل كمفاتيح جزيئية داخل الخلايا، تشارك في نقل الإشارات من مجموعة متنوعة من المحفزات خارج الخلية إلى داخلها، يتكون عادة من ثلاث وحدات ßƍσ

يُنظَّم نشاطها عوامل تتحكم في قدرتها على ربط أو فك غوانوزين ثلاثي الفسفات (GTP) و غوانوزين ثنائي الفوسفات GDP))



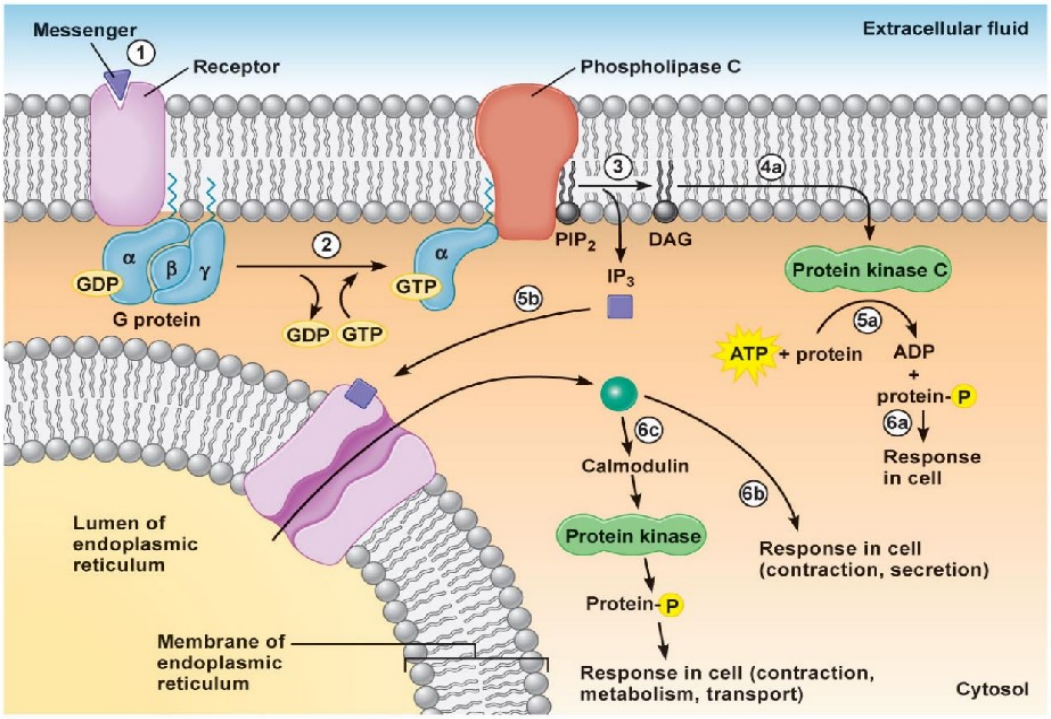
الشكل(30): آلية عمل المستقبلات المرتبطة بالبروتين G

أمثلة عن مستقبلات المرتبطة بالبروتين G

مستقبلات

غلوكاغون، هيستامين، سيروتونين، الجبريلين، حامض البسيسيك

4. الرسائل الثانوية



الشكل(31): صورة توضح بعض الرسل الثانية

مستقبلات الغشاء تولد رسلا ثانية فيبدأ ما يسمى بتضخيم الإشارة وصولا إلى استجابة الخلية و فيما يلي أهم الرسل الثانية :

- **محلل الدهون المفسفرة Phospholipase C (PLC)**

انزيم غشائي يعمل على تحليل الفوسفوليبيدات، حيث يحلل الفوسفاتيديل اينوسيتول ثنائي الفوسفات PIP2 Phosphatidylinositol 4 5-bisphosphate، إلى اينوسيتول ثلاثي الفوسفات IP3 و جليسرول ثنائي الأسيل Diacylglycérol DAG

- **اينوسيتول ثلاثي الفوسفات IP3 Inositol triphosphate**

رسول ثاني ينشط تدفق الكالسيوم إلى سيتوبلازم الخلية

- **جليسيرول ثنائي الأسيل Diacylglycérol (DAG)**

رسول ثاني ينشط بروتينات الكيناز PKC

- **الأدنيل الحلقي Adenyl Cyclas (AC):**

انزيم غشائي يعمل مع المستقبلات المرتبطة بالبروتين G حيث يساهم في تشكيل مركب AMPc

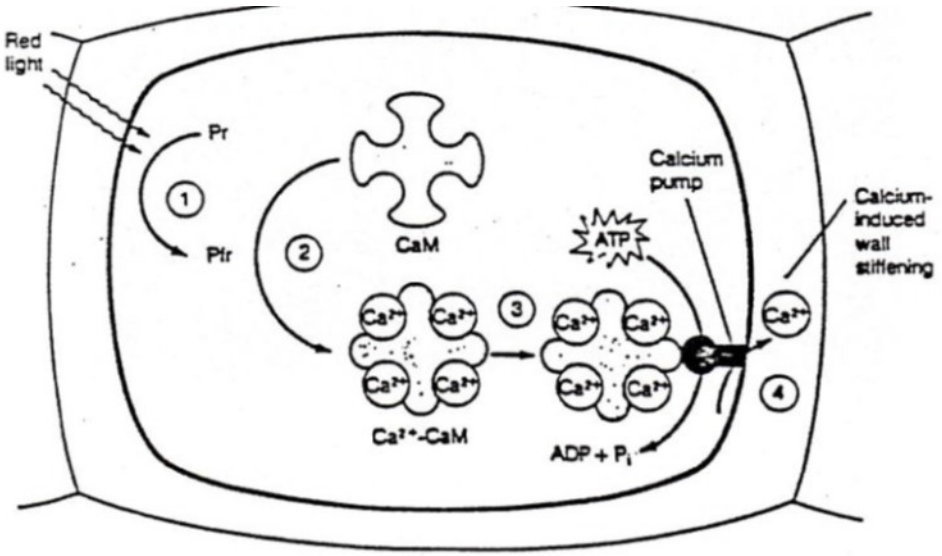
❖ **أدينوزين أحادي الفوسفات الحلقي cAMP:**

رسول ثاني يعمل على تنشيط بروتينات الكيناز

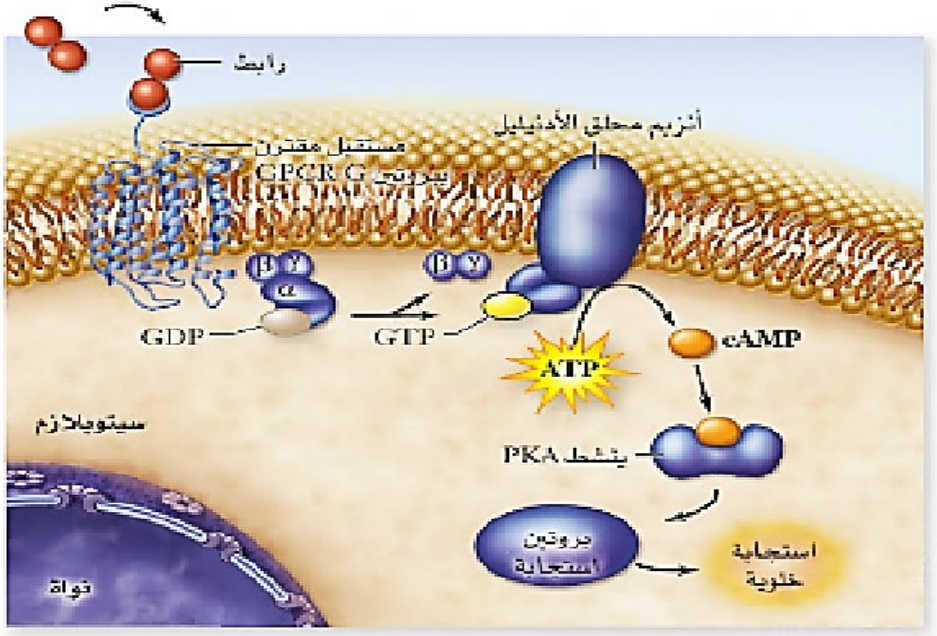
❖ **Calmoduline CaM** :

الكالمودولين ويُدعى اختصارًا CaM (**Ca**lcium—**M**odulated protein) هو بروتين رابط وناقل للإشارة يعبر عنه في جميع خلايا حقيقيات النوى من الخمائر إلى الإنسان، وهو بروتين متعدد الوظائف يقوم بوظيفة ترجام (transducer) لإشارات الكالسيوم عن طريق الارتباط بأيونات الكالسيوم وتعديل تأثيرها على البروتينات الهدف، فالكالمودولين هي بروتينات بروتينات مسؤولة على العديد من الوظائف تكاثر الخلايا ، تقلص عضلات الملساء، التظيم والتحكم بالقنوات الشاردية الإخراج الخلوي (Exocytosis) ، إضافة إلى ذلك تشير بعض الدراسات الحديثة إلى تواجده في النواة، حيث يعتقد أن له دور في تنظيم نسخ ال DNA و التعبير الجيني وإصلاح ال DNA

عندما تكون الخلية في وضع الراحة و تكون مستويات الكالسيوم طبيعية ، يتواجد الكالمودولين بشكله الغير فعال و يدعى حينها apoCalmodolin ، عندما تبدأ إشارة الكالسيوم ، ويرتفع مستوى شوارد الكالسيوم داخل الخلية ، ترتبط شوارد الكالسيوم بالكالمودولين مؤدية إلى حدوث تغيرات و تبدلات شكلية له، حيث تنكشف منطق كارهة للماء على سطحه ، جاهزة للإرتباط بالبروتينات الهدف ، ما يؤدي لتفعيلها.



الشكل(32): آلية عمل الكالمودولين



الشكل(33): نقل الإشارة بتدخل انزيم محلق الأدنيل

مسار ترميز cAMP. ترتبط الإشارة القادمة من خارج الخلية بمستقبل GPCR. منشطةً بروتين G. ينشط البروتين G بعدئذ البروتين أنزيم محلق الأدنيليل الذي يحفز تحويل ATP إلى cAMP. ينشط cAMP مفسفر البروتين A (PKA) الذي يفسفر بروتينات هدف ليسبب استجابة الخلية.

III. نماذج الغشاء Membrane modèle :

تعد الأغشية الخلوية ذات تراكيب متغيرة باستمرار وغير ثابتة ، فهي تتغير بين لحظة وأخرى ومن موقع خلوي لآخر ، ولا يمكن مشاهدتها بالمجهر الضوئي ، لذلك تباينت الآراء فيها وافترضت عدة أنماط (نماذج) للغشاء البلازمي تطورت حسب وجهة نظر الباحث وطبيعة الانتقادات الموجهة لها . واعتمد تركيبها بشكل خاص على تحليل الصورة الناتجة عن المجهر الإلكتروني فضلا عن بعض الخصائص الكيميائية و الفيزيائية .فمثلا لوحظ أن المواد التي تذوب في الشحوم تنفذ بسهولة من خلال الغشاء البلازمي ولهذا استنتج بان الشحوم تشترك في تركيبه وبما أن المواد القابلة للذوبان في الماء لا تذوب في الشحوم وتمر بسهولة عبر الغشاء لذا افترض وجود ثقوب صغيرة في هذا الغشاء تسمح بنفاذ المواد ذات الجزيئات الصغيرة كالتي تذوب في الماء . كما وجد أيضا أن الأيونات المشحونة كهربائيا تنفذ من خلال الغشاء وأنه سهل الابتلاع (توتره السطحي ضعيف) لذلك اقترح وجود طبقات من البروتين تحمل مجاميع كيميائية مختلفة على سطح الغشاء ، وهكذا افترضت عدة نماذج توضح تركيب الغشاء البلازمي منها :

- **نموذج Overton (1899)**

اقترح وجود طبقة فاصلة بين الخلية ومحيطها, كما توصل الى أن الخاصية الإسموزية للبروتوبلازم تعزى الى ميكانيكية الذوبانية الاختيارية حيث أن المركبات الكارهة للماء تنفذ الى الخلايا بنسب أكبر وذلك لوجود طبقة دهنية تذوب فيها المركبات الكارهة للماء, حيث أن هذه الدهون تتكون من الكوليسترول والأحماض الدهنية.

- **نموذج Gorter and Grendal(1925)**

دراستهما كانت حول الدهون المستخرجة من كريات الدم الحمراء ، حيث ووجدا أنه عند وضع هذا الدهن على سطح الماء فإنه يتوزع ويغطي سطح الماء مكونا فلما رقيقا سمكه جزيئة دهن واحدة فقط وأن المساحة التي يشغلها هذا الدهن المستخلص من أغشية كريات الدم الحمراء تكون ضعف، ومنخ توصل إلى ان الدهن المكون للغشاء يكون على شكل طبقتين. وتوصلا الى أن جزيئة الدهن الداخلة في تركيب الأغشية تتألف من فوسفوليبدات لها رأس محب للماء يتجه للخارج باتجاه الخلية المجاورة و الرأس الثاني المحب للماء في الجزيء الأخر للدهن يتجه للداخل نحو بروتوبلازم الخلية، أما الذيل الكاره للماء من كل جزيء فيواجه أحداهما الأخر.

- **نموذج دانيلي و دافسون (1935):**

قاما بدراسة التوتر السطحي بين الزيت و الماء ، حيث أظهرت الدراسات أن التوتر السطحي بين الزيت و الماء أعلى من التوتر السطحي بين مستخلص الغشاء الخلوي والماء مما يدل على وجود تراكيب في الغشاء الخلوي يعمل على خفض التوتر السطحي وحيث أنه كان معروفا أن اضافة زلال البيض الى الزيت يؤدي الى خفض التوتر السطحي للزيت أدى ذلك الى استنتاج أن البروتين يدخل في تركيب أغشية الخلايا.

أعلنا أن غشاء الخلية يتكون من طبقة مركزية من الدهن الثنائي الطبقة والمغلف من أعلى و من أسفل بطبقة مستمرة من البروتينات الحبيبية

عيوب نموذج دانيلي و دافسون

1- فشل في تحديد سمك طبقة الدهن

2- لم يفسر كيف تتم عمليات النقل خلال الغشاء البلازمي

- **نموذج دانيلي المعدل عام 1945**

1- اقترح دانيلي وجود ثقوب مبطنة بالبروتين في الغشاء البلازمي

2- يتم تبادل المواد بين الخلية و محيطها الخارجي عن طريق هذه الثقوب

- **نموذج Robertson (1959):**

استخدم اشعة اكس والمجهر الإلكتروني في دراسة تركيب الغشاء ، واقترح نموذج للغشاء حيث

- حدد روبرتسون طبقة الدهن كصفيحة ثنائية الجزيئات الرؤوس القطبية المحبة للماء تتكون من فوسفات وتتجه للخارج، الأذيال الغير قطبية و الكارهة للماء تتكون من أحماض دهنية وتتجه الى الداخل نحو مركز الطبقة الدهنية
- تحاط طبقة الدهن من أعلى ومن أسفل بطبقتين مختلفتين من البروتين

<u>عيوب هذا النموذج</u>

1- لم يأخذ في الاعتبار خواص النفاذية و النقل خلال الغشاء

2- طبقة البروتين متصلة و غير مرنة

- **نموذج Singer and Nicolson (1972):**

درسا الأسطح الداخلية و الخارجية للغشاء البلازمي عن استخدام تقنية الكسر بعد التجميد و ايضا عن طريق الفحص بالمجهر الالكتروني ووجدا عدم التجانس في توزيع الجزيئات البروتينية، وأنها لا تغلف الطبقات الدهنية كما كان يعتقد ولكنها تكون على هيئة جزيئات بعضها يوجد على السطح الداخلي و الخارجي للغشاء Peripheral protein، وبعضها يمتد عبر طبقتى الغشاء البلازمى Integral protein.

طبقة الدهن عبارة عن صفيحة ثنائية الجزيئات، الرؤوس القطبية المحبة للماء تتجه للخارج الأذيال الغير قطبية و الكارهة للماء تتكون من أحماض دهنية وتتجه الى الداخل نحو مركز الطبقة الدهنية

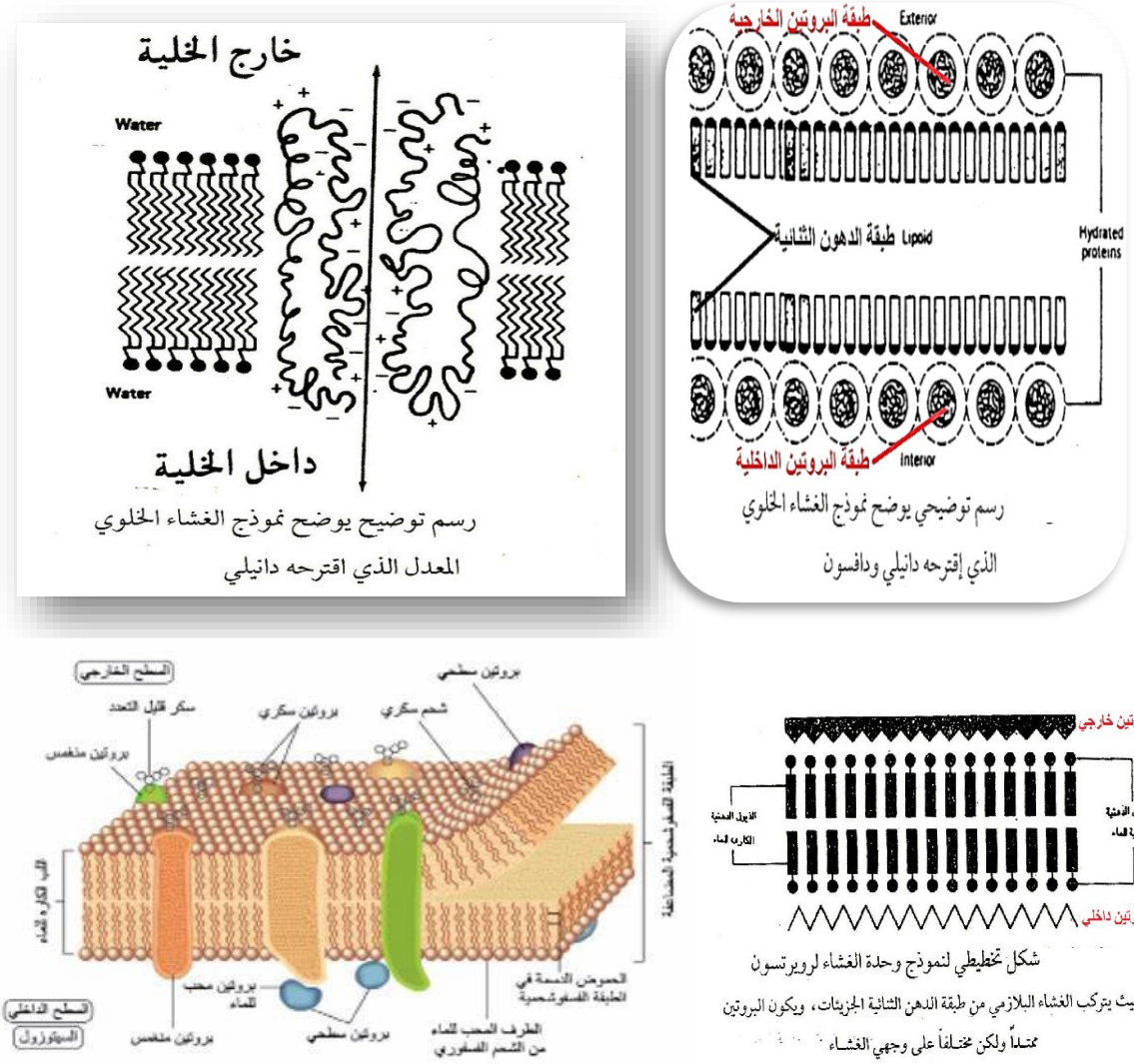
ويكون شكل وتركيب الغشاء غير ثابت ويتغير حسب الظروف المحيطة به .

ويحقق نموذج الفسيفسائي المائع عدم تماثل الغشاء عند نصفيه الداخلي والخارجي ، حيث تسود بعض المكونات على أحد نصفيه دون الآخر. وبمعنى آخر فإن الرقاقتين لا تحتويان على الطرز نفسها ، أو على كميات متساوية من البروتينات السطحية أو الغشائية ، كذلك فإن جزيئات الدهون المختلفة لا تتوزع بالتساوي بين طبقتي الدهون المكونة للغشاء. ويتأكد عدم تماثل رقاقتي الغشاء الخلوي معا بإرتباط سلاسل السكريات على السطح الخارجي فقط للغشاء ، دون السطح الداخلي .

وتجدر الإشارة إلى أن المكونات الرئيسية للغشاء ترتبط معا في مواقعها عن طريق إرتباطات غير تساهمية وأن جزيئات الدهون والبروتينات بالغشاء لديها القدرة على الحركة داخل الغشاء ، مما يعطيه قدرا من السيولة .

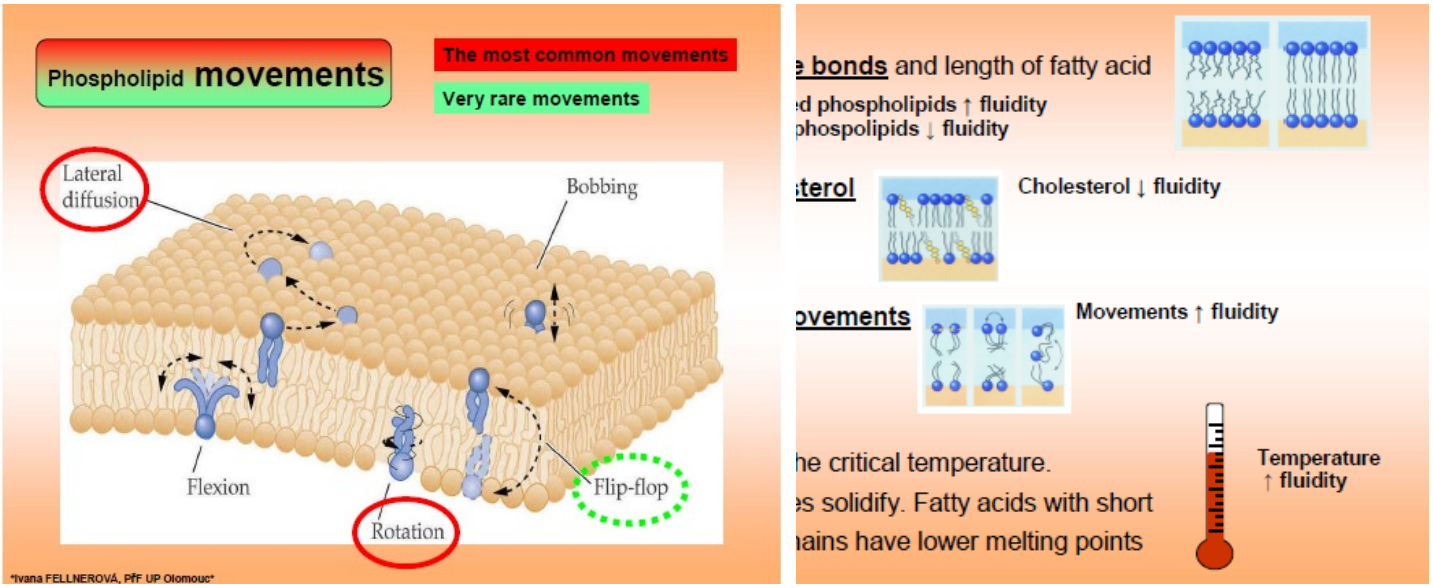
لا يحتوي السطح الخارجي و السطح الداخلي للغشاء على نفس الأنواع من البروتينات أو الشحوم ، فيحوي السطح الخارجي لغشاء كرية الدم الحمراء أقل بكثير من البروتينات مما يحويه السطح الداخلي كما يحوي الوجه

الخارجي لغشاء الكرية 20 بالمئة من النخاعين الإسفنجي مقارنة ب 6 بالمئة في الوجه الداخلي ولا تبقى البروتينات ثابتة في مكانها في الغشاء ، وإنما تتحرك حركات جانبية - خلال الطبقة الشحمية – بصورة مستمرة مما يؤثر على توزيعها خلال الغشاء إذ يعتمد توزيعها على موقع الخلية وصلتها بالخلايا المجاورة ووظيفتها وكمية ATP الموجودة فيها



الشكل(34): بعض النماذج المقترحة للغشاء الخلوي

تتحرك الجزيئات الشحمية المكونة للغشاء حركات جانبية وحركات رجراجية (عمودية) بسرعة تفوق سرعة جزيئات البروتين ، وإن اختلفت سرعتها باختلاف موقعها ، فتتحرك الجزيئات الشحمية المتصلة ببعضها البعض أسرع من حركة الجزيئات الشحمية المرتبطة بالبروتينات و المسماة الشحوم الحدودية وتزداد سرعة الجزيئات التي تزيد من مرونة الغشاء بازدياد عدد الأحماض الشحمية غير المشبعة فيه وكذلك بزيادة درجة الحرارة .ويوجد من الدلائل ما يشير إلى استطاعة الخلية زيادة عدد الأحماض الشحمية المشبعة فيها عند ارتفاع درجة الحرارة للمحافظة على إبقاء الغشاء ضمن حد معين من المرونة .



الشكل(35): عوامل ميوعة الغشاء

IV. النقل الغشائي

من المعروف بأن الخلية ومكوناتها فوق الخلوية (ميتاكوندري، ريبوزومات، نواة،...)، تتبادل المعلومات والطاقة الضرورية لتجديد تركيبها الخلوي عن طريق تبادلات مستمرة لمواد منحلة (متعادلة أو مشحونة، جزيئات ضخمة أو مجهرية) ضرورية لبقائها على قيد الحياة سواء داخليا أو خارجيا، و يتم هذا عبر الأغشية الخلوية

فكيف تنتقل المواد من خارج الخلية إلى داخلها و العكس ؟

يوجد شكلين رئيسيين لنقل المواد من وإلى الخلية هما:

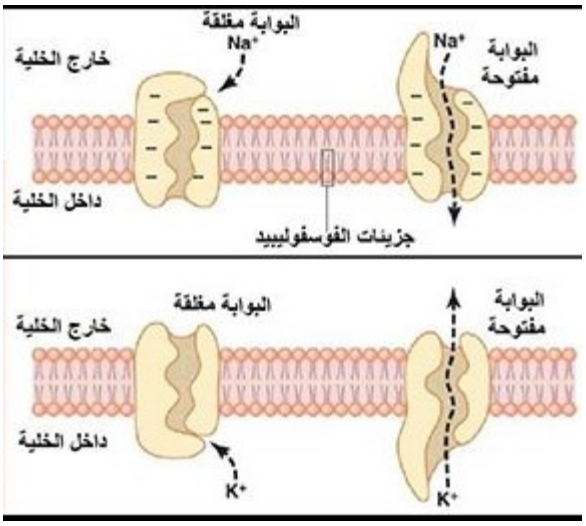
- **النقل عبر الغشاء**: وتشترك فيه المكونات الغشائية الشحمية والبروتينية ويعتمد على تدرج تراكيز المادة المنقولة
- **النقل الخلوي**: ويترافق بتغيرات مهمة كبيرة في شكل الغشاء الخلوي

1. النقل عبر الغشاء الخلوي :

تنتظم الجزيئات المكونة للغشاء الخلوي في مستوى دقيق التنظيم وتكون هذه البنية من الجزيئات المنتظمة ذات خواص مميزة أهمها المقدرة على تنظيم عبور الجزيئات و الأيونات المنحلة وغير المنحلة من وإلى الخلية من خلال خاصية النفاذية الإختيارية، وهي الوظيفة الرئيسية للغشاء الخلوي فهو يسمح بنفوذ بعض المواد و الجزيئات إلى داخل الخلية في حين يمنع مواد أخرى من النفوذ إلى الخلية وذلك حسب طبيعة هذه المواد

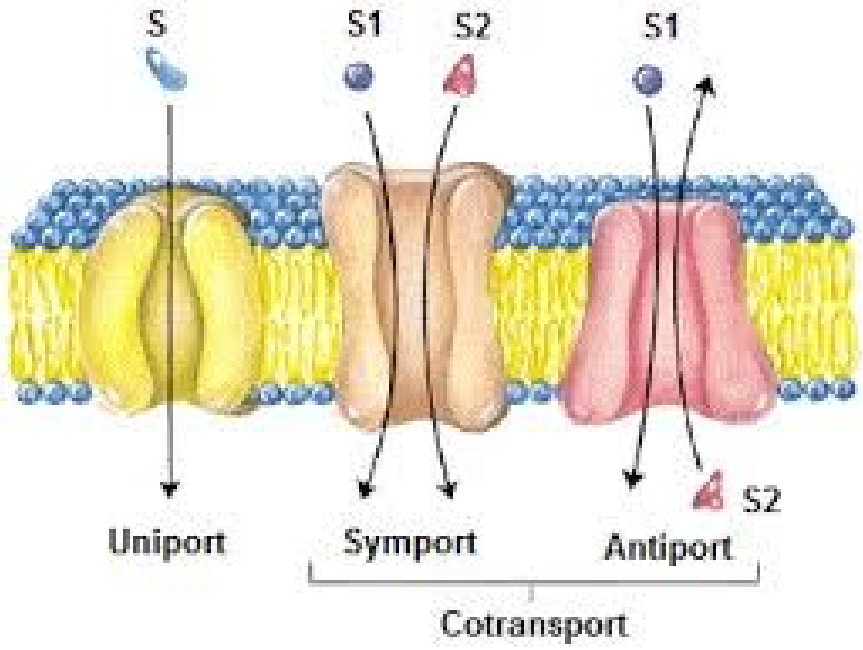
تعد الطبقة الليبيدية المضاعفة هي المسؤولة عن النفاذية الاختيارية للغشاء الخلوي فهي تسمح بمرور الجزيئات الصغيرة مثل الغازات غاز ثاني أكسيد الكربون والأكسجين، كما يمكن للجزيئات التي تنحل في الليبيدات الإنزلاق بين الرؤوس المحبة للماء وعبور هذا الغشاء بسهولة دون مساعدة بروتيناته، أما الشوارد مثل الكالسيوم والصوديوم والبوتاسيوم والكلور، والجزيئات المستقطبة مثل السكر والأحماض الأمينية والنكليوتيدات التي لا تستطيع اختراق الطبقة الليبيدية المضاعفة الكارهة للماء والمرور المباشر عبر الغشاء وهي تنتقل بواسطة بروتينات نوعية تسمى البروتينات الناقلة عبر الغشاء وهي إما أن تكون بروتينات قنوية أو بروتينات حاملة

- **البروتينات القنوية** protéines de canal : تعمل كمعابر تستثمرها الأيونات أو الجزيئات الخاصة، مثالً ذلك قنوات الصوديوم و البوتاسيوم و قنوات نقل الماء الأكوابورين (Aquaporine)



الشكل(36): أحد اشكال البروتينات القنوية

- **البروتينات الحاملة** Les transporteurs (Carrière protéine): وهي بروتينات تحمل الجزيئات وتغير شكلها بأسلوب تعبر فيه الغشاء الخلوي، قد تكون بروتينات النقل نوعية للمادة التي تنقلها سامحة لمادة معينة فقط عبور الغشاء وتدعى البروتينات وحيدة النقل uniport ، أو قد تكون بروتينات النقل متخصصة بنقل جزيئتين أو أكثر وتدعى في هذه الحالة بروتينات ذات نقل مشترك ويوجد منها نوعان يختلفان باتجاه النقل هما بروتينات النقل المشترك العكسي antiport و بروتينات النقل المشترك المتماثلsymport

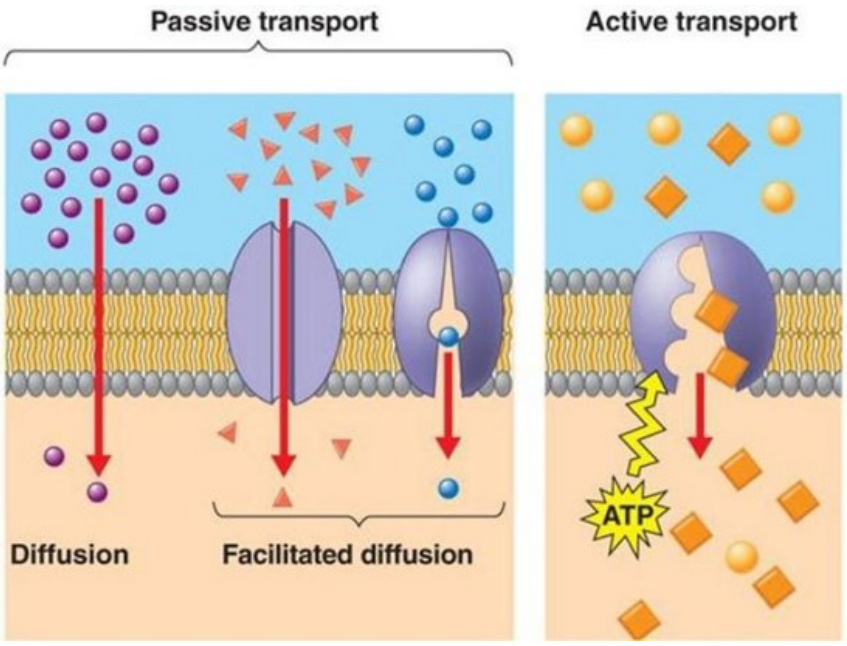


الشكل (37): أنواع بروتينات الحمل

أ. آليات النقل عبر الغشاء الخلوي:

تنتقل الجزيئات عبر الغشاء الخلوي من وإلى الخلية أو أحد عضياتها بإحدى الطريقتين التاليتين

1. **النقل السلبي Transport passif**
2. **النقل الفعال Transport Active**

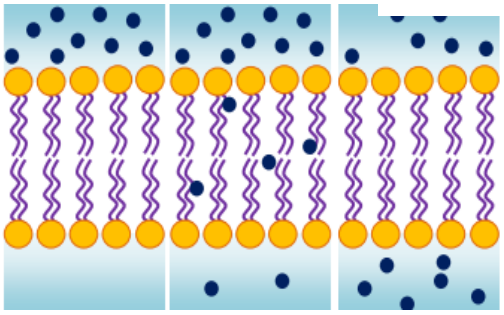


الشكل(38): أنواع النقل الغشائي

1. النقل السلبي :

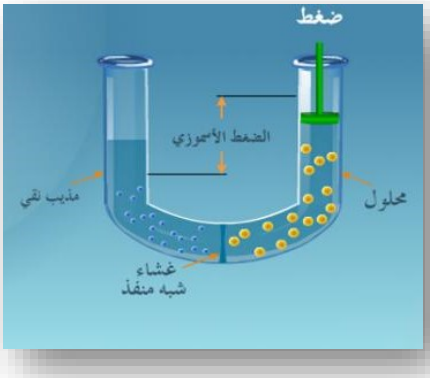
يتميز بانتقال الجزيئات تبعا لتدرج تركيزها أي من التركيز الأعلى إلى التركيز الأدنى لتلك الجزيئات وهو نقل لا يحتاج إلى طاقة ونميز له عدة أنواع:

الإنتشار البسيط و الاسموزية و الإنتشار الميسر



الشكل(39): الانتشار البسيط

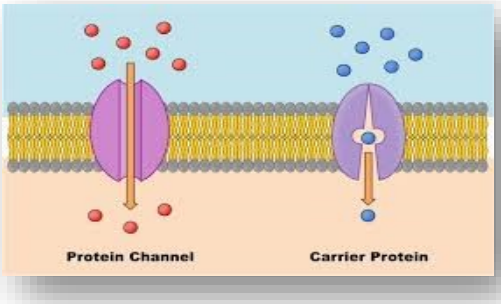
- **الانتشار البسيط Diffusion Simple:** الانتشار هو شكل من أشكال النقل السلبي وهو حركة الجزيئات من مناطق التركيز المرتفع إلى مناطق التركيز المنخفض حتى يصبح توزع الجزيئات متساوي على جانبي الغشاء ويحدد اتجاه الحركة اختلاف تراكيز هذه الجزيئات على جانبي الغشاء، تمر الجزيئات مباشرةً عبر



الشكل(40): ظاهرة الحلول

الطبقة الليبيدية المضاعفة للغشاء الخلوي ودون الإستعانة بنواقل بروتينية عندما تكون جزيئات كارهة للماء(غير قطبية)، أو جزيئات قطبية مع مراعاة أن تكون الجزيئات القطبية المنقولة صغيرة الحجم وأن تكون غير متأينة ولا تحمل شحنة، ويعتبر إدخال جزيئات الأكسجين إلى الخلية مثال عن ذلك .

- **الحلول (الاسموزية) Osmose:** هو انتقال جزيئات الماء من التركيز الملحي الأدنى إلى التركيز الملحي الأعلى أي أن الماء ينتقل من الوسط الذي يحوي جزئيات أكثر من الماء إلى الوسط الأقل، للوصول إلى الحالة المتعادلة على طرفي الغشاء، ويتم ذلك دون صرف للطاقة.
- **الانتشار الميسر La diffusion facilitée:** تنتشر الكثير من الجزيئات القطبية والأيونات التي تعترضها الطبقة الليبيدية المضاعفة وفقا لظاهرة الانتشار المسهل و هذا بتدخل بروتينات نقل غشائية قد تكون قنوية أو حاملة حيث تنتقل الجزيئات حسب تدرج التركيز دون استهلاك طاقة



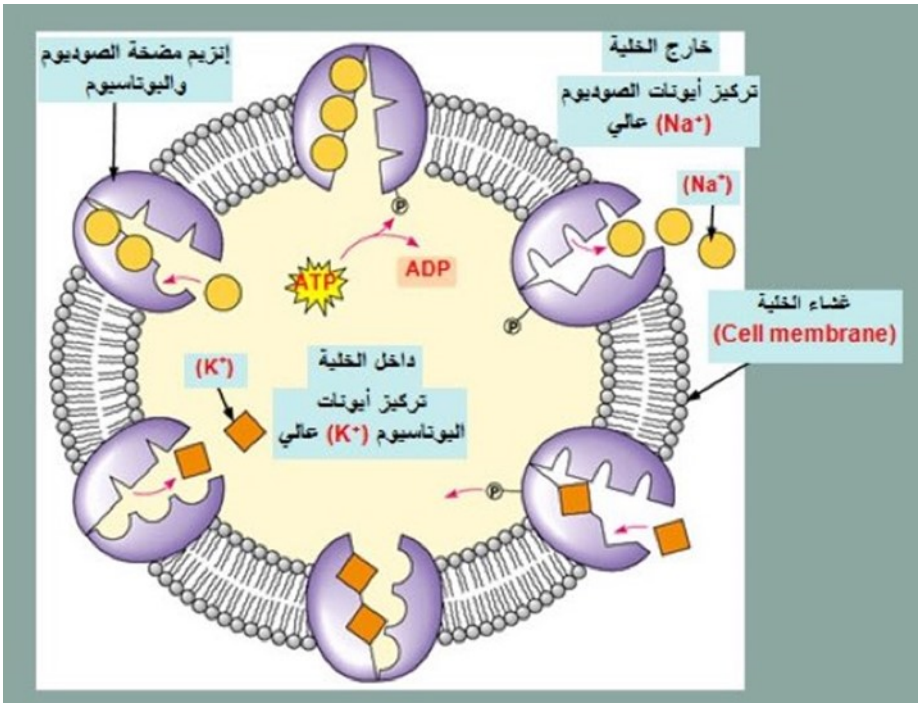
الشكل(41): ظاهرة الانتشار الميسر

2. النقل الفعال Transport Active:

يحتاج النقل الفعال إلى الطاقة (ATP) ويعتمد على البروتينات الناقلة الغشائية لنقل المواد المنحلة عكس تدرج تركيزها أي من جانب تركيزها المنخفض إلى جانب تركيزها المرتفع و هو نوعان :

a. **نقل فعال أولي** :و هو النقل الذي يستخدم ثلاثي فوسفات الأدنوسين (ATP) كمصدر مباشر للطاقة بالنقل النشط الأولي، ويعتبر هذا النوع من أنواع النقل النشط نادر الحدوث، لأنّه يستهلك كمية كبيرة من الطاقة، حيث تقوم مجموعة إنزيمات (ATPases) بتحفيز عملية نَزع الفُوسْفات من ثلاثي فوسفات الأدينوسين، حتى ينتج كل من ثنائي فسفات الأدنوسين(ADP) ، وأيون الفوسفات الحر عن هذا التفاعل، إلى جانب إطلاق الطاقة التي تُستخدم لتحفيز التفاعلات الكيميائية الأخرى التي تحتاجها لتتم.
ومن أشهر من يقوم بهذه العملية هي "مضخات" الصوديوم-بوتاسيوم.

تعد مضخة الصوديوم – البوتاسيوم إحدى نظم النقل العاملة بهذه الطريقة، وتتوزع الأيونات داخل وخارج الخلية إلا أن توزعها متعاكس حيث يكون تركيز الصوديوم في الوسط المحيط بالخلية أكبر بكثير من تركيزه داخلها و العكس بالنسبة للبوتاسيوم، و يتم في جميع الخلايا المحافظة على التوزع الشاردي غير متساوي بين جانبي الغشاء عن طريق عملية الضخ المستمرة لها في اتجاهين متعاكسين عبر ما يسمى مضخة الصوديوم – البوتاسيوم، وتحمل هذه المضخة عند عملها ثلاث أيونات من الصويوم إلى خارج الخلية و أيونتي بوتاسيوم إلى داخلها.



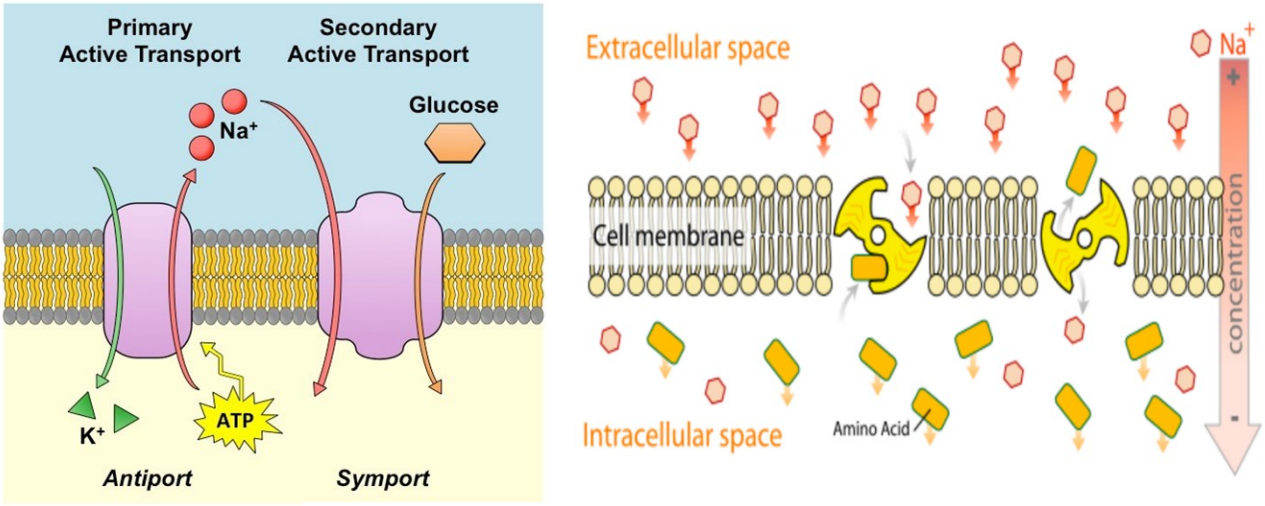
الشكل(42): مضخة الصوديوم و البوتاسيوم (التقل الفعال)

b. **النقل الفعال الثانوي :** وفيه تُشتق الطاقة بصورة غير مباشرة. حيث يستفاد من ميل الجزيئات للدخول للخلية وفقا لتركيزها ، ولكنها تمنع من الدخول للخلية بسبب حواجز الخلية، فتتحول هذه الميول لطاقة مخزنة في الأيونات

ويقسم هذا الأخير بدوره إلى قسمين:

النقل المساعد:(Co-transport) : وفي هذا النوع يتم نقل مواد ثانوية مع المادة الأساسية بنفس الاتجاه (المادة الأخرى للاستفادة من ميلها للتحرك لداخل القناة أو خارجها، فتقوم بتحريك البروتين ليسمح للمادة الأساسية بالانتقال، حيث يمتلك الناقل هنا أماكن ارتباط للمادة الأساسية (ولتكن الصوديوم مثلًا) ومكان ارتباط للمادة الثانوية (ولتكن الجلوكوزونتيجة فرق التركيز يحاول الصوديوم عبور الغشاء عن طريق هذا الناقل، فيصل لجزء مخصص له في هذا الناقل، ويكون الغلوكوز عند جزء آخر في الناقل مخصصًا له أيضًا، فيسبب عبور الصوديوم نتيجة الضغط التناضحي تحريك الناقل، فينقل بدوره الغلوكوز أيضًا.

النقل المضاد :(Counter transport) وفي هذا النوع يوجد مكان ارتباط للمادة الأساسية (ولتكن الصوديوم)، في السطح الخارجي للناقل ومكان ارتباط المادة الثانوية (ولتكن الكالسيوم) في السطح الداخلي للناقل، فعند ارتباطهما تقوم طاقة الصوديوم بتغيير الناقل فيدخل الصوديوم ويخرج الكالسيوم.



الشكل(43): النقل الفعال الثانوي

2.النقل الخلوي :

إن الجزيئات الكبيرة والجزيئات المستقطبة التي لاتستطيع أن تعبر الغشاء الخلوي بآليات النقل السابقة يتم نفوذها بواسطة حويصلات ناتجة عن حركات محددة تتم في الغشاء الخلوي ونميز نوعين من النقل حسب اتجاه حركة المواد المنقولة هما: الإدخال الخلوي و الإخراج الخلوي

1.2. الإدخال الخلوي (الإلتقام) endocytoses: تدخل الخلية في هذه الآلية جزيئات كبيرة ومواد خاصة وذلك بتشكيلها حويصلات من الغشاء الخلوي حيث تنخمص قطعة صغيرة من الغشاء مشكلة جيبا وكلما غاص الجيب، ضاق ليشكل حويصل مشتمل على مادة كانت من قبل خارج الخلية لتدخله،

الالتقام الخلوي هو عملية خلوية تستوعب الخلايا من خلالها الجزيئات أو الجزيئات من بيئتها الخارجية. في حين أن الالتقام الخلوي مرتبط بشكل أساسي بالخلايا الحيوانية ، فإن النباتات تمتلك آليات للالتقام الخلوي ، وإن كان ذلك مع بعض الاختلافات مقارنة بالخلايا الحيوانية.

في النباتات ، يحدث الالتقام الخلوي بشكل أساسي في غشاء البلازما للخلايا ويلعب أدوارًا حاسمة في عمليات مختلفة ، بما في ذلك امتصاص المغذيات ، وإشارات الخلايا ، وإعادة تدوير الأغشية ، وتهريب البروتين. فيما يلي بعض الأمثلة على عمليات الالتقام في النباتات:

الالتقام الخلوي بوساطة المستقبلات: تحتوي النباتات على بروتينات مستقبلية على غشاء البلازما الخاص بها والتي تتعرف على جزيئات معينة ، مثل عوامل النمو أو الهرمونات أو الجزيئات المشتقة من مسببات الأمراض. عندما تربط هذه المستقبلات بروابطها المقابلة ، يمكن استيعابها عن طريق الالتقام الخلوي ، مما يسمح للخلايا النباتية بالاستجابة لإشارات محددة.

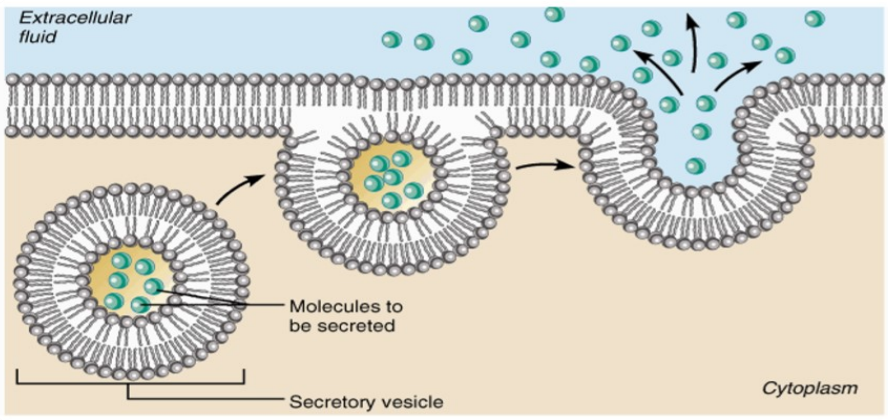
الالتقام الخلوي السائل: يمكن للنباتات أيضًا إجراء عملية الالتقام الخلوي في الطور السائل ، حيث تبتلع السوائل المحيطة وتذوب بشكل غير انتقائي. تساعد هذه العملية في اكتساب المغذيات ، حيث يمكن أن يحتوي السائل المبتلع على مغذيات مذابة يمكن معالجتها واستخدامها من قبل الخلايا النباتية.

الالتقام الخلوي بوساطة الكلاذرين Clathrin :هو بروتين يلعب دورًا رئيسيًا في تكوين الحويصلات أثناء الالتقام الخلوي. في النباتات ، يشارك الالتقام الخلوي بوساطة الكلاذرين في استيعاب بروتينات الغشاء ، بما في ذلك الناقلات والمستقبلات ، والتي يتم نقلها بعد ذلك إلى مقصورات خلوية مختلفة أو تتحلل.

الالتقام الخلوي لإعادة تدوير الغشاء: تستخدم النباتات الالتقام الخلوي لتنظيم تكوين وسلامة غشاء البلازما. من خلال استيعاب بروتينات غشائية معينة وإعادة تدويرها ، يمكن للنباتات ضبط توزيع المستقبلات والناقلات والجزيئات الأخرى المرتبطة بالأغشية ، وتمكينها من الاستجابة للظروف البيئية المتغيرة.

من المهم ملاحظة أن تفاصيل وآليات الالتقام الخلوي في النباتات لا تزال مجالًا نشطًا للبحث ، وهناك حاجة إلى مزيد من الدراسات لفهم التعقيدات والتكيفات المحددة لهذه العملية في الخلايا النباتية تمامًا.

2.2. الإخراج الخلوي Exocytose: هي عملية معاكسة للإدخال الخلوي وفيها تحيط الحويصلات المتشكلة من جهاز غولجي بالجزيئات المطلوب إخراجها خارج الخلية ثم تنتقل هذه الحويصلات على طول انيبيبات الهيكل الخلوي إلى الغشاء الخلوي وحينما يصبح الغشاء الخلوي على تماس بغشاء الحويصل تعيد الجزيئات الليبيدية لكلا الطبقتين المضاعفتين ترتيبها بحيث يلتحم الغشاءان عندها يتم لفظ محتويات الحويصل إلى خارج الخلية، يمكن للمواد الموجودة في حويصلات الإخراج أن تلتحم مع الغشاء وتشكل جزءا منه.



الشكل (44): مراحل الاخراج الخلوي

القسم الثاني العلاقة بين تركيب الخلية و وظيفتها

I. التركيب الحيوي للدسم و البروتينات الغشائية

1. التركيب الحيوي للدسم: Biosynthèse des lipides

- تشمل الليبيدات عدد من المركبات المختلفة في البناء والتركيب، لكنها جميعها تتصف بعدم ذوبانها في الماء وقابليتها للذوبان في المذيبات العضوية كالإيثر والكلوروفورم وغيرهما.
- ولهذه الصفة بعض المزايا التي تعطيها دورمهم للكائنات الحية ومنها :
  - **قدرتها على تشكيل الأغشية الخلوية.**
  - **وخزن الطاقة**، وهي في ذلك أكثر ملائمة من الكربوهيدرات والبروتينات وذلك **لسببين:**

1. لأن الليبيدات أكثر من الكربوهيدرات والبروتينات في مستوى الاختزال، لذا فإن الطاقة الناتجة عن أكسدة الدهون تفوق تلك الناتجة عن أكسدة الكربوهيدرات والبروتينات.
2. عدم ذوبانها في الماء، لذلك يمكن خزنها في الخلايا بشكل مركز بدون ماء، أما الكربوهيدرات الأليفة للماء فإنها ترتبط معه بكمية تصل إلى ضعفي وزنها فيختزن بذلك معها.

1.1. البناء الحيوي للأحماض الدهنية

الجدول (2): بعض الأحماض الدهنية المشبعة

No. of Carbons	Fatty Acid	Structure	
2	Acetic acid	$H_3C-COOH$	COOH
4	Butyric acid	$H_3C-(CH_2)_2-COOH$	COOH
14	Myristic acid	$H_3C-(CH_2)_{12}-COOH$	COOH
16	Palmitic acid	$H_3C-(CH_2)_{14}-COOH$	COOH
18	Stearic acid	$H_3C-(CH_2)_{16}-COOH$	COOH
20	Arachidic acid	$H_3C-(CH_2)_{18}-COOH$	COOH
22	Behenic acid	$H_3C-(CH_2)_{20}-COOH$	COOH
24	Lignoceric acid	$H_3C-(CH_2)_{22}-COOH$	COOH

الجدول(3): بعض الأحماض الدهنية غير مشبعة

Fatty Acid	Biosynthetic Class	Formula*	Structure	Nutritionally Essential
Palmitoleic acid	ω^7	16:1;9	$H_3C-(CH_2)_5-CH=CH-(CH_2)_7-COOH$	No
Oleic acid	ω^9	18:1;9	$H_3C-(CH_2)_7-CH=CH-(CH_2)_7-COOH$	No
Linoleic acid	ω^6	18:2;9,12	$H_3C-(CH_2)_3-(CH_2-CH=CH)_2-(CH_2)_7-COOH$	Yes
α-Linolenic acid	ω^3	18:3;9,12,15	$H_3C-(CH_2-CH=CH)_3-(CH_2)_7-COOH$	Yes
Arachidonic acid	ω^6	20:4;5,8,11,14	$H_3C-(CH_2)_3-(CH_2-CH=CH)_4-(CH_2)_3-COOH$	No†

*Number of carbons: number of double bonds; positions of double bonds
†Can be synthesized from dietary linoleic acid.

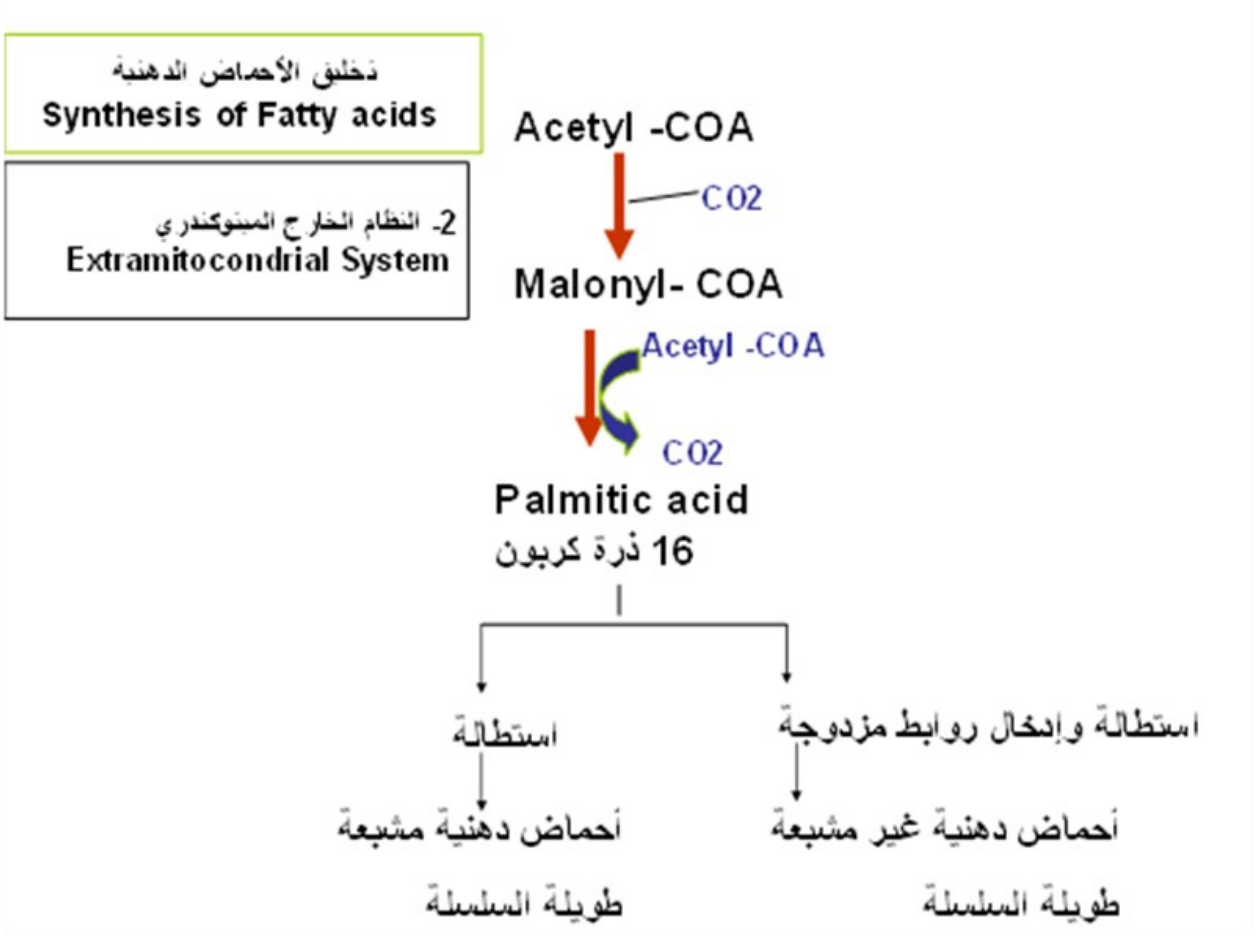
يتميز بناء الأحماض الدهنية عن هدمها بعدة ميزات منها

1. يحدث البناء في السيتوبلازم بينما يحدث الهدم في الميتوكوندري
2. ترتبط المركبات الوسيطة في بنية الأحماض الدهنية تساهميًا بواسطة بروتين ناقل (SH) يسمى acyl carrier protein (ACP) عن طريق مجموعة (SH)، بينما ترتبط المركبات الوسطية في هدم الأحماض الدهنية بمرافق الانزيم أ CoA عن طريق مجموعة (SH)
3. انزيمات البناء في الخلايا حقيقية هي مكونات لنفس المعقد الانزيمي المكون من سلسلة بيتيدية طويلة جدا هو الانزيم المصنع للاحماض الدهنية Fatty acid synthase (FAS) ، بينما تكون انزيمات الهدم مستقلة عن بعضها البعض
4. يتدخل في البناء المساعد الانزيمي $NADP^+$ / NADPH بينما يتدخل NAD/NADH في الهدم

كما يتميز بناء الاحماض الدهنية بما يلي:

مثل كل الأحماض الدهنية في مالي:

- اضافة وحدات ثنائية ثنائية الكربون مشتقة من Acety-coA
- يتم تنشيط الوحداث ثنائية الكربون بتكوين مركب Malonyl-CoA
- تتم اضافة الوحدات ثنائية الكربون بعد نزع الكربوكسيل من مركب Malonyl-CoA
- تستمر الاضافة المتكررة للوحدات الثنائية حتى الوصول إلى C16 (حمض البالميتيك)
- يتم تكوين الروابط المزدوجة و استطالة السلسلة الكبونيةباضافة وحداث ثنائية بواسطة الانزيمات اخرى تختلف عن انزيم FA synthase
- يحتاج البناء الحيوي للأحماض الدهنية إلى توفير المواد الأولية و هي Acetyl-CoA- NADPH

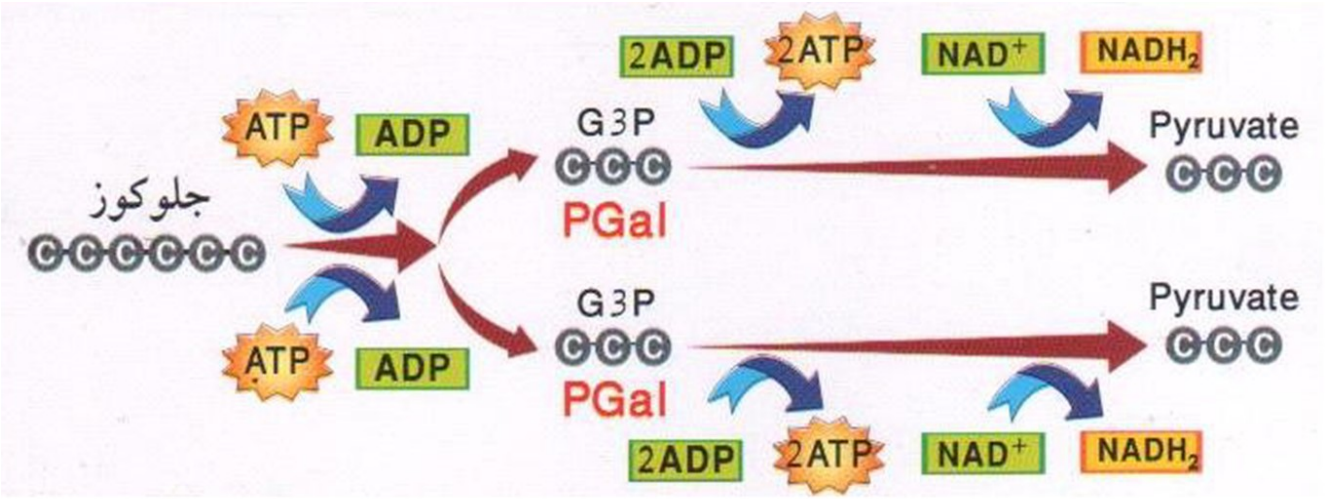


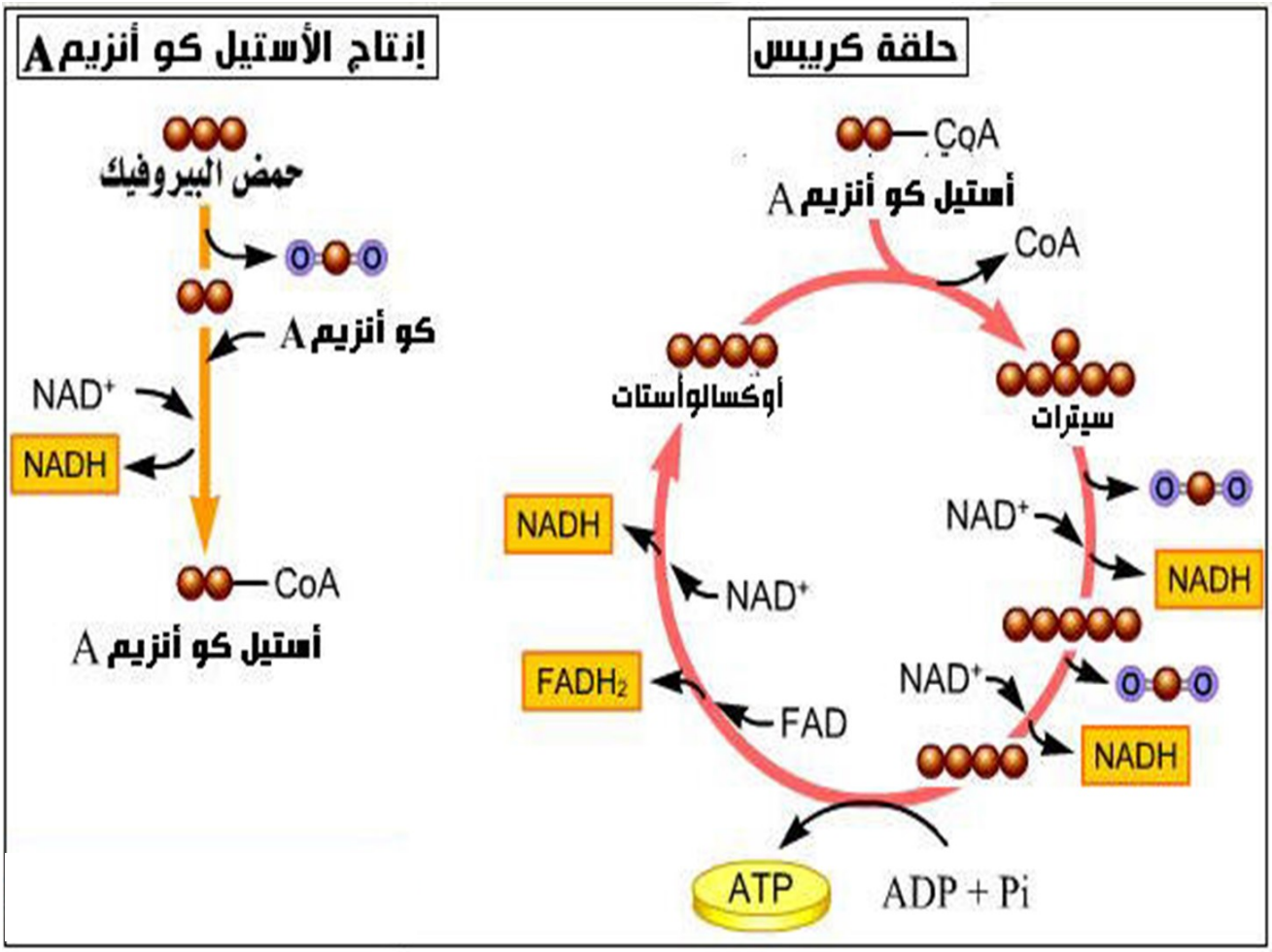
الشكل(45): مراحل تركيب الأحماض الدهنية

مصادر Acetyl-CoA:

توجد ثلاث مصادر رئيسية و هي

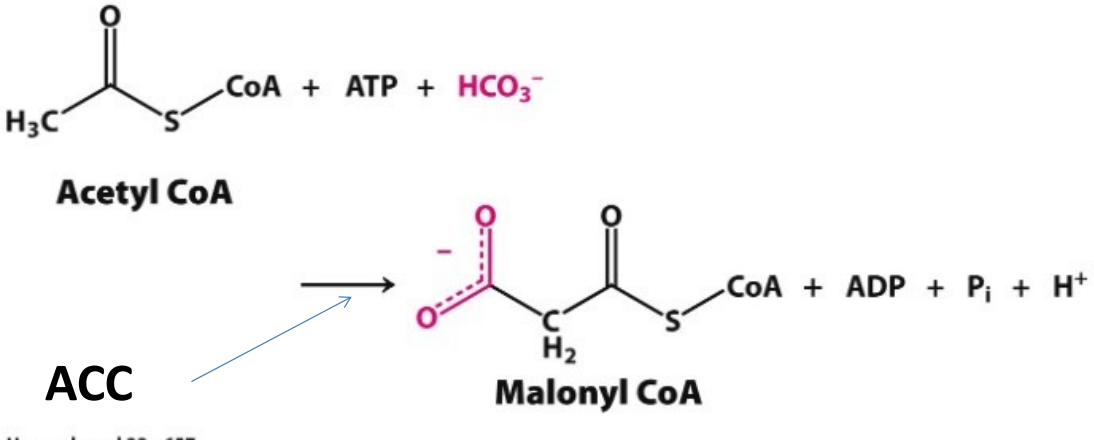
* هدم الأحماض الأمينية
* أكسدة الأحماض الدهنية
* التحلل السكري


2ADP
2ATP
NAD+
NADH2
ATP
ADP
G3P
Pyruvate
جلوكوز
PGal
G3P
Pyruvate
PGal
ATP
ADP
2ADP
2ATP
NAD+
NADH2


إنتاج الأستيل كو أنزيم A
حلقة كريبس
حمض البيروفيك
CoA
أستيل كو أنزيم A
كو أنزيم A
CoA
NAD+
أوكسالوأستات
سيترات
NADH
NADH
NAD+
NAD+
NADH
FADH2
NAD+
FAD
NADH
ATP
ADP + Pi

مصادر مالونيل مرافق الانزيم أ Malonyl –CoA

مصادر مالونيل مرافق الانزيم أ Malonyl –CoA

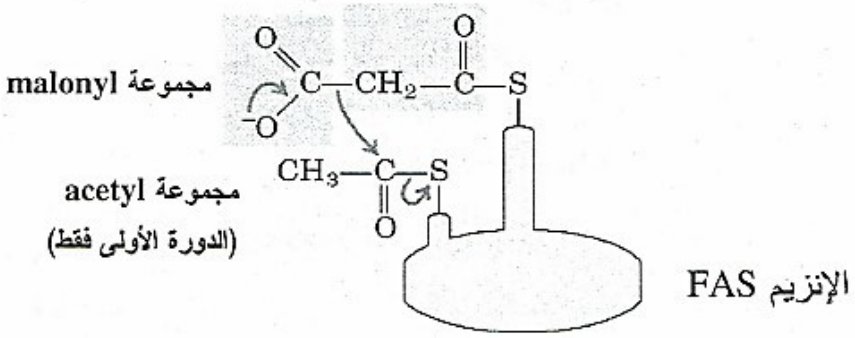


بيوتين

Acetyl-CoA carboxylase

آلية بناء الأحماض الدهنية :

بناء الأحماض الدهنية



Acetyl CoA + ACP ⟶ Acetyl - ACP + CoA

Malonyl CoA + ACP ⟶ Malonyl - ACP + CoA

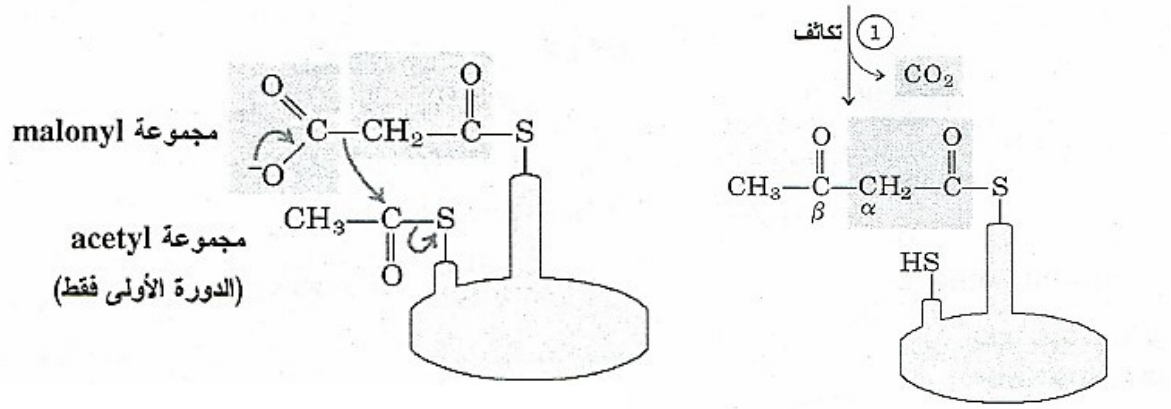
الانزيم ATو MT

malonyl transacylase و acetyl transacylase

في البداية يتم ربط مجموعة Acetyl بمجموعة SH التابعة للحمض الأميني Cys في تحت وحدة KS بتدخل انزيم AT (acetyl –CoA-ACP- transacylase)و كذلك ربط Malonyl بمجموعة SH بتدخل انزيم (malonyl –CoA-ACP- transacylase (MT

Acetyl CoA + ACP ⟶ Acetyl - ACP + CoA

Malonyl CoA + ACP ⟶ Malonyl - ACP + CoA

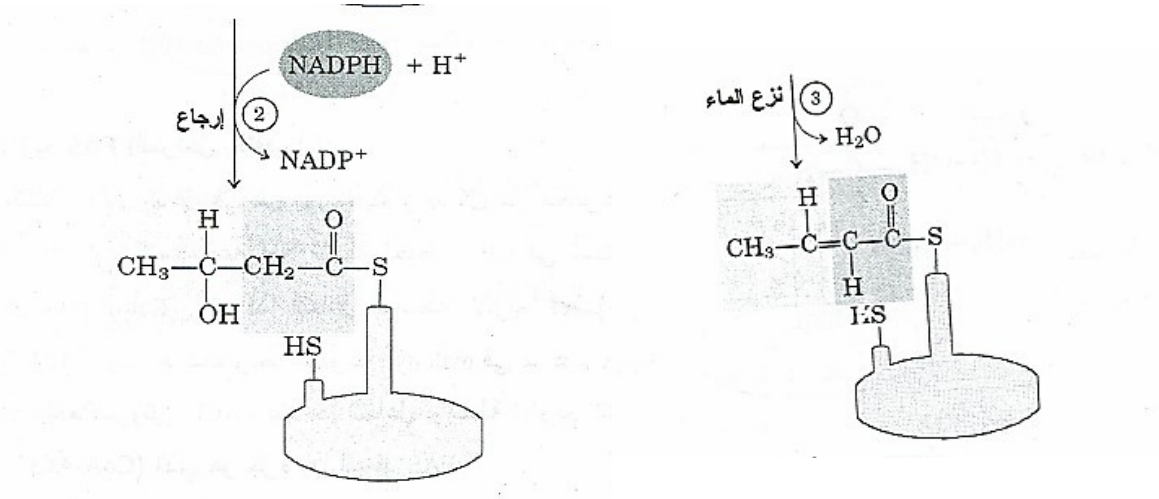


في الخطوة التالية يتفاعل Acetyl- ACP و– Malonyl -ACP

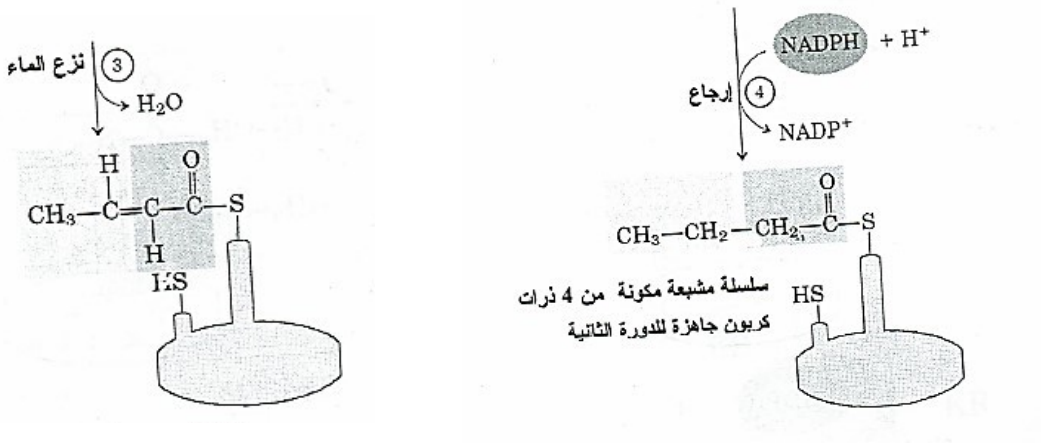
ويتكون Acetoacetyl -ACP–، يحفز تفاعل التكثيف هذا الانزيم

B-keto acyl-ACP synthase (KS) كما يتم نزع CO2

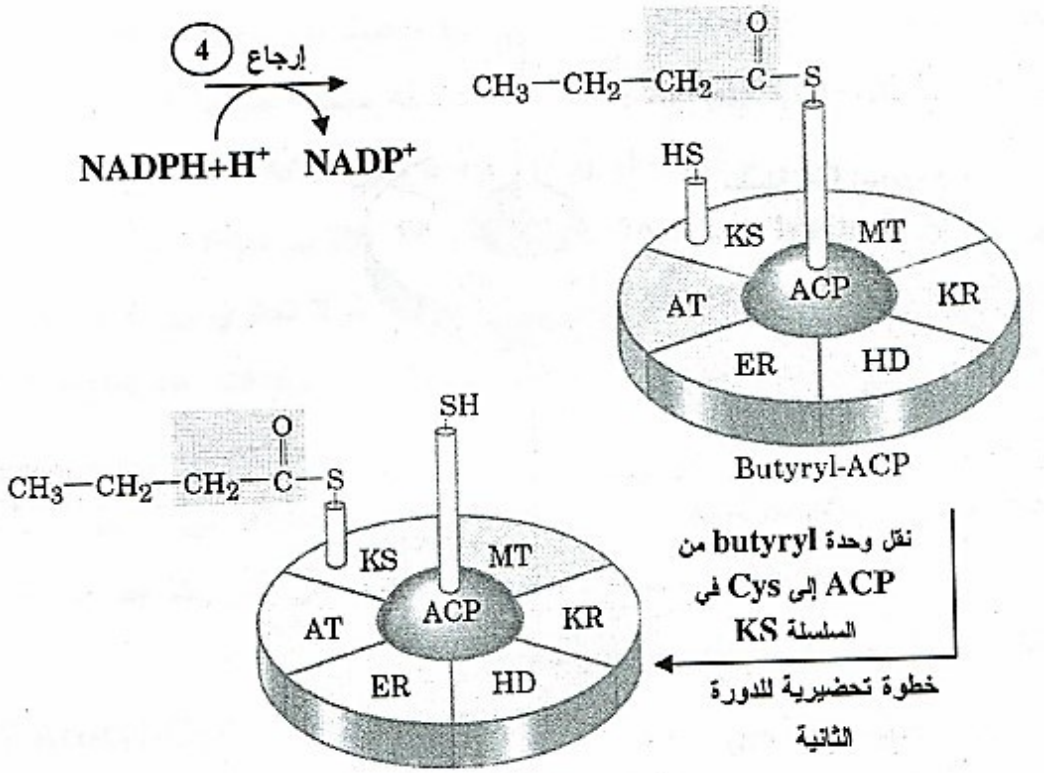
Acetyl – ACP + Malonyl - ACP ⟶ acetoacetyl– ACP + CO_2



نزع الماء من مركب B-Hydroxybutyryl-ACP بواسطة انزيم B-Hydroxybutyryl-ACP dehydratase (HD) و تشكل Δ2-trans-butenoyl-ACP



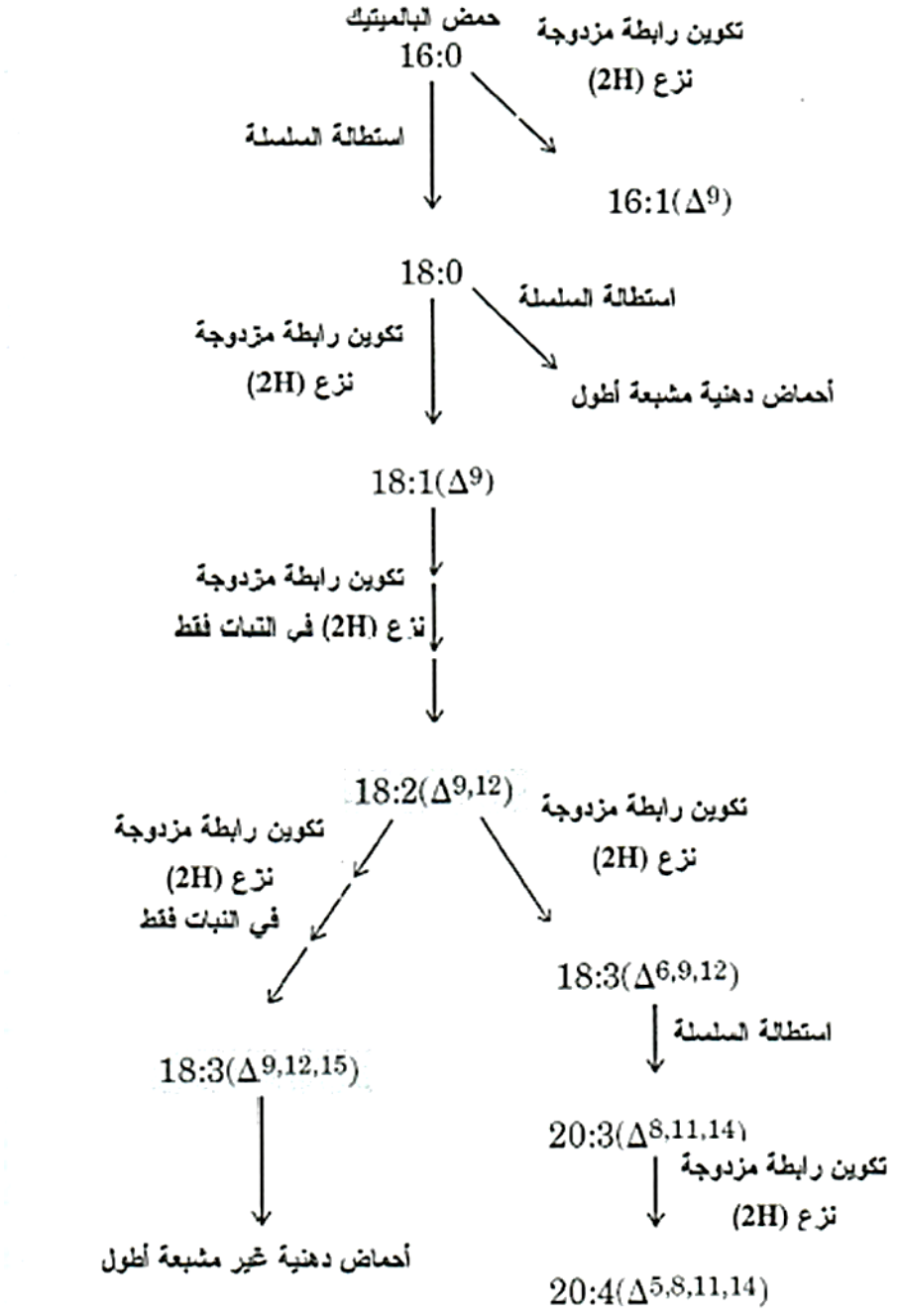
ارجاع مركب trans -Δ2-butenoyl-ACP في موقع الرابطة المزدوجة لانتاج مركب رباعي الكربون butyryl-ACP في وجود انزيم Enoyl-ACP-Reductase (ER)



الدورة الثانية لبناء الأحماض الدهنية

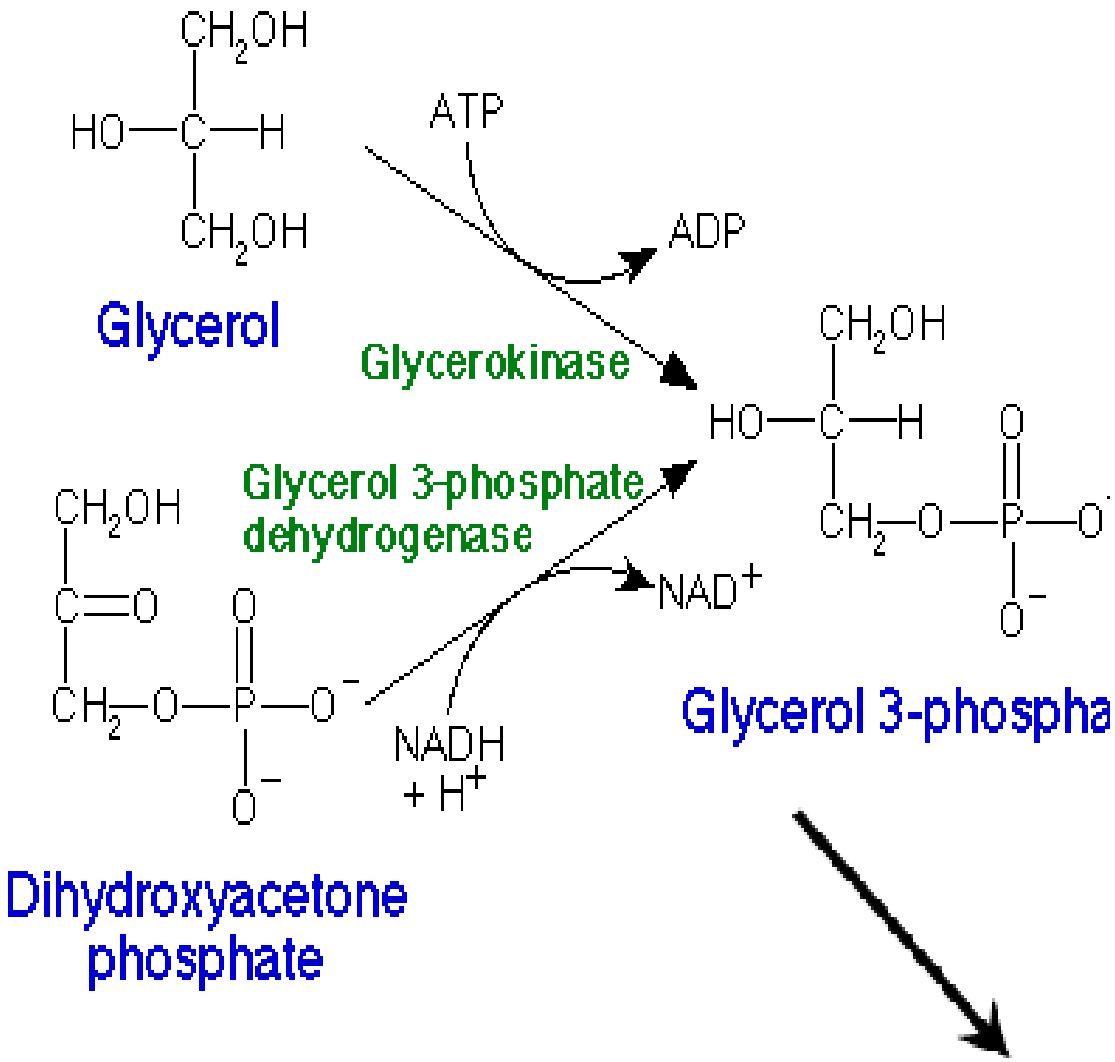
يتم نقل المركب الرباعي butyryl المرتبط بمجموعة SH على ACP الى مجموعة SH الاخرى على تحت وحدة KS لتبدا دورة ثانية بارتباط Malonyl ثاني حيث يتم تحويل جزءmalonyl من molonyl- CoA الى manlonyl-ACP

تفاعل التكاثف الاول يتم بين Butyryl(C4) و Molonyl(C3) لإنتاج مركب (C6) مع خروج CO2 و تستمر الاستطالة (5دورات أخرى) للحصول على (C16) حمض البالميتيك



2.1. بناء الجليسيريدات

❖ **تنشيط الجليسيرول**



❖ **تنشيط الأحماض الدهنية**

Acyl-CoA synthétase

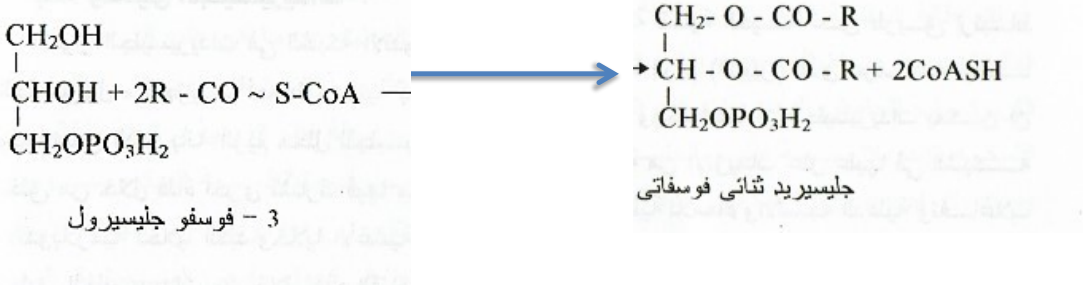
$$R\text{-}CH_2\text{-}COOH + ATP + HSCoA \longrightarrow R\text{-}CH_2\text{-}CO\sim SCoA + AMP + Ppi + H_2O$$

Pyrophosphatase

$$PPi + H_2O \longrightarrow 2Pi$$

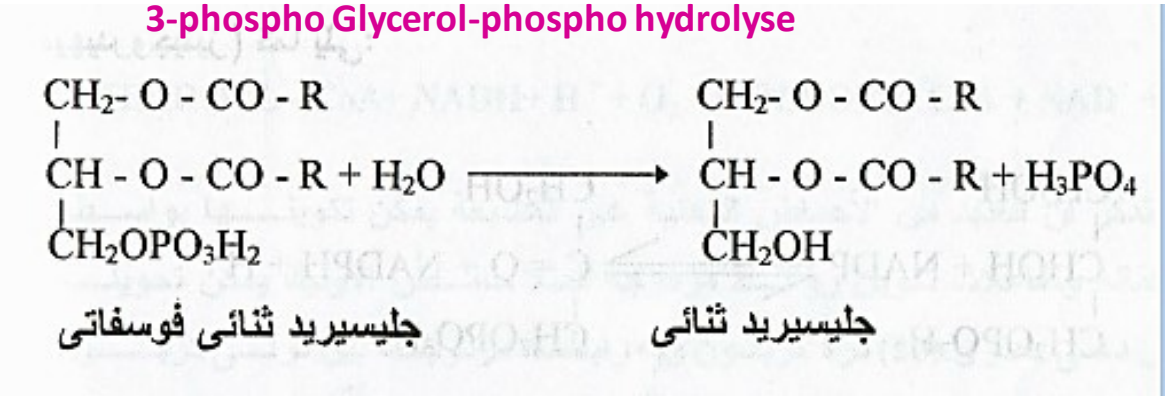
❖ **تشكيل جليسيريد ثنائي الفوسفات**

3-phospho Glycerol-Acyl- Transferase



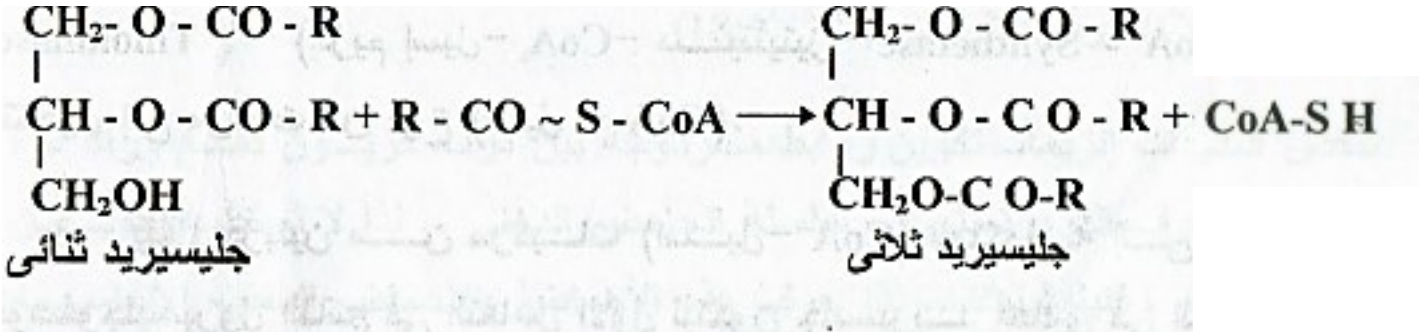
❖ **فصل مجموعة الفوسفات**

3-phospho Glycerol-phospho hydrolyse

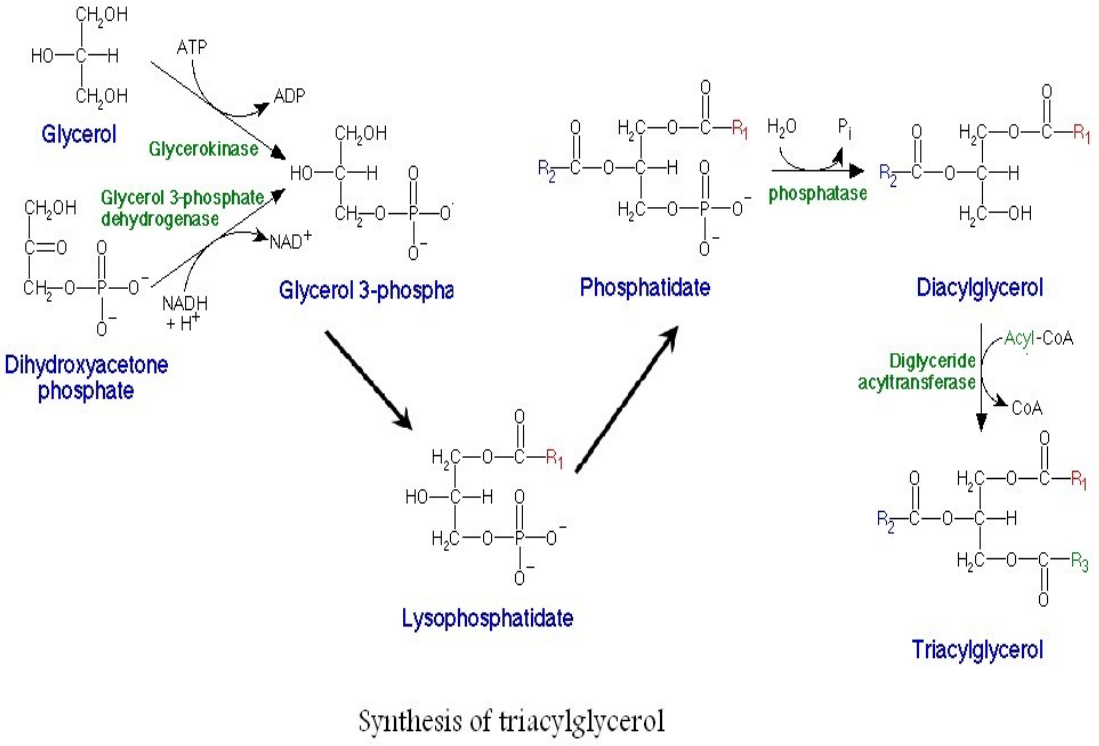


❖ **تشكيل جليسيريد ثلاثي**

Diglyceride-Acyl- Transferase



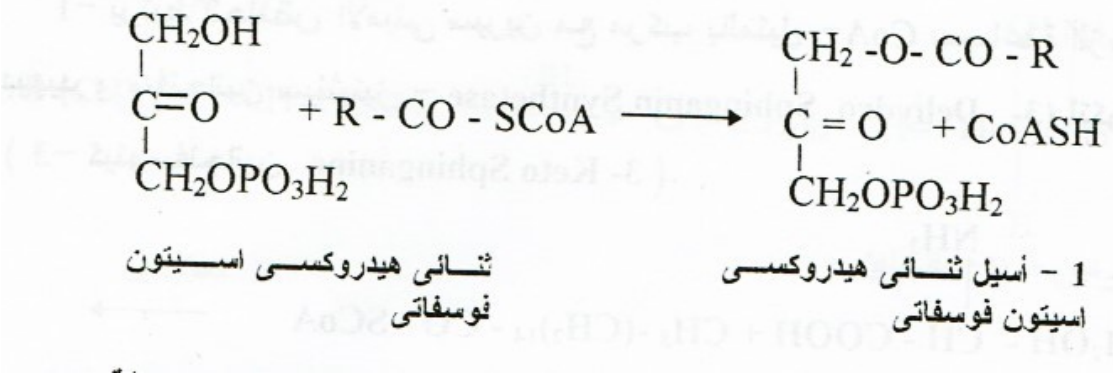
بناء و تخليق الجليسيريدات

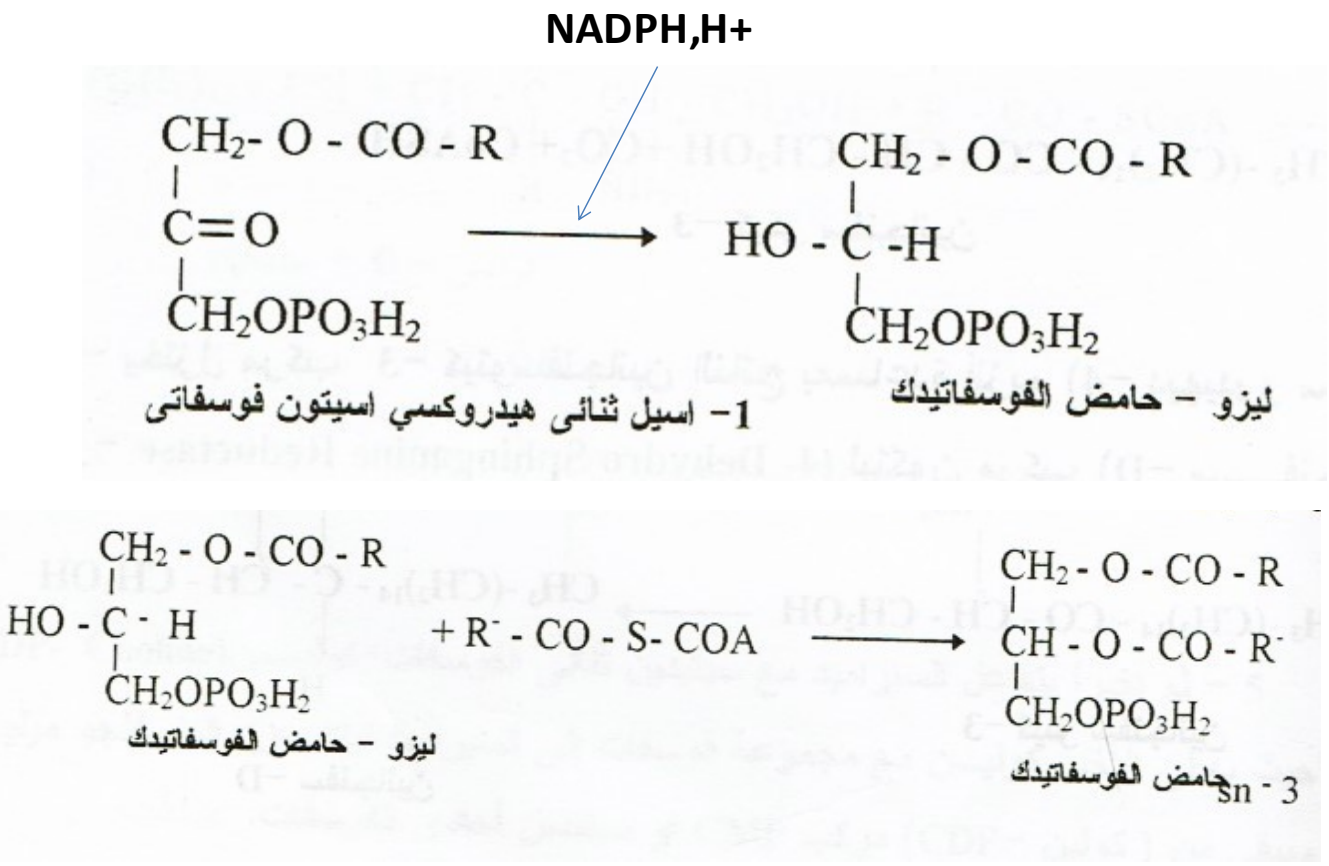


Synthesis of triacylglycerol

3.1. بناء الفوسفوليبيدات

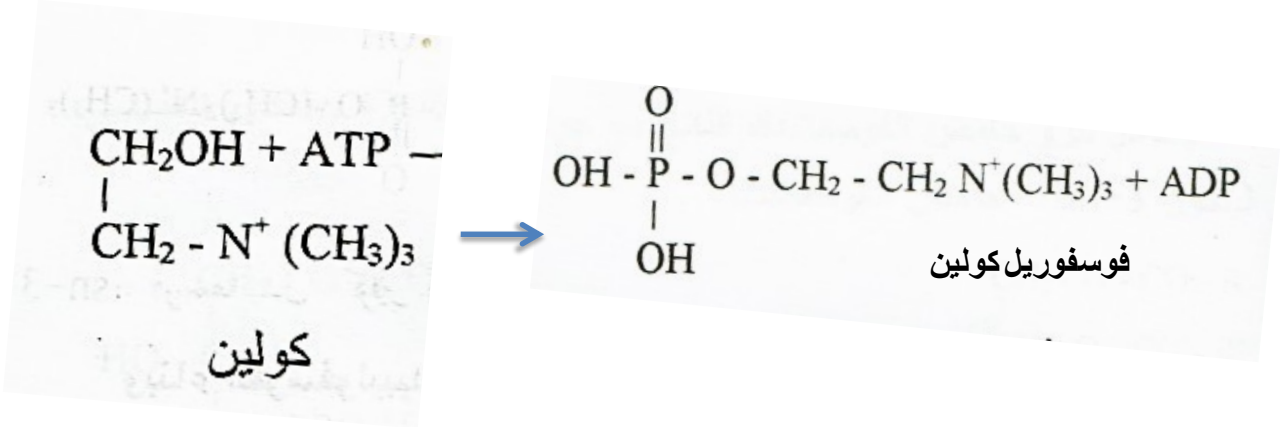
يتم تخليق الفوسفوليبيدات في الشبكة الاندوبلازمية للخلايا الراقية وتتكون اساسا من حمضين دهنين ،غليسيرول و حمض الفوسفوريك و كحول أميني





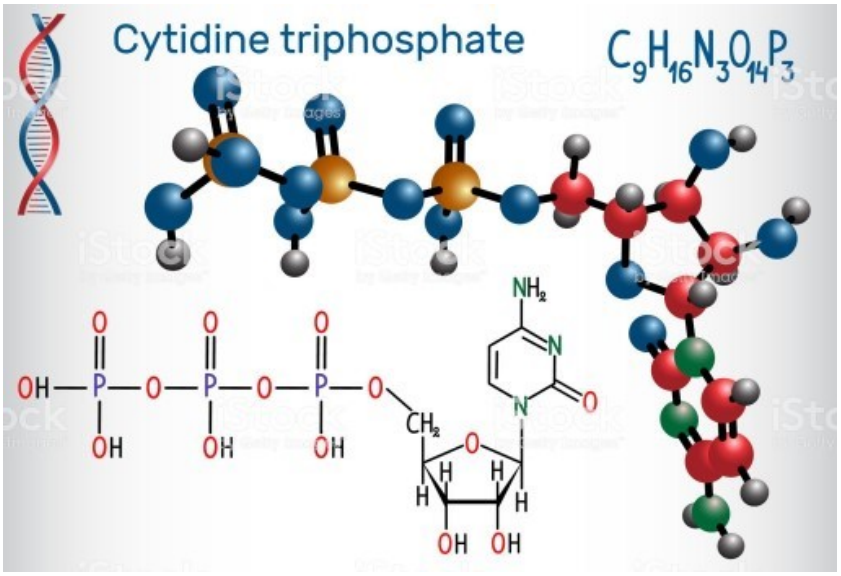
تخليق الليسيثين (الفوسفاتيديل كولين)

1. ينشط الكحول الأميني كولين في وجود ATP بمساعدة انزيم كولين كينازCholine Kinase

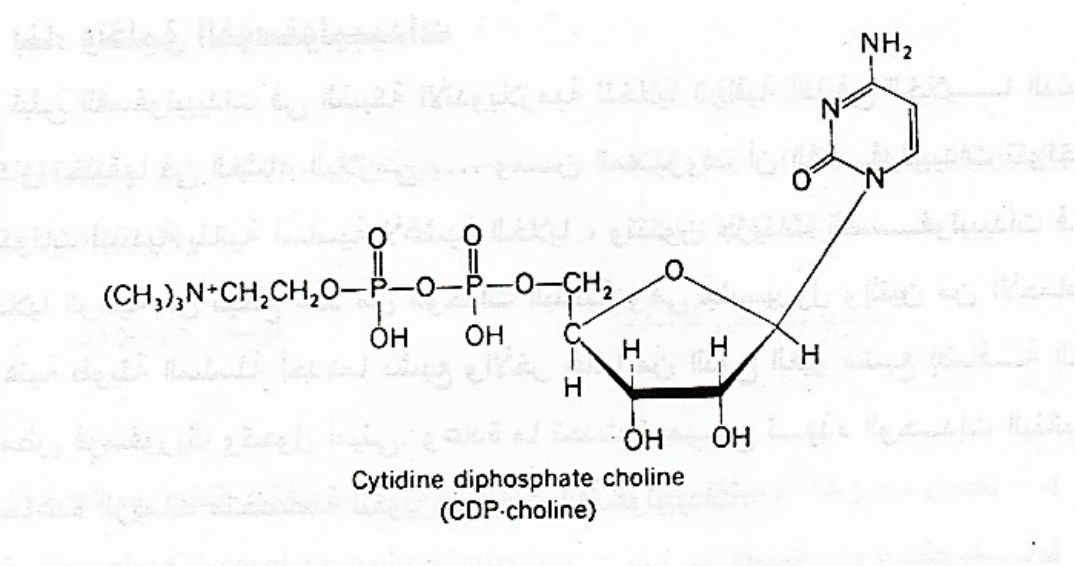


تخليق الليسيثين (الفوسفاتيديل كولين)

2. يتفاعل فوسفوريل كولين مع مركب يسمى سيتيدين ثلاثي الفوسفات CTP بمساعدة انزيم Phospho Cholin Cytidyl Transferaseلتشكيل CDP-Choline

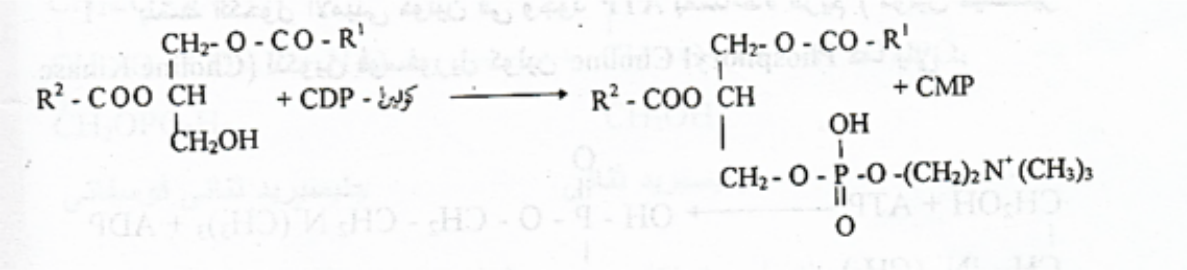


تخليق الليسيثين (الفوسفاتيديل كولين)



تخليق الليسيثين (الفوسفاتيديل كولين)

3. يتم نقل فوسفوريل كولين من مركب سيتيدين ثنائي الفوسفات كولين بمساعدة انزيم ناقل إلى جليسيريد ثنائي لتكوين فوسفاتيديل كولين



2. التركيب الحيوي للبروتينات الغشائية

تتكون البروتينات التكاملية المكونة للغشاء الخلوي من عدة مراحل في عملية بنائها. وفيما يلي، بعض المراحل الرئيسية لهذه العملية:

- **تخليق البروتين:**

يبدأ بناء البروتينات التكاملية بعملية التخليق البروتيني، حيث يتم تحويل الرمز الوراثي إلى سلسلة من الأحماض الأمينية التي تشكل البروتين الناشئ.

- **التكاثف:**

تتم عملية التكاثف عندما يتم تكوين السلسلة البروتينية من الأحماض الأمينية، ويتم تحويلها إلى شكل ثلاثي الأبعاد متصل ومترابط، ويتم ذلك باستخدام الروابط الكيميائية بين الأحماض الأمينية.

- **التعرف على الإشارات Signal recognition:**

بالنسبة لبروتينات الغشاء المقرر إدخالها في الغشاء ، فإنها تحتوي على تسلسل إشارة يستهدفها إلى الشبكة الإندوبلازمية (ER). يتم التعرف على تسلسل الإشارة هذا بواسطة جسيم التعرف على الإشارة (SRP) ويتم توجيه الريبوسوم إلى غشاء ER.

- **النقل Translocation:**

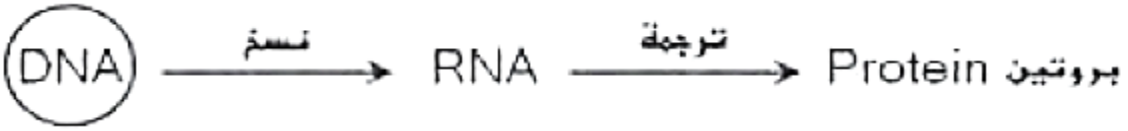
بمجرد أن يكون الريبوسوم في غشاء ER ، يتم نقل سلسلة البروتين الوليدة عبر غشاء ER من خلال transocon. يوفر الترانكونن قناة لتمرير سلسلة عديد الببتيد المتنامية عبر الغشاء.

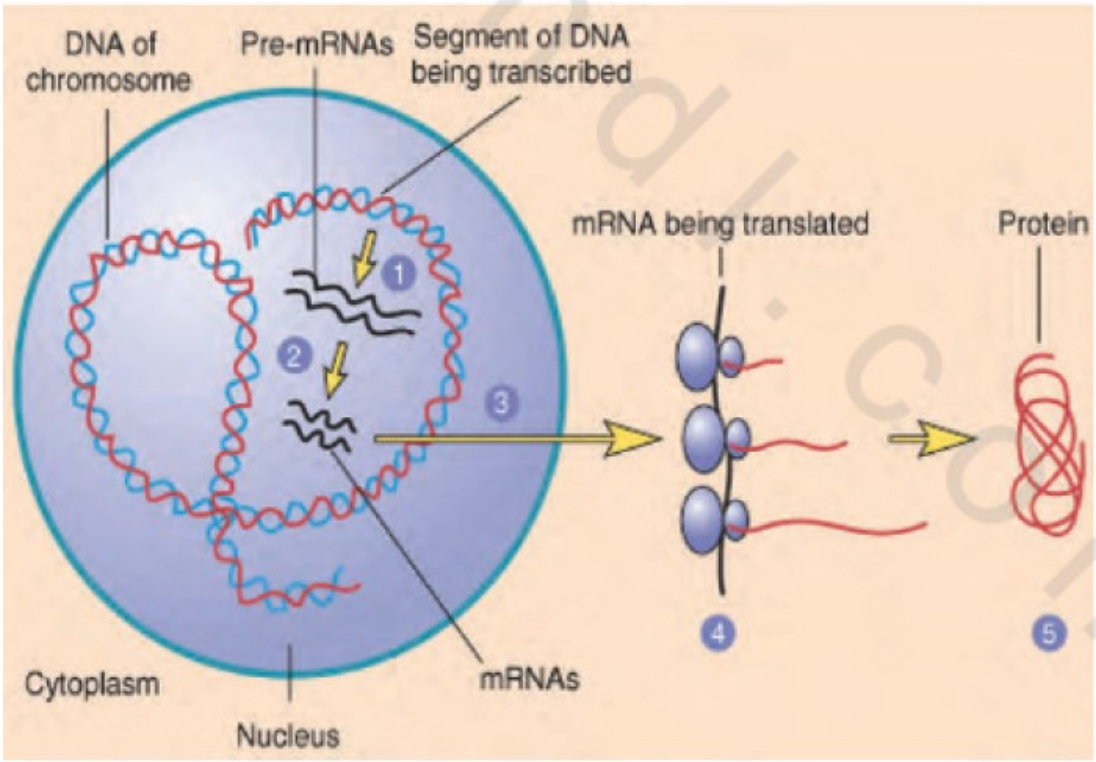
- **الطي والتعديل Folding and modification:**

بمجرد إدخال البروتين في الغشاء ، قد يخضع للطي والتعديل لتشكيل شكله النهائي. قد تساعد بروتينات Chaperone في عملية الطي. بالإضافة إلى ذلك ، قد تخضع بعض بروتينات الغشاء لتعديلات ما بعد الترجمة ، مثل الارتباط بالجليكوزيل أو الفسفرة ، والتي يمكن أن تؤثر على وظيفتها.

أ. تخليق البروتين

يتم التحكم في عملية بناء البروتين عن طريق الشفرات الوراثية الموجودة على الجين (ثلاث قواعد نيتروجينية على الحمض النووي DNA، حيث يتم نسخ هذا الجزء من الدنا معطيًا الحمض النووي الرايبوزي RNA وهذا الأخير يترجم إلى بروتين وهذا ما يطلق عليه مبدأ المركزية كما يلي:





الشكل (46) . موجز خطوات بناء البروتين.

1. النسخ Transcription :

عملية النسخ هي العملية الكيميائية الحيوية التي يتم من خلالها نسخ المعلومات المشفرة في الحمض النووي إلى الحمض النووي الريبي. يمكن تقسيم عملية النسخ إلى ثلاث مراحل رئيسية: البدء والاستطالة والإنهاء.

البدء:

المرحلة الأولى من النسخ هي البدء ، حيث يتعرف إنزيم بوليميراز الحمض النووي الريبي (RNA polymerase) ويرتبط بتسلسل DNA محدد يسمى المحفز Promoter، والذي يشير إلى بداية الجين. بمجرد ارتباطه بالمُحفِّز ، يقوم بوليميراز الحمض النووي الريبي بفك الحلزون المزدوج للحمض النووي ، مما يؤدي إلى تعريض خيط القالب لتخليق الحمض النووي الريبي.

الإستطالة:

أثناء الاستطالة ، يضيف بوليميراز الحمض النووي الريبي نيوكليوتيدات الحمض النووي الريبي إلى النهاية 3'من سلسلة الحمض النووي الريبي المتنامية ، باستخدام سلسلة قالب الحمض النووي كدليل. يقرأ الإنزيم قالب الحمض النووي في الاتجاه من 3 إلى 5 ويصنع سلسلة الحمض النووي الريبي في اتجاه 5 إلى 3.

النهاية:

المرحلة الأخيرة من النسخ هي الإنهاء ، حيث يتعرف بوليميراز (RNA) ويرتبط بتسلسل DNA محدد يسمى المنهي terminator، والذي يشير إلى نهاية الجين. بمجرد الارتباط بالفاصل ، يطلق RNA polymerase سلسلة RNA المركبة حديثًا ويتم إصلاح التحلزن المزدوج للحمض النووي.

الإنزيمات الداخلية المشاركة في عملية النسخ هي بوليميراز RNA وعوامل النسخ المختلفة التي ترتبط بالحمض النووي لمساعدة RNA polymerase لبدء النسخ. يتحرك بوليميراز الحمض النووي الريبي على طول شريط قالب الحمض النووي ويحفز تكوين روابط الفوسفوديستر بين النيوكليوتيدات ، مكونًا سلسلة الحمض النووي الريبي.

في بدائيات النوى ، يكون جزيء بوليميريز RNA واحدًا مسؤولاً عن جميع مراحل النسخ الثلاث. ومع ذلك ، في حقيقيات النوى ، هناك ثلاثة إنزيمات RNA polymerase متميزة مسؤولة عن نسخ أنواع مختلفة من الجينات. على سبيل المثال ، يقوم RNA polymerase I بنسخ جينات ترميز RNA الرايبوزومي ، و يقوم RNA polymerase II بنسخ جينات ترميز البروتين ، بينما يقوم RNA polymerase III بنسخ جينات RNA الناقل .

2. الترجمة Translation:

إن ترتيب القواعد النيتروجينية في الشفرة الوراثية التي سوف يحملها الحمض النووي الريبي RNA الرسول من DNA هي التي سوف تحدد تتابع الأحماض الأمينية المكونة للبروتين الذي سوف يتم بناءه في السيتوبلازم بالاشتراك مع الأحماض النووية الرابوزية tRNA, rRNA

تحمل كل شفرة وراثية حمضا أمينيا واحدا مع العلم أن نوع و عدد الشفرات الوراثية يختلف من جين إلى آخر ، و من المعروف أن جزيئ DNA و كذلك RNA يتكونان أساسا من أربع قواعد نيتروجينية فقط ، بينما هناك 20 حمضا أمينيا تدخل في تركيب البروتين، إذا كيف يمكن بناء بروتين يتكون من 20 حمضا أمينيا مختلفا ؟ إن كل ثلاث قواعد أزوتية تعبر عن حمض أميني و عليه نجد أن هناك 64 شفرة وراثية محتملة لهذا نجد أن بعض الأحماض الأمينية قد يوجد له أكثر من شفرة وراثية تدل عليه كما أن بعض الشفرات الوراثية تمثل رامزات التوقف Stop codon و لا تشفر أحماض أمينية

تفصل شفرات التوقف بين الجينات المختلفة و بعبارة أخرى تفصل بين البروتينات المختلفة أثناء ترجمتها و مما هو جدير بالذكر ان الشفرة الوراثية AUG الخاصة بالحمض الأميني (Met)Methione تعتبر رامزة البدء بعملية النسخ و هذا يعني أن عملية الترجمة و بناء البروتينات تبدءان غالبا بالحمض الأميني المثيونين

الجدول (4) : جدول الشفرة الوراثية

الحرف الأول	الحرف الثاني U		الحرف الثاني C		الحرف الثاني A		الحرف الثاني G		الحرف الثالث
U	UUU	فنيل ألنين (Phe)	UCU	سيرين (Ser)	UAU	تيروزين (Tyr)	UGU	سيستيين (Cys)	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	لوسين (Leu)	UCA		UAA	بدون معنى	UGA	بدون معنى	A
	UUG		UCG		UAG		UGG	تريبتوفان (Try)	G
C	CUU	لوسين (Leu)	CCU	برولين (Pro)	CAU	هيستيدين (His)	CGU	أرجينين (Arg)	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	غلوتامين (Gln)	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	إيزولوسين (Ile)	ACU	تريونين (Thr)	AAU	أسبارجين (Asn)	AGU	سيرين (Ser)	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	ليزين (Lys)	AGA	أرجينين (Arg)	A
	AUG	ميتيونين (Met)	ACG		AAG		AGG		G
G	GUU	فالين (Val)	GCU	ألانين (Ala)	GAU	حمض أسبارتيك (Asp)	GGU	غليسين (Gly)	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	حمض غلوتاميك (Glu)	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

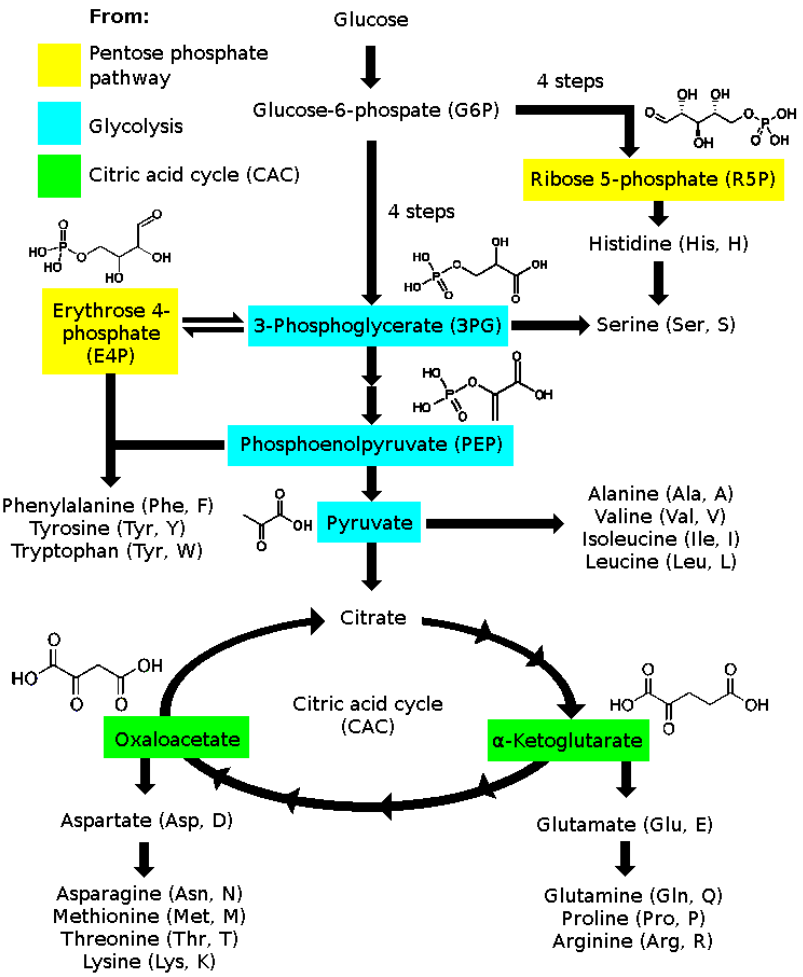
تتم عملية بناء البروتين على عدة خطوات كم يلي:

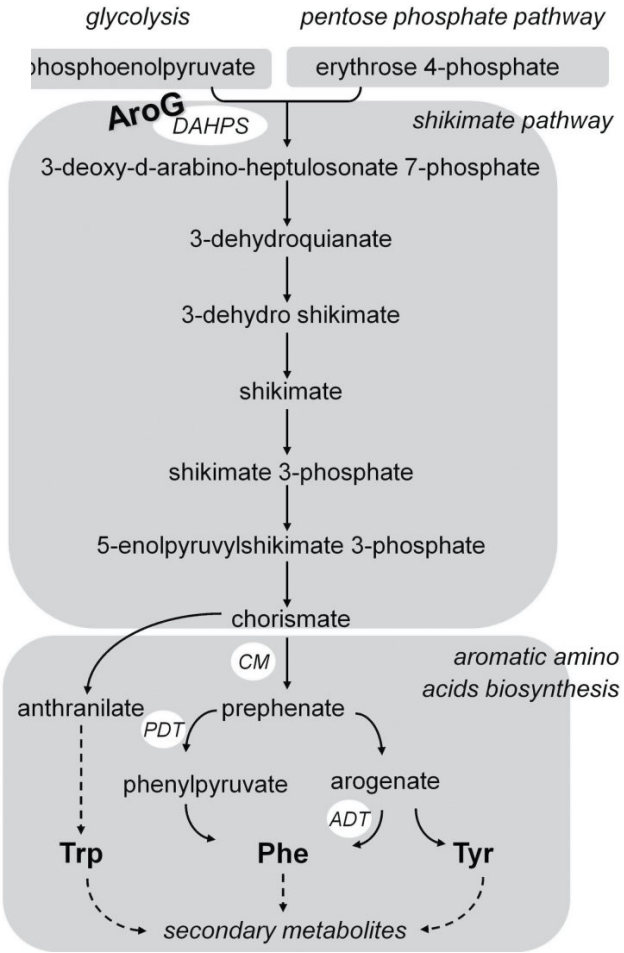
أ. البناء الحيوي للأحماض الأمينية:

توجد العديد من المسارارت لبناء الأحماض الأمينية

مسار شيكيمات: The Shikimate pathway:

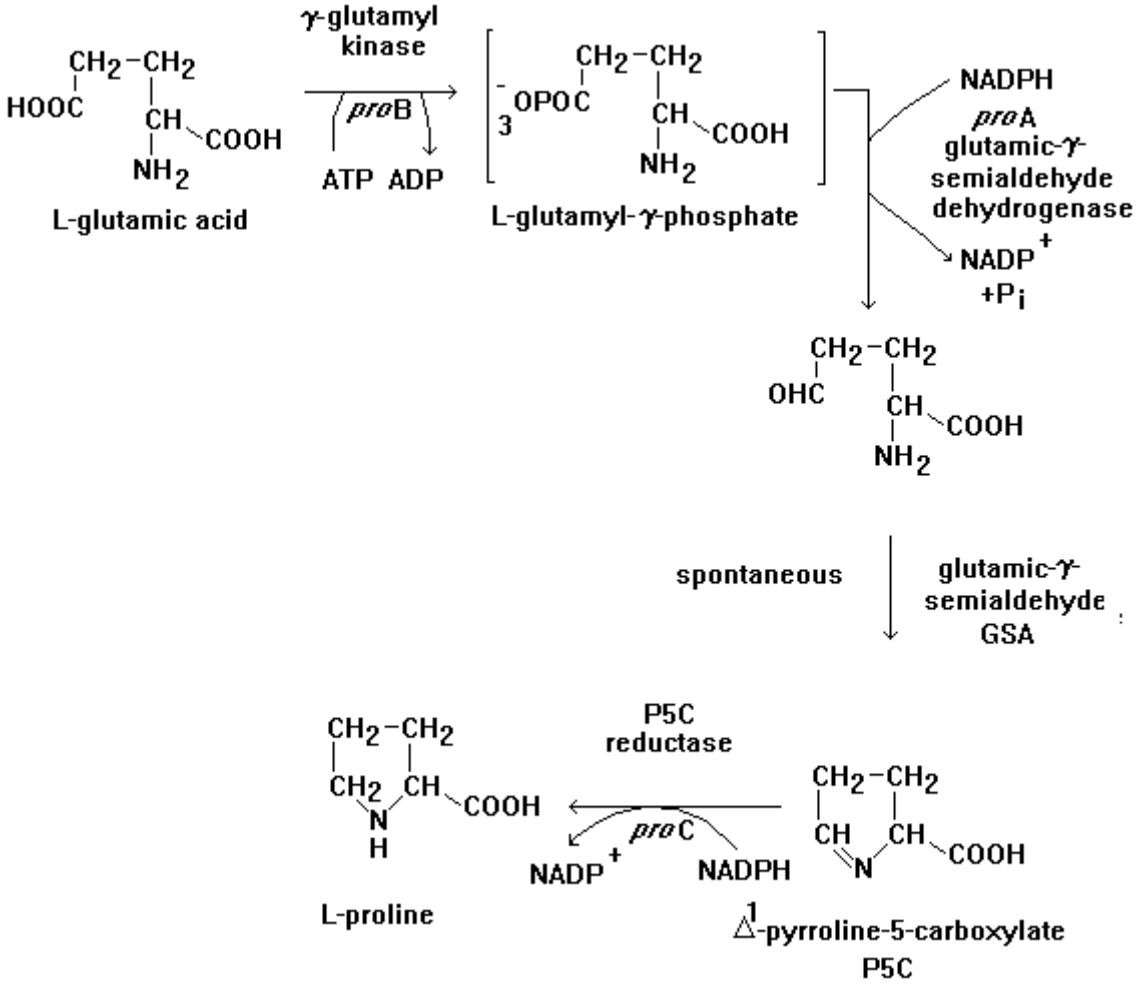
مسار شيكيمات هو مسار أيضي يؤدي إلى تكوين الأحماض الأمينية العطرية ، مثل فينيل ألانين ، وتيروزين ، وتريبتوفان. يبدأ بتحويل فوسفينول بيروفات وإريثروز -4 فوسفات إلى 3-ديوكسي-د-أرابينو-هيبتولوسونات-7-فوسفات (DAHP) ، والذي يتم تحويله بعد ذلك إلىchorismate ، مقدمة لتخليق الأحماض الأمينية العطرية.





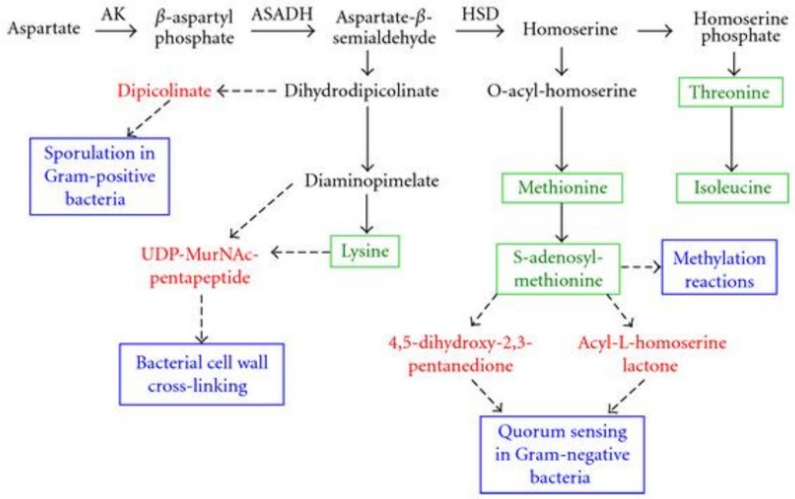
مسار الغلوتاماتThe glutamate pathway :

مسار الغلوتامات هو مسار أيضي يؤدي إلى تخليق الغلوتامات من الأحماض الأمينية غير الأساسية ، والتي تعتبر مقدمة لتخليق الأحماض الأمينية الأخرى ، مثل البرولين ، والأرجينين ، والهيستيدين. يبدأ المسار بتحويل ألفا كيتوجلوتارات والأمونيا إلى غلوتامات ، يتم تحفيزها بواسطة إنزيم الغلوتامات سينثيز.



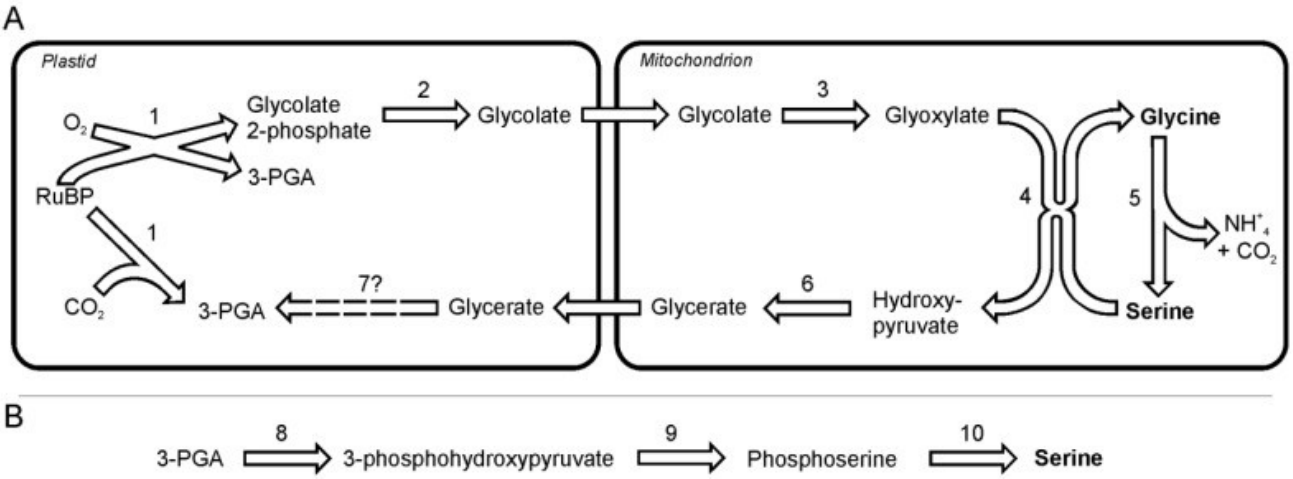
مسار الأسبارتات:

مسار الأسبارتات هو مسار استقلابي يؤدي إلى تخليق الأحماض الأمينية غير الأساسية الأسبارتات ، وهو مقدمة لتخليق الأحماض الأمينية الأخرى ، مثل ليسين وثريونين وميثيونين. يبدأ المسار بتحويل أوكسالو أسيتات والجلوتامات إلى أسبارتات ، محفزًا بواسطة إنزيم الأسبارتات ترانساميناز.



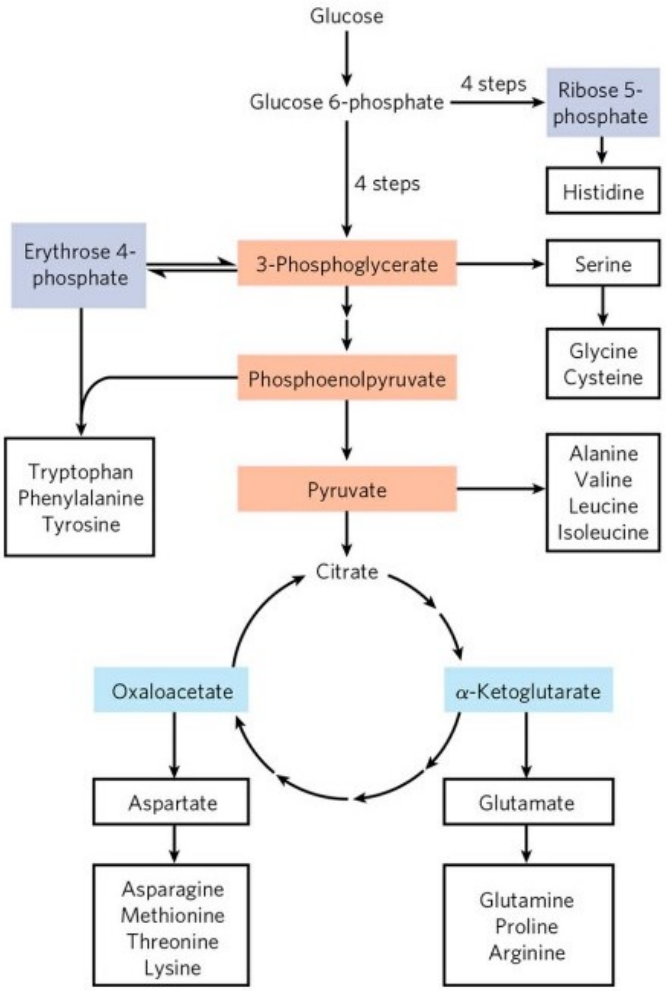
مسار الجليسين The Glycine pathway :

مسار الجليسين هو مسار أيضي يؤدي إلى تخليق الأحماض الأمينية غير الأساسية الجلايسين. يبدأ المسار بتحويل السيرين إلى جلايسين ، محفزًا بواسطة إنزيم سيرين هيدروكسي ميثيل ترانسفيراز.



مسار الألانينThe alanine pathway ::

مسار الألانين هو مسار أيضي يؤدي إلى تخليق الأحماض الأمينية غير الأساسية ألانين. يبدأ المسار بتحويل البيروفات والغلوتامات إلى ألانين ، محفزًا بواسطة إنزيم ترانس أميناز ألانين.



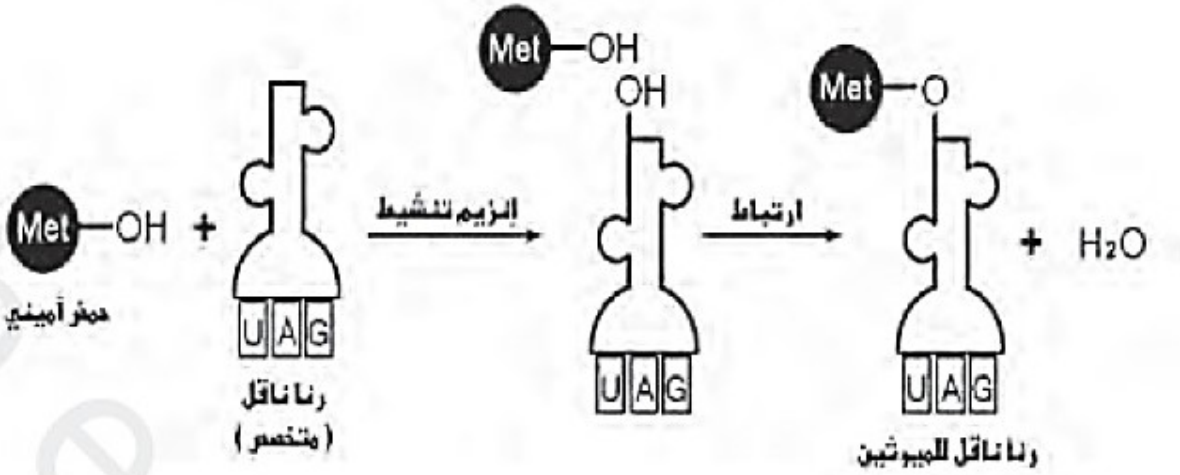
هذه المسارات مهمة لتزويد الخلية النباتية بالأحماض الأمينية اللازمة لتخليق البروتين وعمليات التمثيل الغذائي الأخرى. يعتبر التخليق الحيوي للأحماض الأمينية في الخلايا النباتية عملية معقدة ومنظمة بإحكام ، وتتضمن العديد من الإنزيمات والوسائط الأيضية.

ب: تنشيط الأحماض الأمينية Activation of amino acids

تتم عملية التنشيط في السيتوبلازم وفيها يتم اتحاد كل حمض أميني بالرنا الخاص به؛ وذلك بمساعدة إنزيمات خاصة منشطة تسمى .Aminoacyl-tRNA Saynthetases، ويمكن اختصار معادلة تنشيط الأحماض الأمينية كالآتي:

$$\text{Amino Acid} + \text{tRNA} + \text{ATP} + \text{E} \rightarrow \text{Amino Acyl} - \text{tRNA} + \text{AMP} + 2\text{Pi}$$

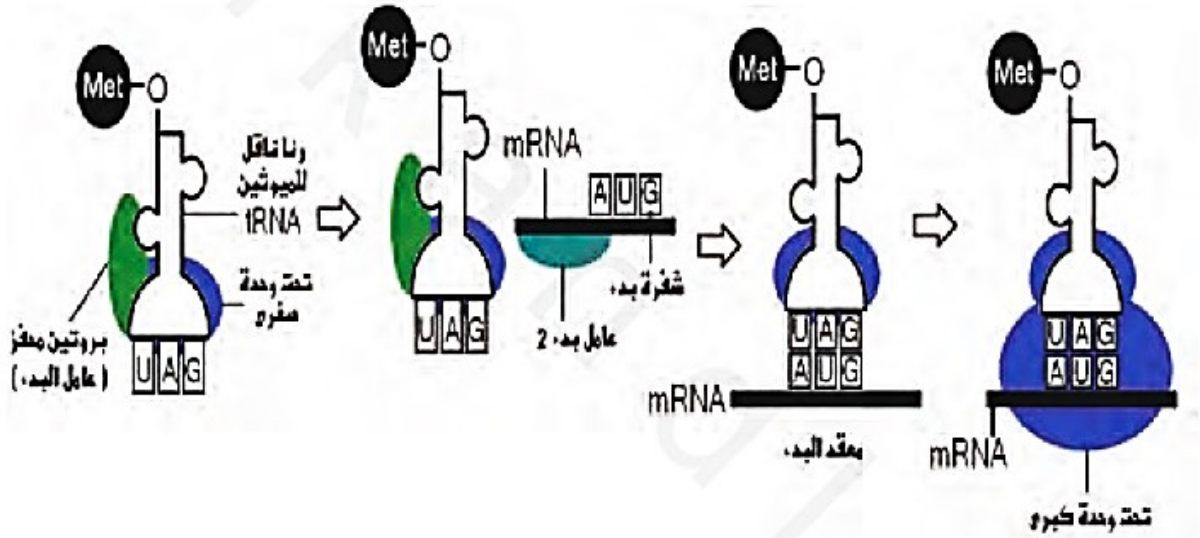
يتم الربط بين الحمض الأميني والرنا الناقل عن طريق مجموعتي الهيدروكسيل (OH) لكل منهما مع خروج جزيء ماء



الشكل 47: تنشيط الحمض الأميني.

ثانيًا: بدء بناء سلسلة عديد الببتيد Initiation of polypeptide Chain

تبدأ عملية بناء سلسلة عديد الببتيد بتكوّن ما يعرف بمعقد البدء Initiation complex الذي يتكون من الرنا الناقل للحمض الأميني المثيونين والذي يرتبط به تحت وحده الرايبوبيوم الصغيرة؛ وبتحفيز من بروتين يعرف بعامل البدء الثالث Initiation factor III ويكتمل معقد البدء هذا بتوجيه الرنا الناقل للحمض الأميني مثيونين ومعه تحت الوحدة الصغرى من الرايبوسوم إلى الرنا المرسل ليتحد مع شفرة البدءAUG وبتحقيز من عامل بدء بروتيني آخر. بعدها تلتصق تحت الوحدة الكبرى للرايبوزووم من هذا المعقد بحيث تقع شفرة البدء في الموقع البتيدي P-site من تحت الوحدة الكبرى للرابيسوم» ثم يرتبط الرنا الناقل tRNA الذي حمل الشفرة المضادة Anti-Codone في أحد طرفيه والحمض الأميني المثيونين في طرفه الآخر

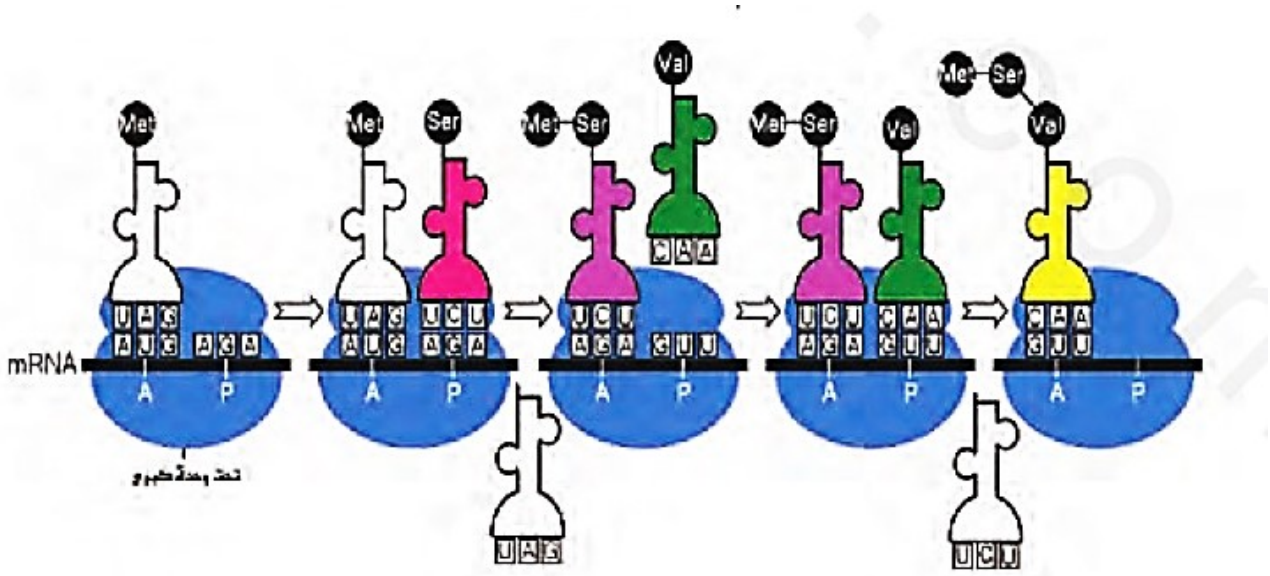


الشكل رقم 48: بدء بناء سلسلة عديد الببتيد.

ثالثا: إطالة سلسلة عديد الببتيد Elongation of Polypeptide Chain

بمجرد اتصال الرنا الناقل للمثيونين Met-tRNA بشفرة البدء تصبح الشفرة الوراثية التالية على الموقع A-Site Aminoacyl site على الرايبوسوم جاهزة لاستقبال الرنا الناقل لهذا الحمض، ويحفز هذا الرنا الناقل من قبل إنزيم التنشيط المتخصص لتحفيزه حتى يتمكن من ربط ونقل الحمض الأميني إلى مكانه المناسب عل الرنا الرسول بالتعرف على مكانه المناسب على الرنا المرسال عن طريق التوافق بين شفرة الحمض و شفرة الضد ، و بمساعدة عامل مساعد يعرف بعامل الإستطالة Elongation factor ، هذا العامل يلعب دورًا رئيسًا في استطالة السلسلة الببتيدية.

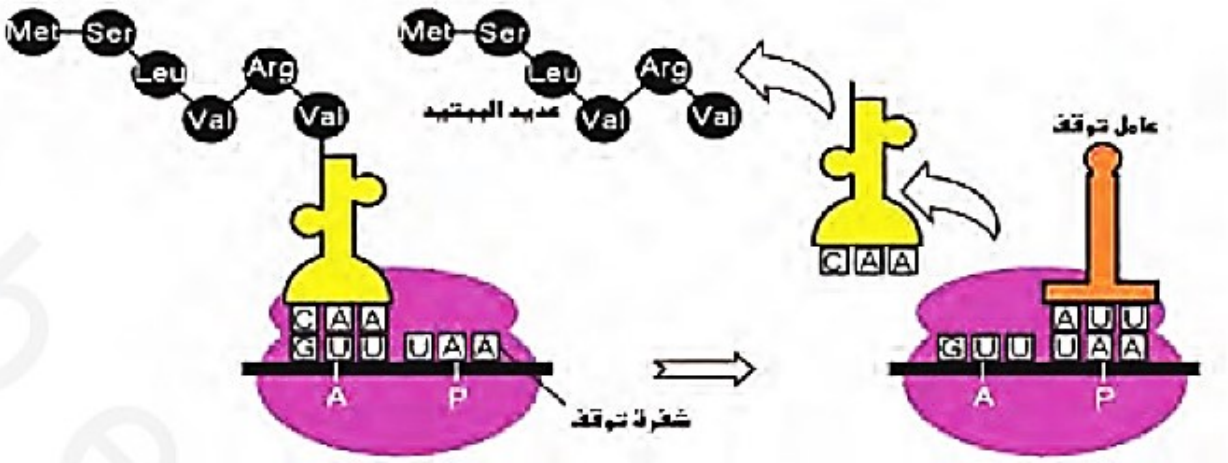
ينزلق الرايبوزوم عل طول الرنا الرسول mRNA في الاتجاه 5 إلى 3 بمعدل شفرة ورائية واحدة فقط و بذلك ينفصل الرنا الناقل بعد أن ترك الحمض الأميني مرتبطا مع الحمض الذي يسبقه و يتجه إلى السيتوبلازم لينقل حمض أميني جديد ، تستمر عملية ربط الأحماض الأمينية الواحد تلوى الأخر حسب الشفرة الوراثية المنسوخة على طول الرنا الرسول حتى يكتمل تركيب البروتين



الشكل رقم 49: إطالة سلسلة عديد الببتيد.

رابعا : انهاء سلسلة عديد ببيتيد Termination of Polypeptide

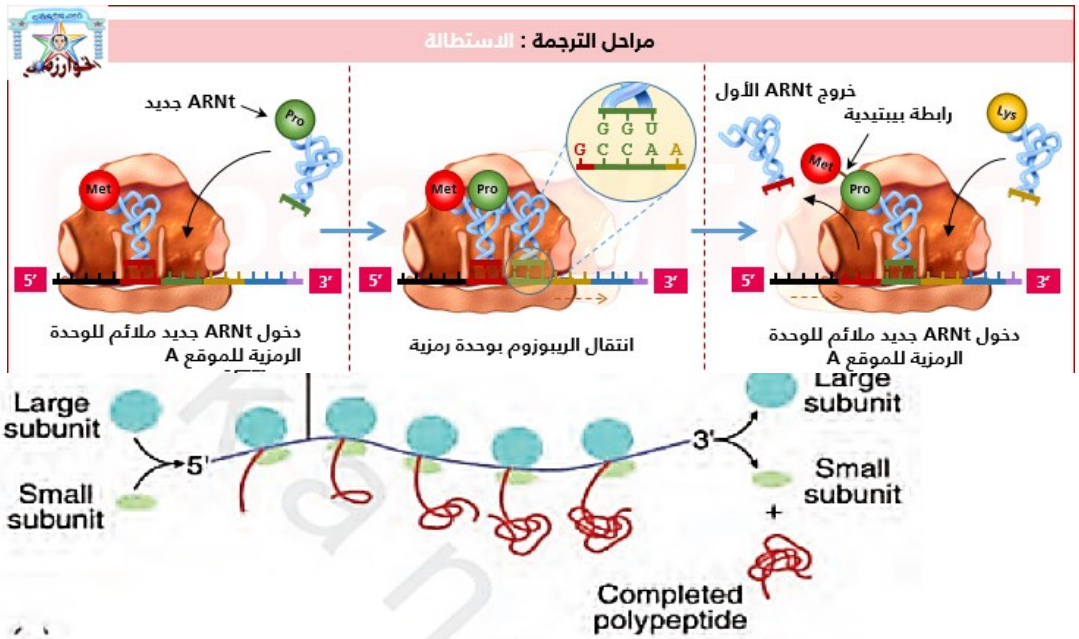
يتم فصل سلسلة عديد البيئياد الكاملة عن الرايبوزوم عند الوصول إلى شفرة من شفرات التوقف أو ما يسمى بشفرات عديمة المعنى Nosence Codone على الرنا الرسول و هي UAA, UAG, UGA و التي لا يوجد لها الرنا ناقل ولا تشفر لأي حمض أميني ، شفرات التوقف هذه هي شفرات نهاية بناء البروتين و نجد أنها تهاجم من قبل عامل بروتيني يعرف بعامل التخلص Release factor و بالتالي يتم تحرير البروتين المتشكل



الشكل رقم 50: إنهاء سلسلة عديد البتيد.

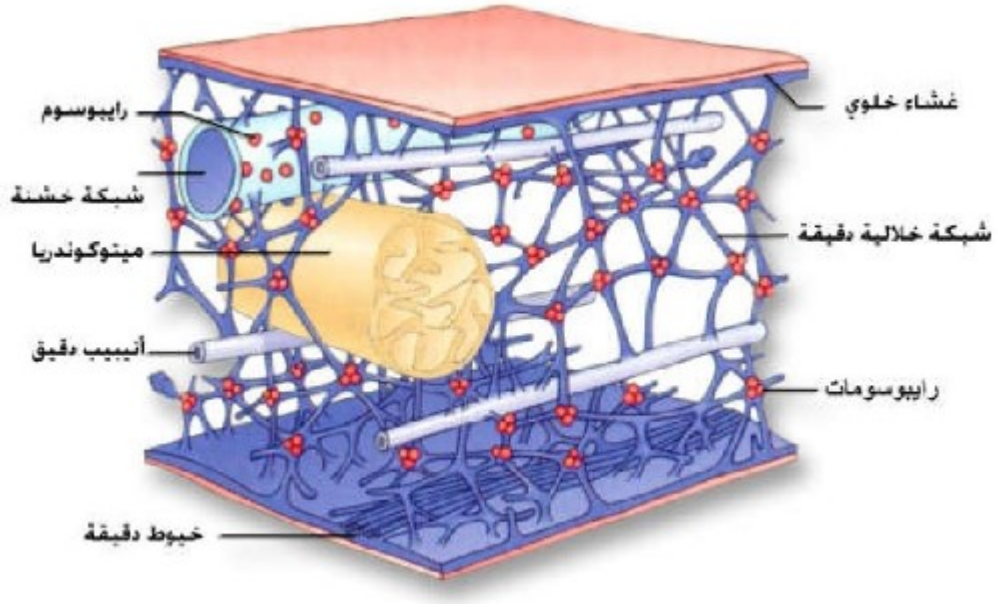
خامسًا: تحور سلسلة عديد البيتيد Modification of Polypeptide Chain

إن عملية الترجمة تمر بثلاث مراحل رئيسية هي مرحلة البدء Initiation و مرحلة الإستطالة Elongation و مرحلة الانتهاء Terminatonو لكن بعد اكتمال بناء سلسلة عديد البيتيد فأنه يلتف حول نفسه و يتحور و ليأخذ شكله الطبيعي Native Configuration هنا يتم فصل عدد من الأحماض بفعل انزيمات خاصة عند الطرف 5 و منها حمض الميثونين مما يعني عدم وجود هذا الحمض في التركيب النهائي للبروتين ، تتجه البروتينات بعد عملية التحول إلى مكانها المخصص في الخلية كما أن الرايبوزوم يعود إلى وضعه قبل الأتحاد حيث تنفصل تحت الوحدة الكبرى عن تحت وحدة صغرى .



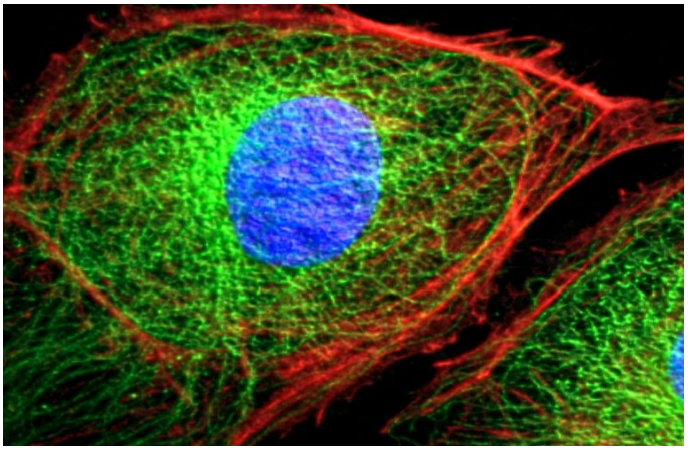
الشكل (51) طريقة اتحاد وانفصال أجزاء الرايبوسوم عند البدء والانتهاء من بناء البروتين.

II. الهيكل الخلوي (التركيب و الوظيفة)

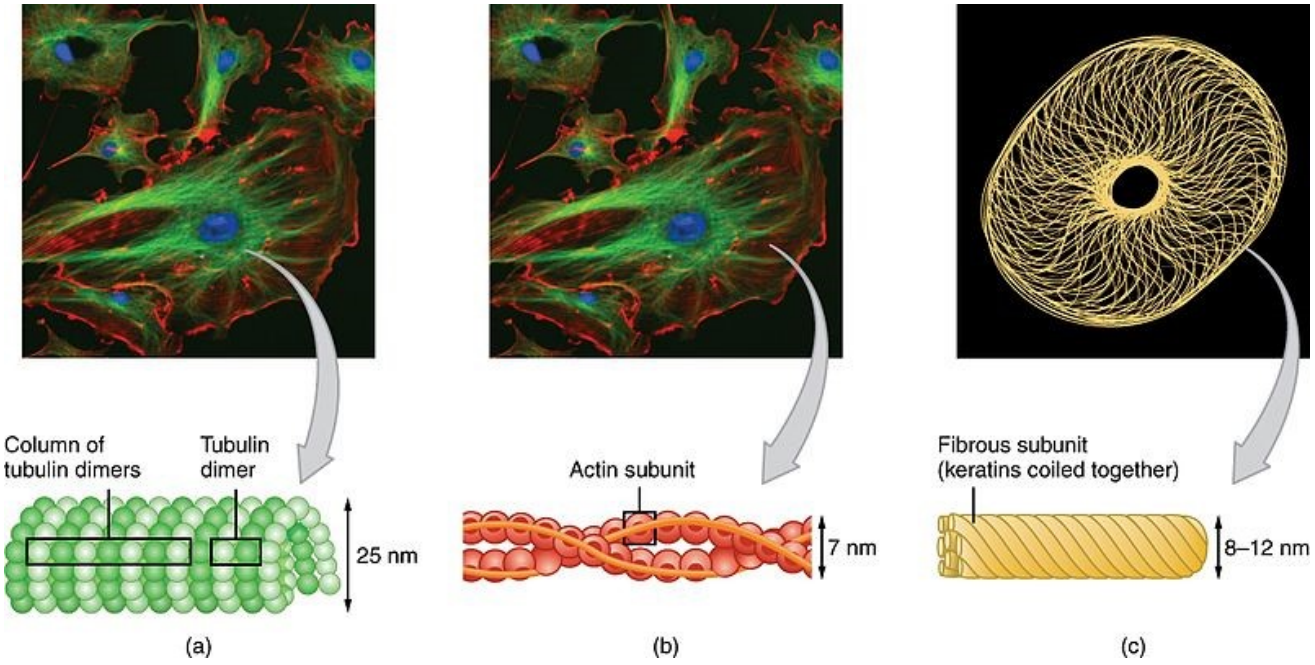


الشكل(52): الهيكل الخلوي

الهيكل الخلية الخلوي Cytoskeleton عبارة عن شبكة من عناصر بروتينية تمتد ضمن السيتوبلازم لتشكل هيكلا تركيبيا كلها في الخلايا حقيقية النوى وكان يعتقد قبل السبعينات من القرن العشرين ان الحشوة السايتوبلازمية مزيج غير منتظم من الجزيئات الحياتية ، الا ان المجاهر الالكترونية العالية الفولطية التي باستطاعها اختراق نماذج اكثر سمكا اظهرت ان الحشوة السايتوبلازمية على درجة عالية من التنظيم



الشكل (53): صورة بالمجهر الالكتروني للهيكل الخلوي باستعمال الفلورة



الشكل (54): أنواع الهيكل الخلوي

فالهيكل الخلوي ايضا مسؤول عن شكل الخلية وحركتها. ولاغلب الخلايا شكل مميز ، وهكذا فالهيكل الخلي يعمل على حفظ شكل الخلية، وفي الوقت نفسه يسمح بالحركة. فعلى سبيل المثال ، عندما تتحرك حويصلة من جهاز كولجي الى الغشاء البلازمي ، وتدور البلاستيدات الخضر في الخلايا النباتية الكبيرة ، تبدو عناصر الهيكل الخلوي عاملة كطرق عامة وسريعة التي عن طريقها او بها توجه العضيات الخلوية ، وربما الجزيئات ، وفي بعض الاحيان قد تؤدي حركتها الى حركة الخلية برمتها.

3. أنواع الهيكل الخلوي

يتألف هيكل الخلايا من ثلاث أنواع رئيسية من الخيوط البروتينية

الأنيبيبات الدقيقة – خيوط الأكتين الدقيقة – الخيوط المتوسطة

❖ **الأنيبيات الدقيقة Microtubules**

فهي عبارة عن قضبان مجوفة تساعد بشكل أساسي في دعم وتشكيل الخلية، وكمسار للعضيات والأنابيب الدقيقة، توجد في كافة الخلايا حقيقية النواة، وهي مختلفة في الطول ويبلغ قطرها حوالي 25 نانومتر، وهي مكونة من لبنات بناء تسمى توبولين على نوعيه ألفا و بيتا، وهي أكثر صلابة من الخيوط الدقيقة.

وظائف الأنابيب الدقيقة

- يمكن أن تشكل الأنابيب الدقيقة مجموعة متنوعة من الهياكل تدخل في عمليات تفكك الخلايا وانقسامها، وتشكيل المغزل الانقسامي تساعد هذه العملية كل خلية ابنة في الحصول على عدد متساوٍ من الكروموسومات.

- كما أنها تشكل زوائد سوطية تستخدم لحركة الخلايا، مثل الأهداب والسوط.
- تعمل الأنابيب الدقيقة كمسارات أو "طرق سريعة" للبروتينات المختلفة
- وتشارك الأنابيب الدقيقة أيضًا في تعبئة العضيات على وجه الخصوص، يعتمد جهاز جولجي والشبكة الداخلية على هذه الخيوط لتأخذ مكانها الصحيح في حالة نقص الأنابيب الدقيقة (في الخلايا الطافرة التجريبية)، تغير هذه العضيات موقعها بشكل كبير.

❖ **الخيوط الدقيقة الأكتين Microfilaments (actin filaments)**

هي قضبان رفيعة وصلبة وتوجد بشكل شائع في جميع الخلايا حقيقية النواة مثل الأنابيب الدقيقة، كما تشكل ألياف الأكتين في الخلية شبكة أو حزمًا من الألياف المتوازية، فهي أنحف أجزاء الهيكل الخلوي بقطر من 5 إلى 9 نانومتر.

وظائف الخيوط الدقيقة

- تعمل بعض الخلايا على نمو ألياف رقيقة في الاتجاه الذي تريده للتحرك، وبالتالي فإن الألياف الدقيقة بدورها تدفع غشاء الخلية للأمام، مما يساعد الخلية على استكشاف بيئتها أو التحرك في اتجاه إشارة معينة، مثل استطالة حبة اللقاح و توجيهها إلى البويضة

❖ **الخيوط المتوسطة Intermediate filaments**

توجد في العديد من الخلايا، وهي توفر الدعم للخيوط الدقيقة والأنابيب الدقيقة، وتثبتها في مكانها، ويبلغ قطرها 10 نانومتر.

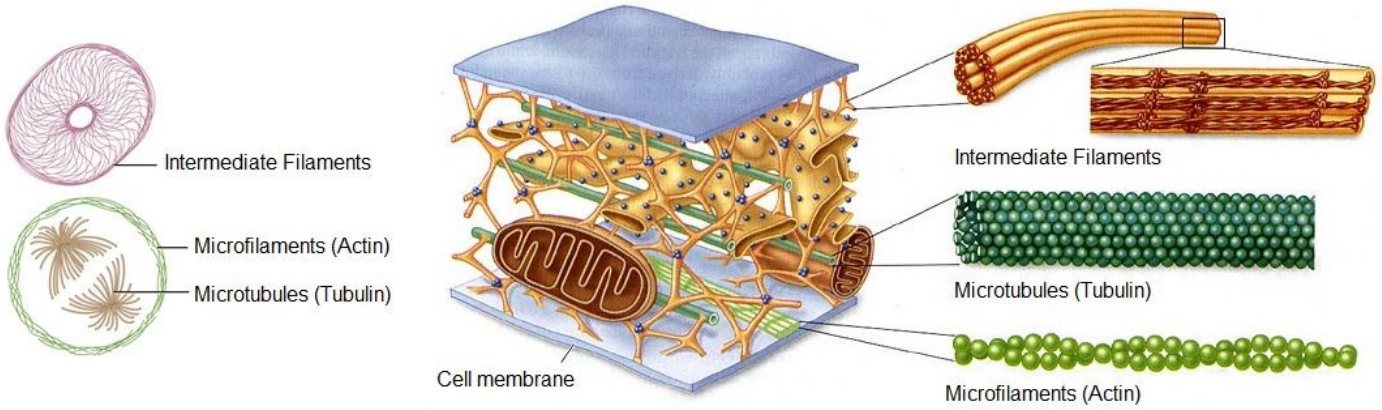
وظائف الخيوط المتوسطة

- هي عناصر قوية ودائمة للغاية في الواقع، إذا قارناها بالخيوط الأخرى (الأكتين والأنابيب الدقيقة)، تصبح الخيوط الوسيطة مستقرة للغاية.
- بسبب هذه الخاصية، فإن وظيفتها الرئيسية هي الميكانيكية، محاربة التغيرات الخلوية وتشكل بصورة كبيرة وبكثرة في أنواع الخلايا التي تخضع لضغط ميكانيكي ثابت.
- على نقيض من المكونين الآخرين للهيكل الخلوي، فهي لا يمكن أن تندمج الخيوط الوسيطة وتتفكك عند نهاياتها القطبية.

- تتميز بصلابتها (لتصبح قادرة على أداء وظيفتها: دعم الخلايا والاستجابة ميكانيكيًا للإجهاد)، وتجميع الخيوط هي عملية تعتمد على الفسفرة.
- تشكل الألياف الوسيطة هياكل تسمى ديسموسومات تكون بجانب مع سلسلة من البروتينات (كادرين)، تشكل هذه المجمعات روابط بين الخلايا.

4. خصائص الهيكل الخلوي

يعد الهيكل الخلوي مكونًا أساسيًا للخلايا النباتية ، ويساهم في هيكلها وشكلها ووظائفها. تشكل الأنابيب الدقيقة ، وخيوط الأكتين ، والخيوط الوسيطة ، و plasmodesmata مجتمعة شبكة معقدة تنظم العديد من العمليات الخلوية. إن فهم أنواع ووظائف الهيكل الخلوي في الخلايا النباتية يعزز معرفتنا بنمو النبات وتطوره والاستجابة للمحفزات البيئية. ستسلط المزيد من الأبحاث في هذا المجال الضوء على الآليات المعقدة الكامنة وراء بيولوجيا الخلايا النباتية وتفتح طرقًا جديدة لاستكشاف التطبيقات المستندة إلى النباتات في مختلف المجالات.



الشكل (55): تنظيم خيوط و أنيبيبات الهيكل الخلوي

III. الانقسام الخلوي و التمايز

1.III. الانقسام الخلوي

من الخصائص الاساسية للحياة هي القدرة على التكاثر . للكائن الحي او الخلية حياة محدودة فاذا لم تتكاثر فستنتهي الى الفناء . ان الكائن الحي المتعدد الخلايا من الحيوان الثبات ينمو بتكاثر الخلايا كما ان عددا كبيرا من خلايا الجسم يفنى ويستهلك كل يوم ويستبدل بخلايا جديدة تنتج عن انقسام او (انشطار) بعض الخلايا الاصلية. ان عملية الانشطار تتعلق بالدرجة الاولى بالنواة لانها تحمل العوامل الوراثية . انها تحتوي على المادة الصبغية " الكروماتين " التي تتشكل في مراحل معينة » على هيئة قضبان قصيرة نسمى الاجسام الصبغية او الكروموسومات ويكون شكل وعدد الكروموسومات ثابتا في خلايا كل كائن حي مما يميزها عن بعضها البعض وان جميع خلايا الجسم للكائن الواحد (عدا الخلايا الجنسية) تحمل نفس العدد من الكرموسومات . ويحمل كل كر وموسوم عددا ضخما من الجينات (المورثات) ولكل جينة موضع معين على الكروموسوم وهو يتحكم في صفة من الصفات الظاهرة او الباطنة للكائن الحي.

ان الجينات مرتبة على طول الخيط الكرموسومي وعندما تنشطر الخلية الى خليتين وليدتين ومتمائلتين (اي ان احدهما نسخة طبق الاصل للخلية المولدة شقيقتها) فان ذلك يستوجب إن لكل من هذه الخلايا نفس المكونات الوراثية . اي انه يجب استناخ كل جينة الى نسختين متشابهتين كما ان عملية الانقسام تتطلب ايضا استنساخ العديد من المواد الخلوية وتكوين انواع كثيرة من الجزيئات الضخمة. وتحتوي الصبغات (الكروموسومات) على خيوط جزئيات(د ن |) متحدة مع بروتيئات اهم انواعها الهيستون .٠ وعندما تكون الخلية في غير مرحلة الانقسام فان معظم اجزاء هذه الخيوط هي في حالة ممدودة او غير ملفوفة لتمارس سيطرتها على فعاليات الخلية .اما عندما تدخل الخلية في مرحلة الانشطار فان الخيوط الكروموسومية تلتف لتكون تركيبا متراصا على شكل عصا وتلك هي الهيئة المعتادة التى يعرف بها الكرموموسوم . ان الكروموسوم الواحد الذي يظهر لنا اثناء الانقسام يحتوي على شطرين أو نصفين كل واحد منهما يدعى كروماتيد (شق صبغي)

و مناطق التقاء الكروماتيدين اللذين يكونان الكروموزوم الواحد تدعى المنطقة المركزية و هي تضهر كمناطق تخصر على الكروموزم و كذلك توجد مادة بروتينية حول هذه المنطقة تدعى Kinetochore لأن الخيوط و الألياف المغزلية ترتبط بهذه المناطق من خلال عمليةالانقسام

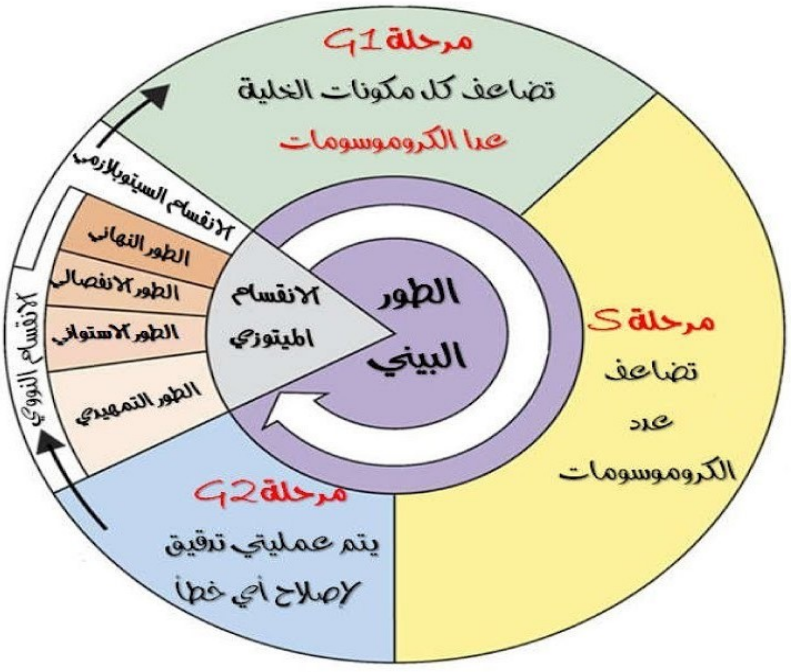
الأنقسام الخيطي: (Mitosis)

توجد الكروموسومات في الخلية الجسمية على شكل ازواج متماثلة اي انه يوجد كروموسومان من نفس النوع بمعنى ان عدد الكروموسوم في الخلية الجسمية مضاعف (2ن من الكروموسومات) اما فى الخلايا الجنسية التي في مرحلة النضج فتحوي نصف عدد الكروموسومات الموجودة في الخلية الجسمية 1ن اي انه يوجد كروموسوم واحد من كل نوع.

دورة حياة الخلية

تقسم دورة حياة الخلية الى مراحل او اطوار . وبالاساس هناك حالتان للخلية . حالة كونها في عملية الانشطار وحالة كونها ليست في مرحلة الانشطار وتسمى الاخيرة بالطور البينى Interphase اي انها في المرحلة بين نهاية انقسام وبداية الانقسام التالي . لقد كان ينظر الى الطور البينى فى السابق بانة مرحلة راحة او استقرار ولكن في الوقت الحاضر يعتبر مرحلة نشاط خلوي فعال ومكثف وخاصة على مستوى الفعاليات الايضية والخلايا في معظم الوقت بمرحلة الطور البيني. و عموما تقسم دورة حياة الخلية الى فترات او ادوار:

* دور النمو (G1) الاولى : وهي الفترة التي تمارس الخلية فيها فعالياتها الاعتيادية في تكوين الحامض النووي الرابيوزي وتكوين البروتين. وتنمو الخلية في هذه الفترة رغم ان (G) يرمز الى فترة فترة أو فاصل
* دور التركيب (S) : ويشهد هذا الدور تكوين جزئيات(DNA) جديدة وكمية الكروماتين الاصلية تصبح مضاعفةً
* دور النمو (G2) الثانية : وهي فترة نمو تعقب استنساخ (DNA) وتسبق البدء في عملية الانقسام
* دور الانقسام (M) : وحيث تبدأ وتتم عملية اصطفاف الاجسام الصبغية وتكوين المغزل الانقسامي وتحرك الكروموسومت الى قطبي الخلية ثم القسام الخلية الام الى خليتيين بنتين.



الشكل(56):دورة حياة الخلية

إن عملية مضاعفة DNA تبدأ بالانشطار الجزيء الأصلي إلى نصفين أو سلسلتين من النكليوتيدات المتوازية وعندما تنفصل كل سلسلة عن الاخرى يبد أ تكوين سلسلة جديدة تقابل كل واحدة منهما، اي النصف الطولي الذي يكمل كل من السلسلتين الاصليتين لتصبح كل منهما جزيئا مماثلا للجزيء الاول بعد ان كان واحد بالاصل وعلى هذا فان تكوين نسخة ثانية من (DNA) هي عملية مضاعفة الكروموسومات الموجودة في النواة.

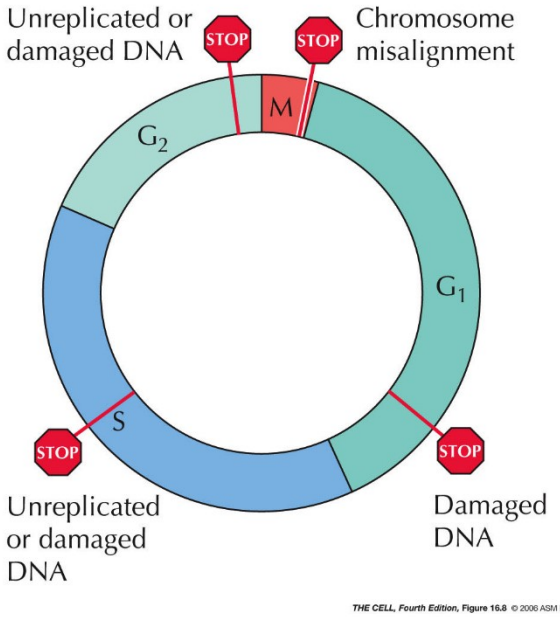
وتطبق المراحل المذكورة على الخلايا لني هي في حالة القسام مستمر أي انه لا تلبث ان تتم عملية الانشطار حنى تبدأ بالتحضير لانشطار تالي ولكن هناك انواع من الخلايا (في الكائن البالغ) تبقى لفئرات طويلة (اسابيع او اشهر او حتى سنين طويلة) لا تنقسم الا في فترات متباعدة ففي مثل هذه الحالة تبقى الخلية في الطور البيني ولا تعد نفسها للانشطاراي انها لا تمر في كل الأدوار المذكورة وقد اطلق البعض على هذه الفترة.(G0)

السيطرة على دورة حياة الخلية:

يعتبر هذا الموضوع ذو اهمية خاصة لتعلقه باستمرار الحياة والنمو وتعويض الانسجة والخلايا التالفة وكذلك تحديد حجم الاعضاء والكائنات الحية وفق المؤشرات الحيوية والورائية

والحال يختلف فيما بخص الكائنات وحبدة الخلية او خلايا النواة الكاذبة . حيث يتحكم في النمو و الانقسام؛ وتوفر الغذاء في الوسط و النسبة بين حجم الخلية وحجم النوأة وتسمى هذه فرضية الحجم الحرج نظرا لاهمية المساحة السطحية مقارنة بحجم الخلية ؛ ونمو الخلية الى الحجم الذي يخل بهذه النسبة بالمساحة السطحية

اما بالنسبة للخلايا حقيقية النواة في الكائنات متعددة الخلايا فهناك عوامل سيطرة اضافية تخضع للتناسب بين اجزاء الكائن وعوامل النمو في المجال مهمه جدا اضافة الى عوامل عديدة تعمل على تنظيم عملية الانقسام والانتقال من دور الى اخر ان مجموعة وتناسق فعالية الجزيئات والعوامل التي تتحكم بدورة حياة الخلية تعرف ب نظام سيطرة دورة حياة الخلية، حيث تعمل مجموعات من الجزيئات بصورة متتابعة، في التحكم في البدء وتنسيق احداث هذه الدورة والانتقال من طور الى اخر.



THE CELL, Fourth Edition, Figure 16.8 © 2006 ASM Press and Sinauer Associates, Inc.

الشكل (57): نقاط التوقف و التدقيق في دورة حياة الخلية

ان دورة حياة الخلية في نقاط معينة تخضع لتاثير العوامل الخارجية والداخلية » وهذه النقاط الحرجة تسمى نقاط السيطرة Check-point . في الخلايا الحيوانية هذه اشارات توقف يمكن أن توقف تقدم الدورة في نقاط السيطرة إلى

أن تتوفر العوامل التي تعطي إشارة التقدم . وهذا يعني وجود آلية للكشف عن العمليات الخلوية و يبين إذا كانت هذه العمليات لحد تلك النقطة قد اكتملت بصورة صحيحة.

إن نقاط السيطرة الأساسية موجودة في دور (G1)و (G2) و(M). إن نقطة السيطرة ، ان دور (G1) تسمى بالنسبة لخلايا اللبائن نقطة التضييق Restriction point و في الخلايا كاذبة النواة تدعى بنقطة البداية . Start point إن هذه النقطة أساسية واذا تسلمت الخلية إشارة المضى في الانقسام فستكمل (G1) وتدخل دور (S) و (M) حيث تتقسم . وتلك التي ليس لديها عوامل المضى في الانقسام غالبا ما تكون في. (G0)

تنظم دورة حياة الخلية مجموعة من البروتينيات التي عندما تكون فعالة تعمل على فسفرة مجموعة أخرى من البروتينيات مثل Protein tyrosine kinases التي تؤدي إلى انتقال الخلية من ور إلى آخر ، إن هذه البروتينات توجد بحالة غير فعالة الا عند اتحادها بنوع آخر من البروتينات تسمى Cyclines لذا تسمى تلك البروتينات Cyclin-dependent-kinases-cdks البروتينات المحركة المعتمدة على السايكلين واهمها (Cdc2) وهناك أنواع من البروتينات التي لها علاقة ب (Cdc2) يشار إليها ب(Cdk1, Cdk2….. Cdk9,) وكذلك توجد أنواع مختلفة من السايكلينات :(A,B,C,D,E,F)

كما توجد أنواع متفرعة من هذه . ومن اشهر المركبات التي تنتج من اتحاد الساكلين مع البروتينات هو ما يعرف ب " عامل تقدم النضج" (MPF Maturation promoting factor الذي هو نتيجة اتحاد (Cdk2) مع Cyclin B فيصبح فعالا في دور (S) أو دور (G2) حيث تدخل الخلية مرحلة الانقسام ويبدا بالاضمحلال فى الطور الانفصالي للانقسام

إن تفعيل البروتينات (Cdk) باتحادها مع السايكلين نتيجة فسفرة البروتين Cdk للانتقال من دور G1 إلى الدور S في دورة حياة الخلية لابد من توفير العناصر الغذائية وتوفر عوامل النمو ويجب أن يكون (DNA/) بحالة سليمة. توثر عوامل النمو على الخلية بإنتاج (Cyclins) خاصة (Cyclin D) الذي عند اتحاده Cdk4 يؤدي إلى فعالية هذا البروتينات و عبور نقطة التضييق من G1إلى G2 ، عند إزالة عوامل النمو تتوقف الخلية عن العبور من نقطة التضيق بل وتدخل (G0)

ويعمل المعقد المتكون من اتحاد (Cdk4-6/Cyclin D) على فسفرة نوع من البروتين المثبط الموجود في الخلية والذي يعمل ككابح لاستنساخ لبعض أنواع عوامل الاستنساخ ويدعي بروتين RB وعند فسفرة بروتين (RB) فانه يتغير في شكله ويمتنع عن كبح عامل الاستنساخ الذي ينتج بروتينيات ضروريه لدور (S) . لذا فان بروتين RB هو بمثابة مفتاح لغلق وفتح أو استمرارية دورة حياة الخلية وفي حالة وجود طفرة وراثية أو زيغ في تركيب هذا البروتين يمنعه من القيام بدور الكابح فان الخلية تستمر في تكرار الانقسام مما يؤدي الى حصول الورم.

توجد عوامل عدة تعمل على كبح أو إيقاف دورة الخلية وتكون فعالة عادة عند وجود خلل في .DNA

دور التركيب S-phase: S

ان انقسام الخلية يعني بصورة اساسية حصول نسخ و مضاعفة المادة الوراثية المتمثلة في جزئ (DNA) ان دقة النسخ وتوزيع المادة الوراثية على الخليتين الناتجتين عن الانقسام يعتبر حيويا.

ان موقع بداية عملية السخ تسمى الأصل وهي في خلايا الاحياء المتعددة الخلايا تكون في عدة مواقع.

ان نسخ جزئ (دنا) يحتاج الى انزيمات خاصة تلك التي تدعى (مبلمرة دنا)

((DNA-Polymerase))وهذه عادة بانواع متعددة ويطلق عليها بالنسبة للخلايا البدائية بوليميراز . في نقطة بداية النسخ (أي الاصل) يرتبط DNA-polymerase في الموقع بالاضافة إلى أعداد من البروتينات التي تساعد في النسخ لتكوين معقد Replication complex و من البروتينات و الانزيمات المهمة في هذا المعقد topoisomeraseو Helicase و في منطقة النسخ ينفصل شريط جزيء DNA عن بعضهما و يعرف ذلك بتكوين شوكة النسخ و يكون هذين الشريطين باتجاهين مختلفين

يعمل DNA-polymerase على الشريط الذي يمكن نسخ قواعده بقواعد مقابلة في شريط جديد حيث ينمو باتجاه من 5 إلى 3 حيث يقوم الانزيم المبلمر باضافة نيكلوتيدات إلى موقع ذرة الكربون 3 من النكليوتيدة لاسابقة بينما يرتبط النكليوتيد الجديد بهذا الموقع من خلال ذرة كربون رقم 5 ، ان انزيم بلمرة (دنا) يحصل على النيكليوتيدات من وحدات متوفرة داخل النواة هي (DNTPS) أي نيكيلوتيد منقوص الاوكسجين ثلاثي الفوسفات .

توجد انماط متعددة لكيفية النسخ في الخلايا الاولية كما يحصل في البكتيريا وبعض الفيروسات وحيث ان جزئ دنا على شكل دائري وبشريط واحد او بشريطين . في خلايا حقيقية النواة ، يكون جزئ دنا خيطي ومكون من شريطين . ينفتح الشريطان في منطقة البدء او الاصل وتتكون ما تسمى فقاعة النسخ . ومن نقطة الانفصال يظهر ما يسمى ب شوكة النسخ (Replication fork) . عندئذ يعمل انزيمHelicase على فك لفة شريط دنا كما تتحد بروتينات بالشريط النكليوتيدي المنمفصل لمنع التفافه وكذلك يعمل انزيم (Top-isomerase) وتجري بعد ذلك عملية بدأ النسخ حيث يقوم بذلك انزيمات (DNA-polymerase) وهذه عددها لا يقل عن في الخلايا حقيقية النواة لها تسميات واشارات مختلفة .

يختلف النسخ في شريطي الشوكة احدهما يتم السخ بصورة متواصلة ويكون نمو الشريط الجديد باتجاه 5 الى 3حيث ترتبط النيكليوتيدات بطريقة ان التكليوتيد الجديد يرتبط في موضع كاربون التي ترتبط ايضا ب(-OH) ويرتبط النيوكليوتيد الجديد في هذا الموقع عن طريق كاربون 5 ويكون النسخ في هذا الشريط اسرع مما في الجهه المقابلة حيث اتجاه شريط دنا الاصلي باتجاه معاكس (3 الى 5) لذا يتم تكوين دنا في الشريط المتأخر على شكل قطع صغيرة بارشاد او وجود مبدئ (Primers) يتالف من (رنا) قصير.

يقوم انزيم (Primerase) بتكوينها وتدعى هذه القطع الصغيرة من دنا المتكون ب: مقاطع اوكازاكي Okazaki fragments .

والحقيقة ان الجهه الاولى جهة الشريط القائد او المتقدم يتكون فيها مبدئ واحد حيث يوفر بداية يوجد فيها موقع-٣٠ (OH-3) ليرتبط بها اول نكليوتيد بهذا الموقع ويستمر تركيب شريط دنا. اما الجهة الثانية حيث يدعى الشريط المتاخراو المتخلف فانه يتضمن العديد من المبدئات من (رنا) ولكن هذه يتم ازالتها لاحقا وتكوين او ربط النكليوتيدات المناسبة وترتبط قطع اوكازاكي مع بعض بواسطة انزيمDNA-ligase" ومقارنة بالنسخ في خلايا حقيقية النواة يتم النسخ في العديد من النقاط أو الاصول وذلك لتسريع عملية النسخ

ينتهي النسخ في النمط الدائري (كما في البكتيريا) عندما تلتقي نهايتي الشريط المتكون حديثا . أما في خلايا حقيقية النواة وحيث جزئ دنا خيطي فانه قد توجدتسلسلات قواعد محددة تعني التوقف عن النسخ او يتوقع عمل انزيم (Helicase) ويمنع استمرار النسخ. فى نهاية تكوين شريط جديد ل دنا تبقى نهايته مع ازالة المبدئ الذي هو (رنا) ناقصة و ليس هناك ما يقابلها من القواعد فيقوم انزيم (Telomerase) بتكوين هذا الجزء عن طريق ما يسمى (Reverse transcription)

دور الانقسام:(M)

✓ **مراحل الانقسام الخيطي المتساوي في الخلية النباتية**

يمكن الاستدلال على بدء الانقسام الخيطي من خلال مواقع الأنابيب الدقيقة وخيوط الأكتين في قشرة الخلية النباتية ، وقد يتمّ تقسيم مراحل الانقسام إلى أربع مراحل بدلًا من خمس مراحل، في حال تمّ ضمّ طليعة الطور الاستوائي إلى الطور التمهيدي، وفي نهاية أطوار عملية الانقسام الخيطي وما يتبعه من مرحلة الانقسام السيتوبلازمي تنتج خليتان متطابقتان وراثيًّا.

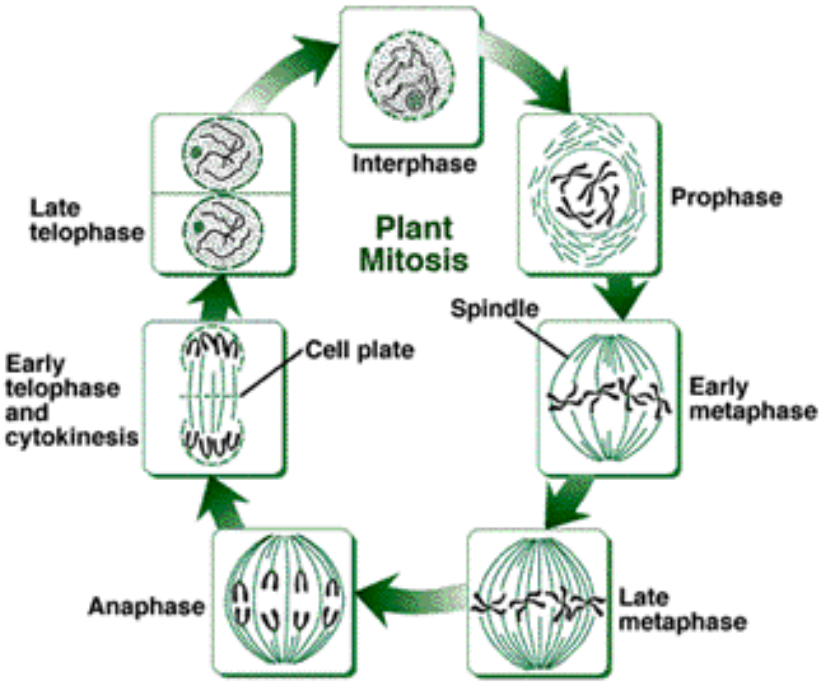
- الطور التمهيدي يُعتبر الطور التمهيدي) بالإنجليزية (Prophase :هو المرحلة الأولى في الانقسام الخيطي والتي تبدأ بعد انتهاء المرحلة (G2) من الطور البيني، وتاليًا خطوات هذا الطور: تتكثّف كروموسومات الخلية الأصلية التي تمّ مضاعفتها خلال المرحلة (S) من الطور البيني وتُضغَط. يظهر الكروموسوم المُضاعف على شكل كروماتيدين شقيقين متطابقين ومتحدين عند نقطة السنترومير على شكل حرف .(X) تُساعد العديد من بروتينات ربط الحمض النووي على تحفيز عملية تكثيف الكروموسومات. يشكل بروتين (Cohesin) حلقات تُساعد على تماسك الكروماتيدات الشقيقة معًا. يُشكّل بروتين (Condensin) حلقات تلفّ الكروموسومات وتضغطها، وعندها تمتد الأنابيب الدقيقة تدريجيًا بين القطبين وتبدأ بتكوين شبكة خيوط المغزَل لتفصل الكروموسومات المُضاعفة فيما بعد. طليعة الطور الاستوائي ينهار غشاء النواة في طليعة الطور الإستوائي)بالإنجليزيةPrometaphase :، وتصل الأنابيب الدقيقة التي تُشكّل خيوط المغزل من الأقطاب إلى خط انقسام الخلية لترتبط بالكروماتيدات عن طريق) بالإنجليزية (Kinetochores :الموجودة عند السنترومیرات وبعد الارتباط تبدأ الكروموسومات بالتحرّك نحو وسط الخلية.
- الطور الاستوائي يتمّ التقاط الكروماتيدات الشقيقة لكلّ كورموسوم بواسطة أنابيب دقيقة من أقطاب المغزل المتقابلة إلى الألياف الحركية (Kinetochores) لكلّ كروماتيد خلال الطور الاستوائي بالإنجليزية :

Metaphase، والألياف الحركية هي مناطق متخصصة في السنترومير تشكّلت في طليعة الطور الاستوائي تربط كلّ كروماتيد بالمغزل، وعندما يكتمل ارتباط خيوط المغزل بجميع الكروموسومات تترتّب هذه الكروموسومات المُضاعفة وتصطف على خط استواء الخلية استعداداً للانفصال.

- الطور الانفصالي تنفصل كروماتيدات كلّ كروموسوم مُضاعف خلال الطور الانفصالي بالإنجليزية : Anaphase، وتسحبها خيوط المغزل إلى الأطراف المتقابلة للخلية، وبذلك تنقسم المادة الوراثية إلى مجموعتين متطابقتين لكلّ مجموعة نفس العدد من الكروموسومات المنفردة، وفي نهاية هذا الطور تبدأ خيوط المغزل بالتلاشي.
- الطور النهائي نقاط تعود الكروموسومات لتُشكّل الكروماتين خلال الطور النهائي بالإنجليزية : Telophase، وتاليًا مراحل هذا الطور: تبدأ كلّ مجموعة من الكروماتيدات على أطراف الخلية بالاستطالة والاسترخاء للعودة إلى الشكل غير المضغوط. يظهر عند كلّ قطب غشاء نووي يُغلّف الكروماتين، وهكذا تظهر نواتان كاملتان بداخل كلّ نواة منهما تظهر النوية. تُفصل النواتين الناتجتين إلى خليتين خلال مرحلة الانقسام السيتوبلازمي بالإنجليزية .(Cytokinesis: يبدأ الانفصال السيتوبلازمي في الجزء الأخير من الطور الانفصالي ويكتمل في نهاية الطور النهائي. تتراكم الحويصلات والأنابيب الدقيقة والشبكة الإندوبلازمية في وسط الخلية وتتحد لتُشكّل لوحاً حاجزاً يُصبح جدارًا خلويًا يفصل الخليتين الجديدتين.

أهمية الانقسام الخيطي المتساوي في الخلية النباتية

- يساعد الانقسام الخيطي المتساوي في عملية النمو والتطور، ونذكر فيما يأتي أهمية هذا الانقسام في الخلية النباتية
- يساعد على التكاثر اللاجنسي للنباتات
- . يحافظ على حجم الخلية الملائم.
- يحافظ على توازن المادة الجينية في الخلايا.
- يوزّع الكروموسومات بالتساوي على الخلايا الجديدة.



شكل 58: رسم توضيحي يبين اطوار الانقسام الخيطي

الانقسام الاختزالي Miosis:

الانقسام الاختزالي في النباتات

الانقسام الاختزالي) بالإنجليزية meiosis :هو العملية التي تنقسم فيها الكروموسومات في النواة مناصفة بين خليتين تنتجان من خلية أم، وعند اكتمال هذه العملية، يتم إنتاج خليتين ابنتين تحملان مادة وراثية مختلفة نسبياً عن المادة الوراثية في الخلية الأم، وفيما يلي أهم عناصر هذا النوع من الانقسام

تنصيف العدد الكروموسومي: يحدث هذا الانقسام لإنتاج الجاميتات، وهي الخلايا الجنسية، أي حبوب اللقاح والبيوضة، وفي هذا الانقسام فإن الخلايا الناتجة ستكون حاملة لنصف عدد الكروموسومات عند الخلية الأم، على سبيل المثال، لو كانت الخلية الأم تحمل 20 كروموسوماً، فسوف تحمل الجاميتات الناتجة 10 كروموسومات في كل خلية، وبالتالي فإن الخلايا الناتجة تحتوي على نصف المجموعة الكروموسومية، ويطلق عليها في هذه الحالة (haploid cells).

تغيير في الصفات الوراثية: في الانقسام الاختزالي، تحمل الخلايا الناتجة نصف الصفات الوراثية المتواجد في الخلية الأم، يعود ذلك لكونها تحمل نصف كروموسوماتها أيضاً، وبالتالي، فإن هذا الانقسام يؤدي إلى تفاوت في الصفات بين الخلايا.

الهدف والأهمية: يحدث الانقسام الاختزالي بهدف إنتاج حبوب اللقاح والبويضة من أجل عملية التكاثر، بحيث يضمن هذا الانقسام إنتاج جيل جديد من النبات يحمل صفاتاً وراثية جديدة تختلف عن الصفات المتواجدة لدى الآباء، وذلك لأن النبات الجديد سوف تحمل نصف المادة الوراثية من كل أب.

الشكل 59: مراحل الانقسام الاختزالي

2.III. التمايز الخلوي

- **مفهوم التمايز الخلوي :**

عملية التمايز الخلوي تتضمن الحفاظ على المادة الجينية إلا في حالات محدودة و الهدف منها أن تأخذ الخلية نمطها الخاص، فتكون التغييرات شكلية سواء بشكل جذري أو محدود، أو تغييرات تتعلق بوظائف الخلية لجعلها أكثر قدرة و ملائمة للوظائف التي تقوم بها، في حال كانت الخلية قادرة على التمايز لعدة أنماط فتسمى خلية متعددة الخيارات(بالإنجليزية: Pluripotent) أهم مثال عليها الخلايا الجذعية، أما الخلايا كلية الخيارات(بالإنجليزية: Totipotent) يمكنها التحول لأي نمط من الأنماط دون قيود.

إن تمايز الخلايا إنها الظاهرة التدريجية التي تصل بها خلايا الكائنات المتعددة القدرات إلى بعض الخصائص المحددة. يحدث أثناء عملية التطوير ويتضح التغييرات الجسدية والوظيفية. من الناحية النظرية ، يحدث التمايز في ثلاث مراحل: التحديد والتمايز والنضج المناسبين.

تحدث هذه العمليات الثلاث المذكورة بشكل مستمر في الكائنات الحية. في المرحلة الأولى من التحديد ، يتم تعيين خلايا متعددة القدرات في الجنين لنوع محدد من الخلايا ؛ على سبيل المثال ، خلية ساق أو جذر. في التمايز ، تبدأ الخلايا في التعبير عن خصائص النسب.

أخيرًا ، يحدث النضج في المراحل الأخيرة من العملية ، حيث يتم الحصول على خصائص جديدة تؤدي إلى ظهور خصائص في الكائنات الناضجة..

تمايز الخلايا هو عملية يتم تنظيمها بطريقة صارمة للغاية ودقيقة من خلال سلسلة من الإشارات التي تشمل الهرمونات والفيتامينات وعوامل محددة وحتى الأيونات. تشير هذه الجزيئات إلى بداية مسارات الإشارة داخل الخلية.

الخصائص العامة للتمايز

* تتضمن عملية تمايز الخلايا التغير في شكل الخلية وبنيتها ووظيفتها في سلالة معينة. بالإضافة إلى ذلك ، فإنه ينطوي على الحد من جميع الوظائف المحتملة التي يمكن أن تملكها الخلية.
* يتم التحكم في التغيير بواسطة جزيئات رئيسية ، بين هذه البروتينات ورنا المرسال المحددة. تمايز الخلايا هو نتاج التعبير الخاضع للرقابة والتفاضلية لبعض الجينات.
* لا تعني عملية التمايز فقدان الجينات الأولية ؛ ما يحدث هو القمع في أماكن محددة من الآلية الوراثية في الخلية التي تمر بعملية التنمية. تحتوي الخلية على ما يقرب من 30000 جين ، لكنها لا تعبر إلا عن 8000 أو 10000.

تمايز الخلايا في النباتات

مع أن دورة حياة النباتات معقدةٌ بعض الشيء، تبقى طريقة تمايز الخلايا فيها متشابهةً تمامًا؛ حيث تنمو كافة النباتات وتتطوّر من خليةٍ وحيدةٍ بالرغم من اختلاف الهرمونات الداخلة فيها، وتتواجد الخلية التي يمكن تشبيهها بالبويضة الملقحة (Zygote) في البذرة وتعرّض لانقساماتٍ تتحول على إثرها إلى شيءٍ يمكن اعتباره بمثابة الجنين لدى الإنسان.

فور امتصاص الرطوبة من التربة، يتشكل نسيجان إنشائيان (Meristems)؛ والنسيج عبارةٌ عن نوعٍ من الخلايا الجذعية (Stem Cell) التي تتمايز إلى خلايا قسمٌ منها إلى الأعلى والقسم الآخر إلى الأسفل مُشكلًا الجذ

كما هو الحال في الحيوانات ، يبدأ نمو النباتات بتكوين زيجوت داخل البذرة. عندما يحدث انقسام الخلية الأول ، تنشأ خليتان مختلفتان.

أحد خصائص تطور النبات هو النمو المستمر للكائن الحي بفضل الوجود المستمر للخلايا ذات الطابع الجنيني. تُعرف هذه المناطق باسم meristems وهي أجهزة للنمو الدائم.

تؤدي مسارات التمايز إلى ظهور أنظمة الأنسجة الثلاثة الموجودة في النباتات: الأديم الأولي الذي يشمل أنسجة الجلد ، والأوعية الدموية الأساسية والإحلال.

المنتج مسؤول عن نشأة النسيج الوعائي في النبات ، والذي يتكون من النسيج (ناقلة الماء والأملاح الذائبة) واللحاء (ناقل للسكريات وجزيئات أخرى مثل الأحماض الأمينية).

الخلايا الإنشائية وتقع meristems في نصائح من ينبع والجذور. وبالتالي ، تتمايز هذه الخلايا وتؤدي إلى تراكيب مختلفة تتألف منها النباتات (الأوراق ، والزهور ، وغيرها).

يحدث التمايز الخلوي للهياكل الزهرية في لحظة محددة من التطور ويصبح الميرستيم "الإزهار" الذي بدوره يشكِّل المِرستم الزهرية. من هنا تنشأ القطع الزهرية التي تتكون من الكؤوس ، بتلات ، السداة والكاربيل.

تتميز هذه الخلايا بوجود حجم صغير وشكل مكعبة وجدار خلية رفيع ولكنه مرن وسيتوبلازم ذو كثافة عالية والعديد من الريبوسومات..

دور الأكسين auxins

للهرمونات النباتية دور في ظاهرة تمايز الخلايا ، وخاصة الأكسينات. يؤثر هذا الهرمون على تمايز الأنسجة الوعائية في الساق. وقد أظهرت التجارب أن تطبيق الأكسينات في الجرح يؤدي إلى تكوين أنسجة الأوعية

الدموية. وبالمثل ، ترتبط الأكسينات بتحفيز نمو خلايا الكامبيوم الوعائية. الاختلافات بين الحيوانات والنباتات لا تحدث عملية تمايز الخلايا وتطورها في النباتات والحيوانات بشكل مماثل.

في الحيوانات ، يجب أن تحدث حركات الخلايا والأنسجة بحيث تكتسب الكائنات الحية شكل ثلاثي الأبعاد يميزها. بالإضافة إلى ذلك ، تنوع الخلايا أكبر بكثير في الحيوانات. في المقابل ، لا تتمتع النباتات بفترات نمو فقط في المراحل المبكرة من حياة الفرد ؛ يمكنهم زيادة حجمهم طوال حياة الخضروات.

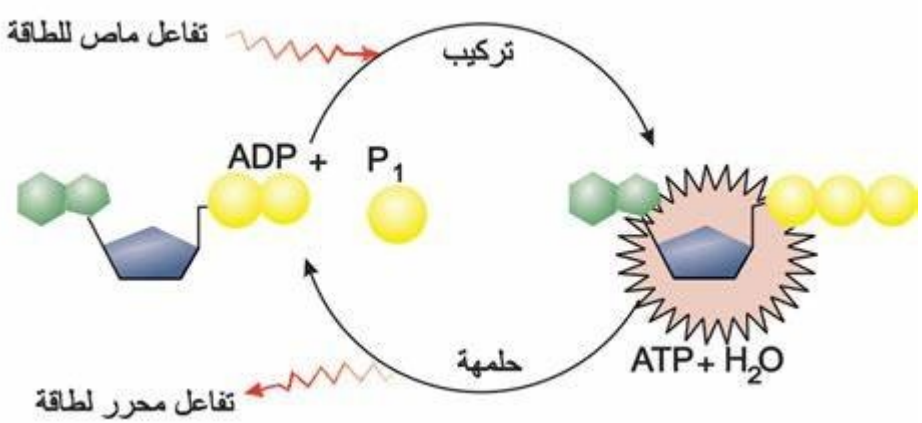
عوامل تؤثر على تمايز الخلايا

بنية الجينات: يعتبر العامل الأهم بما يتعلق بعملية تمايز الخلايا ككلّ، حيث تتضمن الجينات كافةً المعلومات الضرورية والمسؤولة عن تحديد نوع الخلية وصفات الكائن؛ فأيّ خطأ قد يحدث في المادة الجينية، سيظهر أثره على تمايز الخلايا.

العوامل البيئية: يمكن أن تتأثر عملية تمايز الخلايا ببعض العوامل البيئية، فعند حدوث تغييراتٍ كبيرةٍ في درجات الحرارة أو قلة كميات الأوكسجين؛ ستتأثر القدرة على إنتاج الهرمونات التي تعتمد عليها البروتينات المُساهمة في نقل المعلومات، فسيؤثر ذلك على تمايز الخلايا

IV. الطاقة الكيميائية (تركيب ATP)

الأيض أو الاستقلاب هو مجموع التفاعلات الكيميائية التي تتم في الخلية الحية أو الكائن الحي أو العضية و لكل تفاعل من هذه التفاعلات انزيم نوعي مصاحب ، و يتم تنظيم هذه التفاعلات بصورة محكمة و يصاحب حدوثها تحرير أو اكتساب طاقة



الشكل (60): تركيب و اماهة ATP

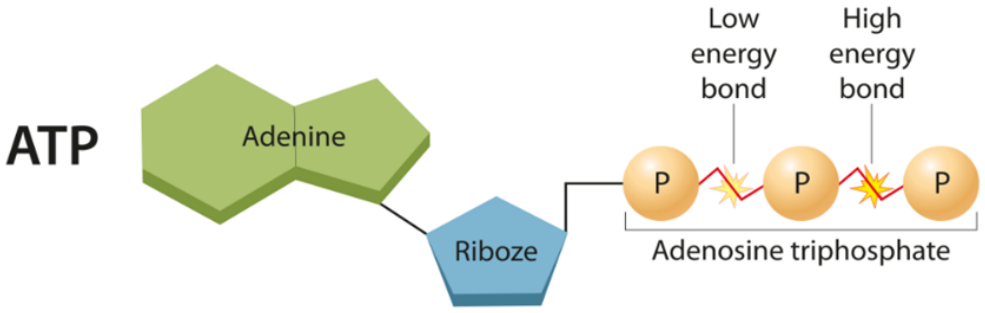
ما هو أدينوسين ثلاثي الفوسفات؟

أدينوسين ثلاثي الفوسفات بالإنجليزية (Adenosine Triphosphate, ATP):هو جزيء يلعب دوراً في نقل وتخزين الطاقة التي يحتاجها الجسم لأداء مختلف العمليات الحيوية، مثل تصنيع البروتينات، وأيض الطعام، ونقل الأيونات، وانقباض العضلات.

كذلك فإن الادينوسين ثلاثي الفوسفات يساهم في عملية التواصل بين الخلايا وبناء الحمض النووي منقوص الأكسجين ، يتواجد أدينوسين ثلاثي الفوسفات في سيتوبلازم وبلازما النواة (Nucleoplasm :في الخلايا، ويعمل كبطارية داخل الخلايا لتزويدها بالطاقة عند الحاجة، كما يتجدد مخزون الخلايا من ثلاثي فوسفات الأدينوسين باستمرار بعد استهلاكه.

1. الصيغة الكيميائية ثلاثي فوسفات الأدينوسين

تشير الصيغة الكيميائية ($C_{10}H_{16}N_5O_{13}P_3$) إلى مركب الطاقة ثلاثي فوسفات الأدينوسين، إذ يتكون مركب ATP من الجزيئات الثلاثة التالية: قاعدة نيتروجينية مكونة من الأدينين.، سكر الريبوز.، ثلاثة مجموعات فوسفات يربط بينها جزيئات أكسجين، وتعد الروابط بين مجموعات الفوسفات مصدر الطاقة في جزيءATP ، وذلك بسبب الشحنات الكهربائية المتنافرة بين مجموعات الفوسفات.



الشكل (61): رسم تخطيطي لبنية ATP

2. تصنيع مركب الطاقة ATP في خلايا الكائن

تتم عملية صناعة أدينوسين ثلاثي الفوسفات في الخلايا بالطرق التالية:

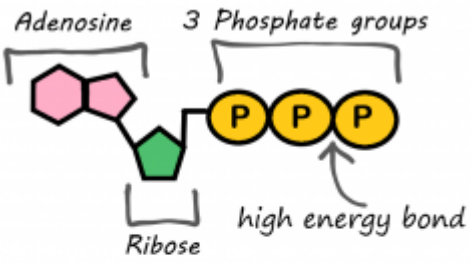
- **الفسفرة الضوئية**، وهي عملية تحدث في النباتات خلال البناء الضوئي ويتم عبرها تصنيع جزيء أدينوسين ثلاثي الفوسفات من الأدينوسين ثنائي الفوسفات.
- **التنفس الخلوي الهوائي واللاهوائي**، والذي يحدث في ميتوكوندريا الخلية. وتحدث عملية التنفس اللاهوائي لدى البكتيريا التي تعيش في بيئات خالية من الأكسجين، بينما يحتاج التنفس الخلوي للأكسجين بالإضافة للجلوكوز لإنتاج جزيءATP ، وتتضمن عملية التنفس الخلوي تحلل السكر، وتكوين جزيء أسيتل مرافق الإنزيم-أ(Acetyl Co-A :) ، وتكون.ATP
- **أكسدة الحمض الدهني**(Beta oxidation :، وهي عملية يتم فيها تكسير سلاسل الأحماض الدهنية لتكوين جزيئات أسيتل مرافق الإنزيم-أ والذي يتم تحويله عبر سلسلة تفاعلات لأدينوسين ثلاثي الفوسفات.
- **عملية هدم الكيتونات**(Ketosis :، والتي ينتج عنها جزيئات ATP و.GTP

3. الفرق بين ATP وGTP

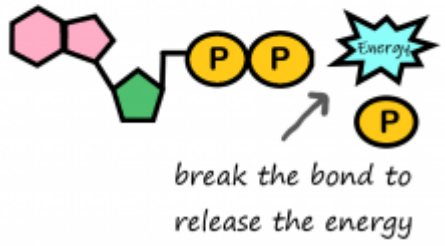
يتشابه رمز ثلاثي فوسفات الأدينوسين مع اختصار جزيئات أخرى، ومنها جزيء جوانوسين ثلاثي الفوسفات :) .Guanosine Triphosphate, GTP)، يلعب الجزيئان أدواراً مختلفة داخل الخلايا، ففي حين يدخل كلاهما في تصنيع الحمض النووي الريبوزي، إلا أن دور GTP يتمحور حول إرسال الإشارات الخلوية. بينما يعد الدور الرئيسي لجزيء ATP هو تخزين الطاقة، كما يتكون أدينوسين ثلاثي الفوسفات من قاعدة الأدينوسين النيتروجينية، بينما يحتوي جوانوسين ثلاثي الفوسفات على قاعدة الجوانوسين النيتروجينية

4. تحرير الطاقة من جزيءATP

يعمل ثلاثي فوسفات الأدينوسين على تحرير الطاقة لتستخدمها الخلية عن طريق تفاعل يفقد فيه الجزيء مجموعة فوسفات لينتج عنه تحرير الطاقة المخزنة في الروابط بين مجموعات الفوسفات.



يتحول جزيء ثلاثي فوسفات الأدينوسين ATP إلى جزيء أدينوسين ثنائي الفوسفات(Adenosine Diphosphate, ADP :، والذي يمكن أن يفقد بدوره مجموعة فوسفات لتحرير المزيد من الطاقة وإنتاج جزيء أدينوسين أحادي الفوسفات Adenosine : Monophosphate, AMP.



5. تجديد مركب الطاقة ATP

عند عدم الحاجة للطاقة، تتحد مجموعات الفوسفات مع جزيء فوسفات الأدينوسين مجدداً بتفاعل معاكس للتفاعل السابق الذي حررت فيه الطاقة. يعتمد تفاعل تجديد مركب الطاقة ATP على الطاقة المكتسبة من الغذاء أو التعرض لأشعة الشمس، وينتج عن التفاعل تخزين الطاقة إلى حين حاجتها، لذا فإن أدينوسين ثلاثي الفوسفات يتجدد باستمرار داخل الخلايا، ويقدر تركيزه في الخلية بحوالي 1-10 ميكرومول.

يتم تنظيم مستويات ATP داخل الخلية عن طريق نظام من التغذية الراجعة يتضمن تثبيط أو تعزيز عمل إنزيم أدينوسين ثلاثي الفوسفات سينثاز ATP Synthase :المسؤول عن تحفيز تفاعل صناعة جزيء.ATP كذلك، فإن وجود مستويات كافية من ثلاثي فوسفات الأدينوسين داخل الخلية يعمل على تثبيط الإنزيمات المشاركة في عملية تحلل السكر (Glycolysis :والتي تساهم في تكوين جزيء ATP

6. فوائد ثلاثي فوسفات الأدينوسين

يمثل ثلاثي فوسفات الأدينوسين مخزناً للطاقة في الجسم، ويعود محتواه العالي من الطاقة للروابط بين مجموعات الفوسفات المتصلة بسكر الرايبوز، والتي تتحرر عند فقدان هذه الجزيئات. تتمثل وظائف أدينوسين ثلاثي الفوسفات فيما يلي

- نقل الطاقة للخلايا، حيث تتحرر الطاقة بمقدار 7.3 كيلو كالوري لكل مول عند فقدان مجموعة من الفوسفات من جزيء الادينوسين ثلاثي الفوسفات.
- بناء الحمض النوويDNA ، حيث يتحول جزيء ATP إلى أدينوسين منقوص الأكسجين ثلاثي الفوسفات : Deoxyadenosin Triphosphate ,dATP)ليشكل جزءاً من سلسلة الحمض النووي.DNA
- بناء الحمض النووي الريبوزي.RNA
- نقل الإشارات الكيميائية اللازمة للتواصل بين الخلايا، حيث يوفر ثلاثي فوسفات الادينوسين مجموعات الفوسفات الضرورية لفسفرة الجزيئات بوساطة إنزيم كاينيز(Kinase :، والذي يؤدي دور لنقل الإشارات من خارج لداخل الخلية ومن ثم الاستجابة لهذه الإشارات للقيام بالعمليات الحيوية المختلفة. كذلك فإن أدينوسين ثلاثي الفوسفات يساهم في تحفيز إطلاق الهرمونات، والإنزيمات، والنواقل العصبية، وعوامل النمو التي تساهم في نقل الإشارات الخلوية.
- النقل العصبي Neurotransmission :بين العصبونات، حيث تحتاج هذه العملية كميات كبيرة من الطاقة التي يوفرها جزيءATP ، ويعد الدماغ أكبر مستهلك لأدينوسين ثلاثي الفوسفات في الجسم.
- انقباض العضلات، حيث يساهم ثلاثي أدينوسين الفوسفات في حدوث الانقباض العضلي بعدة طرق أهمها النقل النشط لأيونات الكالسيوم، والبوتاسيوم، والصوديوم.

V. النمو La Croissance

1. تعريف النمو

هو الزيادة غير عكسية في الكتلة الحية للكائن الحي و يشمل مرحلتين أساسيتين هما الإنقسام و الاستطالة

2. العوامل المؤثرة على النمو :

يتحدد نمو النبات بناء على وراثته، وبيئته. وعلى سبيل المثال، تحدد وراثة النبات صفاتٍ مثل لون الزهرة، وحجمها، وتنتقل هذه العوامل الوراثية من جيل لآخر، وتشتمل العوامل البيئية على الضوء ، الرياح، وظروف التربة.....

العوامل الوراثية: يوجد داخل نواة جميع خلايا النبات أجسام متناهية الصغر هي الصبغيات التي تشتمل على وحدات تعرف بالمورِّثات. وتحتوي هذه الأجسام على التعليمات التي توجه نمو النبات. وعند انقسام الخلايا وتضاعف عددها تنتقل هذه التعليمات إلى كل خلية جديدة.

العوامل البيئية: تحتاج كافة النباتات إلى الضوء، والمناخ الملائم، وكمية كافية من الماء والأملاح المعدنية من التربة. لكن بعض الأنواع تنمو نموًا أفضل في الشمس، ويزدهر بعضها الآخر في الظل. وتختلف النباتات كذلك في مقدار الماء الذي تحتاجه، وفي درجة الحرارة التي تتحملها. وتؤثر هذه العوامل البيئية على سرعة نمو و حجم كافة النباتات وتكاثره

3. استطالة الخلية

يبدأ نمو البنات بمرحلة انبات البذرة ثم ينتج عنها بادرة ثم تنمو البادرة خضريا لتمر بمرحلة النمو الخضري و بنهاية النمو الخضري تبدأ بمرحلة التكاثر بمرحلة التزهير ثم عقد الثمار و تكوين البذور ، و تختلف دورة حياة النبات باختلاف أنواعه و تركيبه، فالكائنات وحيدة الخلية تمر بدورة حياة بسيطة تبدأ خلية ناتجة عن عملية الانقسام البسيط ، سرعان ما تأخذ هذه الخلية في الزيادة في الحجم و النمو على حسب ما تستنفذه من مواد غذائية موجودة في البيئة المحيطة حتى تنضج و تتهيأ للانقسام مرة أخرى و هكذا ....

و من المعروف ان نمو النبات يحدث كنتيجة مباشرة للانقسام الخلوي و الذي يتم أساس في مناطق خاصة من النبات ففي بداية حياة النبات عند تكونه من الزيجوت يكون معظم خلايا الجنين الناتج ميرستيمية و نشطة في الانقسام ثم لا تلبث بعض الخلايا المنقسمة ان تستطيل و تمر بعدة مراحل للتحول في النهاية إلى خلية بالغة و يبقى القليل من لخلايا الميرستيمية ، و تنحصر الخلايا الميرستيمية في قمم السوق و الجذر و منطقة الكامبيومات و يطلق على هذه العملية بـ ، Méresis, Mérése طبعا عملية الانقسام تتدخل فيها هرمونات مثل الأكسين و السايتوكينين و الجبريلين أيضا، يلي الانقسام الخلوي تزايد أبعاد الخلية و يعبر عليه بـAuxsis , Auxsése و التي يتدخل فيها الاكسين بشكل مباشر

دور الأكسين في عملية الاستطالة :

إن عملية استطالة الخلية تتم بدخول الماء للفجوة العصارية و إن دخول الماء إلى الخلية معناه زيادة قوة الامتصاص الاسموزية و قوة الامتصاص تعتمد على الضغط الاسموزي للعصير الخلوي أو نقصان في ضغط الجدار و بما أنه توجد علاقة بين شدة استطالة الخلايا و تركيز المواد المؤثرة على الضغط الاسموزي يبقى الاختيار في استطالة الخلايا متوقفا على نقصان في ضغط الجدار

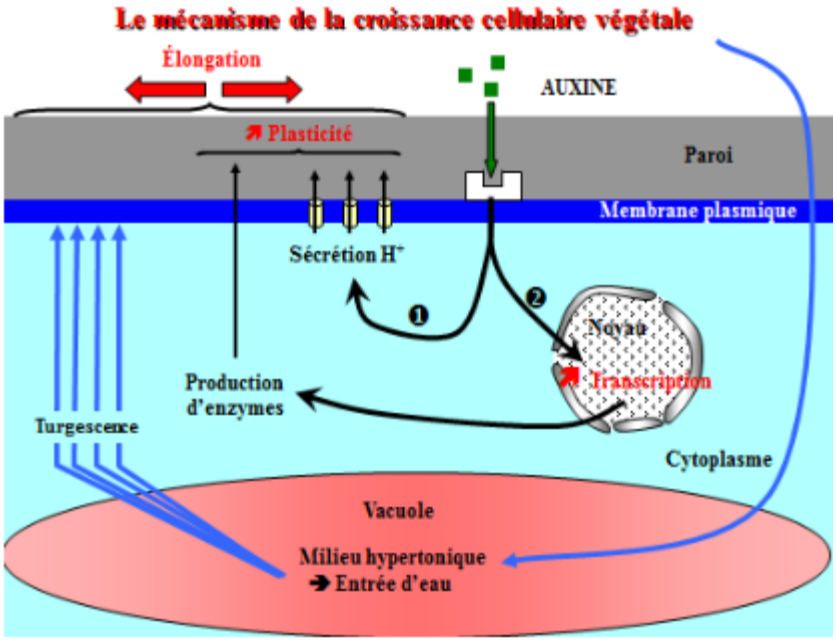
فكيف يمكن الوصول إلى هذه النقطة الأخيرة حتى تتم عملية الاستطالة ؟

يمكن الوصول إلى ذلك :

1. زيادة قابلية الجدار الخلوي على الامتطاط Plasticité(التمدد) حيث يحصل تحلل بين الروابط للجزيئات الكبيرة التي تشكل الجدار و يصبح مطاوع
2. زيادة عملية المطاوعة لجدار الخلية تزيد من قوة الامتصاص الاسموزية و منه يحدث زيادة في امتصاص الماء و معه زيادة الاستطالة نتيجة زيادة ابتعاد الليفات المكونة للجدار
3. ابتعاد الليفات يتبعه إضافة مواد جديدة للجدار

و يمكن أن نلخص دور الكسين فيما يلي

- النشاط الحيوي للأكسين يتميز بالتأثير المعنوي على نعومة الخلايا لزيادة رخاوتها بفعل عامل المرونة مسبباً في النهاية إلى استطالة الخلايا وكبر حجمها وامتلاءها وترجع هذه الميكانيكية إلى فعالية الهرمون في إزالة بكتات الكالسيوم والمواد المعدنية المسئولة عن صلابة الجدار الخلوي كما يقوم بتحليل و تكسير بعض المواد العضوية الأخرى التي تدخل في تركيب الجدار الإبتدائي مثل البكتين والسليولوز والهيميسليولوز المسؤولة عن التصاق جدر الخلايا والعمل على التحامها وذلك بتنشيط الإنزيمات المسؤولة عن تكسير تلك الروابط مثل انزيمات α-endo-oxyloglucanes transférases و α-expansine، و يكون ذلك تنشيط انزيم ATPase التي تعمل على اخراج بروتونات +H إلى الجدارمما ينقص من PH الجدار و منه زيادة حامضية الجدار
- يعمل الأوكسين على سرعة النفاذية للأغشية الخلوية وخاصة طبقة الفوسفولبيدات المكونة لها مما يؤدي ا إلى زيادة الضغط الإسموزي لمحتويات الخلية الداخلية وبالتالي تزيد من سرعة امتصاص الماء من الخلايا والأنسجة المجاورة مسبباً في النهاية زيادة ضغط الإمتلاء مما ينعكس على استطالة الخلايا وكبر حجمها، مثل زيادة نفاذية+K الذي يرتبط مع حمض الماليك acide malice مكونا Malate-K+
- تؤثر الأوكسينات على تكوين بروتينات هذه الأخير تساهم في بناء الجدار



الشكل (62): آلية عمل الأكسين في استطالة الخلية

VI. الشيخوخة و الموت الخلوي

1. الشيخوخة :

شيخوخة الخلايا النباتية والحيوانية هي عملية طبيعية تحدث مع تقدم الكائنات الحية في السن. إنه ينطوي على سلسلة من التغييرات في البنية الخلوية والوظيفة التي يمكن أن تؤثر على صحة الكائن الحي وعمره. يمكن أن تختلف مراحل الشيخوخة في الخلايا النباتية والحيوانية اعتمادًا على الأنواع وعوامل أخرى مثل الظروف البيئية والجينات.

بشكل عام ، يمكن تقسيم عملية الشيخوخة في الخلايا النباتية والحيوانية إلى ثلاث مراحل:

مرحلة الإنجاب: هذه هي المرحلة الأولى من الحياة عندما يكون الكائن الحي شابًا وينمو بسرعة. خلال هذه المرحلة يكون النبات أو الحيوان قادرًا على التكاثر وإنتاج النسل. تنقسم الخلايا بنشاط وهناك معدل مرتفع من التمثيل الغذائي مما يسمح بالنمو والتطور.

مرحلة الشيخوخة: هذه هي المرحلة الثانية من الحياة عندما يبدأ الكائن الحي في إظهار علامات الشيخوخة. قد تصبح الخلايا أقل كفاءة في إصلاح الضرر ، وقد يتباطأ معدل الأيض. في النباتات ، قد تبدأ الأوراق في اللون الأصفر وتتساقط ، بينما في الحيوانات ، قد تصبح علامات الشيخوخة الجسدية مثل التجاعيد والشيب أكثر وضوحًا.

مرحلة ما بعد الشيخوخة: هذه هي المرحلة الأخيرة من الحياة عندما لا يعود الكائن الحي قادرًا على التكاثر ويكون في حالة تدهور. قد تصبح الخلايا أكثر عرضة للتلف والمرض ، وقد يستمر معدل الأيض في التباطؤ. في النهاية ، سيصل الكائن الحي إلى نهاية عمره ويموت.

بشكل عام ، تعتبر عملية الشيخوخة في الخلايا النباتية والحيوانية ظاهرة معقدة ومتعددة الأوجه تتأثر بمجموعة واسعة من العوامل. يمكن أن يساعد فهم مراحل الشيخوخة الباحثين على تطوير استراتيجيات جديدة لإطالة العمر وتحسين الصحة العامة في كل من النباتات والحيوانات.

تحدث الشيخوخة في الخلايا النباتية نتيجة لمجموعة من العوامل الداخلية والخارجية. تشمل هذه العوامل العمليات الجينية والبيئية التي تؤدي إلى تلف الخلايا وتراكم منتجات النفايات وفقدان الوظيفة. فيما يلي بعض أسباب وخطوات الشيخوخة في الخلايا النباتية:

* مرحلة التكاثر: خلال المرحلة المبكرة من نمو النبات ، تنقسم الخلايا وتتمايز إلى أنسجة وأعضاء مختلفة. عندما تنضج النباتات ، فإنها تنتج الزهور والفواكه للتكاثر.

* مرحلة الشيخوخة: مع تقدم النباتات في العمر ، فإنها تخضع لتغيرات فسيولوجية تؤثر على نموها وتكاثرها وبقائها على قيد الحياة. من أبرز التغييرات تراجع كفاءة التمثيل الضوئي ، مما يؤدي إلى انخفاض معدل النمو والإنتاجية.

* تراكم أنواع الأكسجين التفاعلية :(ROS) جزيئات الأكسجين التفاعلية هي جزيئات عالية التفاعل يمكنها إتلاف المكونات الخلوية مثل الحمض النووي والبروتينات والدهون. مع تقدم النباتات في العمر ، فإنها تنتج المزيد من أنواع الأكسجين التفاعلية بسبب انخفاض القدرة المضادة للأكسدة والضرر الخلوي الناجم عن الضغوط البيئية مثل الحرارة والبرودة والجفاف.

* تقصير التيلومير: التيلوميرات عبارة عن تسلسلات DNA متكررة تحمي نهايات الكروموسومات من التلف. مع كل انقسام خلوي ، تصبح التيلوميرات أقصر حتى تصل إلى طول حرج ، مما يؤدي إلى شيخوخة الخلايا وموت الخلايا المبرمج.

* تراكم البروتينات التالفة: يعد دوران البروتين ضروريًا للحفاظ على التوازن الخلوي ، ولكن مع تقدم العمر في النباتات ، يتجاوز تراكم البروتينات التالفة معدل الإصلاح والاستبدال.

* التعديلات اللاجينية: التغيرات اللاجينية مثل مثيلة الحمض النووي وتعديلات الهيستون يمكن أن تؤثر على التعبير الجيني وتغير الوظيفة الخلوية. مع تقدم النباتات في العمر ، تخضع لتعديلات فوق جينية تساهم في تغييرات في التشكل والتمثيل الغذائي واستجابات الإجهاد.

2. الموت الخلوي :

يعد موت الخلية المبرمج ظاهرة عامة في خلايا الكائنات حقيقية النواة و منها النباتات حيث تتحكم النواة في تنظيمها و نشاطاتها. من السمات المميزة لموت الخلية المبرمج حدوث تغيرات شكلية و كيموحيوية تشمل فقد الاتصال بين الخلايا، تقلص السيتوبلازم، تكوين فقاعات للغشاء الخلوي، تفتت الحمض النووي DNA، تفكك النواة، و تكوين أجسام محللة. يصنف موت الخلية الحيوانية إلى ثلاث أنماط رئيسية (بها العديد من التحورات) بناء على الشكل الظاهري : نمط موت الخلية المبرمج Apoptosis، نمط الالتقام الذاتي Autophagic type، و نمط التفتت الحويصلي غير التحللي Non-lysosmal vesiculated type. و بالمثل هناك ثلاثة أنماط رئيسية مختلفة بناء على الخصائص الشكلية (السيتولوجية) في الخلية النباتية. تظهر أهمية موت الخلية المبرمج كوسيلة أساسية في التشكيل الطبيعي لتوين الشكل العام لنوع النبات و نموه و تكاثره، و وسيلة لتنقية الأنسجة و التخلص من تلك الخلايا غير المرغوب فيها و الاستفادة منها. يعرف نمط موت الخلية الحيوانية المبرمج Apoptosis بارتباطه بأحداث تغيرات شكلية، و كيمو حيوية محددة، مثل : تجزئة شريط الحمض النووي DNA، و تنشيط مجموعة من الأنزيمات (الكاسبيز Caspases). هذه الطائفة من الأنزيمات لم تكشف في الخلية النباتية، و لكن وجد نوعان مختلفان من إنزيمات البروتييز المشابهة للكاسبيز Caspase ((CLPS proteases لها دور في موت الخلية النباتية المبرمج. لا تظهر الخلية النباتية ظاهرة الالتقام Phagocytosis للخلايا الميتة، بل قد تكون بقية الخلية الميتة جزءا تركيبيا في جسم النبات كما في حالة تكشيف الأوعية. هناك فرق أساسي في موت الخلية المبرمج للورقة المسنة و هو ارتباط عملية شيخوخة الأوراق بإعادة نقل المغذيات

من أنسجة الورقة المبرمجة للشيخوخة إلى منطق أخرى في النبات. سيحدث موت الخلية النباتية المبرمج بالعديد من المتغيرات المجهدة، مثل : تغير المناخ، و المركبات السامة، و إجهادات الأكسدة، و مهاجمة الممرضات، و الملوحة و غيرها. من الناحية التنظيمية تم التعرف على العديد من المنظمات (Regulators) و المعدلات (Modulators) لمنظمات النمو، و من أفضل الحالات المعروفة تلك المرتبطة بتكاثر، و تكشف النبات. تستغل النباتات آلية موت الخلية المبرمج في العديد من التحورات الشكلية لتكشف الأعضاء، و تشكل المجموع الخضري كالورقة، و تكوين أزهار أحادية الجنس من أزهار ثنائية الجنس، و تكشف أوعية الخشب و اللحاء، و تكوين الخلايا البرنشيمية الهوائية، و إزالة الأنسجة ذات الوظيفة المؤقتة مثل المعلق الجنيني. عموما يتضح أن موت الخلية النباتية المبرمج يحدث كرد فعل للنبات بالتفاعل مع البيئة و عواملها، و أنه يستحث بأنواع الأكسجين النشطة مثل بيروكسيد الهيدروجين H2O2، و منظمات النمو، مثل : الجبريلين، و الإيثيلين، بينما يثبط بمنظمات نمو أخرى، مثل : السايتوكاينين، و حمض الأبسيسيك ABA.

المراجع

1. بسام طه ياسين. (2001). أساسيات فسيولوجيا النبات. دار الكتب القطرية . 648 ص
2. سعد بن حسين سعد القحطين. (2013). علم الخلية و الوراثة. النشر العلمي و المطابع. 295 ص
3. عبد الكريم كاملي. (1997). أساسيات الكيمياء الحيوية. دار هومة للنشر. الجزائر. 279 ص
4. عبد الكريم كاملي. (2008). البيوكيمياء الأيضية. دارالوعي للنشر و التوزيع. الجزائر. 232 ص
5. عبد المنعم محمد الأعسر. (2011). أسس الكيمياء الحيوية. المكتبة الأكاديمية. مصر 595 ص
6. محمد بن محمد الوهيبي، (2011). موت الخلية النباتية المبرمج -مراجعة- مجلة جامعة الملك عبد العزيز. 23 (1) ص 225-250 .
7. محمود حياوي حماش. (2001). علم الخلية . مكتبة الذاكرة(دار وائل للنشر). بغداد . 304ص
8. Abrégés. Marc Maillet .Biologie Cellulaire..9ème édition, Masson. 2002.
9. Bruce Alberts, Alexander Johnson, Julian Lewis, Martin Raff, Keith Roberts, and Peter Walter. (2002).Molecular Biology of the Cell, 4th edition .New York:
10. Leslie Wilson, John Correia. (2010). Microtubules, in vitro. 1st Edition
11. MC Dscamps .Biologie cellulaire .. PCEM1. Ediscience .2007.
12. Y Bassaglia .Biologie Cellulaire.. Maloine 2001.