



الوراثة النباتية





منشورات جامعة دمشق
كلية العلوم

الوراثة النباتية

(الجزء النظري)

الدكتور

محمد سليمان

أستاذ في قسم علم الحياة النباتية

الدكتور

غسان عياش

أستاذ في قسم علم الحياة النباتية

جامعة دمشق



فهرس الموضوعات

الصفحة	الموضوع
15	المقدمة
17	مفردات المناهج
19	الباب الأول
21	الفصل الأول
21	المدخل إلى علم الوراثة وازدهار العلوم الوراثية
27	الفصل الثاني
27	المندلية وأسس التوريث
27	1-2 قانونا مندل
28	1-1-2 قانون الانفصال (الهجونة الأحادية) التهجين الاختباري لصفة واحدة
32	2-1-2 قانون التوزيع المستقل (الهجونة الثنائية) التهجين الاختباري لصفتين
38	3-1-2 التفسير الصبغي للهجونة الثنائية
41	2-2 الهجونة الثلاثية
43	3-2 الهجونة الرباعية
45	4-2 نظرة احصائية والاحتمالات الوراثية.
47	الفصل الثالث
47	تعديلات النسب المندلية
47	1-3 السيادة الناقصة (اللارجحان)

47	3-1-1 بوجود شفع واحد من المورثات
49	3-1-2 بوجود شفعين من المورثات أحدهما مسيطر كلياً والثاني مسيطر جزئياً
50	3-1-3 بوجود شفعين من المورثات كلاهما بسيطرة جزئية.
52	3-2 المورثات المتتامة أو المكملة
55	3-2-1 النسبة 1:3:3:9 في العدس
57	3-2-2 النسبة 7:9 (مورثات متتامة أو تفوق متحي مضاعف)
61	3-2-3 النسبة 4:3:9 (مورثات متتامة أو تفوق متحي)
64	3-2-4 النسبة 1:6:9 (مورثات متتامة)
65	3-3 المورثات المتضاعفة أو المتكررة (النسبة 1:15)
68	3-4 حالات التفوق
68	3-4-1 النسبة 3:13 (التفوق السائد)
70	3-4-2 النسبة 1:3:12
75	3-5 توريث الصفات الكمية
83	3-6 الأثر المتعدد للمورثة الواحدة
85	الفصل الرابع
85	التنظيم البنيوي للصبغيات في النباتات الراقية
85	4-1 كيميائية الصبغي
86	4-2 بنية الصبغيات
93	الباب الثاني
95	الفصل الخامس

95	الارتباط والعبور والخرائط الوراثية
95	1-5 الارتباط والمجموعات المرتبطة
96	2-5 اكتشاف ظاهرة الارتباط والعبور
100	1-2-5 الارتباط الكامل والارتباط غير الكامل
101	2-2-5 المفهوم النظري للعبور
104	3-5 الخرائط الصبغية
104	1-3-5 تحديد النسب المئوية للعبور
108	2-3-5 رسم الخارطة الصبغية
111	الباب الثالث
113	الفصل السادس
113	المورثات وتحديد الجنس في النباتات
114	1-6 اكتشاف المورثات المحددة للجنس
114	1-1-6 اكتشاف المورثات المبدلة للجنس في ذبابة الخل
115	2-1-6 اكتشاف المورثات المبدلة للجنس في الذرة والمحددة له
121	2-6 المورثات وتحديد الجنس في البريونيا
123	3-6 المورثات وتحديد الجنس في قثاء الحمار
125	4-6 المورثات وتحديد الجنس في نبات الخروع
125	5-6 المورثات وتحديد الجنس في البريمولا
129	الفصل السابع
129	الصبغيات وتحديد الجنس والخنث في النباتات
129	1-7 الصبغيات وتحديد الجنس في السفيروكاربوس
131	2-7 الصبغيات وتحديد الجنس في النباتات الراقية

132	1-2-7 الصبغيات الجنسية في الميلانديوم
134	2-2-7 الخنث الناجم عن الصبغيات الجنسية في الميلانديوم
138	3-7 الخنث في النباتات الراقية ومقاومة الإلقاح الذاتي
142	4-7 الجنس النسبي في الأحياء الدنيا
145	الباب الرابع
147	النظم الوراثية في الأحياء الدقيقة
149	الفصل الثامن
149	المظاهر الوراثية في الفطريات
149	1-8 حلقة حياة فطر النيروسبورا
153	2-8 الهجائن والتحليل الوراثي في النيروسبورا
153	1-2-8 الانفصال في الانقسام المنصف الأول I
153	2-2-8 الانفصال في الانقسام المنصف الثاني II
154	3-2-8 حساب نسبة العبور وتحديد المسافات الخارطية
159	3-8 العبور الجسمي وحلقة التكاثر قرب الجنسي في الفطريات
159	1-3-8 حلقة حياة فطر البنسيليوم
160	2-3-8 العبور الجسمي ورسم الخارطة الصبغية
162	4-8 العبور والخارطة الصبغية في الخميرة
162	1-4-8 حلقة حياة الخميرة
163	2-4-8 دراسات احصائية
164	3-4-8 الوضع السيتولوجي الصبغي للرباعيات
165	4-4-8 حساب نسبة العبور بين a,b

167	الفصل التاسع
167	المظاهر الوراثية في الفيروسات
167	9-1 الفيروسات ومراحل اكتشافها
168	9-2 حجوم الفيروسات وبنيتها
170	9-3 تكاثر الفيروسات لا يرتبط بزيادة الحجم
171	9-4 آكلات الجراثيم أحياء مناسبة للدراسات الوراثية
176	9-4-1 آكلات الجراثيم الوبيلة
177	9-4-1-1 بنية الأكل الزوجي T_2
178	9-4-1-2 حلقة حياة الأكل الوبيل
182	9-4-2 آكلات الجراثيم المعتدلة
185	9-4-3 التهجين الوراثي بين آكلات الجراثيم
187	9-4-4 الاثبات التجريبي للتهجين بين الفيروسات
189	9-4-5 طريقة ثانية للتأشيب في الفيروسات آكلات الجراثيم
192	9-4-6 طريقة تهجين النقاط الثلاث في الفيروسات وحساب المسافات الخارجية
197	الفصل العاشر
197	المظاهر الوراثية في الجراثيم
198	10-1 الطفرات في الجراثيم وطرق دراستها
201	10-2 العصيات المعوية أحياء مناسبة للأبحاث الوراثية
202	10-2-1 الجراثيم كاملة التغذية (بروتوتروف) وناقصة التغذية (اكستوتروف)
203	10-2-2 احصاء عدد الجراثيم والمستعمرات الجرثومية

204	3-2-10 عزل طفرات الاكسوتروف المتشكلة في الجراثيم
205	4-2-10 الأوساط المغذية ونمو جراثيم E.coli
207	5-2-10 البنية الدقيقة لجراثيم العصيات المعوية
209	3-10 آليات نقل الـ (DNA) والتأشيب ورسم خارطة الجراثيم
210	1-3-10 التحول في الجراثيم
211	1-1-3-10 تجارب غريفت
212	2-1-3-10 تفسير إفري ومساعدوه
213	3-1-3-10 آلية التحول
217	2-3-10 التحول الانتقالي في الجراثيم
219	1-2-3-10 التحول الانتقالي في جراثيم E.coli
220	2-2-3-10 التحول الانتقالي في الاكسوتروف والبروتوتروف
221	3-3-10 التزاوج بين الجراثيم
223	1-3-3-10 الجراثيم F^+ و F^-
225	2-3-3-10 الجراثيم F^- و Hfr
231	3-3-3-10 التزاوج بين $Hfr \times F^-$ ورسم الخارطة الصبغية
237	4-3-10 خارطة الصبغي الحلقي في العصيات المعوية
241	الباب الخامس
243	الفصل الحادي عشر
243	الطفرات وأنماطها وتصنيفها

243	1-11 تعريف الطفرة اكتشافها ومراحل دراستها
245	2-11 تصنيف الطفرات وتحديد أنماطها
248	1-2-11 تصنيف الطفرات من حيث قابلية الحياة والإخصاب
249	2-2-11 الطفرات الجنسية والجسمية
253	3-2-11 أنماط التغيرات الوراثية
255	الفصل الثاني عشر
255	الطفرات الصبغية الداخلية (البنوية)
257	1-12 اكتشاف الانقطاعات وحلقة (انقطاع - التمام - جسر)
261	2-12 نماذج التغيرات الصبغية
261	1-2-12 النقص
269	2-2-12 التضاعف
272	3-2-12 الانقلاب
277	3-12 التغيرات الصبغية المشتركة (الانتقال)
279	1-3-12 الانتقال التبادلي والانتقال الادخالي
281	2-3-12 سلوك الصبغيات المتنقلة أثناء الانقسام المنصف
289	الفصل الثالث عشر
289	الطفرات الصبغية العددية
293	1-13 الصفوف المتعددة الصيغة الصبغية
295	2-13 الحصول على النباتات المتعددة الصبغيات
298	3-13 التعدد الصبغي الذاتي
302	4-13 التعدد الصبغي الخلطي

302	13-4-1 أمثلة عن التعدد الخلطي
309	13-4-2 السيتوبلازما والصبغيات في الهجين الخلطي
311	13-5-5 التعدد الصبغي الوتري (فرديات الصيغة الصبغية)
311	13-5-1 النباتات أحادية الصيغة الصبغية
313	13-5-2 النباتات ثلاثية الصيغة الصبغية
314	13-6-6 الشواذ في الصيغة الصبغية المضاعفة
314	13-6-1 التريسومي
320	13-6-2 المونوسومي والنوليسومي
323	الفصل الرابع عشر
323	طفرات الأشعة والمواد الكيميائية
325	14-1 الأشعة والمادة الوراثية
326	14-2 نظرية الإصابة المفردة أو الهدف
331	14-3 تأثير المواد الكيميائية في ظهور الطفرات الوراثية
336	14-3-1 الأضرار الكيميائية والصبغيات في الأطوار المختلفة
338	14-3-2 فحص أيمز لكشف المواد الكيميائية المطفرة
343	الباب السادس
345	الفصل الخامس عشر
345	الدور الوراثي للسيتوبلازما
346	15-1 خصائص الوراثة السيتوبلازمية
346	15-2 مواصفات العضيات السيتوبلازمية
348	15-3 منشأ الأنظمة اللانوية
349	15-4 نظام توريث السيتوبلازما

355	الفصل السادس عشر
355	التوريث الصانعي (الصانعات الخضراء)
355	1-16 اكتشاف حالات البرقشة
355	1-1-16 البرقشة في نبات شب الليل
359	2-1-16 وراثة الأوراق المخططة في الذرة
359	2-16 العلاقات النووية السيتوبلاسمية في توريث البرقشة
362	3-16 التوريث الصانعي في الكلاميدوموناس
363	1-3-16 حلقة حياة الطحلب
364	2-3-16 الطحلب والستربتومايسين
365	3-3-16 الوراثة ثنائية الجانب
368	4-3-16 الخارطة الصبغية للصانعات الخضراء في الطحلب
371	الفصل السابع عشر
371	وراثة الجسيمات الكوندرية في الفطريات والنباتات الراقية
373	1-17 الوراثة في خميرة البيرة
374	1-1-17 حلقة حياة الخميرة
374	2-1-17 المستعمرات الصغيرة وتوارثها
378	3-1-17 الصبغي الحلقي في الميتوكوندري
380	2-17 وراثة الميتوكوندريا في فطر النيروسبورا
383	3-17 العقم السيتوبلاسمي المذكر والميتوكوندري
383	1-3-17 أثر النمط المورثي على العقم السيتوبلاسمي المذكر
388	2-3-17 العقم السيتوبلاسمي المذكر والدراسة الخلوية

391	الفصل الثامن عشر
391	الطفرات السيتوبلاسمية
391	1-18 طفرات بطء النمو في النيروسبورا
392	2-18 طفرات البلاسماجينات
395	3-18 المورثات والبلاسماجينات
399	المصطلحات العلمية وترجمتها
413	المراجع



المقدمة

إن موضوعات هذا الكتاب موجهة إلى طلاب المرحلة الجامعية الأولى، لذا توخينا التفصيل والتبسيط في عرضها مدعمة بالرسوم والمخططات البيانية والنتائج التحليلية، لتمكن الطالب من الفائدة المرجوة. آخذين في الحسبان أن يكون لدى الطالب مستوى مقبولاً من المعرفة بهذا المجال، حيث مكنا ذلك من البناء عليه في صياغة موضوعات هذا الكتاب وإعداده، كما أن المعرفة العلمية لموضوعات هذا الكتاب سوف تكون عوناً للطالب لإتمام المعرفة والفائدة العلمية بهذا التخصص كأساس يبنى عليه في المراحل الأعلى للدراسة ولا سيما إننا على أعتاب مرحلة جديدة أكثر تطوراً وتقدماً لناحية التوسع في الدراسات العليا المتخصصة.

إن ما يميز علوم الوراثة بجميع تخصصاتها والمجالات المتعددة التي نتناولها، كونها تمس حياة الفرد والمجتمع سواء على مستوى الصحة، أو على مستوى تطور وتطوير الإمكانيات المتاحة والضرورية لتوفير مستوى أفضل لجهة الغذاء والكساء والقوة والصحة والجمال.....

إن المرحلة الحالية الحديثة التي تميز أهمية علم الوراثة بما وصل إليه من تطور ونجاح، ما كانت لتكون لولا الجهود التي قدمها الباحثون بدءاً من أبسط المعلومات والإمكانيات المتاحة وصولاً إلى المرحلة الحالية، والتي تتميز بسيادة ثورة المعلومات وخاصة منها في مجال العلوم الوراثة.

وقد جئنا على هذه المقاربة لنذكر بأهمية الجهود والمثابرة والبحث عن المعرفة العلمية، لما لها من أهمية في حياتنا، ولكونها سبيلاً إلى حل الكثير من مشاكلنا، وسبباً لتطورنا راجين الفائدة وآملين التوفيق.

المؤلفان



مفردات المنهاج المقررة لشهادة الوراثة النباتية

المدخل إلى علم الوراثة وازدهار العلوم الوراثة

المندلوية وأسس التوريث

تعديلات النسب المندلوية

التنظيم البنيوي للصبغيات في النباتات الراقية

الارتباط والعبور والخرائط الوراثة

المورثات وتحديد الجنس في النباتات

الصبغيات وتحديد الجنس والخنث في النباتات

المظاهر الوراثة في الفطريات

المظاهر الوراثة في الفيروسات

المظاهر الوراثة في الجراثيم

الطفرات وأنماطها وتصنفها

الطفرات الصبغية النبوية

الطفرات الصبغية العددية

طفرات الأشعة والمواد الكيميائية

الدور الوراثي للسيتوبلازما

التوريث الصناعي (الصناعات الخضراء)

وراثة الجسيمات الكوندرية في الفطريات والنباتات الراقية

الطفرات السيتوبلازمية



الباب الأول

المدخل إلى علم الوراثة المندلية وتعديلات النسب المندلية والصبغيات

الفصل الأول: المدخل إلى علم الوراثة وازدهار العلوم الوراثة.

الفصل الثاني: المندلية.

الفصل الثالث: تعديلات النسب المندلية.

الفصل الرابع: التنظيم البنيوي للصبغيات.



الفصل الأول

المدخل إلى علم الوراثة وازدهار العلوم الوراثية

يهتم علم الوراثة Genetics (من اليونانية Genetico - المنشأ) بدراسة التشابه والتباين الذي يلاحظ بين الأحياء (آباء، أبناء، أحفاد..) على أساس عملية التوريث Heredity، إضافة إلى التبدل الذي قد يصيب بعض صفات الكائن الحي. ويعد هذا التعريف قاصراً أمام التقدم الواسع والمذهل الذي أصاب علم الوراثة نظراً لكثرة الفروع والتشعبات التي رفدت وما زالت ترفد "النهر الوراثي الرئيس"، لا سيما بعد أن طبقت الاختراعات الجديدة من أجهزة وأدوات متطورة، إضافة إلى استعمال التقانات الحيوية التي وضعت النقاط على الحروف في حل الكثير من المشاكل الوراثية، وجعلت منحنى هذا العلم محط اهتمام جميع علماء الحياة رغم تنوع مشاربهم.

ترجع أولى محاولات تفسير نشوء الأفراد إلى الإغريق في القرن الخامس قبل الميلاد (منهم فيثاغورس Phytagoros) حيث قدموا نظرية الأبخرة، معتقدين أن هذه الأبخرة Vapors theory "تتجمع من كامل أعضاء الكائن الحي لتتحد معطية الفرد الجديد. وقد بقيت هذه النظرية مهيمنة نحو (2000) عام دون أي دعم علمي.

وفي القرن الرابع قبل الميلاد ازدهرت علوم الحيوان (أرسطو Aristotle)، وعلوم النبات (ثيوفراستس Theophrastes)، وفي الواقع لم تتوضح معالم بنية الكائنات الحية إلا بعد اكتشاف العدسات البسيطة التي قدمها روبرت هوك Robert hook عام 1665، حيث تمكن من فحص الخلية النباتية لأول مرة من خلال دراسته للنسيج الفليني.

وفي القرن السابع عشر اخترع لوفنهوك Leewwenhock المجهر المركب، وتمكن من التعرف على نطاق الحيوانات، في حين تمكن دوغراف De-greaf من فحص مبايض الثدييات.

في عام 1760 حصل كولرنتير Kolreuter على أول هجين بين نوعين Interspecific hybrid من التبغ. بعد ذلك في عام 1835 وصف فون مول Von Mohl الانقسام الخلوي، كما قدم فالدير Waldyer لأول مرة مصطلح الصبغي Chromosom عام 1888. أما الباحث الروسي إيفانوفسكي Ivanovsky، فقد تمكن عام 1892 من اكتشاف فيروسات فسيفساء التبغ التي لا ترى بالمجهر الضوئي، وتتمكن من المرور عبر المرشحات الخزفية، وبذلك فهي أدق من الجراثيم.

وفي القرن التاسع عشر تمكن سبالانزاني Spalanzani وباستور Pasteur من القضاء على نظرية النشوء الذاتي للأحياء من غير الأحياء.

أما قوانين التورث الرئيسية فقد اكتشفها الباحث التشيكوسلوفاكي غريغور مندل Gregor Mendel عام 1866 (1822-1884)، حيث عمل في حديقة الدير بمدينة برون على نبات البازلاء Pisum sativum. و أرسل نسخاً من مقالته المعبرة عن نتائجه إلى أكثر من 120 هيئة علمية في أوروبا وأمريكا، التي اسماها " تجارب حول الهجونات النباتية " لكنها لم تلق آنذاك أي اهتمام ملموس (شكل 1-1).

ويشكل عام 1900 التاريخ الحقيقي لميلاد علم الوراثة، حيث قام ثلاثة علماء من أقطار مختلفة بإعادة ترميم قوانين مندل بعد موته. وهكذا اثبتوا ظاهرة الانفصال أو الافتراق segregation، كل في بلده وبأن واحد على نبات الخشخاش (دو فريز De-Vries من هولندا)، ونبات الذرة (كارل كورنس Carl

Correns من ألمانيا)، نبات البازلاء (إيريك فون تشيرماك Erik Von Tschermak من النمسا).



شكل (1-1)

غريغور مندل مكتشف القوانين الأساسية للوراثة بتجاربه على نبات البازلاء *Pisum sativum*.

انطلاقاً من هذه المرحلة أصبح معروفاً لدى الجميع مدى أهمية تجارب مندل وقوانينه، لا سيما في مجال توضيح دورها بفك رموز التوريث وأسرارها. ونتيجة لذلك فقد اهتم الكثير من البيولوجيين في التعرف على علم الوراثة، ليس فقط على النبات، وإنما على الحيوانات أيضاً. وفعلاً مع بداية القرن العشرين حقق كل من ليوسن كينو (فرنسا)، وويليام باتسون (انكلترا)، وويليام كاستلر (أمريكا) الكثير من الاكتشافات المهمة في هذا المجال.

لقد قادت الدراسات العديدة المتعلقة بالتوريث إلى معرفة الأسس الخلوية، ومن ثم الجزيئية لهذه الظاهرة، وتكدست المعطيات الواسعة التي تعطي لنوى الخلايا، وبخاصة للصبغيات الدور الأكبر والأهم في العملية التوريثية.

لقد حصل ازدهار ملموس للعلوم الوراثية في منتصف القرن العشرين، وذلك بارتباطها مع مختلف العلوم الحيوية الأخرى، لا سيما: التصنيف، البيئة، علم الوظائف، الكيمياء الحيوية، الأحياء الدقيقة.. إضافة إلى بعض العلوم غير الحية، مثل الفيزياء والرياضيات والإحصاء وغيرها، وقد انبثقت ربطا مع الازدهار السريع والمذهل مجموعة من العلوم المرتبطة بالوراثة وبخاصة:

Cytogenetics الوراثة الخلوية

Population وراثـة الجماعات

Quantitative genetics الوراثة الكمية

Developmental genetics الوراثة التكوينية

Physiological genetics وراثـة الوظائف

Radiation genetics الوراثة الإشعاعية

Mutagenesis وراثـة الطفرات

Microbiological genetics وراثـة الأحياء الدقيقة

genetics Biochemical وراثـة الكيمياء الحيوية

Applied genetics الوراثة التطبيقية

الوراثة المناعية Immuno genetics إضافة إلى علم الهندسة الوراثية

Molecular genetics enginring الذي تربع على عرش الوراثة الجزيئية

.genetics

ومن خلال دراستنا لتاريخ العلوم الوراثية وازدهارها، نجد أنها مرت منذ ميلادها وحتى أواخر القرن العشرين بثلاث مراحل رئيسة وهي:

- المرحلة الأولى (1900-1910) ارتبطت بإعادة ترميم قوانين مندل، وتفسير آلية انتقال المادة الوراثية، وفيها تأسست طرق التحليل الوراثي المدعمة بالتجارب التهجينية بالإضافة إلى ظهور نظرية الطفرة Mutation التي قدم لها الباحث الهولندي دوفرز عام 1902.
- المرحلة الثانية (1900-1952) ارتبطت بتوضيح الأسس المادية للتوريث، وهي الصبغيات حوامل المورثات Genes. وطرق تحركاتها وتوزعها خلال الانقسامين الخيطي والمنصف. وقد حقق الباحث الأمريكي مورغان Morgan إنجازات كبيرة في مجال النظرية الصبغية للتوريث على ذبابة الخل *Drosophylla melanogaster* في هذه الحقبة، ثم تلاه الباحث مولر Muller الذي حصل على عشرات الطفرات في الذبابة باستخدام الأشعة حيث كانت فاتحة عصر جديد بولادة الوراثة الإشعاعية.
- بدأت المرحلة الثالثة عام 1953 باكتشاف موديل بنية جزيئة الـ (DNA) (الدنا) الذي قدمه كل من واطسون وكريك، حيث حصلوا على جائزة نوبل مناصفة. ثم تتالت في هذه المرحلة الأبحاث الجزيئية المتنوعة. حيث تم اكتشاف بنية الفيروس. وضع أسس الشفرة الوراثية التي تقود إلى تركيب البروتينات النوعية، تحديد عمل المورثة، التعبير المورثي، نسخ واستنساخ الـ (DNA)، التوريث خارج النواة (الوراثة السيتوبلاسمية)، تهجين الخلايا الجسمية... وغيرها.
- ونعتقد أن العشرين سنة الأخيرة (1987-2007) تشكل المرحلة الرابعة من ازدهار علم الوراثة، حيث بدت الإنجازات الوراثية متسارعة بشكل مذهل ومريب، وراح العالم يتابع الأخبار الوراثية المتنوعة ومنها: التركيب الاصطناعي للمورثة خارج المتعضية، استخدام تقانة زراعة المآبر للحصول على الأحاديات الصبغية، الاستنساخ، استخدام التقانات الحيوية في مجال تحوير

الأغذية، بنوك المورثات، البصمة الوراثية، الجنوم البشري، المعالجة بالمورثات... وغيرها.

كما طالعنا الأخبار الوراثية الكثيرة التي تتحدث عن الأحلام الوراثية المستقبلية ومنها:

تطويع التقانات الحيوية لإيجاد انقسامات طويلة أو عرضية حسب الطلب عند بعض الأحياء، الكشف عن أحياء الماضي المنقرضين من الإنسان كالفرعانة ومن الحيوانات كالديناصورات، وذلك بإعادة استنساخها من بقايا الـ (DNA) العائد لبعض خلاياها، "تصنيع" بعض الفيروسات المحورة وراثياً بهدف الكشف عن مكامن الذهب في الأرض أو للكشف عن الألغام والمتفجرات، تطويع الفيروسات للعيش في الجو، ومنع تفكك طبقة الأوزون... الخ.

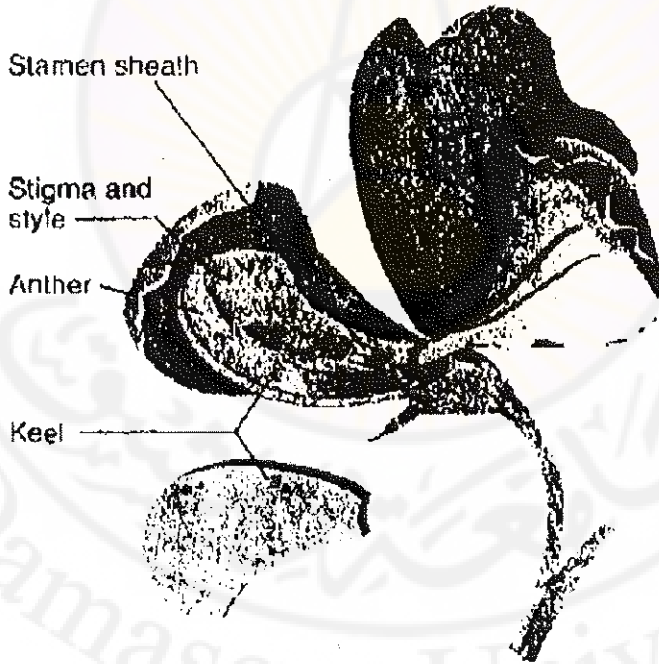
وما زلنا مستعدين كل يوم لسماع المزيد من هذه الأحلام التي قد يتحقق بعضها، في حين يبقى بعضها الآخر مجرد أحلام تداعب مخيلة الباحثين اللاهثين وراء الثراء الفاحش متناسين الأهداف النبيلة المرجوة من الاكتشافات العلمية ألا وهي، الوصول إلى الحقيقة العلمية الصادقة. إن أكثر ما يخشاه العلماء الحقيقيون والمفكرون الشرفاء هو عدم الوصول إلى مرحلة تحقيق الأمن الغذائي للشعوب التي تنظر إلى مستقبل زاهر، ينعم بالعيش تحت مظلة علمية أخلاقية ونظيفة. لا سيما في هذا المجال الخطير من العلوم الوراثية الذي يشكل سلاحاً ذا حدين، ويقع تحت شعار ظاهرة الرحمة، ولا نعلم ما بباطنه وهذا الشعار هو (استخدام التقانات الحيوية بطرق التلاعب أو "مناولة" Manipulation المورثات لتحسين الأنواع وإنتاج الأدوية والأغذية المحورة وراثياً).

الفصل الثاني

المندلية وأسس التوريث

1-2 قانونا مندل :

لقد جاء نجاح مندل في أبحاث التحليل الوراثي واكتشاف قوانين التوريث نظراً لإتباعه أسلوباً مغايراً كان يسلكه "المهجنون" السابقون. وبذلك فهو لم يراقب سلوك توريث جميع أشفاغ الصفات الموجودة في الكائن الحي المدروس دفعة واحدة، وإنما قام بمراقبة توريث شفع واحد من الصفات المتضادة Allelomorphic characters، ثم انتقل إلى مراقبة شفعين، فثلاثة، فأربعة... فأكثر . إضافة إلى ذلك اعتمد الأسلوب الإحصائي، واختار نبات البازلاء الذي يتميز بأزهار ذاتية الإلقاح الخنثوية والمغلقة (شكل 1-2).



الشكل (1-2)

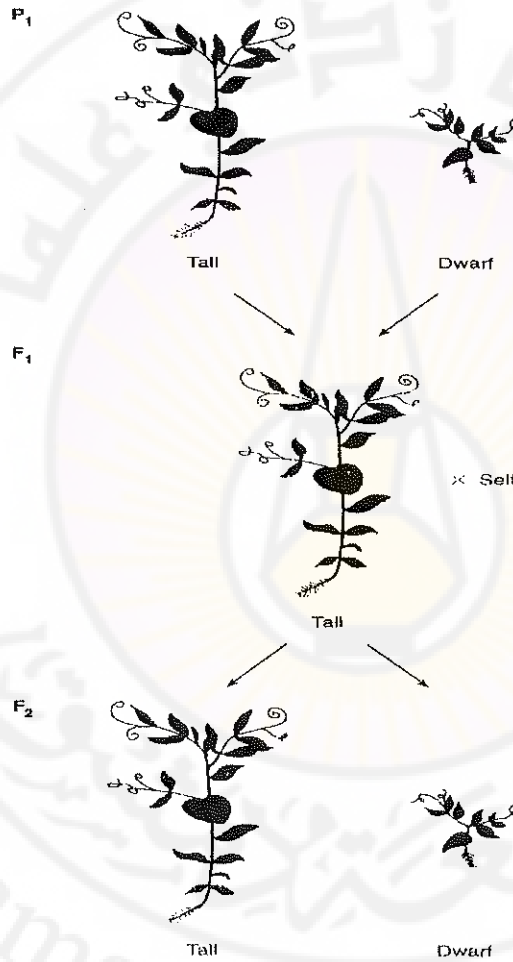
زهرة البازلاء الخنثوية المغلقة (من الفصيلة الفولية Fabaceae).

1-1-2 قانون الانفصال Low of segregation (الهجونة الأحادية) :

استنبط مندل قانونه الأول من خلال دراسة الهجونة الأحادية Monohybrid cross، وذلك بمراقبة توريث شفع واحد من الصفات المتضادة. فمثلاً بتهجين سلالتين أويبتين (P) صافيتين لصفة متضادة من نبات البازلاء Pisum sativum وهي: طويلة الساق Tall مع قصيرة الساق Dwarf، بدت أفراد الجيل الأول (F_1) الناتجة عنها طويلة الساق فقط وهي الصفة المسيطرة Dominance. وبالتهجين الذاتي لنباتات الجيل الأول تم الحصول على أفراد الجيل الثاني F_2 الذي ضم (787) نبات طويل الساق و (277) نبات قصير الساق حيث يتوافق مع النسبة (1:2.84) أو (1:3)، وهذا هو النمط الشكلي Phenotype. إن ظهور النباتات الطويلة والقصيرة في الجيل الثاني بعد اختفاء النباتات القصيرة من الجيل الأول (الصفة المتنحية)، سمح بالحديث عن القانون الوراثة الأول لمندل وهو قانون الانفصال Segregation (شكل 2-2).

لقد تبين لمندل أن وضع حب طلع النبات القصير على مياسم النبات الطويل، أو حب طلع النبات الطويل على مياسم النبات القصير، لم يبدل النتائج سواء في الجيل الأول أو الجيل الثاني، وهذا ما يسمى بالتهجين العكوس Reciprocal cross. بالتهجين الذاتي لنباتات الجيل الثاني بهدف الحصول على الجيل الثالث (F_3)، تبين أن جميع النباتات القصيرة وثلاث النباتات الطويلة ($\frac{1}{4}$ من $\frac{3}{4}$) لم تعط انفصلاً، مما يدل على أنها صافية. بينما نتج عن كل من الثلثين الباقيين من النباتات الطويلة ($\frac{2}{4}$ من $\frac{3}{4}$) انفصلاً بنسبة (3) طويل: (1) قصير مما يدل على أنها هجينة. من هنا نجد أن النسبة (1:3) تتحول إلى النسبة (1:2:1) وهذه نسبة النمط المورثي Genotype.

وباستعمال الرموز نعطي للنبات الطويل الحرف الكبير (T) وللنبات القصير الحرف الصغير (t) (شكل 2-3) فتكون النباتات الصافية الطويلة TT والقصيرة tt متماثلة الأعراس أو اللواقح Homozygous والنباتات الهجينة (طويلة فقط Tt) هي غير متماثلة الأعراس أو اللواقح Heterozygous .



الشكل (2-2)

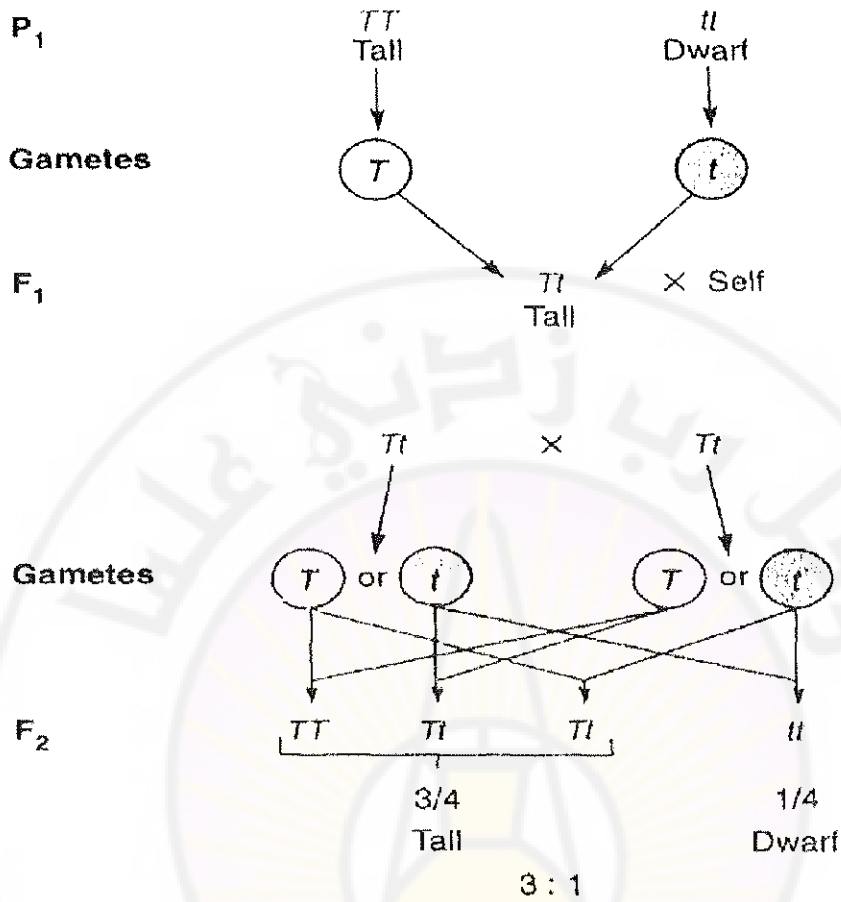
قانون الانفصال (القانون الأول لمندل) بتهجين نباتين من البازلاء طويل وقصير الساق.

إن استمرار التهجين الذاتي عبر الأجيال (F_5, F_4, F_3, F_2 الخ) يؤدي إلى تزايد نسبة التماثل (مسيطر ومنتحي)، وإلى تناقص نسبة عدم التماثل الأمر الذي يهدد بالكساد في بعض النباتات، وغالبية الحيوانات وبعض البشر (زواج الأقارب) .

لقد تابع مندل دراسة سبعة أشفاع من الصفات المتضادة في الهجونة الأحادية لنبات البازلاء ($2n = 14$ أي سبع أشفاع صبغية) بحيث تتوضع مورثة كل صفة على صبغي مستقل وهي (شكل 2-4):

- ثلاث صفات تابعة للبذور (ملساء مجعدة، صفراء خضراء الفلقة، رمادية بيضاء القشرة).
- صفتان عائدتان للقرون أو الثمار (مكتملة أو مخرزة بعمق، خضراء أو صفراء عند النضج).
- صفتان عائدتان للفارع (طويل قصير الساق، ثمار وأزهار إبطية موزعة على طول الساق أو متجمعة في الأعلى).

ملاحظة: ترتبط مورثة لون الزهرة الأرجوانية البيضاء التي درسها مندل مع مورثة لون قشرة البذرة الرمادية البيضاء على صبغي واحد، لذلك فإن الصفات المدروسة هي سبعة وليست ثمانية.

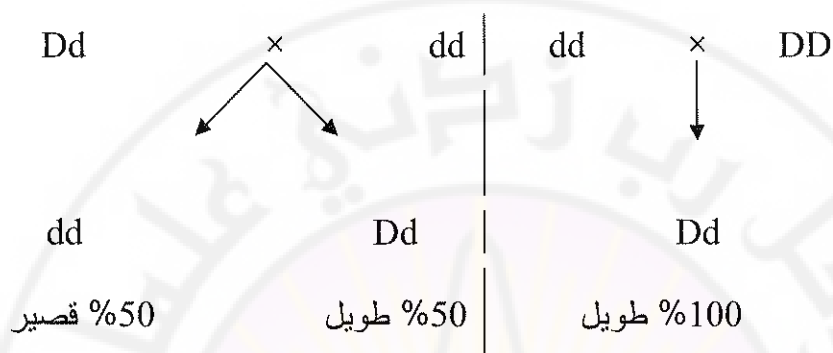


الشكل (2-3) استعمال الرموز لتوضيح قانون الانفصال (طويل TT قصير tt).

التهجين الاختباري لصفة واحدة :

إن النباتات الطويلة في الجيل الثاني إما أن تكون صافية (DD) أو هجينة (Dd). ولكشف النمط المورثي في هذه الحالة قام مندل بتهجين النباتات الطويلة العائدة للجيل الثاني مع الأب المتنحي (dd) حصراً، فإذا كانت نتيجة التهجين نباتات طويلة (100%)، فإن النبات الذي يتم اختباره هو من النمط

الصافي DD ، أما إذا حصل انفصال إلى نباتات طويلة وقصيرة بنسبة (50:50) (نسبة 1:1) فإن النبات المراد اختباره هو من النمط الهجين (Dd) كما في الشكل الآتي:



2-1-2 قانون التوزيع المستقل (الهجونة الثنائية) Low of independent assortment

استنبط مندل قانونه الثاني من خلال دراسة الهجونة الثنائية Dihybrid cross وذلك من خلال مراقبة توريث شفعين من الصفات المتضادة دفعة واحدة بشرط عدم ارتباطهما على صبغي واحد. وقد أخذ مندل على سبيل المثال صفتي طول الساق وشكل البذرة في البازلاء. وهكذا لدى تهجين نباتين صافيين الأول طويل الساق أملس البذور، والثاني قصير الساق مجعد البذور كانت أفراد الجيل الأول طويلة الساق ملساء البذور. وبالتهجين الذاتي لأفراد الجيل الأول تم الحصول على أفراد الجيل الثاني الذي أعطى انفصلاً بالأنماط الشكلية وفق النسبة الآتية:

$$\frac{9}{16} \text{ طويل أملس} + \frac{3}{16} \text{ طويل مجعد} + \frac{3}{16} \text{ قصير أملس} + \frac{1}{16} \text{ قصير مجعد}$$

32

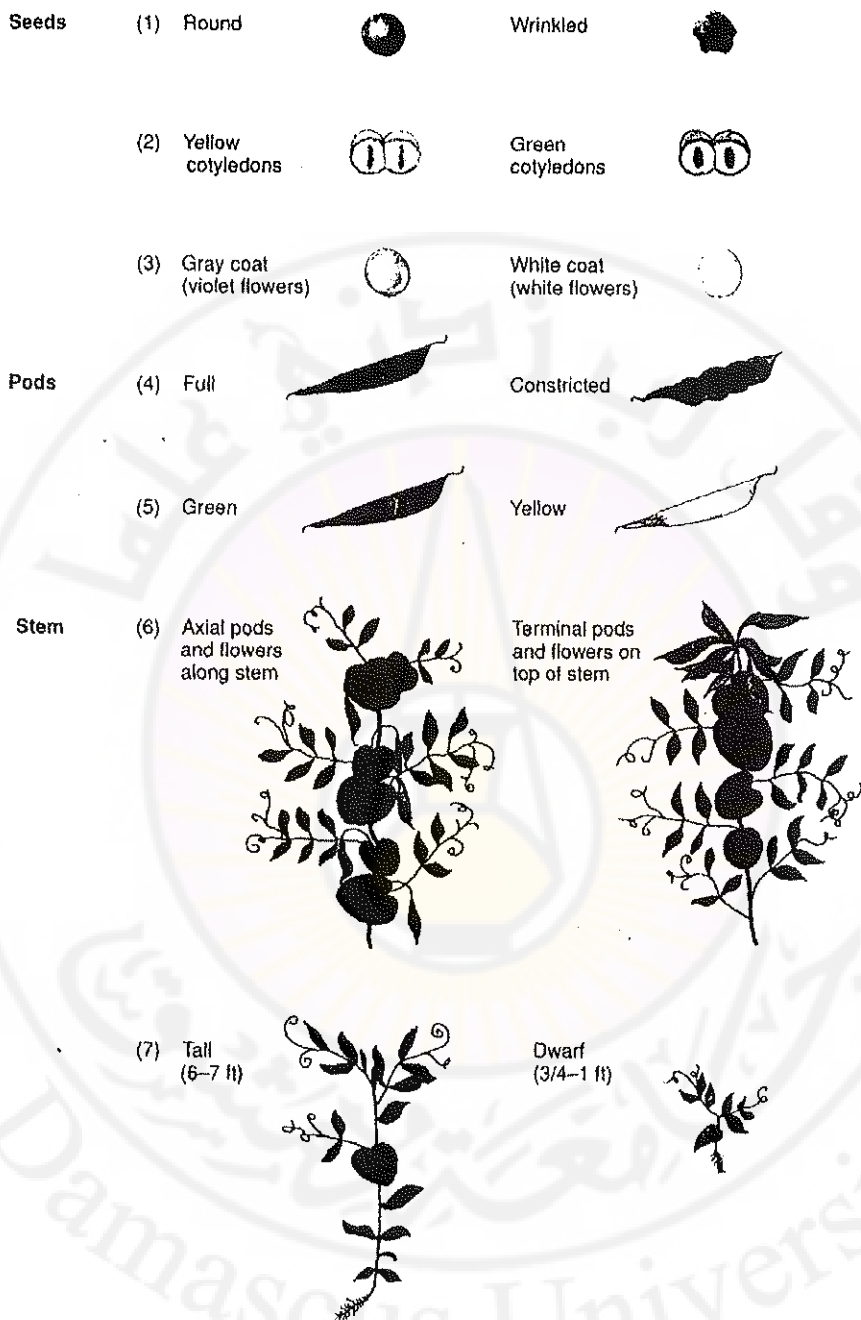
وبذلك تسيطر صفة طول الساق على القصر وصفة الشكل الأملس للبذور على الشكل المجعد، وهذا مثبت سابقاً لدى دراسة الصفات السبع في الهجونة الأحادية، ويمكن توضيح افتراضات مندل للجيل الثاني كما يأتي :

F ₁	طويل أملس	×	طويل أملس	F ₁
	جميع أفراد النسل ↓		جميع أفراد النسل ↓	F ₂
	إذا كانت طويلة ↓			
$\frac{9}{16} = \frac{3}{4} \times \frac{3}{4}$ طويل أملس	$\frac{3}{4}$ ملساء.....	>	$\frac{3}{4}$ طويل الساق	
$\frac{3}{16} = \frac{1}{4} \times \frac{3}{4}$ طويل مجعد	$\frac{1}{4}$ مجعدة.....			
	أو إذا كانت قصيرة ↓			
$\frac{3}{16} = \frac{1}{4} \times \frac{3}{4}$ مجعد أملس	$\frac{3}{4}$ ملساء.....	>	$\frac{1}{4}$ قصير الساق	
$\frac{1}{16} = \frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$ قصير مجعد	$\frac{1}{4}$ مجعدة.....			

D= tall طويل	W = round أملس
d= dwarf قصير	w = wrinkled مجعد

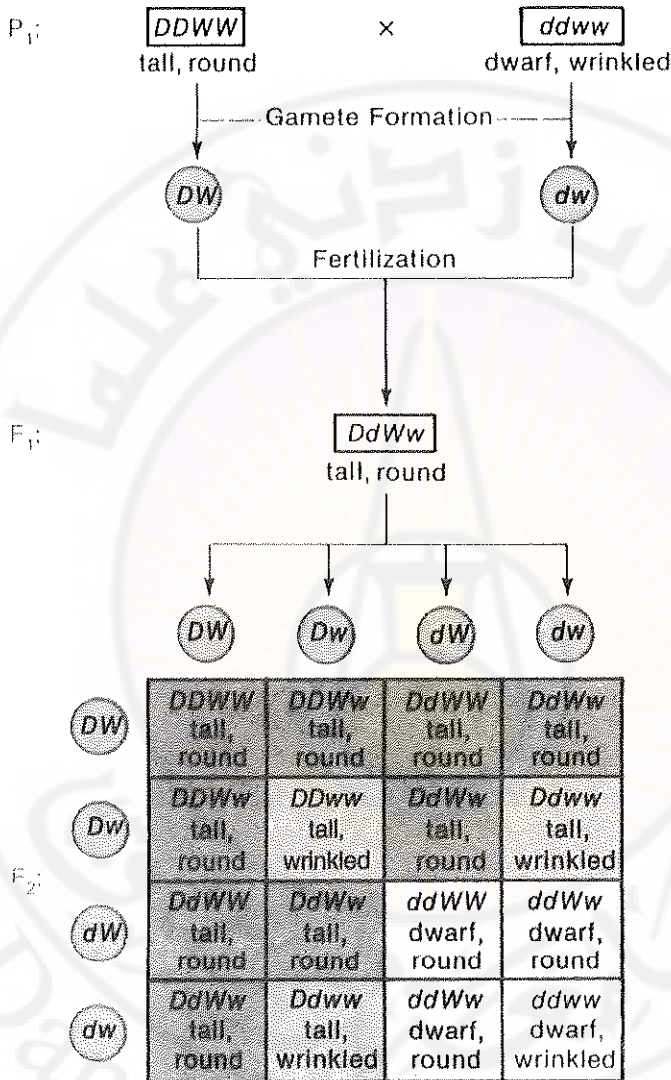
لدراسة النمط المورثي نجد ما يأتي: (يرى بعض الدارسين أن يؤخذ الحرف الأول من الاسم اللاتيني العائد للصفة المنتحية لدى استعمال الرموز، هنا الحرف D أو d من dwarf).

الرموز		طويل أملس		قصير مجعد		p	
D	طويل	DDWW		ddww		الأعراس	
d	قصير	DW		dw			
W	أملس	DdWw					
w	مجعد	DW		Dw		الأعراس	



الشكل (2-4) الصفات المتضادة السبعة التي تابعها مندل في البازلاء.

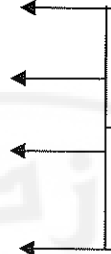
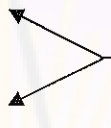
بتلاقي أعراس الأبوين $4 \times 4 = 16$ نحصل على الجيل الثاني F2 وذلك حسب شبكة المربعات (شبكة بينيت) (شكل 2-5).



الشكل (2-5)

شبكة مربعات بينيت Punnett لإظهار نتائج الجيل الثاني في الهجونة الثنائية (قانون مندل الثاني).

وفيما يلي نسجل نتائج الجيل الثاني بالطريقة الرياضية :

الصيغة العامة	النمط المورثي	النمط الشكلي
D-W-	$\frac{1}{16}$ DDWW $\frac{2}{16}$ DDWw $\frac{4}{16}$ DdWw $\frac{2}{16}$ ddWw	 $\frac{9}{16}$ طويل أملس
D-ww	$\frac{1}{16}$ DDww $\frac{2}{16}$ Ddww	 $\frac{3}{16}$ طويل مجعد
W-dd	$\frac{1}{16}$ WWdd $\frac{2}{16}$ Wwdd	 $\frac{3}{16}$ قصير أملس
wwdd	$\frac{1}{16}$ wwdd	 $\frac{1}{16}$ قصير مجعد

التهجين الاختباري لصفتين :

لتحقيق هذه العملية نلجأ إلى تهجين الجيل الأول مع الأب المتنحي بكلا الصفتين أي:

$DdWw \times ddww$
الأعراس dw dw dW Dw dww DW

وبالتالي تكون النتائج:

$$Ddww + ddWw + Ddww + DdWw$$

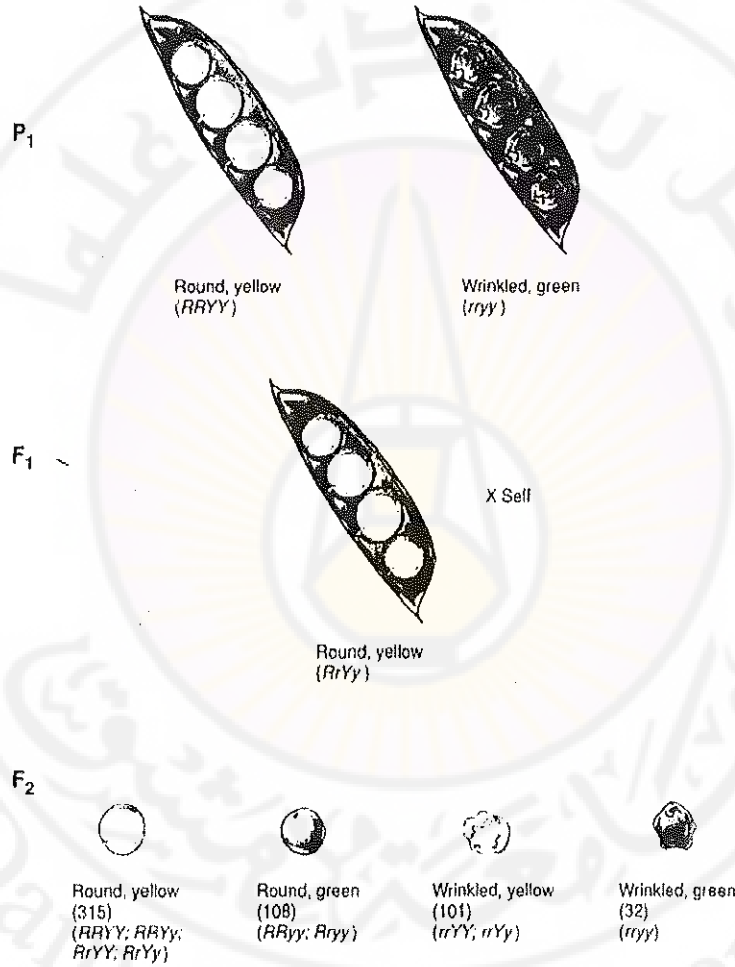
أي نحصل على أربعة أنماط شكلية وفق النسبة (1:1:1:1).
 وإذا أخذنا في الحسبان جميع الأنماط المورثية الطويلة الملساء العائدة للجيل
 الثاني، ونتيجة لتحليلها مع الأب المتحي بكلا الصفتين نجد النتائج الآتية :
 جميع النماذج الطويلة الملساء لدى التهجين الاختباري

(A) DDWW	(B) DdWw	(C) DdWW
DDWW × ddww	DdWw × ddww	DdWW × ddww
DdWw	DdWw	DdWw
100% طويل أملس	Ddww	DdWw
	ddWw	1:1
	ddww	
	1:1:1:1	

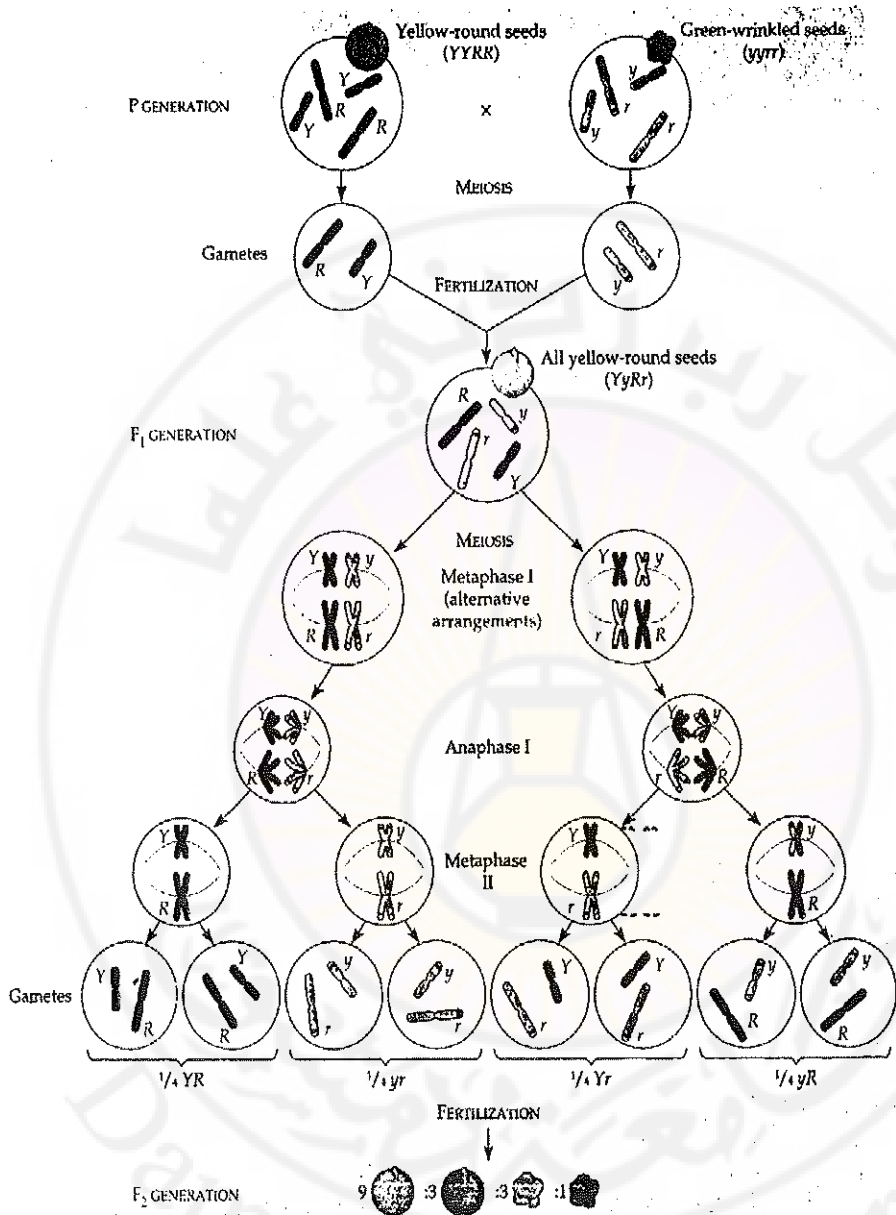
2-3- التفسير الصبغي للهجونة الثنائية:

في مثال طول الساق وشكل البذور السابق نجد أن كل شفع مورثي يتوضع على
 شفع صبغي مستقل عن الآخر، وذلك في النبات المضاعف (2n)، وبالاتي في
 الخلية الأم المولدة للأعراس، ولدى الانقسام المنصف لهذه الخلية تتفصل
 الأشعاع الصبغية مع ما تحمل من أشعاع مورثية لتتشكل الأعراس وفق

احتمالات مختلفة. وإذا أخذنا في الحسبان المثال التقليدي حول مراقبة توريث شفعين من الصفات المتضادة للبذور في البازلاء وهما: أصفر أملس أخضر مجعد فستكون نواتج الجيل الأول والجيل الثاني من حيث النمطين الشكلي والمورثي ممثلة (بالشكل 2-6) في حين يبدو التفسير الصبغي لهما وفق (الشكل 2-7).



الشكل (2-6) قانون التنسيق المستقل (الهجونة الثنائية) في توريث شكل ولون بذور البازلاء.



الشكل (7-2) التفسير الصبغي لصفتي لون البذور (صفراء - خضراء) وشكلهما (ملساء - مجعدة) في الهجونة الثنائية (صفراء Y، خضراء y، ملساء R، مجعدة r).

2-2 الهجونة الثلاثية :

راقب مندل توريث ثلاثة أشفاغ من الصفات المتضادة دفعة واحدة بشرط عدم ارتباطهما (من الصفات السبعة)، وقد بدت نتائج الجيل الثاني أكثر تعقيداً. وهكذا تم تمثيل مورثات الصفات الثلاثة بالحروف A/a , B/b , D/d حيث حصل تنسيق أو توزيع مستقل فيما بينها نظراً لعدم ارتباطها على صبغي واحد وذلك كما يلي:

$$\begin{array}{l} P. \quad AABBD \times aabdd \\ F_1 \quad AaBbD \end{array}$$

الأعراس الثمانية ABD ABd AbD Abd abd aBd abD abd وبتلاقي الأعراس المذكورة مع المؤنثة نحصل على شبكة المربعات التي تضم 64 حقلاً تمثل الأنماط المورثية (شكل 8-2).

	ABC	ABc	AbC	Abc	aBC	aBc	abC	abc
ABC	AABBCC	AABBcC	AABbCC	AABbCc	AaBBCC	AaBBcC	AaBbCC	AaBbCc
ABc	AABBCC	AABBcc	AABbCc	AABbcc	AaBBCC	AaBBcc	AaBbCc	AaBbcc
AbC	AABbCC	AABbCc	AAbbCC	AAbbCc	AaBbCC	AaBbCc	AabbCC	AabbCc
Abc	AABbCc	AABbcc	AAbbCc	Aabbcc	AaBbCc	AaBbcc	AabbCc	Aabbcc
aBC	AaBBCC	AaBBcC	AaBbCC	AaBbCc	aaBBCC	aaBBcC	aaBbCC	aaBbCc
aBc	AaBBCC	AaBBcc	AaBbCc	AaBbcc	aaBBCC	aaBBcc	aaBbCc	aaBbcc
abC	AaBbCC	AaBbCc	AabbCC	AabbCc	aaBbCC	aaBbCc	aabbCC	aabbCc
abc	AaBbCc	AaBbcc	AabbCc	Aabbcc	aaBbCc	aaBbcc	aabbCc	aabbcc

الشكل (8-2) شبكة مربعات بينيت للجيل الثاني في الهجونة الثلاثية.

ولحساب نسبة أنماط F2 الشكلية نلجأ إلى طريقة خطوط التشعب أو التفرع الآتية :

الأنماط الشكلية للجيل الثاني في الهجونة الثلاثية (عددها ثمانية):

A أو a		B أو b		D أو d		نواتج التلاقي والتركيبات		
$A\frac{3}{4}$	<	$B\frac{3}{4}$	<	$D\frac{3}{4}$	→	→	A-B-D-	27
				$d\frac{1}{4}$	→	→	A-B-dd -	9
		$b\frac{1}{4}$	<	$D\frac{3}{4}$	→	→	A-bb-D -	9
				$d\frac{1}{4}$	→	→	A-bb -dd	3
$a\frac{1}{4}$	<	$B\frac{3}{4}$	<	$D\frac{3}{4}$	→	→	aa-B-D-	9
				$d\frac{1}{4}$	→	→	aa-Bb-dd -	3
		$b\frac{1}{4}$	<	$D\frac{3}{4}$	→	→	aa-bb-D -	3
				$d\frac{1}{4}$	→	→	aa-bb -dd	1
النسبة: 27 : 9:9:9 : 3:3:3:1								

ويمكن استعمال طريقة المجموعات للحصول على الأنماط المورثية للجيل الثاني F2 وذلك كما يأتي:

المجموعة	أوصافها	نسبة ظهور كل منها	مثال عنها	عددتها	نسبة ظهورها في الشبكة
1	كل عناصرها متماثلة	$\frac{1}{64}$	AABBDD	8	$8 = 8 \times 1$
2	شفع متماثل وشفعان غير متماثلين	$\frac{4}{64}$	AABbDd	6	$24 = 6 \times 4$
3	شفع غير متماثل وشفعان متماثلان	$\frac{2}{64}$	AaBBDD	12	$24 = 12 \times 2$
4	كل الأشفاع غير متماثلة	$\frac{8}{64}$	AaBbDd	1	$\frac{8}{64} = 8 \times 1$

2-3 الهجونة الرباعية:

راقب مندل توريث أربعة أشفاع من الصفات المتضادة دفعة واحدة كما في المثال الآتي:

P. AABBDCC × aabddcc
F1 AaBbDdCc

وقد توزعت الأنماط الشكلية في الجيل الثاني حسب النسب:

1 : 3 : 3 : 3 : 3 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 27 : 27 : 27 : 27 : 81

أي 16 نمطا شكليا (استخرج بنفسك الصيغ العامة لجميع هذه الأرقام) .
وبشكل عام يمكن تعميم النتائج من خلال الجدول الآتي:

عدد أشفاغ المورثات غير المتماثلة	عدد الأنماط المختلفة من الأعراس	عدد الأنماط المورثية النتيجة	عدد الأنماط الشكلية النتيجة	عدد أفراد شبكة المربعات
n	2 ⁿ	3 ⁿ	2 ⁿ	4 ⁿ
1	2	3	2	4
2	4	9	4	16
3	8	27	8	64
4	16	81	16	256

2-4 نظرة إحصائية والاحتمالات الوراثية:

إن عدد الأعراس المحتمل تشكلها ربطاً مع التراكيب الصبغية المختلفة هي من الشكل 2^n حيث n تساوي العدد الأحادي (الهابلويدي) للصبغيات. فإذا كان النوع يضم عدداً هابلويدياً مكوناً من (4) صبغيات فقط يكون $2^n = 2^4 = 16$ احتمال لتشكل الأعراس بشروط التنسيق أو التوزيع المستقل. هذا بالنسبة لعدد الصبغيات القليل، فماذا لو كان عدد الصبغيات أكثر من ذلك؟ نأخذ مثلاً عدد صبغيات الإنسان حيث العدد الهابلويدي $n=23$ صبغي، وبذلك نجد 2^{23} . الحساب الاحتمالي يقول إن احتمالات تشكل الأعراس هو من الشكل 8×10^6 أو (8) مليون احتمال مختلف من الأعراس.

وهذا موجود عند أعراس أحد الأبوين فقط. وإذا أخذنا في الحسبان وجوده عند الأب الثاني فإن احتمالات تلاقي أعراس الأبوين معاً لتشكل البيضة الملقحة سيكون من الشكل $(8 \times 10^6)^2$ أو (64×10^{12}) . وهذا يؤكد مدى أهمية الاحتمالات الهائلة من أنماط الأعراس الناتجة عند الكائنات المختلفة واحتمالات تشكل الأفراد.



الفصل الثالث

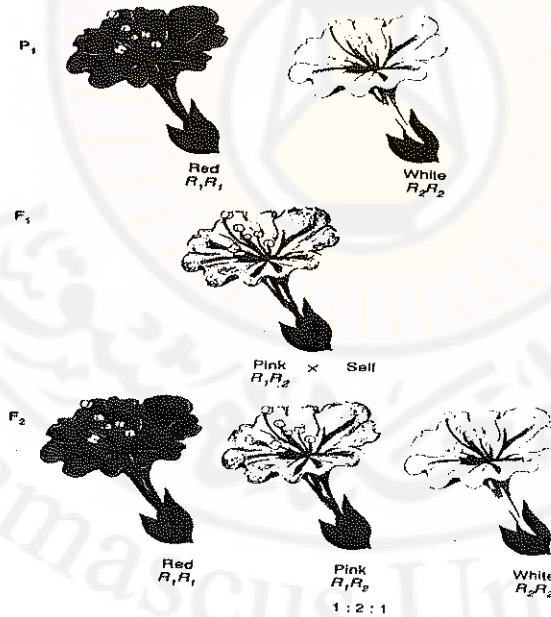
تعديلات النسب المندلية

Modification of Mendelian ration

1-3 السيادة الناقصة (الارجحان) Incomplete or partil dominance :

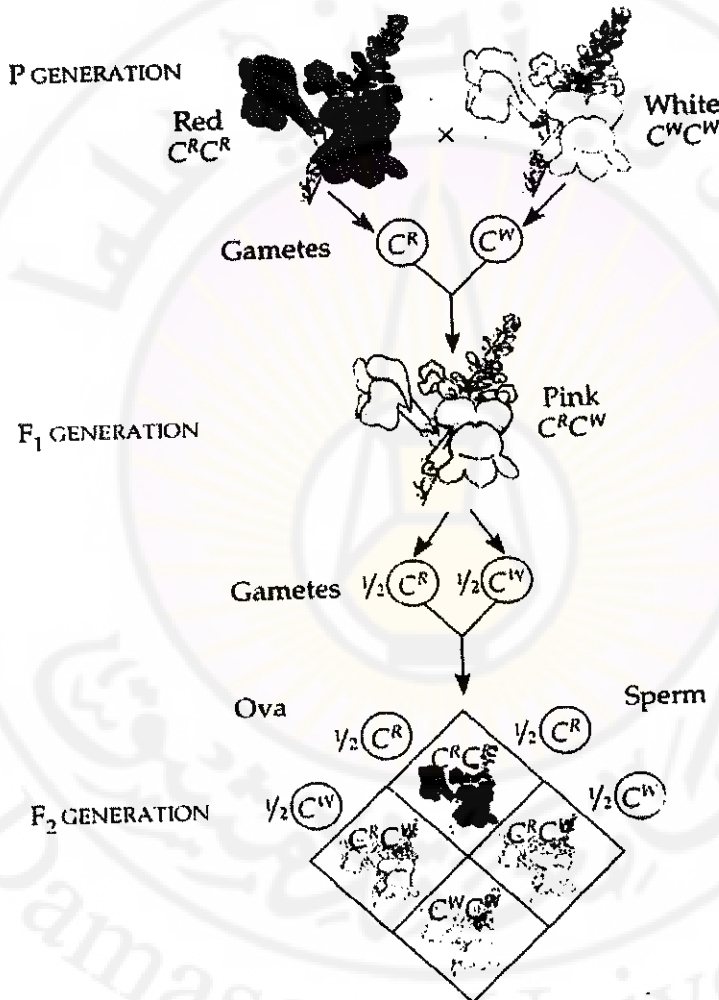
1-1-3 بوجود شفع واحد من المورثات :

نلاحظ في بعض حالات التهجين بين سلالتين أبيتين عدم سيطرة صفة أحدهما في الجيل الأول على الآخر، وإنما تظهر صفة وسطية فيما بينهما. وهكذا نجد في نبات شب الليل *Mirabilis jalapa* ظهور اللون الوردي Pink لدى تهجين نباتين أحمر Red مع أبيض White، وفي الجيل الثاني نحصل على تطابق بين النمطين الشكلي والوراثي وفق النسبة :
(1) أحمر (2) وردي (1) أبيض، شكل (1-3).



الشكل (1-3) توريث لون زهرة شب الليل في مثال السيطرة الناقصة.

كذلك الحال في نبات فم السمكة *Antherrinum majus* حيث تلاحظ النسبة (1:2:1) التي تتوافق بنمطيتها الشكلي و المورثي في الجيل الثاني بدلا من النسبة (1:3) التي شاهدناها في حال السيطرة الكاملة للهجونة الأحادية (شكل 2-3)، وهكذا يظهر في الجيل الثاني اللون الوردي الناجم عن تهجين الأبيض مع القرمزي.



الشكل (2-3) توريث لون زهرة فم السمكة في مثال السيطرة الناقصة.

3-1-2 بوجود شفعين من المورثات أحدهما مسيطر كلياً والثاني مسيطر جزئياً:

لقد تمت مراقبة توريث صفة أخرى في نبات فم السمكة إلى جانب صفة لون الزهرة القرمزية البيضاء وهي صفة شكل الزهرة العادية والأنبوبية . وهكذا بتهجين السلالات الأبوية: قرمزية عادية الزهرة × بيضاء أنبوبية الزهرة كان الجيل الأول وردي عادي الزهرة في حين توزع الجيل الثاني إلى ستة أنماط شكلية (شكل 3-3) وذلك حسب الجدول الآتي:

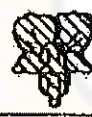
اللون	الشكل	النسبة
$\frac{1}{4}$ قرمزي	عادي $\frac{3}{4}$	3
	أنبوبي $\frac{1}{4}$	1
$\frac{2}{4}$ وردي	عادي $\frac{3}{4}$	6
	أنبوبي $\frac{1}{4}$	2
$\frac{1}{4}$ أبيض	عادي $\frac{3}{4}$	3
	أنبوبي $\frac{1}{4}$	1

من هذا الجدول يبدو واضحاً أن صفة لون الزهرة تخضع لنمط السيطرة الناقصة ، وصفة شكل الزهرة تخضع لنمط السيطرة الكاملة.

3-1-3 بوجود شفعين من المورثات كلاهما بسيطرة جزئية :

لدى تهجين نباتين صافيين من الفريز *Fragaria vesca* حمراء الثمار عادية الكؤيس (صغير) × بيضاء الثمار غير عادية الكؤيس (كبير صفيحي)، كانت أفراد الجيل الأول وردية الثمار وسطية الكؤيس.

Гаметы F₁ ♂

	AB	Ab	aB	ab
♀	AB	Ab	aB	ab
F ₂	Красный нормальный  AA BB	Красный нормальный  AA Bb	Розовый нормальный  Aa BB	Розовый нормальный  Aa Bb
	Ab	Красный пилорический  AA bb	Розовый нормальный  Aa Bb	Розовый пилорический  Aa bb
	aB	Розовый нормальный  Aa BB	Розовый нормальный  Aa Bb	Белый нормальный  aa BB
	ab	Розовый нормальный  Aa Bb	Розовый пилорический  Aa bb	Белый нормальный  aa BB
		Белый пилорический  aa bb		

الشكل (3-3)

توريث شكل ولون الزهرة في نبات فم السمكة.

Гаметы F₁ ♂

	AB	ab	Ab	aB
♀	AB	ab	Ab	aB
F ₂	AB	ab	Ab	aB

Красная с норм. чаш.	Розовая с норм. чаш.	Красная с пром. чаш.	Розовая с пром. чаш.
Розовая с норм. чаш.	Белая с норм. чаш.	Розовая с пром. чаш.	Белая с пром. чаш.
Красная с пром. чаш.	Розовая с пром. чаш.	Красная с лист. чаш.	Розовая с лист. чаш.
Розовая с пром. чаш.	Белая с пром. чаш.	Розовая с лист. чаш.	Белая с лист. чаш.

الشكل (4-3)

توريث لون الثمار وشكل الكؤيس في ثمار الفريز.

أما أفراد الجيل الثاني فقد توزع إلى تسعة أنماط (شكل 3-4) وحسب الجدول الآتي:

النسبة	الشكل	اللون
1	عادي $\frac{1}{4}$	أحمر $\frac{1}{4}$
2	وسطي $\frac{2}{4}$	
1	صفيحي $\frac{1}{4}$	
2	عادي $\frac{1}{4}$	وردي $\frac{2}{4}$
4	وسطي $\frac{2}{4}$	
2	صفيحي $\frac{1}{4}$	
1	عادي $\frac{1}{4}$	أبيض $\frac{1}{4}$
2	وسطي $\frac{2}{4}$	
1	صفيحي $\frac{1}{4}$	

من هذا الجدول نجد أن نسبة الانفصال في الجيل الثاني وبالنمط الشكلي، تتوافق مع نسبة الانفصال بالنمط المورثي أي (1:2:1:2:4:2:1:2:1) تسعة أنماط مورثية تتوافق مع تسعة أنماط شكلية.

2-3 المورثات المتتامة أو المكملة Complementary genes:

لقد تم اكتشاف هذه الظاهرة لأول مرة عام 1906 عندما قام كل من باتسون وبينيت Pateson Punne بتجاربهما، تبين أن شكل العرف Comb عند الدجاج يتميز بالأنماط الآتية (شكل 3-5) :

1- إن العرف ذو الشكل الوردي Rose comb (دجاج ويندوت) (R) سائد على العرف ذي الشكل المفرد Single comb (دجاج ليجهورن) (S); أي أنهما يعطيا في الجيل الثاني انفصلاً بنسبة (3) وردي + (1) مفرد .

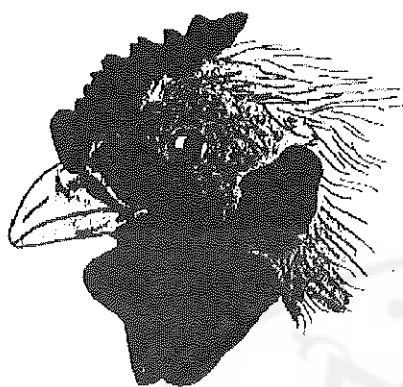
2- إن العرف ذا الشكل البازلتي Pea comb (دجاج براهما) (P) سائد على العرف المفرد أيضاً، ويعطيان في الجيل الثاني انفصلاً بنسبة (3) بازلتي + (1) مفرد.

3- لدى تهجين دجاج من النمطين وردي و بازلتي كان الناتج ظهور عرف جديد هو الجوزي Walunt comb وفي الجيل الثاني حصل انفصال شكلي وفق النسبة:

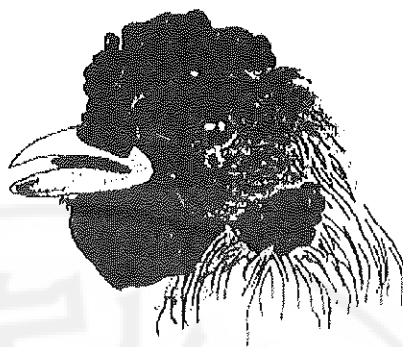
(9) جوزي + (3) وردي + (3) بازلتي + (1) مفرد. وباستعمال الرموز نجد الآتي :

	وردي		بازلتي		جوزي		
	RRpp	×	PPrr	$\xrightarrow{F1}$	RrPp		
			P				
$\xrightarrow{F2}$	9R-P-	+	3R-pp	+	3P-rr	+	pprr
	جوزي		وردي		بازلتي		مفرد

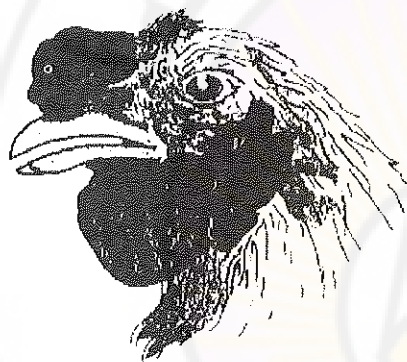
وهذا يفسر بأن المورثة السائدة الأولى (R) تكمل عمل المورثة السائدة الثانية (P) لإعطاء صفة جديدة غير موجودة عند الأبوين (شكل 3-6).



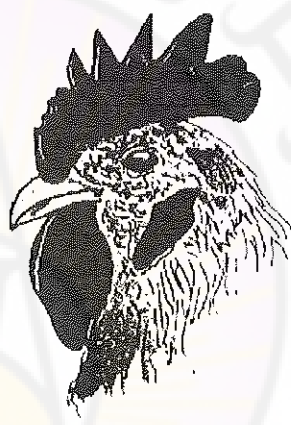
Rose



Pea



Walnut



Single

الشكل (3-5)

أنماط العرف عند الدجاج (وردي، مفرد، بازلائي، جوزي).

F_2		RP	Rp	rP	rp
RP		$RRPP$ Walnut	$RRPp$ Walnut	$RrPP$ Walnut	$RrPp$ Walnut
Rp		$RRPp$ Walnut	$RRpp$ Rose	$RrPp$ Walnut	$Rrpp$ Rose
rP		$RrPP$ Walnut	$RrPp$ Walnut	$rrPP$ Pea	$rrPp$ Pea
rp		$RrPp$ Walnut	$Rrpp$ Rose	$rrPp$ Pea	$rrpp$ Single

F_2

Walnut : Rose : Pea : Single
9 : 3 : 3 : 1

الشكل (3-6)

الأثر المتمتام وفق النسبة (1:3:3:9) لدى توريث العرف عند الدجاج.

1-2-3 النسبة 1:3:3:9 في العدس *Lentils* :

بتهجين نباتين من العدس الأول بذوره رمادية *Gray* الغلاف والثاني بذوره سمراء مصفرة *Tan* بدت بذور الجيل الأول بلون بني *Brown* . وقد توزعت بذور الجيل الثاني حسب النسبة (9) بني + (3) رمادي + (3) أسمر + (1) اخضر *Green* (شكل 3-7) ، وباستعمال الرموز نجد :

رمادي أسمر مصفر

P. AAbb x aaBB → AaBb F₁ (بني)

AaBb x AaBb → $\frac{9}{16}$ A-B- $\frac{3}{16}$ B-aa $\frac{3}{16}$ A-bb $\frac{1}{16}$ aabb

أخضر أسمر رمادي بني بني بني

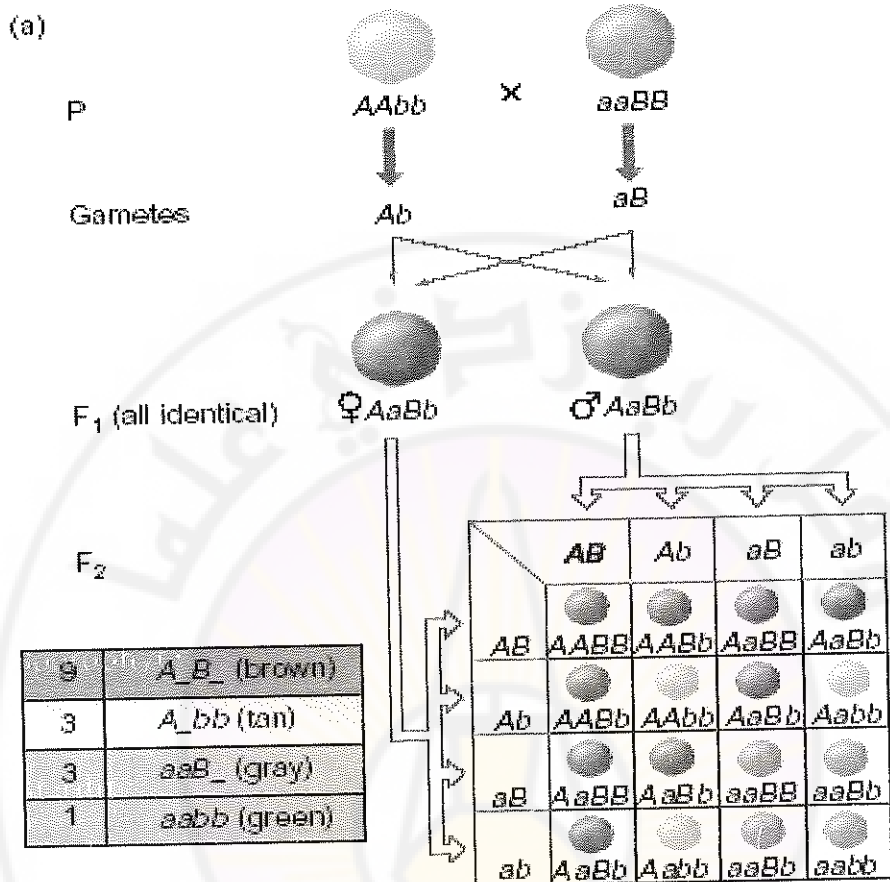
وللحصول على الجيل الثالث تم تهجين أفراد الجيل الثاني كل على حدة وذلك وفق الآتي:

النمط الشكلي لـ F ₂	النمط الشكلي الملاحظ في F ₃	النسبة المتوقعة في F ₂
1) أخضر → aabb	→ أخضر	$\frac{1}{16}$
2) أسمر → AAbb	→ أسمر	$\frac{1}{16}$
3) أسمر → Aabb	→ أسمر + أخضر	$\frac{2}{16}$
4) رمادي → BBaa	→ رمادي + أخضر	$\frac{2}{16}$
5) رمادي → Bbaa	→ رمادي	$\frac{1}{16}$
6) بني → AABB	→ بني	$\frac{1}{16}$
7) بني → AABb	→ بني + أسمر	$\frac{2}{16}$
8) بني → aABB	→ بني + أخضر	$\frac{2}{16}$
9) بني → AaBb	→ بني + أخضر + أسمر + رمادي	$\frac{4}{16}$

وهذه النسبة تتوافق مع نسبة النمط الشكلي للجيل الثاني وهي (1:3:3:9).

3-2-2 النسبة 7:9 (مورثات متتامة أو تفوق منتحي مضاعف) :

لاحظ باتسون وبينيت Punnet, Pateson في نبات الجلبان العطري *Lathyrus odoratus* أن لون الأزهار الأرجواني سائد على اللون الأبيض. ولدى التهجين بين نماذج مختلفة من الأزهار البيضاء أعطت على الغالب سلالات بيضاء الأزهار. وفي بعض حالات التهجين ظهر اللون الأرجواني للأزهار وذلك بشكل مشابه للأزهار البرية التي انحدرت منها النماذج البيضاء. وبمتابعة التهجين بين أفراد الجيل الأول الأرجوانية بدى الجيل الثاني مكوناً من أزهار أرجوانية بنسبة (9) وأزهار بيضاء بنسبة (7) مما يشير إلى أن اللون الأبيض يختلف بنمطه المورثي والجغرافي من صنف إلى صنف آخر. ولتفسير هذه الظاهرة لا بد من الإقرار بوجود نمطين مختلفين من المورثات السائدة الموجودة عند كل من النباتات بيضاء الأزهار الداخلة في التهجين. وهكذا يسيطر في السلالة البيضاء الأولى الصنوي (A) على قرينه الصنوي (a)، وكذلك يسيطر في السلالة البيضاء الثانية الصنوي (B) على قرينه الصنوي (b) وذلك في النماذج الأبوية الداخلة في التهجين. وباجتماع الصنويان (A) و (B) يتشكل اللون الأرجواني (AABB).



الشكل (7-3)

توريث لون بذور العدس بوجود الأثر المتنام عند النسبة (1:3:3:9)

ويمكننا أن نتصور أن الصنوي البري الأصلي (A) تحول مع الزمن إلى صنوي طافرة (a)، وكذلك الصنوي البري الأصلي (B) تحول مع الزمن إلى صنوي طافر (b) حيث تشكلت الألوان البيضاء المنتشرة في الطبيعة والتي لا تعبر عن نفس النمط المورثي، وباجتماع الصنويان المسيطران (A) و (B) تشكل اللون

الأرجواني الأصلي والبري للأزهار وهذه هي ظاهرة الارتداد Reversion والتي تعرف باسم التأسل أو الرجوع Atavism وهي تعبر عن ظهور صفات مختفية لأجيال عديدة (الأرجواني في مثالنا) وذلك انطلاقاً من تهجين بين أصناف منتشرة بكثرة في الطبيعة (البيضاء في مثالنا). ولاستعمال الرموز بهدف تفسير هذه النتائج نجد ما يلي :

$$\begin{array}{ccc}
 & \text{أبيض} & \text{أبيض الأزهار} \\
 P & AAbb & \times BBaa \\
 & \downarrow & \\
 F_1 & AaBb & \text{أرجواني الأزهار}
 \end{array}$$

ويكون الجيل الثاني من الشكل :

$$\frac{9}{16} A-B- \text{ (أرجواني)} + \left(\frac{3}{16} A-bb + \frac{3}{16} B-aa + \frac{1}{16} aabb \right) \text{ بيضاء.}$$

ومن المرجح أن مسيرة تشكل اللون الأرجواني تتحقق وفقاً للآتي:

تشكل لون أرجواني	الصنوي B	مادة منع اللون	الصنوي A	مادة منع اللون
	←	اللون	←	اللون
	تشكل مادة غير ملونة وتتكامل مع الأولى لتكوينه	تشكل مادة غير ملونة وأساسية (2)	تشكل مادة غير ملونة وأساسية (1)	تشكل مادة غير ملونة وأساسية (1)

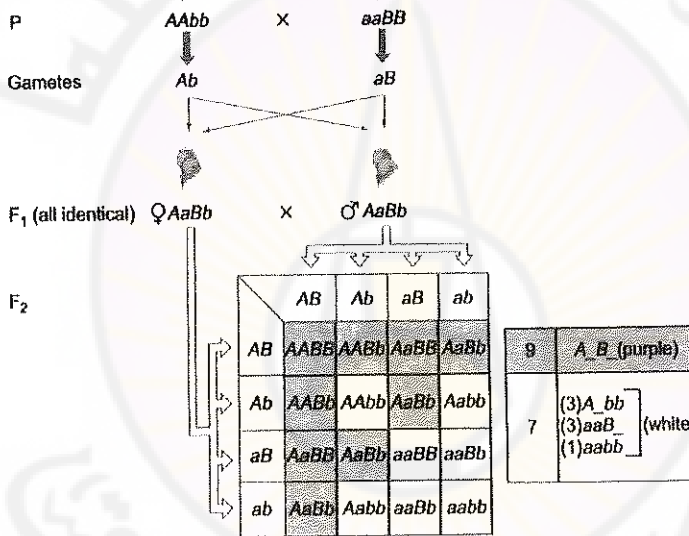
وهذه تخضع لظاهرة الأثر التكاملي أو المتتام للمورثات (شكل 3-8).

ملاحظة: لقد تم مزج مستخلص لكل من نمطي الأزهار في أنبوب اختبار فتشكل اللون الأرجواني نتيجة لتكامل التفاعلات الأنزيمية بينهما.

(a)



(b)



الشكل (8-3)

الأثر المتمم بوجود النسبة (7:9) في نبات الجلبان العطري.

a- منظر عام للنبات. b - التهجين بين الأبوين والجيل الأول والجيل الثاني.

c- آلية تفسير تشكل اللون.

يرى بعض الباحثين أن النسبة (7:9) المنحدرة عن النسبة المندلية (1:3:3:9) تمثل التفوق المتنحي المضاعف. وهذا ما تمت دراسته في ألوان عرائيس الذرة حيث تشكل اللون الأرجواني Purple في الجيل الأول AaBb الناتج عن تهجين سلالتين من النباتات: الأولى بيضاء لون بذور العرائيس AAbb والثانية بيضاء البذور من نمط مورثي آخر BBaa.

وفي الجيل الثاني ظهرت النسبة (9/16) عرائيس بلون أرجواني + (7/16) بلون أبيض ، وقد تم تفسير لون الأبوين البيض بأن aa تتفوق (تجب) عمل الصنوي الراجع غير المقابل له B أي (aa > B)، و bb تتفوق على الصنوي الراجع الآخر غير المقابل له A أي (bb > A) وهذا هو الحجب المتنحي المضاعف Duplicate Recessive epistasis (شكل 3-9).

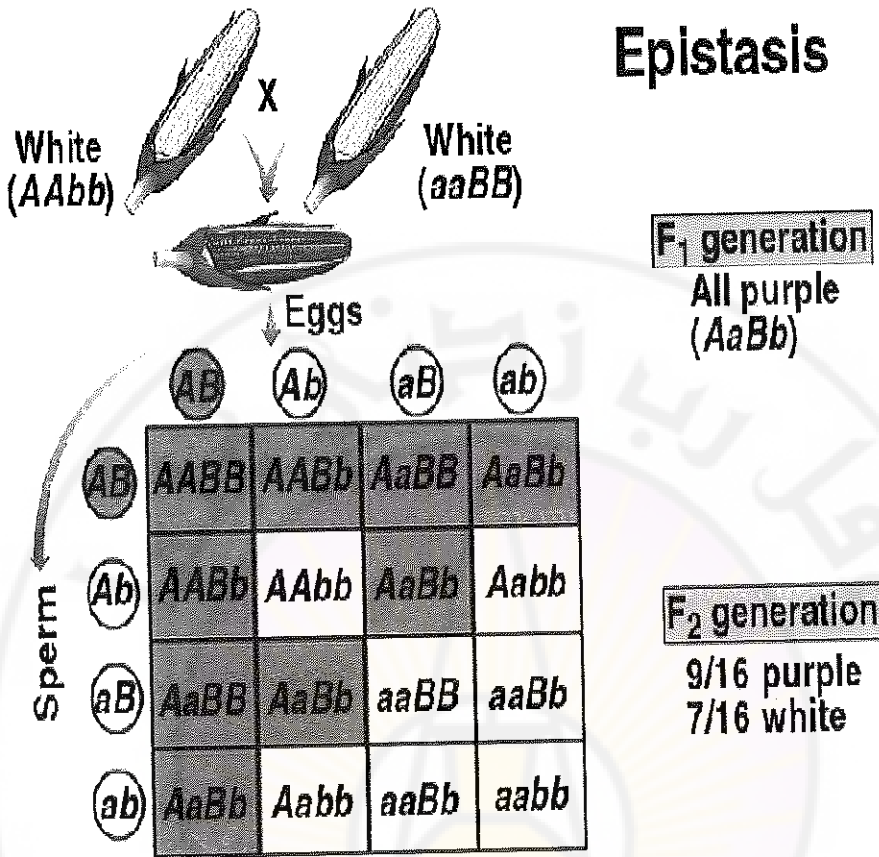
3-2-3 النسبة 4:3:9 (مورثات متتامة أو تفوق متنحي):

لدى تهجين نباتين من الجودار Secale الأول بذوره بيضاء لون البذور BBaa والثاني بذوره صفراء اللون AAbb بدت أفراد الأول خضراء البذور AaBb أما أفراد الجيل الثاني فكانت من الشكل :

$$\frac{9}{16} \text{ خضراء البذور (A-B-)} + \frac{3}{16} \text{ صفراء البذور (A-bb)} + \frac{4}{16} \text{ بيضاء}$$

البذور (B-aa 3 aabb) وهذا يشير إلى أن صفة لون بذور الجيل الأول الخضراء تخضع لعمل مورثين معاً الصنويان (B+A) أي تتشكل بتأثير التكامل المورثي. ويرى بعض الباحثين أن النسبة 4:3:9 تتشكل نتيجة لظاهرة التفوق المتنحي المفرد .

Epistasis



الشكل (9-3)

توريث لون عرانييس الذرة بوجود النسبة 9:7 (التفوق).

وقد لوحظ أيضا في نبات فم السمكة Antherrinum majus ولدى تهجين نباتين الأول أحمر والثاني أبيض الأزهار أن الجيل الأول أحمر الأزهار . وفي الجيل الثاني ظهرت الأزهار وفق النسبة :

$$\frac{9}{16} \text{ حمراء } + \frac{3}{16} \text{ وردية } + \frac{4}{16} \text{ بيضاء الأزهار (شكل 10-3) .}$$

وللتفسير نجد الجدول التالي:

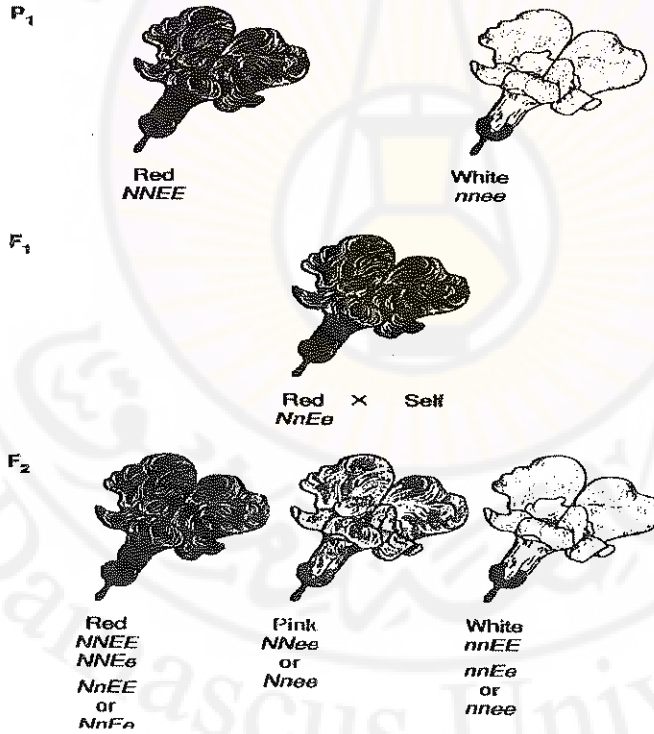
أحمر × أبيض ← أحمر
(F1) NnEe ← nnee × NNEE

F₁ F₁

أحمر × أحمر $\xleftarrow{F_2}$ $\frac{9}{16} (N-E-) + \frac{3}{16} (N-ee) + \frac{4}{16} (3E-nn + 1)$
(eenn)

أحمر NnEe وردي NnEe أبيض

وهذا يشير إلى أن المورثة (nn) تحجب عمل الصنوي (E) فيظهر اللون الأبيض.



الشكل (3-10) توريث لون أزهار فم السمكة حسب النسبة (4:3:9).

3-2-4 النسبة 9:6:1 (مورثات متتامة) :

توجد في نبات القرع *Cucurbita pepo* ثلاثة أشكال من الثمار وهي :
القرصية Disc والكروية Spherical والمتطاولة Elongate وبالتجهين بين
آباء كروية الشكل مختلفة المنشأ تشكلت الثمار القرصية في بعض التجارب،
وفي الجيل الثاني تشكلت الثمار وفق النسب الآتية (شكل 3-11) :

$$\frac{9}{16} \text{ قرصي} + \frac{6}{16} \text{ كروي} + \frac{1}{16} \text{ متطاول. وباستعمال الرموز نجد :}$$

$$\begin{array}{rcccl} P. & \text{كروي} & \times & \text{كروي} & \\ & BBaa & \downarrow & AAbb & \\ F_1 & \text{قرصي} & & AaBb & \\ F_2 & Aabb(1) + B-aa(3) + A-bb(3) + A-B-(9) & \leftarrow & \text{قرصي} \times \text{قرصي} & \\ & \text{متطاول} & & AaBb & \end{array}$$

وهذا يفسر بأن الشكل القرصي ناجم عن تكامل (تتام) المورثتان (A) مع (B) لإعطاء هذه الصفة الجديدة في الجيل الأول ، أما الشكل المتطاول فينتشك من انعدام المورثات المسيطرة.

إن ظاهرة السمع Hearing عند الإنسان تتطلب تنسيق وظائف العديد من المعقدات البنيوية داخل الأذن، وهذه تخضع لظاهرة الأثر المتتام Complementary فإذا كان الأب الأول أصم طافر بالمورثة (BBaa) (aa) والأب الثاني أصم طافر بالمورثة المقابلة bb (AAbb) فإنهما قادران على إنجاب ذرية سليمة السمع.



الشكل (3-11)

توريث شكل ثمار القريع بوجود النسبة (9:6:1)

أما إذا حمل كل من الأبوين نفس طفرة المورثة (bb) فإنهما لن ينجبا إلا ذرية صماء. وبذلك المورثة غير الطافرة (A) تتم عمل المورثة غير الطافرة الثانية (B) لإعطاء أطفال صم من والدين أصمين (شكل 3-12).

3-3 المورثات المتضاعفة أو المتكررة Duplicate genes (النسبة 15:1):

من تجارب شول Shull المعروفة مع نبات شرابة الراعي Capsella bursa-pastoris (من الفصيلة الملفوفية أو الصليبية) لاحظ وجود علييات مثلثية الشكل Triangulars وبيضوية الشكل Ovals. وبتهجين آباء ذات علييات مثلثية مع

بيضوية كان الجيل الأول مثلثي العليات، أما الجيل الثاني فقد انفصل حسب النسب (15) مثلثي: (1) بيضوي .

من ذلك يبدو أن هذه الصفة تخضع لشفعين من المورثات المتماثلة الرمز والأثر، أي أن المورثة الأولى (T_1) تشبه بتأثيرها المورثة الثانية (T_2) ويتحكم بشكل العلية كلا الشفعين (شكل 3-13) ، وبذلك يكون التهجين كما يلي :

$$F_1 \quad T_1 t_1 T_2 t_2 \quad \leftarrow \quad t_1 t_1 t_2 t_2 \times T_1 T_1 T_2 T_2$$

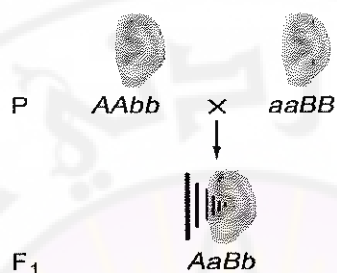
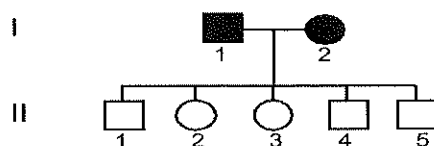
مثلثي الشكل بيضوي الشكل مثلثي الشكل

$$F_2 \quad (t_1 t_1 t_2 t_2) \frac{1}{16} + (T_1 - T_2 -) \frac{15}{16} \quad \leftarrow$$

بيضوي مثلثي

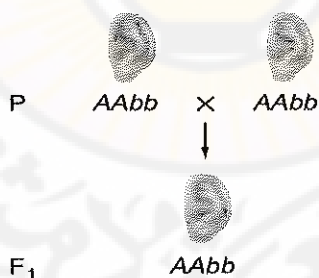
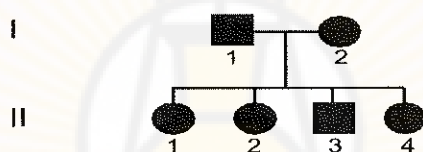
ويرى بعض الباحثين أن هذه الظاهرة من التوريث تقع تحت مفهوم التفوق السائد للمورثات المتضاعفة Dominant duplicate epistasis بفرض أن المورثة T_1 تتفوق على المورثة السائدة غير الصنوية معها T_2 ، والمورثة T_2 تتفوق على المورثة T_1 ، وبذلك فإن التفوق مشترك بين المورثات السائدة .

(a)



Genetic mechanism of complementation

(b)



Genetic mechanism of noncomplementation

شكل (3-12)

توريث الصمم عند الانسان من أبوين أصميين:

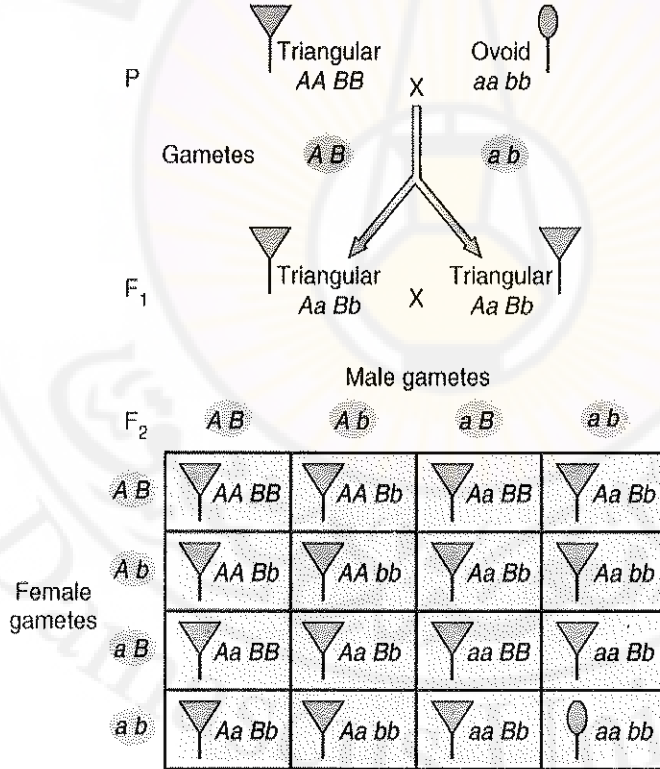
(a) أبوان أصمان يورثان السمع. (b) أبوان أصمان يورثان الصمم الكامل للأبناء.

4-3 حالات التفوق Epistasis :

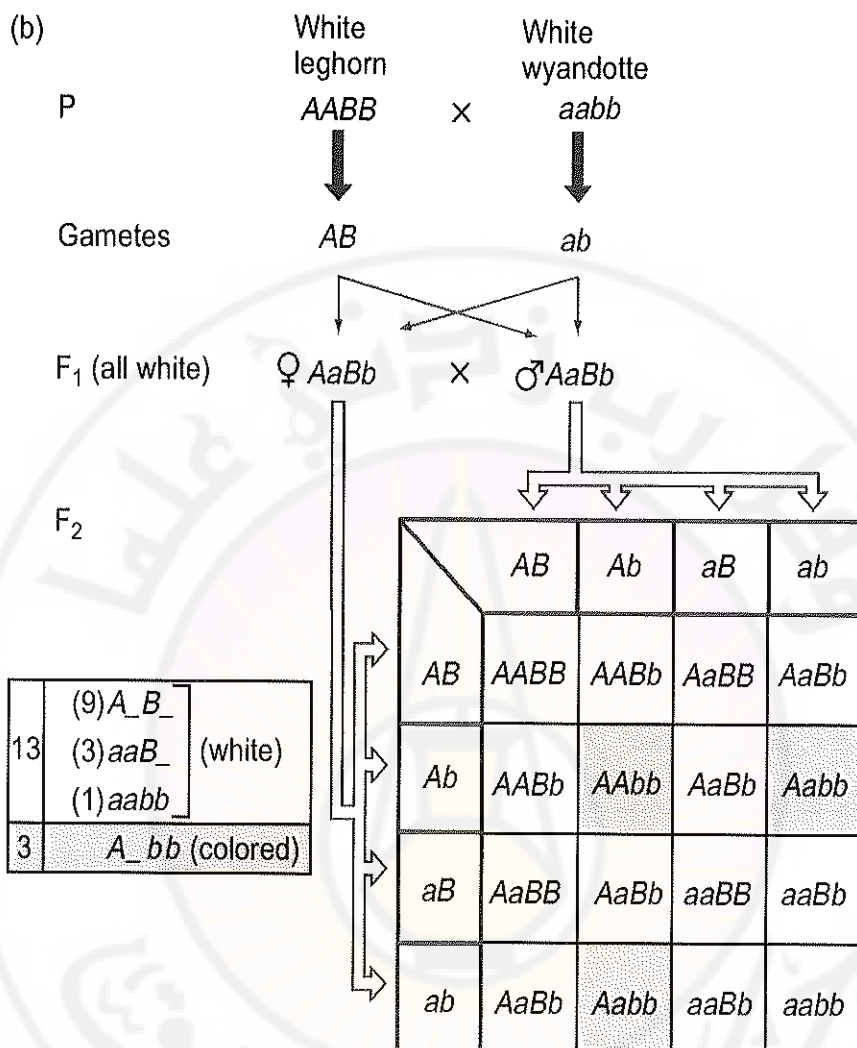
3-1-4 النسبة 3:13 (Dominant epistasis) التفوق السائد :

لدى تهجين دجاج ليجهورن Leghorn الأبيض AABB مع دجاج وايندوت Wyandotte الأبيض aabb كان الجيل الأول الهجين أبيض اللون أيضا AaBb. أما الجيل الثاني فقد انفصل بنسبة (13) أبيض الريش و (3) ملون الريش. وقد سميت هذه الحالة بتفوق المورثات المسيطرة ، حيث أن المورثة B تتفوق على مورثة اللون A ($A > B$)، ويمكن تفسير الجيل الثاني كما يأتي :

$\frac{13}{16}$ أبيض [aabb(1)+ B-aa(3)+ A-B-(9)] و $\frac{3}{16}$ ملون (3 B-aa) (شكل 3-14).

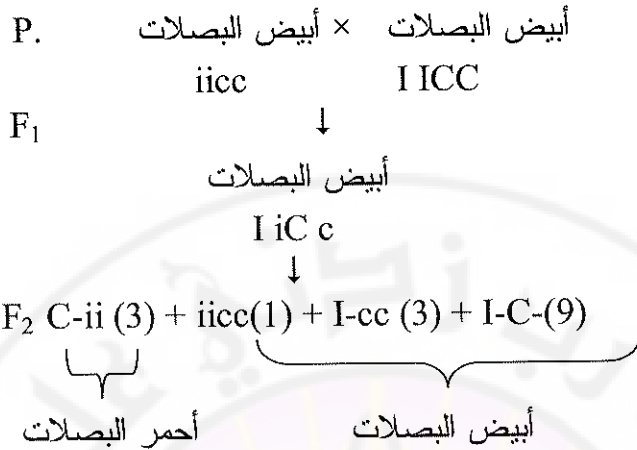


الشكل (3-13) توريث شكل العليبة المثلية والبيضوية في شراية الراعي والنسبة 1:15



شكل (3-14)
توريث لون ريش الدجاج بوجود النسبة (3:13)

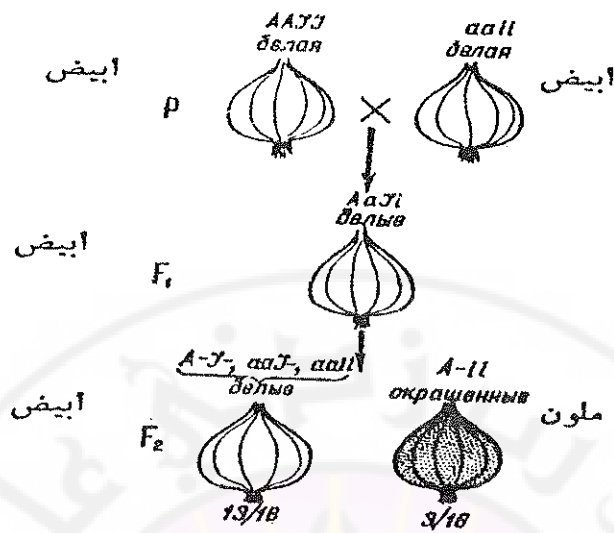
ومن أمثلة التفوق المسيطر في النبات نجده في لون بصلات البصل :



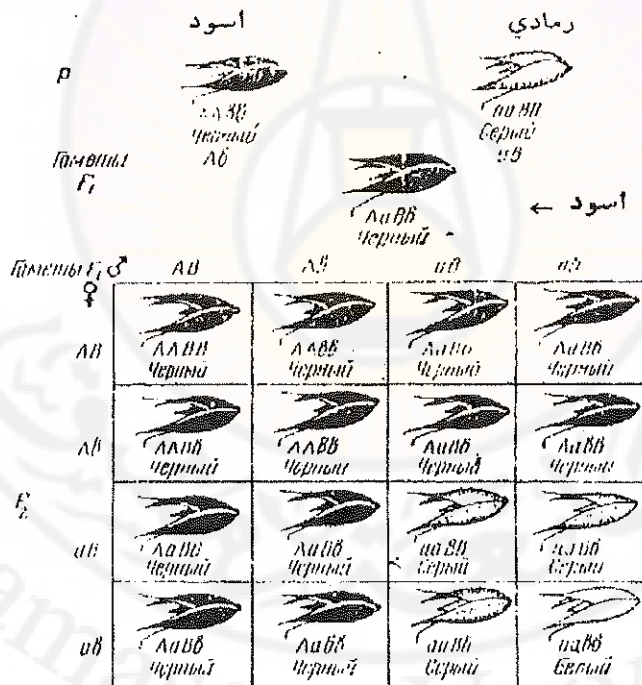
ولتفسير هذه النتيجة نجد أن المورثة المسيطرة (I) القامعة Inhibitor تتفوق على مورثة اللون المسيطرة (C)، وانعدام هاتين المورثتين واستبدالهما بصنوياتها المتنحية c-i بالحالة المتماثلة تؤدي أيضاً إلى انعدام اللون. من ذلك لا يظهر اللون إلا بوجود المورثة المسيطرة (C) المترافقة مع مورثة منع القمع (ii) أي (C-ii) الذي يظهر بثلاثة مربعات في شبكة مربعات الجيل الثاني والبالغ عددها (16) مربعاً والباقي ببيضاء (شكل 3-15).

3-4-2 النسبة 1:3:12 :

لدى تهجين نباتين من الشوفان Avena الأول أسود البذور AAbb والثاني رمادي البذور BBaa بدت أفراد الجيل الأول سوداء البذور AaBb وهذا يدل على أن مورثة اللون الأسود السائدة (A) حجبت (تفوقت) على مورثة اللون الرمادي السائدة (B) (شكل 3-16)،



شكل (3-15) توريث لون البصلات بوجود النسبة (3:13)



الشكل (3-16) توريث لون بذور الشوفان بوجود النسبة (1:3:12)

ولذلك توزع الجيل الثاني إلى النسبة (12) أسود + (3) رمادي + (1) أبيض وذلك كما يأتي:

$$(aabb) 1 + B-aa 3 + (A-bb) 3 + (A-B-) 9$$

$$\underbrace{\hspace{10em}}_{12 \text{ أسود}} \quad \underbrace{\hspace{10em}}_{3 \text{ رمادي} \quad 1 \text{ أبيض}}$$

هذه الظاهرة تحدث عن التفوق السائد أي مورثة سائدة أولى تحجب عمل مورثة ثانية سائدة غير مقابلة لها (غير صنوية معها).

وفي نبات القرع الصيفي بتهجين نبات يتميز بثماره الخضراء $aabb$ مع نبات ثماره بيضاء $AABB$ كان الجيل الأول أبيض الثمار $AaBb$ أما الجيل الثاني فقد توزع إلى النسبة

(12) ثمار بيضاء (3) صفراء و(1) خضراء أي:

$$(aabb) 1 + (A-bb) 3 + (aaB-) 3 + (A-B-) 9$$

$$\underbrace{\hspace{10em}}_{12 \text{ بيضاء الثمار}} \quad 3 \text{ صفراء} \quad 1 \text{ خضراء}$$

وهذا يشير إلى أن المورثة السائدة (B) تتفوق على المورثة السائدة (A) المسؤولة عن اللون الأصفر لدى اجتماعهما معاً، وانعدام المورثات السائدة كلياً يؤدي إلى اللون الأخضر وهذه هي ظاهرة التفوق أو الحجب السائد أيضاً (شكل 3-17).

الخلاصة :

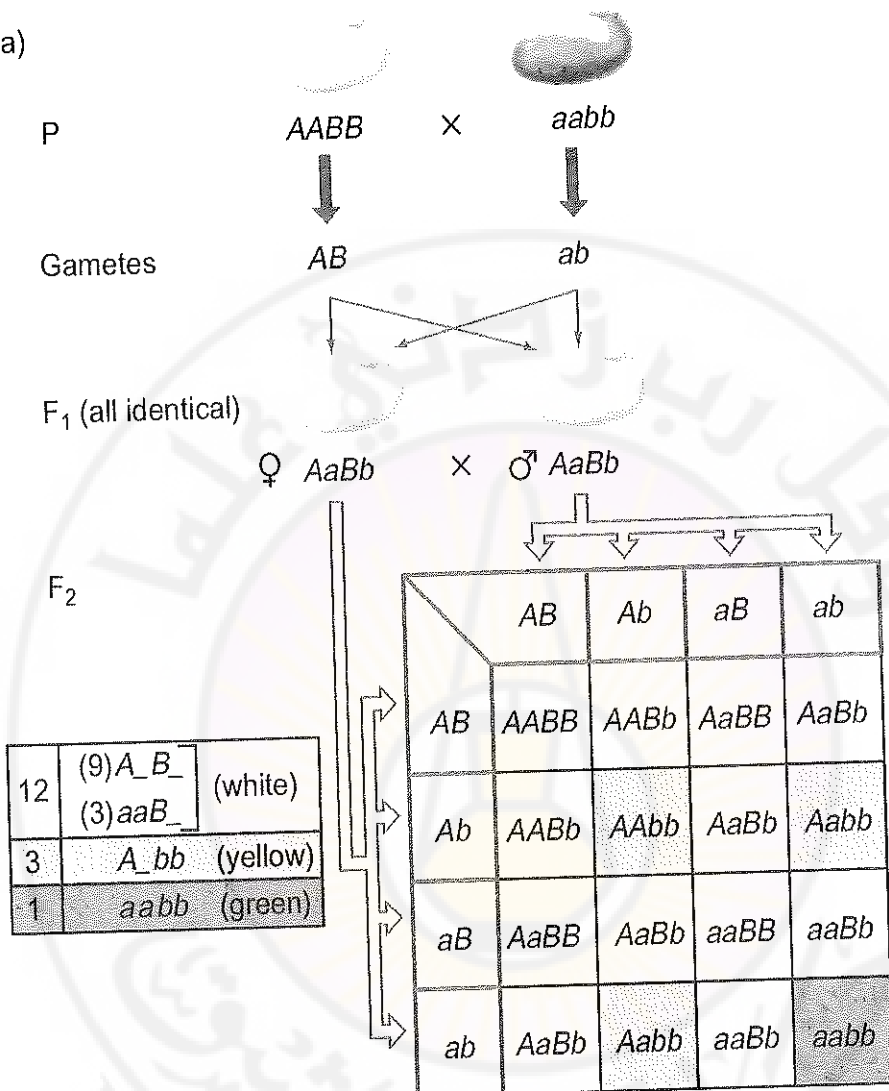
إن النسبة المندلية 1:3:3:9 المعروفة في حالة التوزيع المستقل لشفعين من الصفات غير المرتبطة والتي تظهر في الجيل الثاني، تتحول إلى أنماط شكلية

مختلفة ربطاً مع النسب المدروسة في حالات التفاعلات المورثية وذلك كما هو موضح في الجدول الآتي :

موضح في الجدول الآتي .

خلاصة حالات التفاعلات المورثية						
النسبة في F2	النمط الشكلي لـ F2 من تهجين F1				مثال	التفاعل المورثي
	A-B-	A-bb	aaB-	aabb		
9:3:3:1	1	3	3	9	لون بذور العدس	أثر متتام I بوجود أربع نسب انفصالية شكلية
9:7	1	3	3	9	لون أزهار البازلاء (الجلبان)	أثر متتام II بوجود نسبتين شكليتين
9:3:4	1	3	3	9	لون أزهار فم السمكة	تفوق متنح لشفع واحد
12:3:1	1	3	3	9	لون ثمار القرع الصيفي	تفوق سائد I لإعطاء ثلاث نسب انفصالية
13:3	1	3	3	9	لون البصلات	تفوق سائد II لإعطاء نسبتين انفصاليتين

(a)



الشكل (17-3)

توريث صفة لون ثمار القرع الصيفي والنسبة (1:3:12)

3-5 توريت الصفات الكمية Quantitative inheritance :

لقد تمثلت الدراسات المنديلية وحالات التفاعل المورثي المدروسة حتى الآن بمعطيات وراثية الصفات النوعية Qualitative. أما وراثية الصفات الكمية فتتمثل بصفات خاصة مثل طول النبات وطول سنابل القمح وعدد السنيبلات في السنبلة الواحدة وعدد أسنان الورقة النباتية وعدد بذور العرانييس وغيرها. ويعد الباحث السويدي نيلسون إيل Nilsson-Ehle أول من تحدث عن وراثية الصفات الكمية في نبات القمح عام 1908 ، حيث استخرج خصائص توريت الأثر التراكمي أو التجمعي للمورثات المسيطرة.

لقد استنتج هذا الباحث أن زيادة عدد المورثات المسيطرة المسؤولة عن صفة ما يزيد من شدة هذه الصفة ، وبالعكس نقصان عددها يؤدي إلى نقصان هذه الصفة. كما أن الصفات في الأجيال الآتية تتمثل بتدرجها ربطاً مع عدد المورثات المسيطرة. ومن التجارب التي قدمها نيلسون نجد التجارب الثلاث الآتية :

1- قمح احمر البذور × قمح أبيض البذور ← قمح احمر (F₁)

← (1) احمر : (2) وسطي : (1) ابيض (F₂)

2- قمح احمر البذور × قمح أبيض البذور ← قمح أحمر وسطي

البذور (F₁)

← $\frac{15}{16}$ قمح أحمر متدرج بشدة لون البذور + $\frac{1}{16}$ قمح أبيض البذور

(F₂)

3- قمح احمر البذور × قمح أبيض البذور ← قمح أحمر وسطي

البذور (F₁)

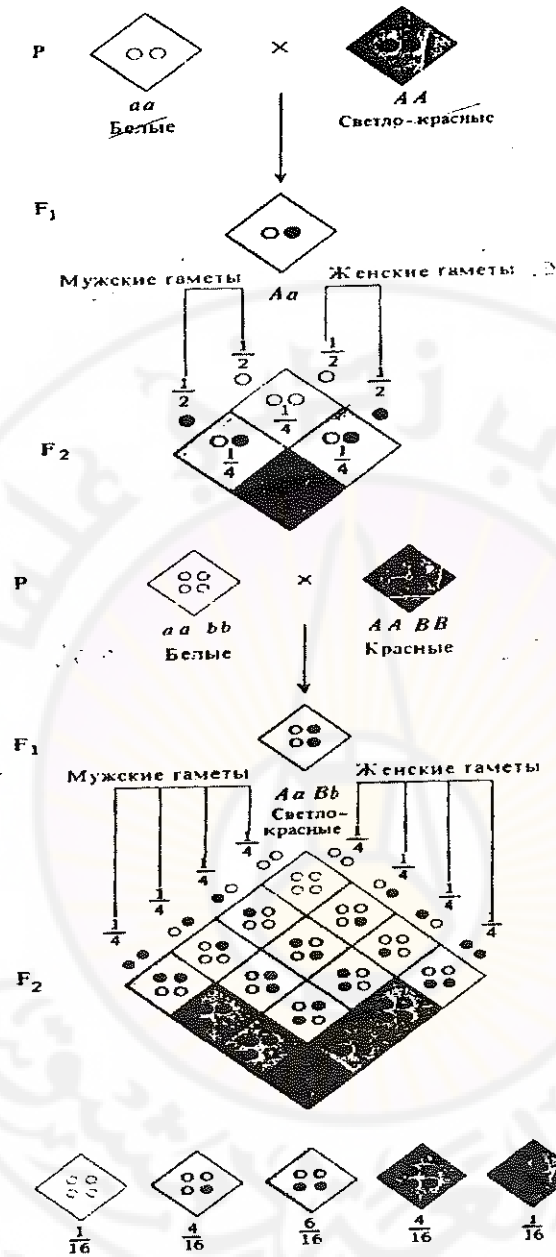
← $\frac{63}{64}$ قمح أحمر متدرج بشدة اللون + $\frac{1}{64}$ قمح أبيض البذور (F₂)

لفهم هذه النتائج نجد أن التجربة الأولى تتمثل بوجود شفع واحد من المورثات، والجيل الأول وسطي اللون. ولفهم التجربة الثانية نفترض أن الأب الأحمر هو من الشكل $A_1A_1A_2A_2$ والأب الأبيض من الشكل $a_1a_1a_2a_2$ والجيل الأول وسطي اللون من الشكل $A_1a_1A_2a_2$ [لاحظ أن المورثات التي افترضها نيلسون هي متماثلة الرمز (كلها A) والأثر (اللون) وهي تتمثل بشفعين من المورثات الأول يأخذ الرقم (1) والثاني يأخذ الرقم (2). أما الجيل الثاني فقد توزع إلى نسبة عامة وهي (15) أحمر متدرج بشدة اللون: (1) أبيض، كما توزعت إلى زمر انفصالية متشابهة بألوانها حسب النسبة (1:4:6:4:1) وذلك كما هو موضح في الجدول الآتي و (الشكل 3-18) :

عدد المورثات المسيطرة	4	3	2	1	صفر
نسبة الظهور في F_2	$\frac{1}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{6}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{1}{16}$
لون البذور	أحمر شديد	أحمر	أحمر وسط	أحمر خفيف	أبيض
F_2	$\frac{15}{16}$ أحمر متدرج				$\frac{1}{16}$ أبيض

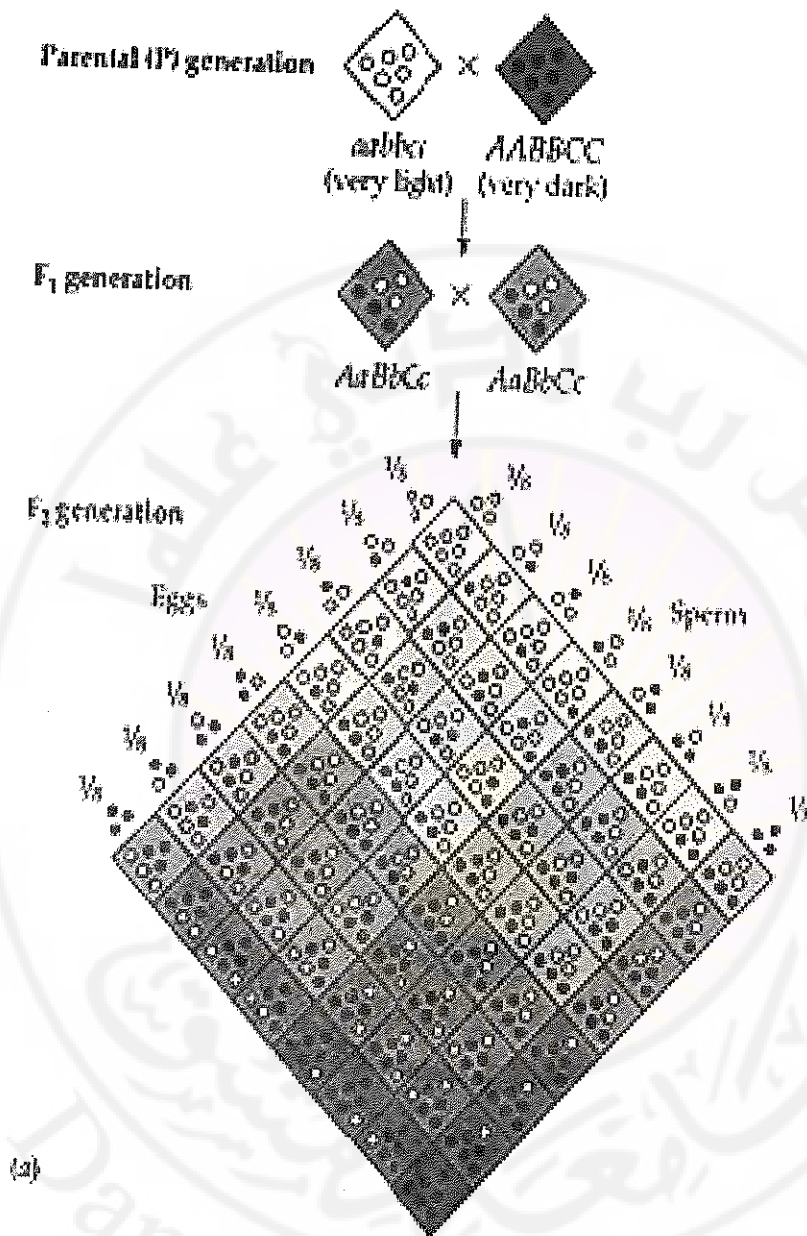
ولتوضيح ظهور النسبة (1:63) في التجربة الثالثة نفترض أن الأب الأحمر من الشكل $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ أو $AABBCC$ والأب الأبيض من الشكل $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ أو $aabbcc$ والجيل الأول وسطي اللون من الشكل $A_1a_1A_2a_2A_3a_3$ أو $AaBbCc$ أما الجيل الثاني فقد توزع حسب النسبة العامة (63) أحمر متدرج : (1) أبيض، كما توزعت إلى زمر انفصالية متشابهة بألوانها وهي (1:6:15:20:15:6:1) كما هو موضح في الجدول الآتي و (الشكل 3- 19) :

عدد المورثات المسيطرة	6	5	4	3	2	1	صفر
نسبة الظهور في F_2	$\frac{1}{64}$	$\frac{6}{64}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{20}{64}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{6}{64}$	$\frac{1}{64}$
لون البذور	أحمر شديد جداً	أحمر شديد	أحمر	أحمر وسط	أحمر خفيف	أحمر خفيف جداً	أبيض
F_2	$\frac{63}{64}$ أحمر متدرج						$\frac{1}{64}$ أبيض



الشكل (18-3)

وراثة الأثر التراكمي بوجود شفع مورثي واحد في الأعلى وشفعين مورثيين في الأسفل.

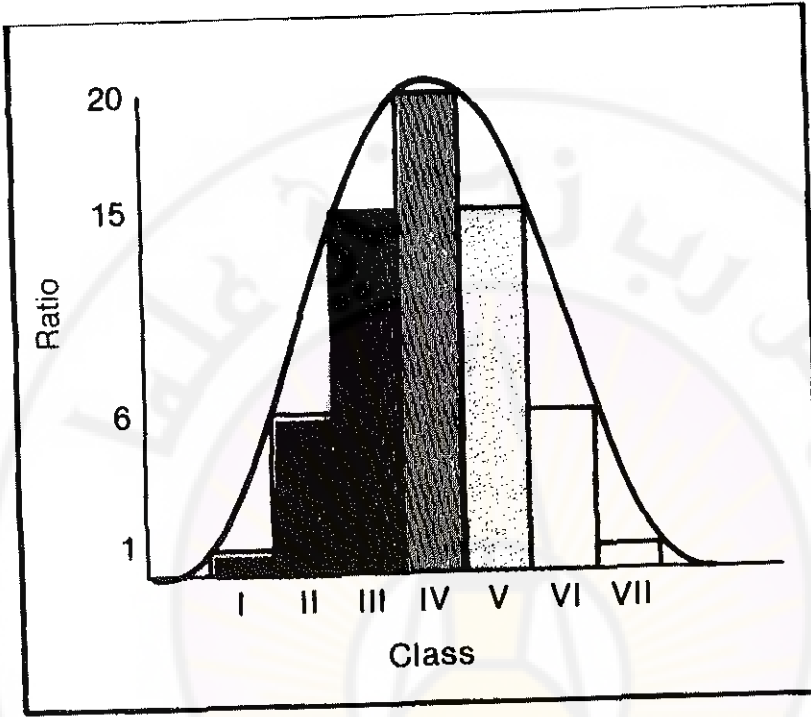


(3)

الشكل (19-3)

وراثة الاثر التراكمي بوجود ثلاثة أشعاع تراكمية.

إن هذا الشكل يشير إلى وجود منحني بياني يعرف باسم منحني التوزيع الطبيعي أو منحني غاوس (شكل 3-20).

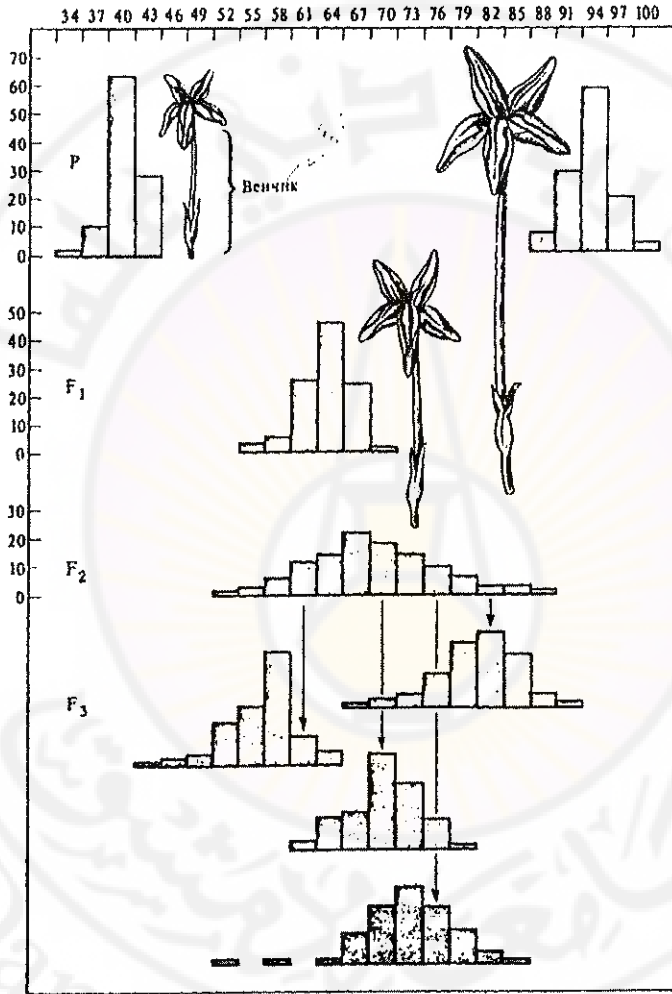


الشكل (3-20)

منحني غاوس بوجود ثلاثة أشعاع من المورثات التراكمية.

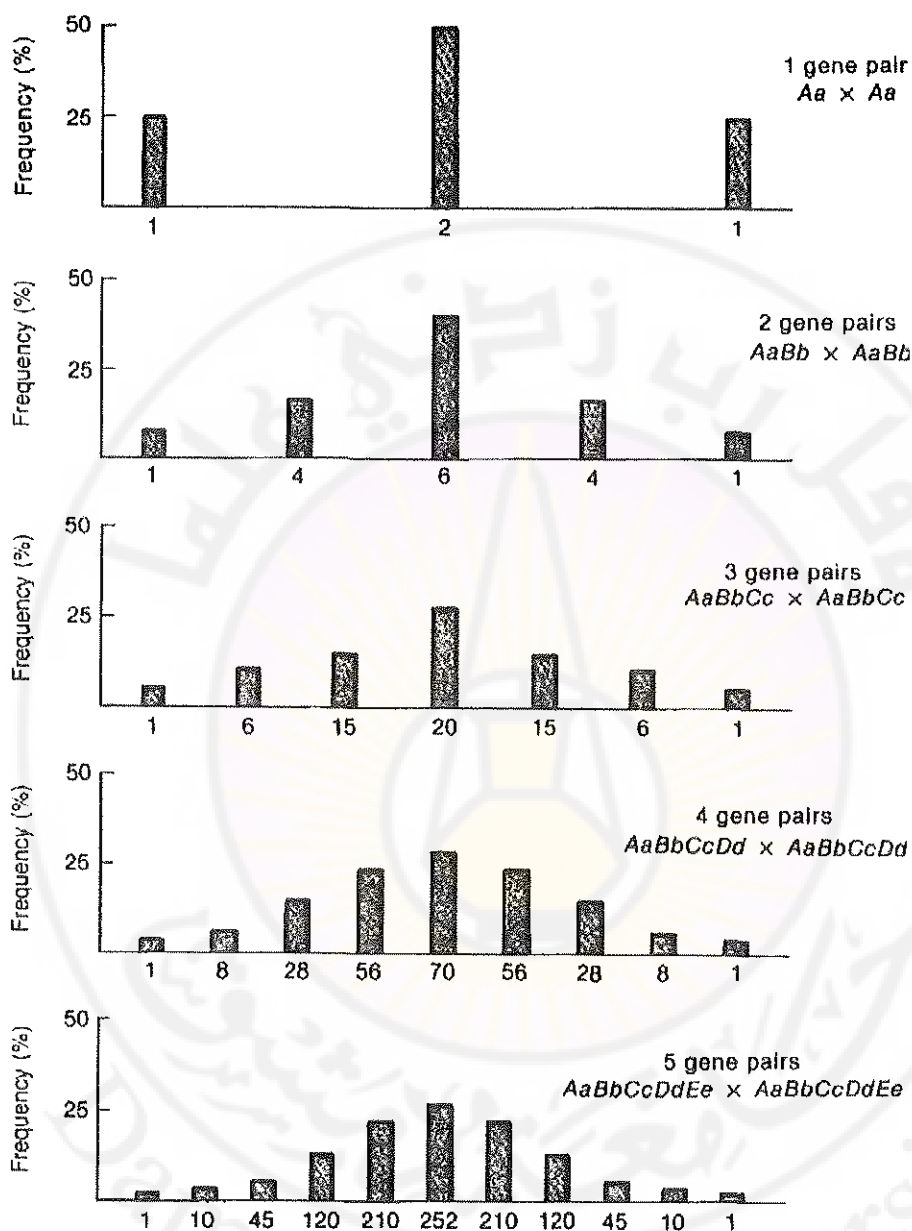
لقد تم تهجين سلالتين من التبغ *Nicotiana* للحصول على F_1 , F_2 , F_3 : الأولى تتصف بتوزيع قصير يتراوح طوله من 37-43 مم والثانية تتصف بتوزيع طويل يتراوح طوله من 91-97 مم وقد تبين أن نباتات الجيل الأول تحمل توزيع وسطي الطول يتراوح من 61-67 مم وقد تدرجت أطوال التوزيعات في الجيل الثاني بشكل واضح، أي أن هذه الصفة تخضع للأثر التراكمي للمورثات (شكل 3-21).

وبشكل عام يمكن توضيح توزيع مصادفات الأنماط المورثية ربطاً مع الأثر التراكمي لمجموعة من الأشعاع المورثية (واحد، اثنان، ثلاثة، أربعة، خمس أشعاع) وذلك من خلال رسم بياني نسيجي (هيستوغرام Histogram) (شكل 3-22).



الشكل (3-21)

الوراثة الكمية في أطوال تويجات زهرة التبغ.



الشكل (22-3)

توريث الأثر التراكمي بوجود من (1-5) أشفاة مورثية.

3-6 الأثر المتعدد للمورثة الواحدة :

قد تسهم المورثة الواحدة في أظهار أكثر من صفة، وقد أكد مندل هذه الظاهرة حين لاحظ أن بعض صفات البازلاء مثل الأزهار الحمراء والقشور الغامقة للبذور والبقع الأنطوسيانية في قواعد الأوراق تقع مجتمعة تحت إشراف مورثة واحدة. كما تبين في نبات الشعير *Hordium* أن صفتي كثافة السنابل وطول الفاصلة الأخيرة للنبات تقعان تحت إشراف مورثة واحدة أيضاً. وفي نبات البندورة تشرف المورثة *ran* على صفات الأوراق والأزهار الناعمة والفروع الرفيعة والنبتة الرخوة والصبغ الفاتح للزهرة.

أما مورثة *roa* فهي تشرف على النبتة الصغيرة والفواصل القصيرة والأوراق الملنفة المجعدة والخضراء والرمادية اللون.

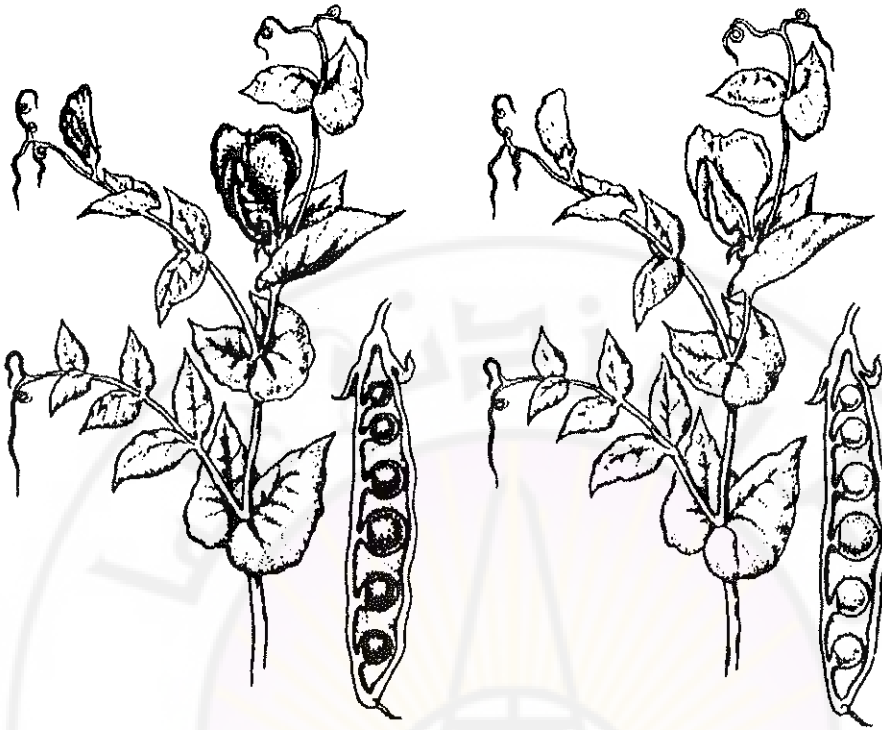
والملاحظ أن مجموع الصفات التي تخضع لإشراف مورثة واحدة تظهر بشكل مماثل للهجونة الأحادية من حيث نسبة الظهور في الجيل الثاني أي (1:3). فمثلاً في نبات البازلاء بتهجين نباتات :

ملونة الأزهار وقشرة البذرة × غير ملونة الأزهار وقشرة البذرة ← ملونة الأزهار والقشرة (F_1) ← $\frac{3}{4}$ ملون + $\frac{1}{4}$ غير ملون الأزهار وقشرة البذرة F_2 (شكل 3-23)، أي أن المورثة المسؤولة عن هاتين الصفتين هي :

$$aa \quad Aa \quad Aa \quad AA \leftarrow Aa \leftarrow aa \times AA$$

ب ب

$$\frac{1}{4} \quad \frac{3}{4} \quad (F_2) \quad (F_1) \quad P.$$



الشكل (3-23)

وراثة الاثر المتعدد للمورثة الواحدة.

-الى اليمين أزهار وقشور بذور غير ملونة.

- الى اليسار أزهار وقشور بذور ملونة

(صفتان مسؤولة عنهما مورثة واحدة).

الفصل الرابع

التنظيم البنيوي للصبغيات في النباتات الراقية

تلاحظ الصبغيات في خلايا النباتات (وجميع الكائنات الراقية من حقيقيات النوى) خلال الانقسامات الخيطية أو أثناء الانقسامات المنصفة لدى تشكيل الأعراس. ويبدو الصبغي بطوله الأعظمي في الطور البيني أو طور الراحة Interphase كونه فاقداً للتولب الشديد. ومع تقدم الدارة الانقسامية ودخولها في الانقسام يزداد تولب الصبغي ويبدو واضحاً من حيث المورفولوجية والعدد خلال الطور الاستوائي أو الثاني Metaphase نظراً لوجوده في مرحلة النخانة والتولب الأعظمي.

4-1 كيميائية الصبغي :

تبدو صبغيات الكائنات حقيقيات النوى مكونة من مركبات وعناصر مختلفة تدخل في أساسها جزيئة الحمض الريبي النووي منقوص الأكسجين (DNA) إضافة إلى البروتينات الهستونية و الحامضية واللييدات والكالسيوم والمغنسيوم وغيرها. ويعد مركب (DNA)-هستون هو المركب الكيميائي والبنيوي الأساسي للصبغي ويسمى الكروماتين الصبغي أو DNP [DeoxyriboNucleoProtein]. ويقسم الكروماتين الصبغي إلى قسمين: كروماتين حقيقي Euchromatin وهو غير متولب، نشيط وراثياً قليل التلون وكروماتين مغاير أو غير متجانس Heterochromatin وهو شديد التولب حامل وراثياً شديد التلون أو الاصطباغ وله دور مهم في الدراسات الوراثة الحديثة وبخاصة تحديد "البصمة الوراثية". ونميز من البروتينات الهستونية خمسة نماذج رئيسة تدخل في بنية الصبغي وهي: $H_4, H_3, H_2b, H_1, H_2a$. أما البروتينات غير الهستونية فهي مجموعة غير متجانسة من

أهمها: بروتينات الماتريكسين Matrixin التي تؤدي دوراً مهماً في تلوسب الصبغيات والبروتينات الحامضية.

4-2 بنية الصبغيات :

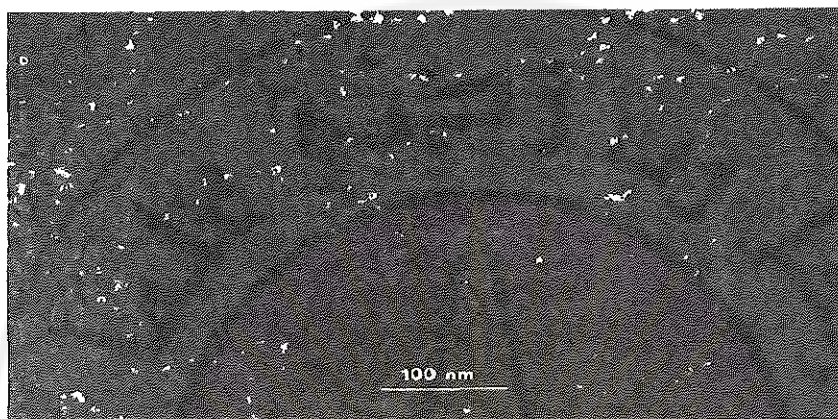
من خلال التجارب حول الحلمة الأنزيمية لجزيئة الـ DNP (الكروماتين) تبين أنها تتجزأ إلى قطع متساوية الأقطار (حوالي 200 شفع نيكليوتيدي لكل قطعة) تتكرر دورياً، وهذا يدل على وجود تتابعات خاصة في الـ DNP والخيط الفعال فيها هو الـ (DNA).

وقد تم فيما بعد وضع نموذج (موديل) خاص لبنية الكروماتين بحيث يتألف على طوله من تتابع كريات صغيرة بقطر 10-20 نانومتر مترابطة بخيط مستمر من جزيئة الـ (DNA)، حيث سميت هذه الكريات بالنيكليوسومات أو الجسيمات النيكليوتيدية، وبآلاتي أطلق على هذا الموديل أسم النموذج النيكليوسومي لبنية الكروماتين أو نموذج عقد اللؤلؤ (الخرز على الخيط)، ويحتل هذا النموذج في أيامنا الحالية مكان الصدارة ويحدد الوضع الصحيح والمقبول لبنية جزيئة الكروماتين أو الـ DNP (شكل 4-1).

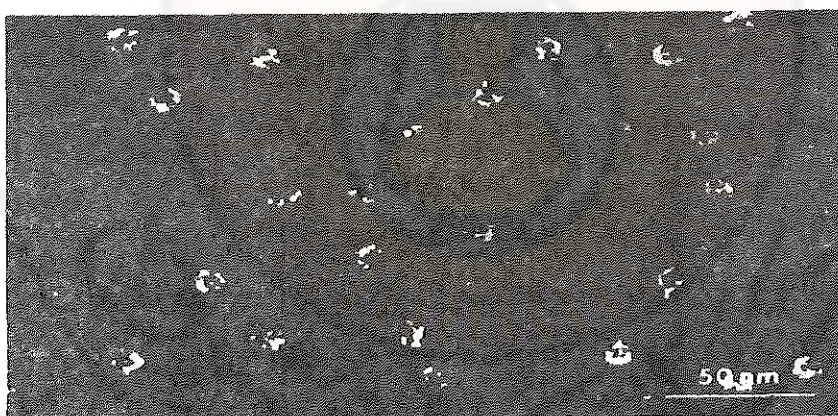
تبنى كرية النيكليوسوم الواحدة من جزيئة بطول (140) شفع نيكليوتيدي تحقق لفتين حول لب الكرية المكون من أربع هيستونات متوضعة متثنى متثنى (من كل هيستون اثنان) وهي: (H_4 , H_3 , H_2b , H_2a).

وفي مكان دخول جزيئة الـ (DNA) من الكرية وخروجها يتوضع الهيستون H_1 الذي يؤدي دوراً رابطاً بين نيكليوسوم وآخر وذلك بفضل قطعة من الـ (DNA) تخرج من كل كرية بطول 10-60 شفع نيكليوتيدي تسمى الوصلة، وبذلك يؤدي الهيستون H_1 دوراً قيادياً في عملية الربط من جهة وتكثيف وشد جزيئة الـ DNP من جهة أخرى مع المحافظة على وظائف الصبغي الرئيسة

وهي تضاعف Replication الـ (DNA) ونسخ Transcription الـ (RNA)
الرسول (شكل 4-2).



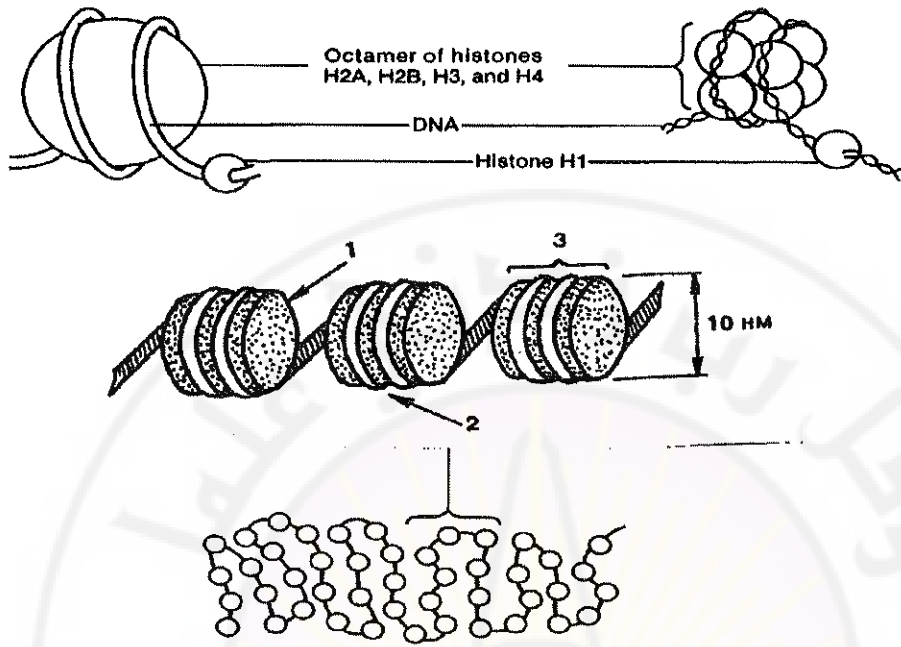
(a)



(b)

الشكل (4-1)

صورة بالحقل المظلم للمجهر الإلكتروني للنيكليوسومات المرتبطة (a) والحرّة (b).

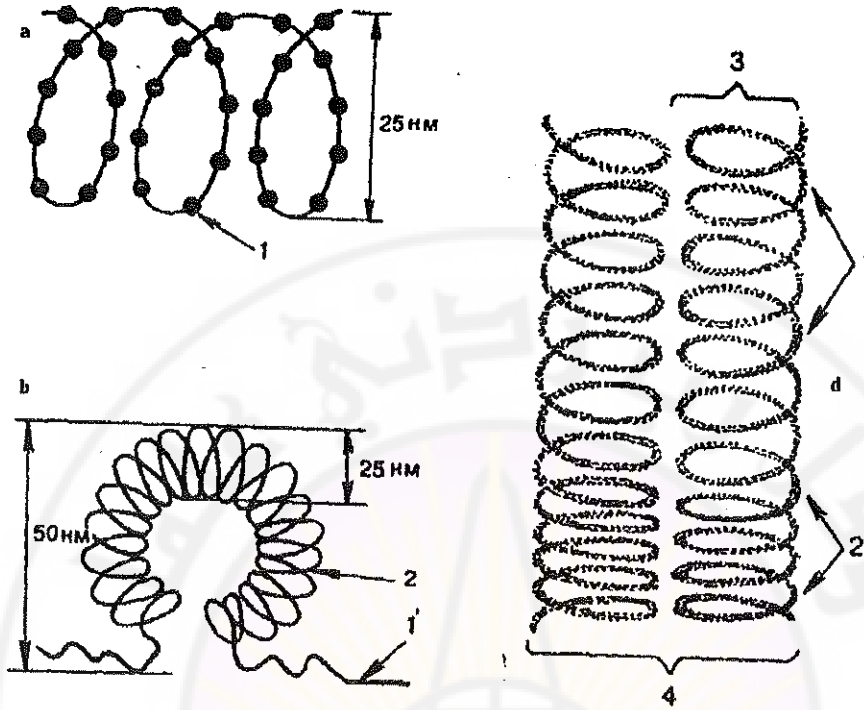


الشكل (2-4)

في الأعلى: لفتان من النيكليوسوم. في الأسفل: الربط بين النيكليوسومات وتكثفها مع بعضها بعضاً

(1- الهيستونات، 2-(DNA) ، 3- نيكليوسوم)

إن زيادة تلوالب الصبغي وإنقاص طوله حتى الوصول إلى مرحلة الإنقاص الأعظمي في الطور الاستوائي Metaphase يتحقق بفضل وجود مستوى ثالث من التكثيف المطبق على جزيئة الـ DNP وبخاصة الدور الذي تقوم به بروتينات الماتريكسين البنيوية في النواة (شكل 3-4).



الشكل (3-4)

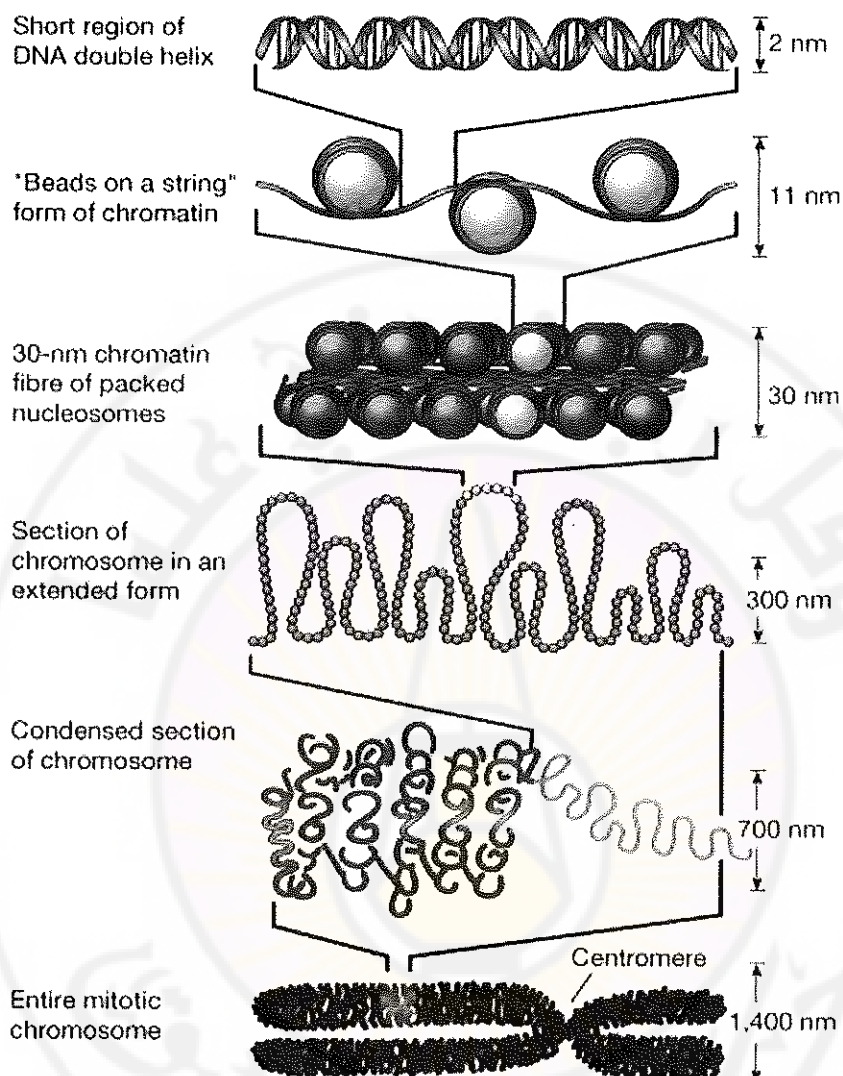
مستويات تلولب الكروماتين الصبغي:

a - مستوى تلولب نيكليوسومي. b - مستوى كروماتيدي. d - مستوى تلولب صبغي ميتافازي.

1-a نيكليوسوم 2-b عرى 1-d ايوكروماتين 2-d هيتروكروماتين 3-d كروماتين 4-d صبغي.

وقد تبين أن هذه البروتينات ترتبط بشدة مع جزيئة الـ (DNA) حتى وإن عزلت منها الهيستونات، وتبدو الإلفة شديدة أكثر ما يكون بين الماتريكسينات وأشفاق (A-T) من جزيئة الـ (DNA). وبشكل عام يتحقق تلولب الصبغي وإنقاص طوله وفقاً للخطوات الآتية:

- 1- يلتف الـ (DNA) حول لب النيكلوسوم فيؤدي إلى إنقاص جزيئة الـ (DNA) بحدود (7) مرات.
- 2- يعمل الهيستون على شد وربط النيكلوسومات بعضها إلى بعض ليؤدي إلى إنقاص الجزيئة بحدود (6) مرات وذلك بسبب تشكل الكولينويدات Colinoids (تشابكات في الخيط بشكل مكعبات).
- 3- تراكم وتكثف الكولينويدات بشكل أنبوبة جوفاء يؤدي إلى قصر الصبغي بحدود (18) مرة (يحصل في الطور الأول Prophase).
- 4- تعمل بروتينات الماتريكس في الطور الاستوائي Metaphase على رص وإنقاص الصبغي بربطها لجزيئة الـ (DNA) بشدة مما يجعل الصبغي في هذا الطور أقصر منه في طور الراحة بحدود من 10^3 - 10^4 مرة وبذلك يمكن مشاهدة مورفولوجية الصبغي بوضوح في المجهر الضوئي العادي (شكل 4 - 4).



الشكل (4-4)

مستويات تلويب الصبغي من الـ (DNA) إلى الكروماتين إلى الصبيغين
وصولاً إلى صبغي الطور الثاني metaphase.



الباب الثاني

الإرتباط والعبور والخرائط الوراثية في النباتات

الفصل الخامس: الارتباط والعبور والخرائط الوراثية.





الفصل الخامس

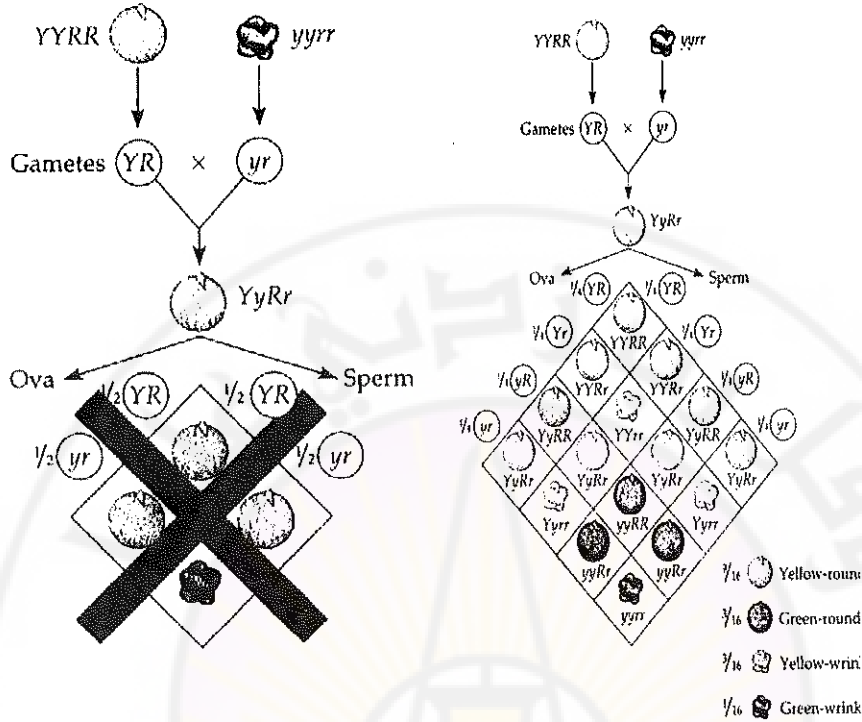
الارتباط والعبور والخرائط الوراثية

لا يمكن عد الارتباط المورثي من الحالات التي تخضع لتعديلات النسب المندلية لأن المندلية وما جاء عليها من تعديلات تتحدث عن متابعة توريث المورثات غير المرتبطة على صبغي واحد فهي تخضع لعمليات التوزيع الحر، وهذا ما لاحظناه في النسب التي درسناها من خلال الأمثلة السابقة.

5-1 الارتباط والمجموعات المرتبطة :

يضم أي كائن حي آلاف المورثات المسؤولة عن مختلف الصفات التي يتميز بها. وإن هذه المورثات محمولة على صبغيات الكائنات الحية، وتلاحظ الصبغيات بدورها بشكل أشفاع يساوي عددها نصف العدد الصبغي أو العدد الموجود في الأعراس. وبما أن عدد الأشفاع الصبغية لأي نوع (نباتي أو حيواني) قليل جداً إذا ما قورن مع عدد المورثات فإن هذه الأخيرة ستتوضع مرتبطة بكثرة على هذه الأشفاع. وعلى سبيل المثال نجد (10) أشفاع صبغية فقط في الذرة تتوضع عليها نحو (500) مورثة، و (4) أشفاع صبغية فقط في ذبابة الخل تتوضع عليها نحو (1000) مورثة و (23) شفع صبغي عند الإنسان يتوضع عليه نحو (50-100) ألف مورثة وهكذا.

من ذلك يكون دائماً عدد أشفاع الصبغيات أقل بكثير من عدد المورثات الأمر الذي يتطلب الحديث عن المجموعات المرتبطة Linkage groups الذي يعادل عددها عدد الأشفاع الصبغية في كل كائن حي فالتوريث في هذه الحالة سيتعارض تماماً مع المبادئ المندلية حول التوزيع المستقل للصفات (شكل 5-1).



الشكل (1-5)

حالة توزيع غير المستقل لشفعين من الصفات المرتبطة مع بعضها بعضاً والتي تمنع ظهور النسبة 1:3:3:9 في الجيل الثاني.

2-5 اكتشاف ظاهرة الارتباط والعبور:

- لاحظ كل من باتسون وبينيت Pateson, Punnet عام 1908 لدى تهجين نباتين من الجلبان العطري *Lathyrus Odoratus* مختلفين بصفتين حول شكل حب الطلع ولون الأزهار عدم ظهور النسبة المندلية (1:3:3:9) الخاصة بالهجونة الثنائية، وإنما ظهرت نتائج غير معروفة. وقد قدما آنذاك تفسيراً بعيداً عن الواقع حيث اعتقدا بوجود عملية تجاذب بين الصفتين

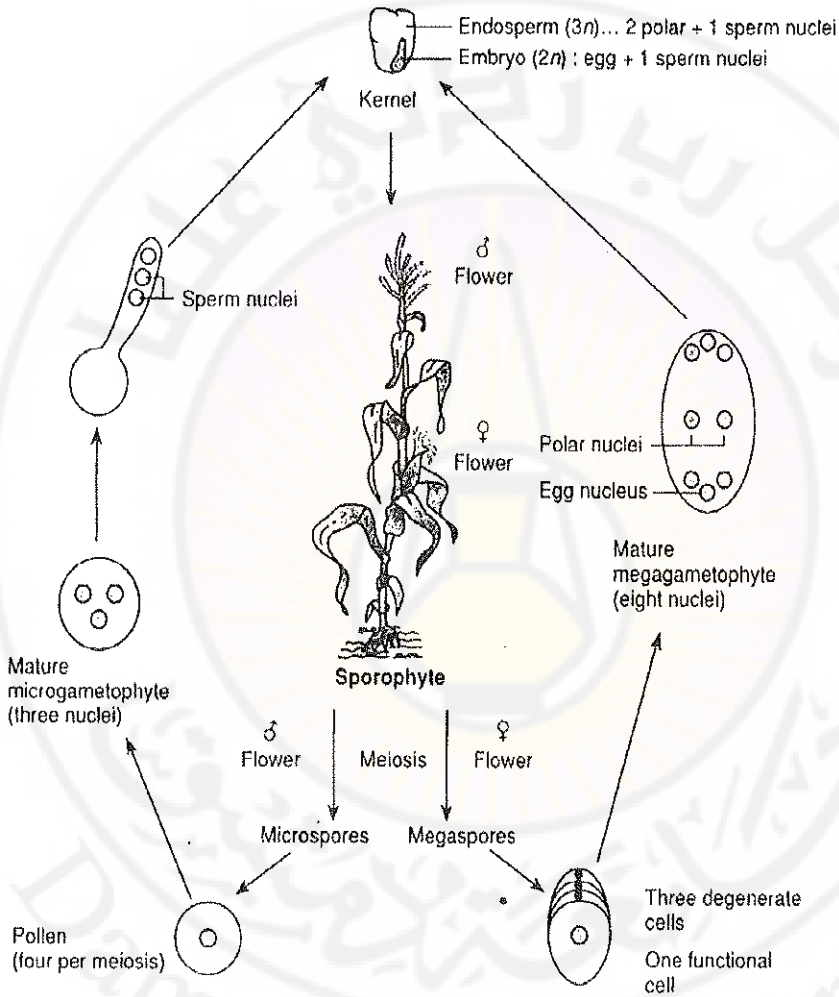
المدروستين مما أدى إلى ظهور نموذجين من النباتات بدلاً من أربعة نماذج.

- تمكن الباحثان مورغان Morgan وبريدجس Bridges عام 1910 من اكتشاف ظاهرة ارتباط المورثات والعبور بشكل علمي ودقيق عند ذبابة الخل.

- تعد الذرة من النباتات التي تتميز بأهمية وراثية خاصة حيث تجرى عليها العديد من دراسات الظواهر الوراثية. ومن الملاحظ أن دراسة التبدلات الوراثية المتنوعة وإحصاء وتصنيف البذور تحصل مباشرة على عرانييس الذرة الناضجة، ويمكن متابعة حلقة حياة الذرة من خلال (الشكل 5-2). وعلى سبيل المثال بمتابعة التهجين الآتي بين سلالتين من نباتات الذرة وهما :

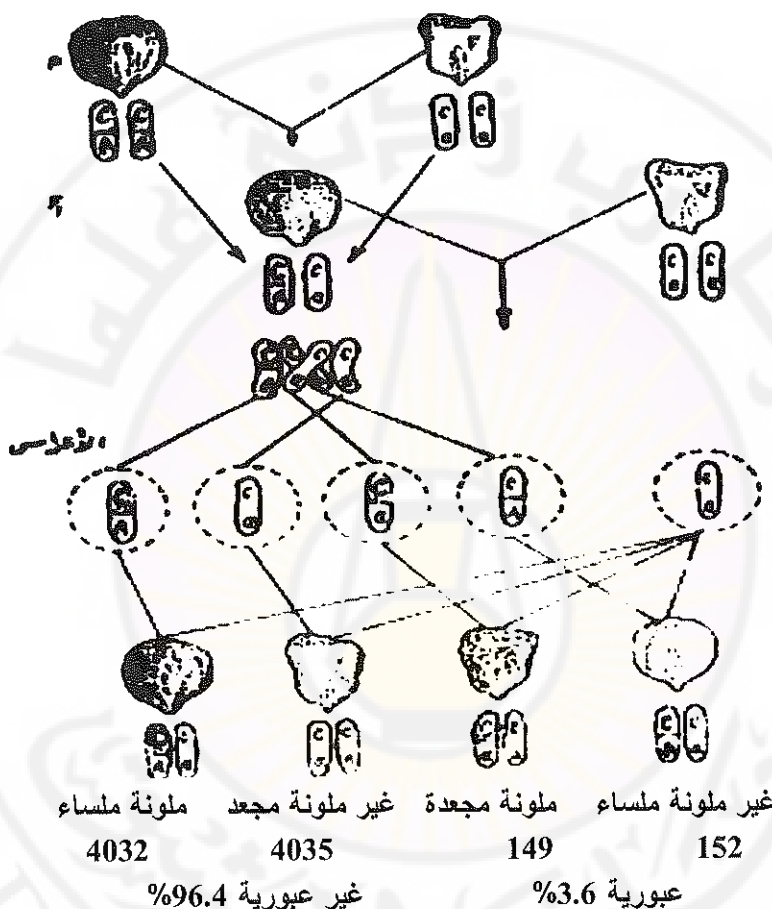
P. نبات بذوره ملساء ملونة × نبات بذوره مجعدة غير ملونة			
aacc		↓	AACC
F ₁ نبات بذوره ملساء ملونة			
AaCc			
وبالتهجين التحليلي لأفراد (F ₁) نجد:			
ملساء ملونة × مجعدة غير ملونة			
aacc		↓	AaCc
ملساء ملونة + مجعدة غير ملونة + ملساء غير ملونة + مجعدة ملونة			
aaCc	Aacc	aacc	AaCc
%1.8	% 1.8	% 48.2	%48.2
%		%	
3.16		96.4	
عبورية		أبوية	

وبذلك لم تظهر النسب المعروفة في الهجونة الثنائية لدى التهجين التحليلي وهي (1:1:1:1) وإنما ظهرت نسبتان مرتفعتان (الصفات الأبيتان) ونسبتان منخفضتان (النسب العبورية الجديدة أو المؤشبه Recombination) (شكل 3-5).



الشكل (2-5) حلقة حياة الذرة.

هذه النتيجة تشير إلى وجود ارتباط مورثي اللون والشكل عند الذرة على صبغي واحد ووجود مسافة فاصلة بينهما أدت إلى حصول عبور بين الصبغيين المتقابلين (الشفع الصبغي) حامل هاتين المورثتين.



العبور أحادي بين شفعين مورثيين مرتبطين على صبغي واحد في نبات الذرة:
A - أملس البذور - a - مجعد البذور C - ملون c - غير ملون

5-2-1 الارتباط الكامل والارتباط غير الكامل:

يقصد بالارتباط الكامل Complete linkage توضع الأشعاع المورثية على الشفع الصبغي الواحد بشكل متراص بحيث لا يحدث فيما بينهما العبور، وبذلك فلن تتشكل إلا الأعراس الأبوية بنسبة 50 لكل منهما (1:1).

أما الارتباط غير الكامل Incomplete linkage فهو الارتباط الجزئي الذي يكسر بالعبور، ويحدث عندما تتوضع الأشعاع المورثية على الشفع الصبغي الواحد بشكل متباعد بمسافات محددة تمكنها من حصول العبور، لذلك يتشكل عروسان أبيان بنسب مرتفعة (أكثر من 50%) وعروسان عبوريان بنسب منخفضة (أقل من 50%) كما هي الحال في مثال الذرة المشار إليه في الفقرة السابقة.

وبشكل عام يوضح الجدول الآتي نسب الأنماط المورثية الناتجة عن الهجونة التحليلية لنباتات الجيل الأول التي تتميز بوجود مورثتين مدروستين ضمن الشروط المختلفة:

نتائج الهجونة التحليلية				الحالة
aabb	aaBb	Aabb	AaBb	
%25	%25	%25	%25	بدون ارتباط (توزع مستقل)
%40	%10	%10	%40	ارتباط جزئي
%35	%15	%15	%35	
%50	—	—	%50	ارتباط كامل

5-2-2 المفهوم النظري للعبور:

أوضح الباحث مورغان Morgan أن التبادل بين المورثات المتوضعة على الصبغيين المتقابلين يحصل بشكل مستمر وذلك بفضل عملية تسمى العبور Crossing-over.

وقد تمكن الباحث جانسين Jansen عام 1909 من مشاهدة هذه الأشكال المتقاطعة بين هذه الصبغيات والتي تشبه الحرف (X) أثناء الانقسام المنصف حيث أطلق عليها اسم كيازماتا Chiasmata وهذه الأشكال ستؤدي فيما بعد إلى تبادل الصفات بين الأب والأم لتنتقلها إلى الأجيال المقبلة (شكل 5-4).

- العامل الجنسي المذكر أو المؤنث: فقد يحصل العبور عند الإناث فقط دون الذكور كما في ذبابة الخل، وقد يحصل عند الذكور فقط دون الإناث كما في دودة القز، بينما يحصل العبور عند الجنسين معا في معظم النباتات.

- يتأثر العبور بالمورثات المنظمة له والتي قد تتحول طافرة إلى عوامل مثبطة، حيث ينعقد عند جميع الأشعاع الصبغية كما أشارت إلى ذلك الدراسات الجارية على ذبابة الخل.

- تتبدل نسبة العبور بين المورثات ربطاً مع تبدل درجة الحرارة وتكون نسبته ثابتة بين كل مورثتين متجاورتين بالدرجة 17 وحتى الدرجة 29. بينما تزداد هذه النسبة بارتفاع درجة الحرارة أو نقصانها.



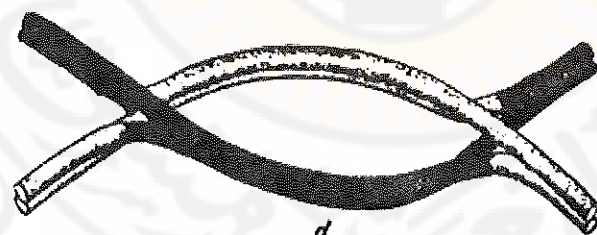
a



b



c

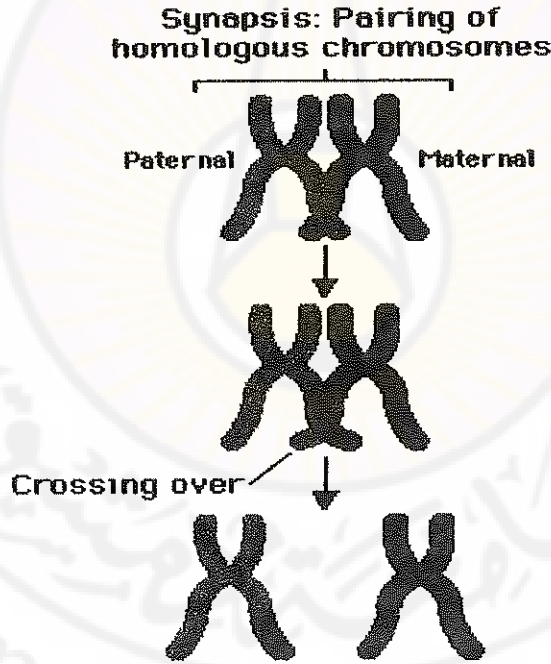


d

الشكل (4-5)

الكيازومات في الأعلى عددها خمسة وخطوات زحف الكيازومات في الأسفل.

وتجدر الإشارة إلى أننا نجد نمطين من العبور مجد وغير مجد:
 العبور المجدي هو العبور الذي يعطي نتائج أبوية ونتائج عبورية (مؤشبة)
 ويحصل عادة بين المورثتين المتوضعتين على شفع صبغي وعلى مسافة
 محدودة وأن تكونا في الحالة غير المتماثلة (AaBb) (شكل 5-5).
 ولكي يكون العبور مجدياً أيضاً يجب أن يحصل بين الصبيغيات Chromatids
 غير الأخوية، وأن تحصل الكيازومات بين المورثتين المتجاورتين ولا تحصل
 خارجهما. أما العبور غير المجدي فهو العبور الذي لا يعطي إلا نتائج أبوية
 وهو الذي يحصل بين الصبيغيات الأخوية أو بين الصبيغيات ذات المورثات
 المتماثلة (AABB) أو (aabb) أو خارج المورثات المدروسة.



الشكل (5-5)

العبور المجدي يحصل بين الصبيغيات غير الأخوية ويعطي نتائج مؤشبة.

3-5 الخرائط الصبغية Chromosome mapping :

الخارطة الصبغية أو الوراثة هي التي تشمل المورثات المحمولة على الصبغي من حيث ترتيبها والمسافات الفاصلة بينها. ويمكن تحديد ذلك من خلال حساب النسب المئوية للعبور بين المورثات ومن ثم رسمها.

5-3-1 تحديد النسب المئوية للعبور:

يؤدي العبور المجدي الحاصل بين مورثتين متجاورتين مرتبطتين على صبغي واحد (كما شاهدنا) إلى إعطاء نموذجين أبوين بنسب مرتفعة ونموذجين مؤشبين عبوريين بنسب منخفضة. وتشير الدراسات إلى أن النسبة المئوية للعبور بين هاتين المورثتين المرتبطتين تساوي المسافة بينهما مقدرة بالوحدة الخارطية أو المورغانويدية (m.u). وهكذا في مثال الذرة السابق نجد أن النسبة بين مورثتي لون وشكل البذور كانت (3.6%) وبالآتي فإن المسافة بينهما تساوي 3.6 m.u أو وحدة مورغانويدية (خارطية).

ولعل أبسط دراسة لخارطة صبغية تتمثل بوجود ثلاث مورثات وصولاً إلى الأربع فالخمس وهكذا.... من هنا أوجد الباحث ستيريفان Sturtevant طريقة تهجين النقاط الثلاث Three-point hybrid لتحديد نسب العبور فيما بينها ورسم خارطتها. وبشكل عام كلما زادت المسافة بين مورثتين متجاورتين زادت النسبة المئوية للعبور فيما بينها، وكلما نقصت المسافة قلت نسبة العبور، وكل وحدة من المسافة الموجودة بينهما تعادل 1% من التراكيب العبورية وهي الوحدة الخارطية.

بوجود التهجين التحليلي الآتي العائد للنقاط (المورثات) الثلاث المرتبطة على صبغي واحد وبنفس الترتيب وهو $aabbcc \times AaBbCc$ نجد أن النبات المحلل (التهجين) يعطي ثمانية أعراس وذلك على النحو الآتي :

ABC	}	عروس أبوي	2
abc			
Abc	}	عروس عبوري مفرد في الموقع الأول بين A و B	2
aBC			
ABc	}	عروس عبوري مفرد في الموقع الثاني بين B و C	2
abC			
AbC	}	عروس عبوري مضاعف في الموقعين الأول والثاني معاً	2
aBc			

ولحساب النسب المئوية للعبور نفترض أن حاصل التهجين التحليلي أعطى (521) نباتاً، وأن هذه النباتات توزعت بأنماطها الشكلية في الحقل على النماذج الثمانية الأبوية والعبورية.

ولحساب النسب المئوية نتابع الجدول الآتي:

ملاحظات	النسبة المئوية للنباتات (لكل نمط)	العدد المطلق للنباتات	النمط المورثي الناتج عن الهجونة التحليلية		أعراس F ₁ (ثلاثي الصفات)
تظهر في الحقل صفات الأب المسيطر وصفات الأب المتنحي	$\frac{100 \times 293}{521}$ = 56.1%	$\frac{150}{134}$ $\frac{293}{293}$	$\frac{ABC}{abc}$	ABC	أبوية
			$\frac{abc}{abc}$	abc	
تظهر الطفرتان b,c تظهر الطفرة a	% 15.2	$\frac{37}{42}$ $\frac{79}{79}$	$\frac{Abc}{abc}$	Abc	(1) عبور مفرد
			$\frac{aBc}{abc}$	aBC	
تظهر الطفرة c تظهر الطفرتان a,b	% 25.9	$\frac{70}{65}$ $\frac{135}{135}$	$\frac{ABc}{abc}$	ABc	(2) عبور مفرد
			$\frac{abC}{abc}$	abC	
تظهر الطفرتان a,c تظهر الطفرة b	% 2.7	$\frac{8}{6}$ $\frac{14}{14}$	$\frac{aBc}{abc}$	aBc	(1) و (2) عبور مزدوج
			$\frac{AbC}{abc}$	AbC	
—	% 100	521	المجموع		

من هذا الجدول نجد الآتي:

- أن النسبة المئوية للعبور في الموقع الأول بين الموقعين B,A = 15.2 %
- إن النسبة المئوية للعبور في الموقع الثاني بين الموقعين C,B = 25.9 %
- إن النسبة المئوية للعبور المضاعف بينهما هي 2.7 %

ومن ذلك نجد أن :

- المسافة بين الموقعين B,A = 15.2% + 2.7% = 17.9 وحدة خايطية.
- المسافة بين الموقعين B,C = 25.9% + 2.7% = 28.6 وحدة خايطية.
- المسافة بين الموقعين A,C = 17.9 + 28.6 = 46.5 وحدة خايطية.

تطبيق للحل :

في نبات الذرة لاحظ (أمرسون وبيدل وفريزر) أن المواقع المورثية الثلاثة الآتية تقع على الشفع الصبغي الخامس وتشكل مجموعة ارتباطية واحدة وهي:

$$bm^+ / bm = \text{بنى العرق الوسطي}$$

$$Pr^+ / Pr = \text{أحمر الألورون في البذور}$$

$$V^+ / V = \text{صفراء الباردة}$$

وننتج الهجونة التحليلية الآتية:

$$\frac{bm^+ Pr^+ v^+}{bm Pr v} \times \frac{bm Pr v}{bm Pr v}$$

كانت كما يلي:

أبوية (235+ 232)، عبور مفرد 1 (84 + 77)، عبور مفرد 2 (201 + 194)،
عبور مضاعف (40+46) المجموع الكلي = 1109.

استخرج النسب المئوية للعبور في (1)، (2)، (2,1) ثم استخرج المسافات الفاصلة بين المورثات.

ملاحظة: تشير الإشارة (+) فوق الحرف إلى الصفة المسيطرة وانعدامها إلى الصفة المتنحية.

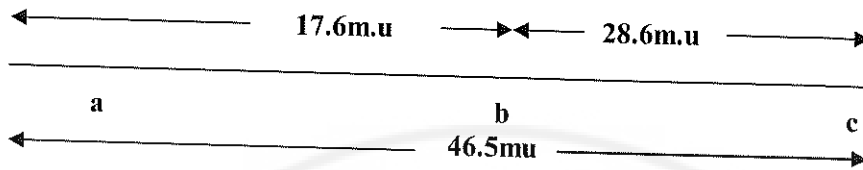
5-3-2 رسم الخارطة الصبغية :

يبدأ رسم الخارطة الصبغية لثلاث مورثات بتحديد ترتيبها الصحيح على الصبغي ومن ثم تحديد المسافات الفاصلة فيما بينها. وقد لاحظنا في المثال الافتراضي السابق أن المورثات الثلاث المذكورة وهي ABC تتوضع بنفس الترتيب المذكور. ولكن بفرض أننا لا نعرف هذا الترتيب فإننا نجد ثلاثة احتمالات وهي:

$$\begin{array}{c} \frac{A \ C \ B}{a \ c \ b} \\ \text{III (C) في الوسط} \end{array} \times \begin{array}{c} \frac{C \ A \ B}{c \ a \ b} \\ \text{II (A) في الوسط} \end{array} \times \begin{array}{c} \frac{A \ B \ C}{a \ b \ c} \\ \text{I (B) في الوسط} \end{array}$$

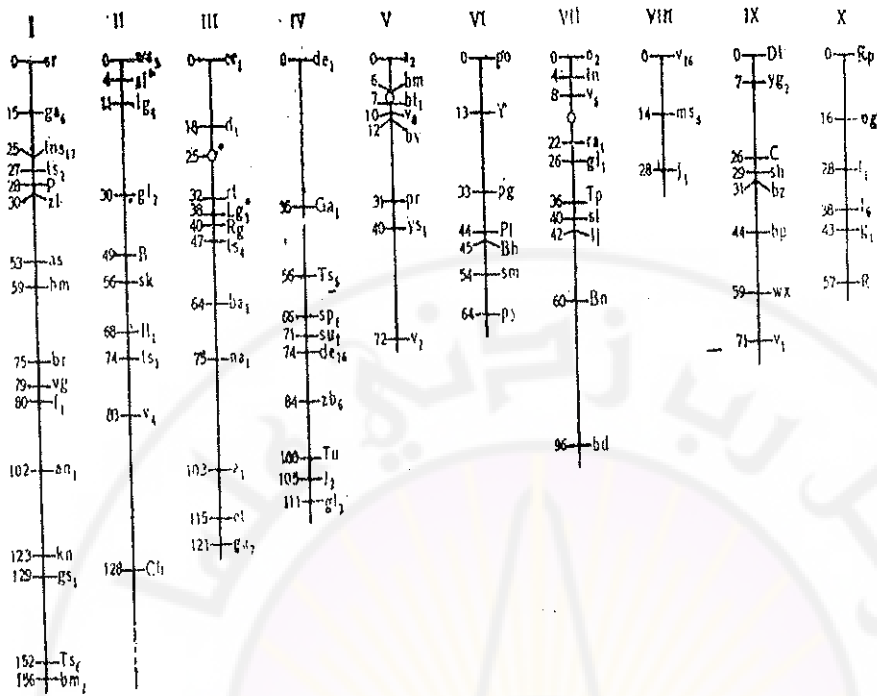
وبالرجوع إلى النتائج المذكورة سابقاً نجد أنه لا يمكن أن يظهر النمطان المورثيان AbC و aBc المعبران على العبور المضاعف إلا في الحالة I وعليه فإن الترتيب الصحيح للمورثات سيكون من النموذج (B) في الوسط.

وبعد الوصول إلى هذه النتيجة نرسم خارطة المورثات الثلاث التي تكون من الشكل الآتي :



إن نسبة العبور بين أبعد مورثتين متجاورتين لن تزيد عن 50% في أعلى الاحتمالات، لأن نصف الصبغيات الناتجة عن العبور في مرحلة الخيوط الأربعة سيكون أبوياً ونصفها الآخر سيكون عبورياً. والسؤال الذي يتبادر إلى الذهن هو كيف نفسر وجود مسافات على الخارطة الصبغية تزيد عن (50) وحدة خارطية كأن نجد مثلاً على خارطة الذرة الأرقام :

75، 100 ، 111، 156 الخ (شكل 5-6) وللإجابة عن هذا السؤال نجد الآتي: إن طريقة حساب نسب العبور بين المورثات المتوضعة على الصبغي الواحد تتم بأخذ الأجزاء الصغيرة من الصبغي الواحد تلو الآخر، ومن ثم يمكن تمثيل مجمل قيم خارطة الصبغي بحاصل جمع نتائج دراسة هذه الأجزاء. ومن الواضح في هذه الحالة أن حاصل الجمع هذا سيكون أكثر من (50) وحدة خارطية. فمثلاً إذا قمنا بحساب المسافة بين AB ثم بين BC في الصبغي (A) (B C) نستطيع استخراج المسافة بين AC وذلك من حاصل جمع المسافتين الأولى والثانية. وبعد ذلك نأخذ مورثة رابعة وهي D ونحدد فيما إذا كانت تقع على يمين (C) أم على يسار (A) ثم نضيف قيمتها إلى القيم السابقة وهكذا حتى إتمام رسم خارطة الصبغي بكامله.



الشكل (5-6)

الخارطة الصبغية للذرة (لاحظ مخطط الصبغيات العشرة).

الباب الثالث

الوراثة المرتبطة بالجنس في النباتات

الفصل السادس: المورثات وتحديد الجنس في النباتات.

الفصل السابع: الصبغيات وتحديد الجنس والجنس النسبي والخنث في النباتات.



الفصل السادس

المورثات وتحديد الجنس في النباتات

الجنس هو صفة مندلية من صفات الكائن الحي تتحقق بوجود الذكر والأنثى. وتتصف النباتات الراقية بتوضع كلا الجنسين على نبات واحد بشكل مستقل أو خنثوية ضمن زهرة واحدة وهذه حالة أحاديات المسكن، أو أن يتوضع الجنس المذكر على نبات والمؤنث على نبات آخر. وتعد ظاهرة الخنث هي الأكثر انتشاراً في مغلفات البذور من النباتات الراقية.

تتعاذل نسبة الذكور والإناث تقريباً عند جميع الأحياء وذلك بسبب وجود ظاهرة التماثل عند أحدها وعدم التماثل عند الجنس الآخر. وترجع هذه الظاهرة إلى وجود الصبغيات الجنسية Sex chromosomes عند الإنسان والحيوانات وبعض النباتات والتي تكون متماثلة Xx أو غير متماثلة Xo, Xy. أما في معظم النباتات فيلاحظ التماثل وعدم التماثل بالمورثات المحددة للجنس. من ذلك نجد أن معادلة تحديد الجنس الوراثية من الشكل:

$$Aa \times aa \rightarrow Aa + aa \\ \%50 \quad \%50$$

وبصورة عامة يمكن تحديد الاحتمالات الآتية في تحديد الجنس بالصبغيات الجنسية:

	♀	♂	
1	XX + Xy	←	مثال الإنسان
2	XY + XX	←	
3	XX + Xo	←	مثال الجراد
4	Xo + XX	←	مثال الجراد
5	Zw + Zz	←	حالة خاصة بدلاً من y,x مثال الطيور والدجاج

6-1 اكتشاف المورثات المحددة للجنس :

6-1-1 اكتشاف المورثات المبدلة للجنس في ذبابة الخل:

من البراهين المباشرة التي تؤكد على أن الجنس وصفاته تقع تحت إشراف مورثي وبخاصة تشكل الأعضاء الجنسية وتشكل الأعراس وتشكل الهرومونات وغيرها هي اكتشاف المورثات المبدلة للجنس في ذبابة الخل. فقد بين الباحث ستيريفان Sturtevan في إحدى تجاربه تحول بعض إناث هذه الذبابة إلى ذكور عقيمة بفصل اطفرار المورثة (T) إلى المورثة (t) (من كلمة تحول Transfer) التي تعمل في الحالة المماثلة (tt).

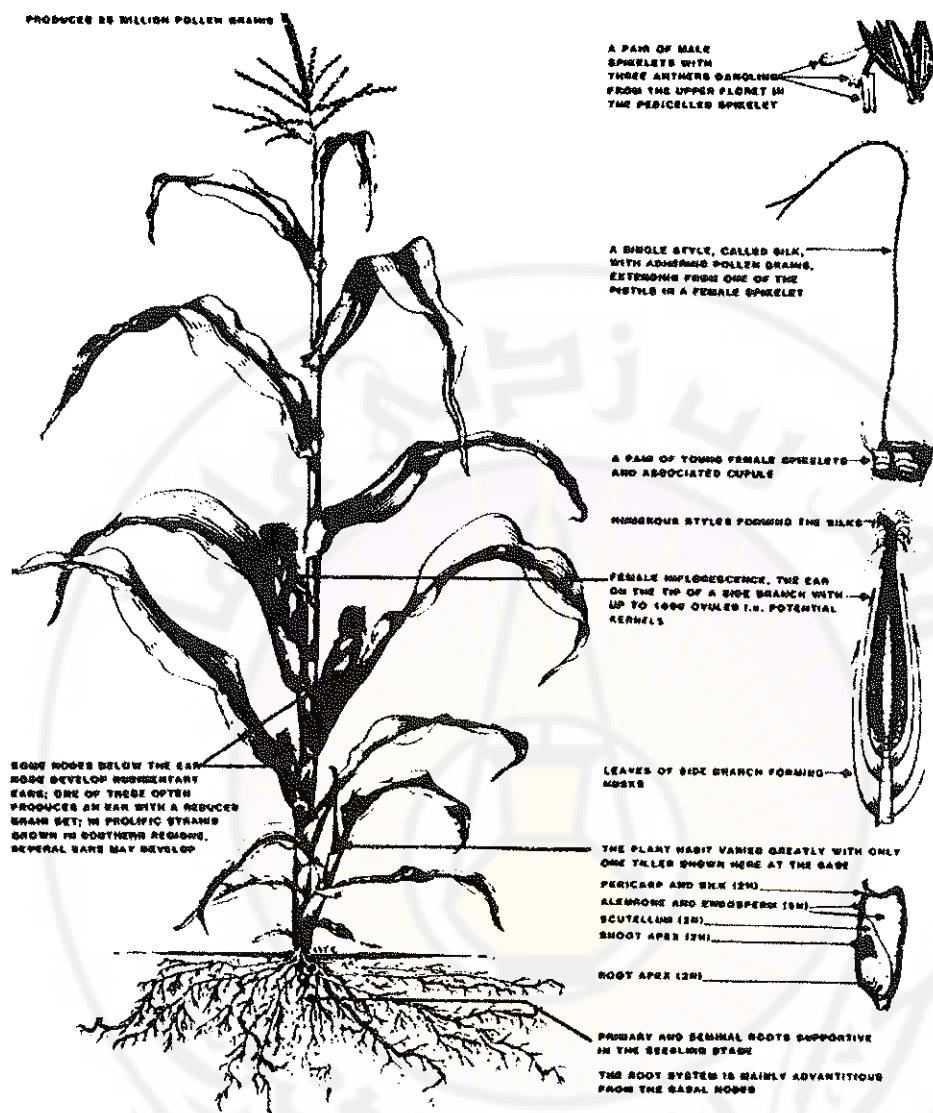
على هذا الأساس تكون صيغة الذبابة الأنثى الطبيعية من الشكل $(2n=6A.TT+XX)$ وصيغة الذبابة الأنثى الطافرة المتحولة ظاهرياً إلى ذكر من الشكل $(2n=6A.tt+XX)$. إن هذه المورثة محمولة على إحدى الصبغيات

الجسمية (A.) والذبابة مذكرة ظاهرياً لكنها تحمل الصبغيات الجنسية المؤنثة وتبقى عقيمة مع الإناث.

6-1-2 اكتشاف المورثات المبدلة للجنس في الذرة والمحددة له:

يعد نبات الذرة Zea mays أحادي المسكن monoecious لأن أعضاء التذكير (الشرابة tassels) وأعضاء التأنيث (العنوس ear) تتوضع على نبات واحد وتحمل الأشعاع الصبغية العشرة للذرة ($2n=20$) جميع المورثات المنظمة للجنس بشكل متوازن وكامل في النبات الطبيعي لذلك تتشكل حين النضج حبات الطلع في أعلى النبات داخل الشرابة، وتتشكل البويضات في العرائيس المنتشرة عند آباط الأوراق (شكل 1-6).

ومن دراسة الطفرات الطوعية Spontaneous mutation في نبات الذرة تبين وجود مجموعة كبيرة من المورثات الطافرة التي تسبب العقم المذكر أو المؤنث في النبات بحيث تحوله إلى نبات مذكر أو مؤنث وبالتالي يتحول من نبات أحادي المسكن إلى نبات ثنائي المسكن Dioecious (شكل 2-6).



الشكل (1-6)

نبات ذرة أحادي المسكن يحمل أعضاء التذكير (الشرابة) وأعضاء التأنيث (العرانيس).

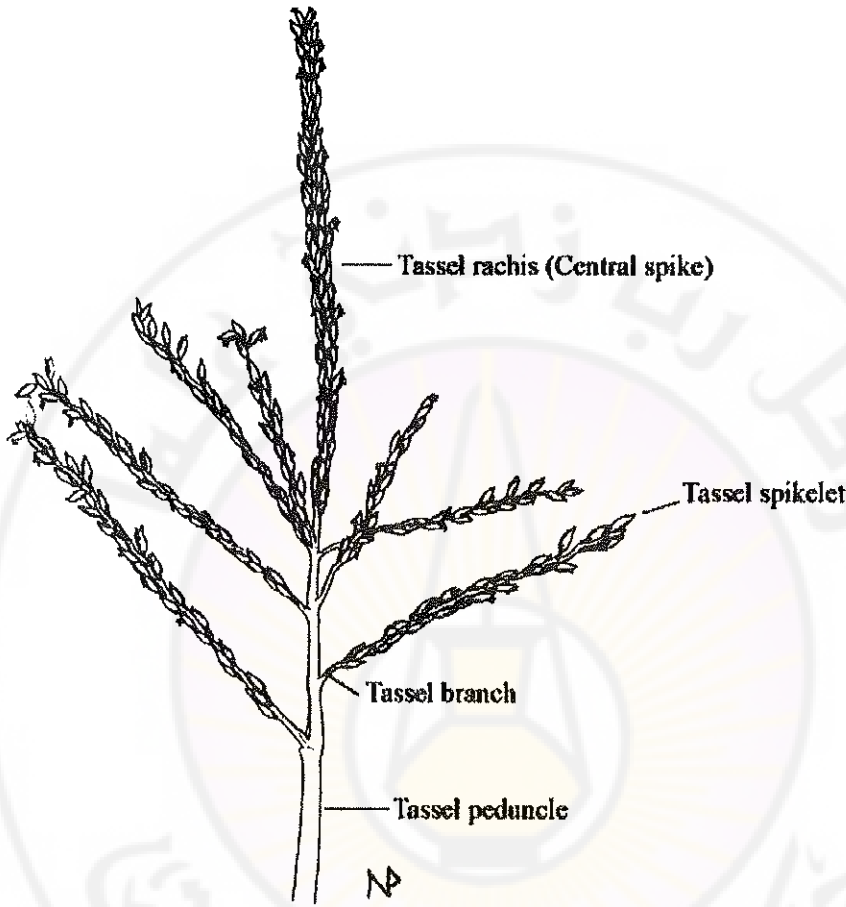


الشكل (2-6)

نبات ذرة غير طافر أحادي المسكن (أ) ونباتين طافرين مؤنث (ج) ومذكر (ب).

- فالمورثة المسؤولة عن تشكل حبات الطلع والتي تكون من الشكل ts^+ تتحول طافرة إلى الشكل $tsts$ والتي تمنع تشكل حبات الطلع وتؤدي بالمقابل إلى تشكل بذور عقيمة tassel seed (شرابة بذرية) ولها عدة صنويات تحول النباتات من أحادي المسكن إلى ثنائي المسكن مؤنث فقط (شكل 3-6).

Zea mays Tassel (Male Inflorescence)



الشكل (3-6)

شراية بذرية ناجمة عن المورثة الطافرة *tsts* التي تمنع تشكل حب الطلع.

• والمورثة المسؤولة عن تشكل البويضات في العرائيس Sk^+ تتحول طافرة إلى الشكل *SKSK* وهي تمنع تشكل الشعيرات وتؤدي إلى منع تشكل العرنوس الطبيعي الشعيري وتعطي عرائيس لا شعيرية *Silkles* (الشعيرات

هي التي تساعد على نضج البويضات وتلقيحها). وبذلك يتحول النبات من أحادي المسكن إلى ثنائي المسكن المذكر فقط (شكل 4-6).



الشكل (4-6) عرانييس طافرة بفضل المورثة الطافرة $s_k s_k$ التي تمنع تشكل البذور ومنع تشكل الشعيرات فيه.

إن هذين النمطين من المورثات الطافرة ($t_s t_s$ و $S_k S_k$) يقودان إلى تبديل جنس النبات، وبآلاتي يحددان الجنس عنده. وفعلاً تمكن الباحث جونز Jones من إجراء تهاجين بين النمطين الطافرين (المذكر والمؤنث) بهدف توضيح دور هذه المورثات في تحديد جنس الذرة من جهة وإثبات انتقال الجنس عن طريق الهجونة المنديلية من جهة أخرى وكأنه صفة من صفات هذا النبات، ويحصر التهجين فيما يأتي :

$$\begin{array}{c}
 \text{P.} \quad \begin{array}{cc} \text{شرابة طافرة عرنوس طبيعي} & \times & \text{شرابة طبيعية عرنوس طافر} \\ t_s t_s S_k^+ S_k^+ & & t_s^+ t_s^+ S_k S_k \end{array} \\
 \downarrow \\
 \text{F1} \quad \begin{array}{c} \text{شرابة طبيعية عرنوس طبيعي} \\ t_s^+ t_s S_k^+ S_k \end{array} \\
 \downarrow \\
 \begin{array}{c} (t_s t_s S_k S_k) \frac{1}{16} + (S_k^+ - t_s t_s) \frac{3}{16} + (t_s^+ - S_k S_k) \frac{3}{16} + (t_s^+ - S_k^+ -) \frac{9}{16} \\ \text{F2} \end{array} \\
 \begin{array}{c} \text{شرابة وعرنوس طبيعيان} \quad \text{شرابة طبيعية عرنوس طافر} \quad \text{عرنوس طبيعي} \\ \text{وشرابة طافرة} \quad \text{؟} \end{array}
 \end{array}$$

من هذا التهجين يبدو واضحاً أن هاتين المورثتين تسلكان سلوك هجونة ثنائية لتعطيا في الجيل الثاني النسبة (1:3:3:9) وبآلاتي تنتقل صفتي الجنس المذكر والمؤنث بطريقة مندلية من الآباء إلى الأبناء. من جهة أخرى لم يتكهن جونز بماهية جنس النبات الذي يحمل المورثتين الطافرتين وهو $t_s t_s S_k S_k$ ، ولكن بعد الدراسة الإحصائية تبين له أن نسبة هذه النباتات البالغة $\frac{1}{16}$ قد أضيفت إلى نسبة

النباتات المؤنثة و الطافرة بالشرابة (يحمل أعضاء مؤنثة فقط) وبذلك أصبحت نسبة هذه الأخيرة $\frac{4}{16}$ ، وبدأت النسبة العامة في الحقل من الشكل (9:3:4) بدلاً من النسبة (9:3:1)، هذا الأمر يدل على تغلب النزعة الجنسية المؤنثة (هرمونياً) على النزعة الجنسية المذكرة لدى عقم الطرفين في نبات الذرة (المذكر والمؤنث).

2-6 المورثات وتحديد الجنس في البريونيا:

نميز نوعين من نبات البريونيا *Bryonia* التابع للفصيلة القرعية *Cucurbitaceae* والذي يستعمل في المجال الطبي وهما: أحادي المسكن *B.alba* وثنائي المسكن *B.dioica* (شكل 5-6).



B



A

الشكل (5-6) نبات البريونيا

A : *B.dioica* ، B : *B.alba*

لقد تمكن كورنس Correns من اكتشاف دور المورثات في تحديد الجنس وذلك من خلال مجموعة من الهجونات التي أجراها بين هذين النوعين ربطاً

مع تماثل المورثات المسؤولة عن تحديد الجنس عنده. وفيما يلي نستعرض الهجونات الثلاث الرئيسية:

♀ ♂

$$♀ \% 50 + ♂ \% 50 \leftarrow B.dioica \times B.dioica - 1$$

$$♀ \% 50 + ♂ \% 50 \leftarrow B.alba \times B.dioica - 2$$

$$♀ \% 100 \leftarrow B.dioica \times B.alba - 3$$

إن البريونيا ثنائي المسكن عبارة عن نباتين مستقلين أحدهما يحمل الأعضاء المؤنثة والثاني يحمل الأعضاء المذكرة. أما البريونيا أحادي المسكن (الأبيض B . alba) فإنه نبات واحد يحمل الأعضاء المذكرة والمؤنثة معاً. وانطلاقاً من تهجينات كورنس السابقة نستنتج أن النبات المذكر من البريونيا ثنائي المسكن غير متماثل بذات المورثة المسؤولة عن تحديد الجنس وهي (Mm) والنبات المؤنث متماثل بذات المورثة أي (mm)، أما البريونيا أحادي المسكن فلا يحمل إلا شفعاً مورثياً واحداً متماثلاً وهو (mm). ومن ذلك نستطيع إعادة تهجين كورنس السابقة وفقاً لما يأتي:

♀ ♂

$$♀ mm \% 50 + ♂ Mm \% 50 \leftarrow mm \times Mm - 1$$

$$♀ mm \% 50 + ♂ Mm \% 50 \leftarrow mm \times Mm - 2$$

$$♀ mm \% 100 \leftarrow mm \times mm - 3$$

3-6 المورثات وتحديد الجنس في قثاء الحمار:

ينتمي نبات القثاء البري أو قثاء الحمار *Ecbalium elaterium* إلى الفصيلة القرعية ويضم نباتات مذكرة ومؤنثة وخنثوية، وبآلاتي يضم نباتات أحادية المسكن. لقد أشار الباحث فرناندو غالان إلى أن تحديد النسل عند القثاء يخضع لسلسلة مكونة من ثلاث صنويات (أليات) عائدة لمورثة واحدة (a) وهي (a^D) تحدد الذكورة، (a^d) تحدد الأنوثة، (a⁺) تحدد الخنث. أما العلاقة فيما بين هذه الصنويات فهي من الشكل :

$$a^D > a^+ > a^d$$

أي أن صنوي الذكورة يؤثر على الصنوبين الآخرين وصنوي الخنثة يسيطر على صنوي الأنوثة التي تبدو بحالة متتحة تماماً. ونظراً لوجود ثلاثة صنويات فإننا نستطيع تسجيل خمسة أنماط مورثية وهي كآلاتي:

- يتحدد النبات المذكر بالنمطين المورثتين $a^D a^+$, $a^D a^d$ الذي يحمل الأزهار المذكرة حصراً.
 - يتحدد النبات المؤنث بالنمط المورثي الوحيد وهو $a^d a^d$ يحمل الأزهار المؤنثة حصراً.
 - يتحدد النبات الخنثوي بالنمطين المورثتين $a^+ a^+$, $a^+ a^d$ الذي يحمل الثمرة الناتجة عن الإلقاح.
- وتجدر الإشارة إلى أنه لا يمكن مشاهدة نباتات مذكرة متماثلة الأعراس من الشكل $a^D a^D$ لأنها لا تنتج إلا من تلقيح نباتات مذكرة حصراً وهذا غير ممكن (شكل 6-6).



الشكل (6-6)

المورثات وتحديد الجنس في نبات قثاء الحمار (الشرح في النص).

4-6 المورثات وتحديد الجنس في نبات الخروع Ricinus:

يتميز هذا النبات بوجود أفراد ذات نورات حاملة لأزهار مؤنثة فقط وهي متماثلة بالمورثة (mm)، وأفراد حاملة لأزهار مذكرة ومؤنثة معاً وهي: إما غير متماثلة بالمورثة المسيطرة (Mm) أو متماثلة بها (MM). وللحصول على أفراد مؤنثة متماثلة بالمورثات المتنحية (mm) لابد من تهجين (Mm مع mm).

5-6 المورثات وتحديد الجنس في البريمولا Primula:

تتصف أنواع هذا الجنس بوجود نمطين من الأزهار: الأول تتميز فيه الزهرة بمدقات قصيرة الأقلام مسيطرة نمطها المورثي (S_s) تعطي نمطين من الأعراس المؤنثة وهما: (S) و (s)، وأسديتها طويلة تعطي نمطا واحداً من الأعراس المذكرة (S).

والنمط الثاني من الأزهار يتميز بمدقات طويلة الأقلام متنحية نمطها المورثي (ss) تعطي نمطا واحداً من الأعراس وهو (s) وأسديتها قصيرة تعطي نمطا واحداً أيضاً من الأعراس المذكرة وهو (s) (شكل 6-7).

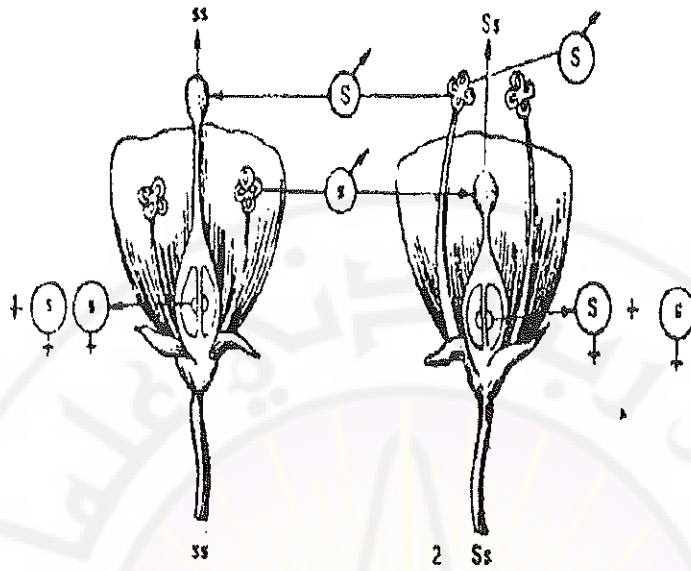
إن الإلقاح في هذا الجنس لا يمكن أن يحصل ذاتياً نظراً لعدم التوافق الشكلي وبذلك لا يحصل التلقيح إلا بين السداة القصيرة للزهرة الأولى مع القلم القصير للزهرة الثانية وبالعكس (شكل 6-8).

هذه الظاهرة تسهم في منع الإلقاح الذاتي للأزهار الخنثوية والتي تتم مكافحتها عند معظم نباتات مغلفات البذور وبطرق متنوعة.



الشكل (6-7)

في الأعلى نبات البريمولا منظر عام، في الأسفل زهرتان للبريمولا الأولى طويلة الأقسام،
والثانية طويلة الأسدية.



الشكل (8-6)

مخطط التآبير التصالبي في نبات البريمولا بين زهرتين الأولى طويلة القلم نمطها المورثي (ss) والثانية قصيرة القلم نمطها المورثي (Ss).



الفصل السابع

الصبغيات وتحديد الجنس والخث في النباتات

لقد لاحظنا أن معظم النباتات الراقية من مغلفات البذور خنثوية الأزهار، أي أن أعضاء التذكير والتأنيث تتوضعان على زهرة واحدة. وبذلك لا يمكن تمييز النمو الشكلي والوظيفي للجنسين المذكر والمؤنث إلا في مراحل تمايز الخلايا الجنسية وتشكل الأعراس. ومع ذلك نصادف حوالي 50% من النباتات الراقية تنتمي إلى ثنائية المسكن أي أن الأزهار المذكرة تتوضع على نبات والأزهار المؤنثة تتوضع على نبات آخر، وبذلك يمكن ملاحظة الشكلية الجنسية بوضوح. من ضمن هذه المجموعات النباتية نصادف النماذج والأنواع ذات القيمة الاقتصادية الجيدة مثل: العنب *Vitis vinifera* والقنب *Cannabis sativa* وحشيشة الدينار *Humulus lupulus* والهليون *Asparagus officinalis* والبطيخ *Carica papaya* وغيرها كثير.

7-1 الصبغيات وتحديد الجنس في السفيروكاربوس :

لقد تم اكتشاف العلاقة بين الجنسين المذكر والمؤنث من جهة والصبغيات من جهة أخرى في النباتات بوقت متأخر مقارنة مع هذا الاكتشاف في الحيوانات. وتمكن الباحث آلين Allen عام 1917 من اكتشاف الصبغيات الجنسية لأول مرة في نبات السفيروكاربوس *Sphaerocarpus* من صف الكبديات *Hepaticopsida* العائد لشعبة النبات الطحلبية (البريويات *Bryophyta*).

يعيش هذا النبات (كما في باقي البريويات) بشكله العروسي (In) حيث نصادف مشرتين عروسييتين (نباتين عروسيين *Gametophyte*) منفصلتين الأولى مذكرة تحمل المناطق والثانية مؤنثة تحمل الأرحام، وبعد الإلقاح يتشكل النبات

البوغي Sporophyte (2n) الذي يحمل الأبواغ Spores (1n) نتيجة للانقسام المصنف. وبإنتاش الأبواغ تتشكل مشرات عروسية مذكرة ومؤنثة بنسبة 50% لكل منها.

لقد لاحظ آلين أن المشرة العروسية المذكرة تضم (7) صبغات جسمية (A) Autosomes وصبغي نقطي صغير وهو الصبغي الجنسي (Y)، والمشرة العروسية المؤنثة تضم (7) صبغيات جسمية وصبغي كبير وهو الصبغي الجنسي (X).

وبعد الإلقاح تتشافع الصبغيات الجسمية السبعة الواردة من الأب والأم إلى البيضة الملقحة وتبقى الصبغيات الجنسية (YX) فيها بدون تشافع وبعد ذلك تعاني البيضة الملقحة من الانقسام المنصف لتعطي أربع أبواغ اثنتان مع الصبغي (X) واثنان مع الصبغي (Y) إضافة إلى (7) صبغيات جسمية في كل منها (شكل 1-7)، وبالإنتاش تتشكل من جديد المشرات العروسية المذكرة والمؤنثة، ويمكن توضيح ذلك من خلال المخطط الآتي :

$$(14A. + XY) \leftarrow (7A. + Y) \times (7A. + X)$$

مشرة (أعراس) مؤنثة 1n مشرة (أعراس) مذكرة 1n بيضة ملقحة 2n

$$2(7A. + Y) + 2(7A. + X) \leftarrow \text{انقسام منصف}$$

50% بوغة (مشرة) مؤنثة 50% بوغة (مشرة) مذكرة

ومن الدراسات المتنوعة التي تناولت هذا الجنس أصبح واضحاً أن الصبغي (Y) يحدد النزعة المذكرة والصبغي (X) يحدد النزعة المؤنثة للنبات.



الشكل (1-7)

صبغيات السفيروكارپوس $1n=8$ $(7A+x), (7A+y)$

2-7 الصبغيات وتحديد الجنس في النباتات الراقية:

لقد اكتشفت الصبغيات الجنسية في بداية العشرينات في بعض النباتات الراقية الزهرية، وبخاصة في القنب والحماض والهليون والميلاندريوم وغيرها من الأنواع العائدة إلى نحو (25 فصيلة و 70 نوعاً) من مغلفات البذور. وقد تميزت الصبغيات الجنسية بوجود شفع متماثل (XX) يدل على الأنثى وشفع غير متماثل (XY) يدل على الذكر وذلك كما يلي:

- القنب *Cannabis sativa*
 $(2n = 20(18 + XX \text{ ♀}, 18 + XY \text{ ♂}))$
- الحماض *Rumex angiocarpus*
 $(2n = 14(12 + XX \text{ ♀}, 12 + XY \text{ ♂}))$

- الهليون *Asparagus officinalis* ($2n = 20(18+XX \text{♀}, 18+XY \text{♂})$)

- الميلانديريوم *Melandrium album* ($2n = 24 (22+XX \text{♀}, 22+XY \text{♂})$)

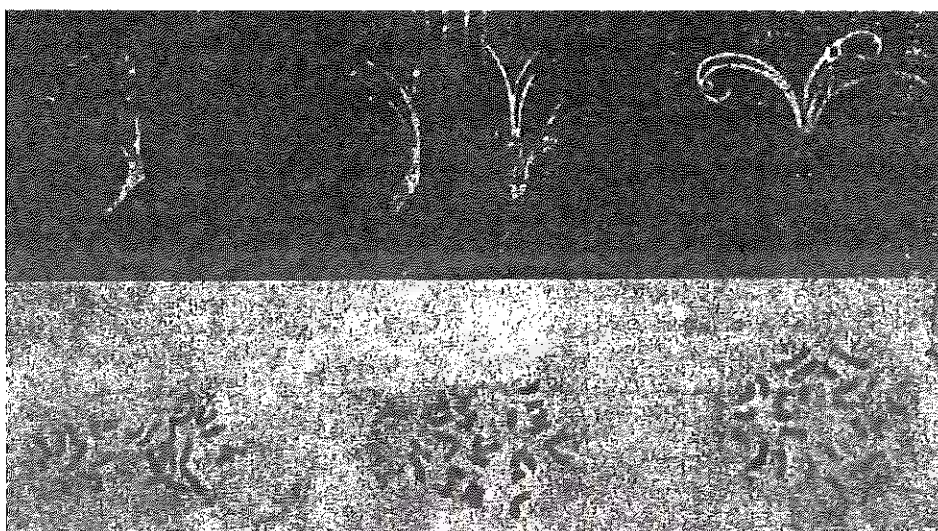
1-2-7 الصبغيات الجنسية في الميلانديريوم :

ينتمي الميلانديريوم (القرنفل البري) إلى الفصيلة القرنفلية Caryophyllaceae (شكل 2-7)، وقد درست الصبغيات الجنسية فيه بتعمق شديد، حيث أوضح الباحث Westergaard 1958 أن العدد الصبغي في النبات المذكر من الشكل $(22A.+XY)$ أو $(22A.+XXY)$ ، والعدد الصبغي في النبات المؤنث من الشكل $(22A.+XX)$ (شكل 3-7).



الشكل (2-7)

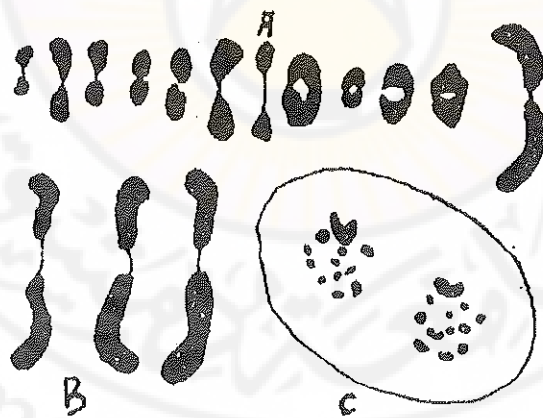
منظر لنبات الميلانديريوم من الفصيلة القرنفلية



الشكل (3-7)

صبغيات الميلاندريوم للنبات المذكر وللنبات المؤنث

ومن دراسة الصبغيات الجنسية والجسمية في الانقسام المنصف يبدو الصبغي (Y) أكبر حجماً من الصبغي (X) وهذا مخالف لما هو عليه في الإنسان (7-4).



الشكل (4-7)

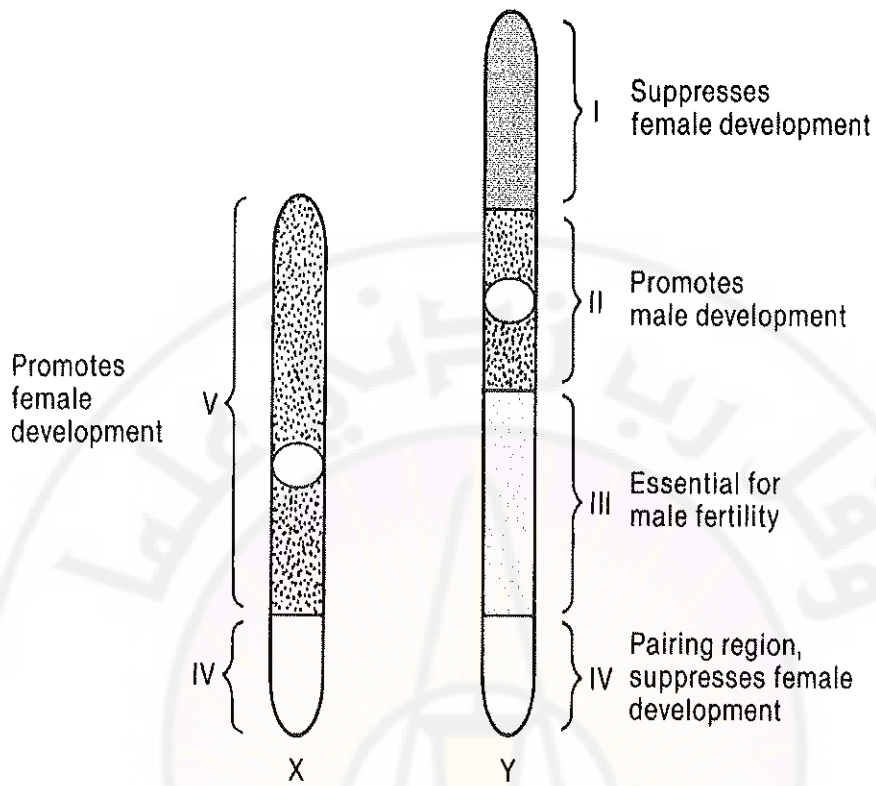
صبغيات الميلاندريوم في حالة الانقسام المنصف مع توضيح شكل الصبغيات الجنسية x,y.

تضم الصبغيات الجنسية في نبات الميلانديوم مجموعة من المورثات المسؤولة عن كثير من الصفات وبخاصة منها الذكورة والأنوثة. وقد تم تقسيم الصبغيات الجنسيان (XY) إلى خمسة مناطق وذلك بدراسات ويسترغارد باستعمال ظاهرة التعدد الصبغي والأشعة على النبات وذلك كما يلي:

- المنطقة I تقع تشكيل الأزهار المؤنثة.
 - المنطقة II تحت على تشكيل الأزهار المذكرة.
 - المنطقة III أساسية للإخصاب الذكري.
 - المنطقة IV تحقق تشافع الصبغين XY كونها متشابهة عندهما.
 - المنطقة V منطقة منشطة لتشكيل الأزهار المؤنثة والتمايز الجنسي.
- إن المناطق I ، II ، III خاصة بالصبغي Y وتنتقل مورثاتها عن طريقه فقط، والمنطقة V خاصة بالصبغي X وتنتقل مورثاتها عن طريقه فقط، أما المنطقة IV فهي خاصة بالصبغيين X, Y معاً وتنتقل مورثاتها عن طريق X أو عن طريق Y أو عن طريقهما معاً بفضل العبور (شكل 5-7).

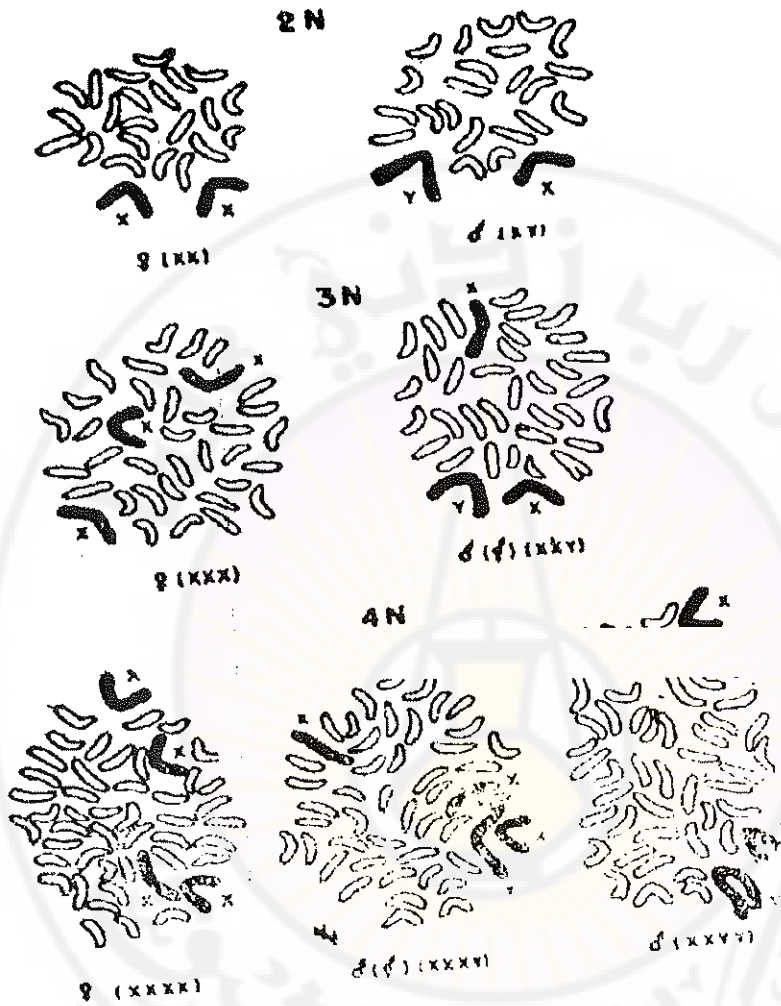
2-2-7 الخنث الناجم عن الصبغيات الجنسية في الميلانديوم :

من الدراسات المختلفة على صبغيات الميلانديوم وبخاصة على مضاعفات الصيغة الصبغية (4n,3n) تبين أن الصبغي الجنسي (Y) يحدد النزعة المذكرة وذلك بوجود ثلاث صبغيات جنسية مؤنثة (X). أما إذا وجد الصبغي (Y) مع أربعة صبغيات (X) أي نسبة $4 = \frac{4}{1} = \frac{X}{Y}$ فإن النبات يتحول من الذكورة إلى الخنث (أي تتشكل أزهار خنثى) Hermaphrodite (شكل 6-7).



الشكل (5-7)

المخطط العائد لبنية الصبغيات الجنسية (y x) في الميلانديوم.



الشكل (6-7)

صبغيات الميلانديوم في حال التضاعفات الصبغية وتشكل حالة الخنث بزيادة عدد الصبغيات (X).

والجدول الآتي يوضح حالات الذكورة والأنوثة والخنوثة في نبات الميلانديوم:

جنس النبات	النسبة $\frac{X}{Y}$	الصيغة الصبغية للنباتات بوجود الصبغيات الجنسية والجسمية
مؤنث	/	2A.+XX
مذكر	$0.5 = \frac{1}{2}$	2A.+XYY
مذكر مذكر	$1 = \frac{1}{1}$ $1 = \frac{2}{2}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2A.+XY \\ 3A.+XY \\ 4A.+XY \\ 4A.+XXYY \end{array} \right.$
مذكر	$1.5 = \frac{3}{2}$	$\left\{ \begin{array}{l} 4A.+XXXXYY \end{array} \right.$
مذكر	$2 = \frac{2}{1}$ $2 = \frac{4}{2}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2A.+XXY \\ 3A.+XXY \\ 4A.+XXY \\ 4A.+XXXXYY \end{array} \right.$
مذكر مع إمكانية ظهور أزهار خنثوية في حالات مستقلة	$3 = \frac{3}{1}$	$\begin{array}{l} 3A.+XXXY \\ 4A.+XXXY \end{array}$
(تحول الزهرة المذكرة إلى خنثوية) خنثى حتماً	$4 = \frac{4}{1}$	4A.+XXXXY

7-3 الخنث في النباتات الراقية ومقاومة الإلقاح الذاتي:

يتحقق التكاثر بين النباتات ذات الأزهار الخنثوية حسب مبدأ الإلقاح الحر، وبذلك تنشأ الأنواع البعيدة عن الإلقاح الذاتي الذي يؤدي إلى الكساد والخمول في الأنسال الناتجة.

وبشكل عام وحسب نظام التكاثر الجنسي في النباتات نميز مجموعتين رئيسيتين:

1- نباتات ذاتية الإلقاح مثل القمح والشوفان والشعير و البازل و القطن و البندورة وغيرها، وفيها يحصل الإلقاح المضاعف من اندماج نواة حبة الطلع بنواة البويضة العائدتين للنبات نفسه في الشروط الطبيعية، أو أن نواة البويضة لنبات أول تتلقى حبة طلع غريبة من نبات ثان بسبب عرقلة تشكل حبة طلع النبات الأول أو عرقلة تطور مآبره.

2- نباتات تصالبية الإلقاح مثل الذرة والجودار والخردل والشمندر السكري والجزر والبرسيم وغيرها، وفيها نجد أن حب الطلع إما أنه لا ينمو على ميسم النبات نفسه أو أنه يعطي أنابيب إلقاحية صغيرة لا تتمكن من النفوذ عبر نسيج الميسم والقلم وأحياناً تنفذ الأنابيب الإلقاحية من خلال نسج المدقة لكنها تنمو ببطء شديد فلا تتمكن من تقديم النوى المذكرة الإلقاحية، وإذا حصل الإلقاح الذاتي في النباتات التصالبية فإن النسل سيكون ضعيفاً وقليل القدرة على الحياة والإنتاجية.

لقد تمت دراسة ظاهرة عدم التوافق Incompatibility بين الأعراس المذكرة والمؤنثة في بعض أجناس الفصيلة الباذنجانية مثل التبغ Nicotiana والبيتونيا Petunia والبندورة وغيرها وسميت بنموذج التبغ. ويتجلى عدم التوافق العروسي بوجود مورثة العقم (Sterility) والتي تمتلك أربعة صنويات وهي (S_1, S_2, S_3, S_4) وذلك في كل من المبيض وحب الطلع. وتتجلى آلية عمل هذه الصنويات بأن حبات الطلع المالكة لصنوي ما لا تنمو على مياسم المدقة

التي يحمل مبيضها الصنوي ذاته. فمثلاً لا يمكن لحبة الطلع المألقة للصنوي (S_1) والصنوي (S_2) من النمو على الميسم الذي يحوي مبيض النمط المورثي (S_1S_2)، في حين تستطيع هذه الحبات من النمو على المبيض حامل النمط المورثي (S_3S_4) وغيرها. وبذلك نستطيع تمييز ثلاثة أنماط من نمو وعدم نمو حبات الطلع وهي:

- عدم نمو كلي لحبات الطلع على المياسم مثل ($S_1S_2 \text{♀} \times S_1S_2 \text{♂}$)
 - نمو كلي لحبات الطلع على المياسم مثل ($S_3S_4 \text{♀} \times S_1S_2 \text{♂}$)
 - نمو جزئي لحبات الطلع على المياسم مثل ($S_1S_3 \text{♀} \times S_1S_2 \text{♂}$)
- حيث يمكن تسميتها: عقم كلي، إخصاب كلي، عقم جزئي على الترتيب (شكل 7-7).

وإذا علمنا أن الأنماط المورثية الأربع الحاملة لصنويات العقم الذاتي تتوضع في ست احتمالات عند كل من مولدات حبات الطلع و مولدات الكيس الجنيني في البويضة وهي:

$$S_3S_4, S_2S_4, S_2S_3, S_1S_4, S_1S_3, S_1S_2 \text{ ♂}$$

$$S_3S_4, S_2S_4, S_2S_3, S_1S_4, S_1S_3, S_1S_2 \text{ ♀}$$

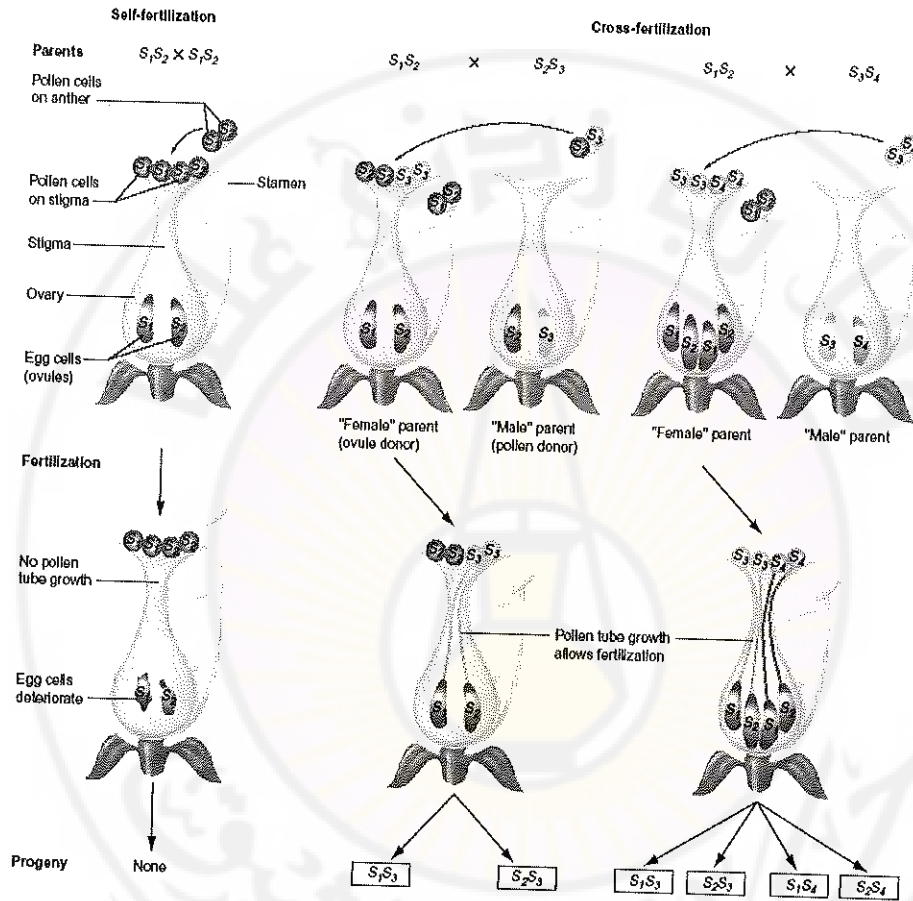
فإن احتمال التلاقي بين الأعراس المذكورة والمؤنثة الناجمة عن هذه الأنماط المورثية تنحصر في الجدول الآتي:

♂/♀	S ₁ S ₂	S ₁ S ₃	S ₁ S ₄	S ₂ S ₃	S ₂ S ₄	S ₃ S ₄
S ₁ S ₂	عقم كلي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم جزئي	إخصاب كلي
S ₁ S ₃	عقم جزئي	عقم كلي	عقم جزئي	عقم جزئي	إخصاب كلي	عقم جزئي
S ₁ S ₄	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم كلي	إخصاب كلي	عقم جزئي	عقم جزئي
S ₂ S ₃	عقم جزئي	عقم جزئي	إخصاب كلي	عقم كلي	عقم جزئي	عقم جزئي
S ₂ S ₄	عقم جزئي	إخصاب كلي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم كلي	عقم جزئي
S ₃ S ₄	إخصاب كلي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم جزئي	عقم كلي

من هذا الجدول يبدو واضحاً أن جميع احتمالات الإخصاب والعقم الموجودة في الطبيعة لدى تلاقي أعراس مذكرة ومؤنثة حاملة لصنويات مورثة العقم الذاتي (S₄, S₃, S₂, S₁) ستكون حسب العلاقة الرقمية الآتية: 6/عقم كلي + 6/إخصاب كلي + 24/عقم جزئي (أو إخصاب جزئي). وهذه الحالة تعد من إحدى أهم الحالات المورثية التي تمنع الإلقاح الذاتي في النباتات الخنثوية وبالآتي تمنع من انتشار الخمول والكساد في الأجيال الناتجة .

ونضيف إلى ذلك ما ذكرنا سابقاً من وجود ظاهرة عدم توافق شكلي Heteromorphe عند نبات البريمولا (ومثله عند بعض النباتات مثل الخردل

والكتان وغيرها) حيث يتم منع الإلقاح الذاتي بسبب عدم إلقاح حبات طلع زهرة طويلة الأسدية لمياسمها التي تتميز بالقلم القصير.



الشكل (7-7)

مورثات العقم الذاتي S وصنوياتها الأربع S_1, S_2, S_3, S_4 وحالات العقم الكلي والعقم الجزئي والاختصاص الكلي.

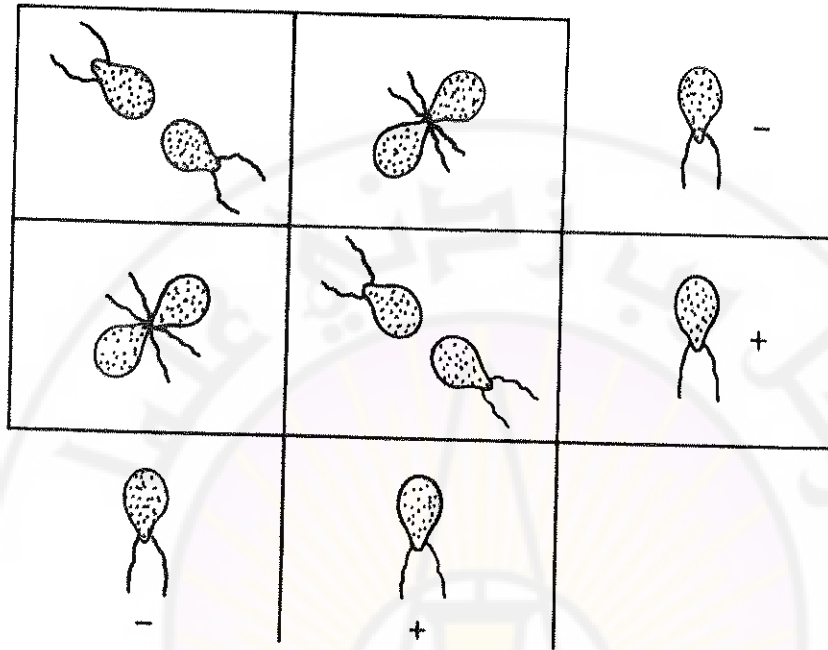
7-4 الجنس النسبي في الأحياء الدنيا:

لا يمكن تمييز جنسين واضحين مذكر ومؤنث عند معظم الأحياء الدنيا مثل الطحالب والفطريات والجراثيم، ولكن توجد أشكال جنسية مختلفة لها القدرة على الإسهام بشكل أو بآخر في العملية الجنسية ضمن شروط محددة. فقد تمكن الباحث هارتمان Hartman بدراساته على طحلب الكلاميدوموناس Chlamydomonas (وحيد خلية من الطحالب الخضراء) من اكتشاف ظاهرة الجنس النسبي، وهكذا لا يكون تلاقي الخلايا خلال التزاوج فوضوياً كما يبدو لأول وهلة، وإنما تخضع الأفراد المتزاوجة (1n) والمتشابهة شكلياً إلى تمايز واختلاف فيزيولوجي ووراثي وجنسي حيث تعرف إحداها بالمذكورة والثانية بالمؤنثة تحت مفهوم الجنس النسبي لذلك رمز لها بالإشارتين (+) ، (-).

وبشكل آخر لا يمكن للخليتين من هذه الطحالب أن تتزاوجا فيما بينها إذا كانتا تحملان الإشارة + (+ ، +) وكذلك الإشارة - (- ، -) ولكن الخليتين المختلفتين بالإشارات (- ، +) تتزاوجا لتشكلا بيضة ملفحة (2n) سرعان ما تنقسم بالمنصف لتعطي خليتين (+) وخليتين (-) أي 50% ذكور و50% إناث (شكل 7-8).

تشير الدراسات إلى أن الخلايا المتزاوجة تتميز بنزعتها الجنسية الخاصة وهي تتفاوت بين القوة الشديدة والضعف الشديد، وغالباً ما يكون أحد الأعراس (الخلايا) قوياً والعروس الثاني ضعيفاً. وفيما بعد اكتشف الباحث مويس Moewis وجود أنزيمات جنسية في أعراس كل جنس، وأشار إلى أن الفروق الجنسية بينهما مرتبطة بتأثير مواد هرمونية خاصة، وكل مادة من هذه المواد تملك تأثيراً مخالفاً للأول (باتجاه معين). فبعض هذه الهرمونات يؤثر على تزاوج الأعراس وبعضها يؤثر على تحديد الجنس مذكراً أو مؤنثاً،

وبعضها الآخر يحث على عرقلة التزاوج وكل هذه الهرمونات تخضع لإشراف مورثي.



الشكل (7-8)

حالات التزاوج وعدم التزاوج بين خلايا طحلب الكلاميديوموناس

كذلك الحال بالنسبة للخمائر (فطريات زقية عارية وحيدة الخلية)، فقد تبين وجود خلايا (+) و (-) تتزاوج فيما بينها في حالة التخالف فقط (مشرات متخالفة) عكس التماثل (+، +) (-، -) (مشرات متماثلة).

أما في الفطريات الدعامية Basidiomycetes فنلاحظ وجود أربعة أشكال جنسية تخضع لإشراف شفعين من المورثات (Aa)، (Bb) وتكون الصيغة الصبغية المضاعفة للجسم الثمري من الشكل AaBb.

ولدى الانقسام المنصف تتشكل أربع أبواغ أحادية الصيغة الصبغية وهي (ab, aB, Ab, AB) ومن انتاشها تتشكل المشيعة الأحادية المناسبة. أما الجسم الثمري فيتشكل بتزاوج مشيجتين أحاديتين يفترض أن تحمل كل منهما كلا شفعي المورثات. فمثلاً تشكل المشيعة (AB) جسماً ثمرياً مع المشيعة (ab) حصراً، والمشيعة (Ab) تشكل جسماً ثمرياً مع المشيعة (aB) حصراً وبالنتيجة تكون صيغة الجسم الثمري من النمط ($AaBb$) وستكون لنا دراسة لاحقة للجنس النسبي في الجراثيم.

الباب الرابع

النظم الوراثية في الأحياء الدقيقة

الفصل الثامن: المظاهر الوراثية في الفطريات.

الفصل التاسع: المظاهر الوراثية في الفيروسات.

الفصل العاشر: المظاهر الوراثية في الجراثيم.





النظم الوراثية في الأحياء الدقيقة

إن إقامة التجارب على النباتات والحيوانات الراقية يحتاج إلى إخضاع الآلاف من الأفراد لهذه التجارب للوصول إلى نتائج مقبولة، وهذا الأمر يبدو صعباً لدرجة كبيرة. إضافة إلى ذلك فإن التحليل الوراثي للطفرات ومتابعة نواتج التهجين والأفراد المؤشبة Recombination من حيث أنماطها الشكلية في الأحياء الراقية، لا يتحقق من خلال منتجات الانقسام المنصف أحادية الصيغة الصبغية والمتمثلة بالأعراس المذكرة والمؤنثة. وإنما تتم المتابعة في نواتج إلقاح هذه الأعراس المتمثلة بالبيضة الملقحة ثنائية الصيغة الصبغية، وما ينتج عن انقساماتها الجينية من كائنات متعضية. من ذلك نجد أن اكتشاف الطفرات المتنحية (aadd,aabb,dd,bb,aa...الخ) لا يتحقق في الكائنات الراقية إلا بعد مرور أجيال عديدة. الأمر الذي يحتاج لوقت طويل ومال وفير وجهد جهيد.

لقد تمكن الباحثون من متابعة دراسة الآليات الوراثية على جميع المستويات وبخاصة الجزيئي بفضل اللجوء إلى الأحياء الدقيقة Microorganisms في الدراسات الوراثية، وذلك لأسباب عديدة وواضحة منها:

1- إمكانية إخضاع مئات الآلاف من هذه الأحياء للدراسات الوراثية نظراً لسهولة إكثارها والحصول عليها بوقت قليل، وباستعمال أجهزة مخبرية بسيطة بعيدة عن الحقل ومشاكله الكثيرة.

2- تتميز أجسام الأحياء الدقيقة بكونها أحادية الصيغة الصبغية (1n) في كل من الأعراس والكائن، ولا نشاهد الصيغة المضاعفة (2n) إلا في البيضة الملقحة التي سرعان ما تدخل بالانقسام المنصف لإعطاء الصيغة (1n) من

جديد. هذه الميزة تسمح بمتابعة الطفرات وغيرها بسهولة ويسر لعدم وجود غطاء عليها من قبل المورثات المسيطرة (مثلاً يكون الكائن إما a أو A).
3- يمكن النظر إلى كل كائن من الأحياء الدقيقة على أنه مخبر كيميائي حيوي مستقل، تتحقق فيه جميع فعاليات الحياة وتركيب المادة الحية بإشراف مورثات حقيقية وفعالة.

وبفضل هذه الدراسات على الأحياء الدقيقة تم تحديد دور الـ (DNA) كمادة وراثية. وتوضحت معالم البنية الدقيقة للمورثات ومبادئ تنظيم عملها كما رسمت الخطوط العريضة للشفرة الوراثية واكتشفت الآليات الجزيئية لظواهر النسخ والتأشيب والتحول وإطفرار الـ (DNA).... الخ. كما ظهرت فيما بعد علوم بيولوجية حديثة مثل:

البيولوجيا الجزيئية والفيروسية والطبية والتقانة الحيوية، إضافة إلى التلاعب بالمورثات ومنازلتها manipulation ونقلها وزرعها، كل ذلك بفضل الهندسة الوراثية التي اعتمدت أساساً على الأحياء الدقيقة.

وفيما بعد سارت الخطوات باتجاه الأحياء الدقيقة للإسهام في الدراسات الوراثية وبخاصة الجراثيم والطحالب الزرقاء المخضرة والفيروسات.

وسندرس في هذا الباب المظاهر الوراثية في كل من الفطريات والفيروسات والجراثيم بهدف الوصول إلى بداية طريق الهندسة الوراثية الواسع الذي سيكون محوراً لدراسات لاحقة.

الفصل الثامن

المظاهر الوراثية في الفطريات

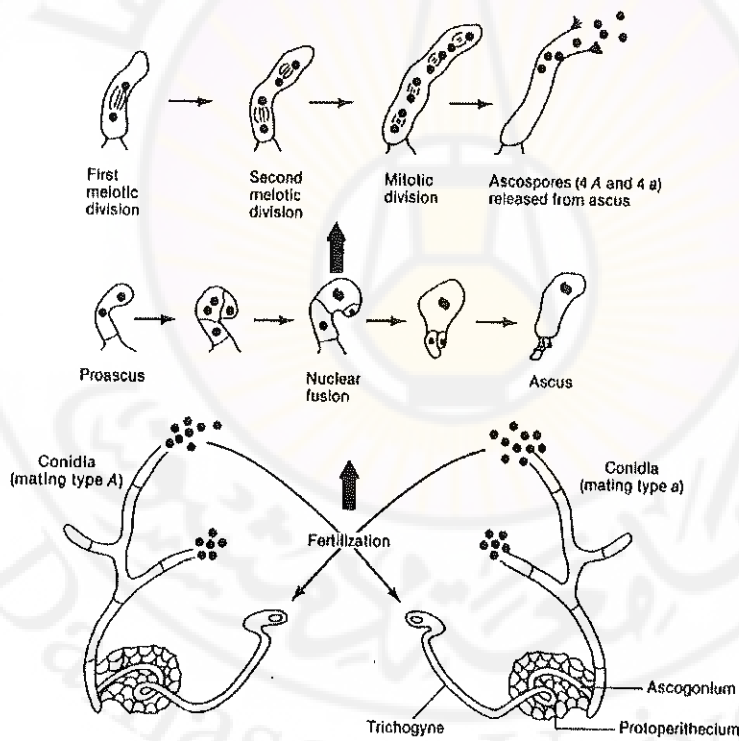
تعد الفطريات من النباتات حقيقيات النوى، فهي تتميز بوجود نوى عادية التعضي تشبه إلى حد كبير الخلايا النباتية الراقية، على الرغم من أن تفاصيل بنية النواة في الكثير من الفطريات يمكن أن تختلف بشكل واسع. وقد وصفت في الفطريات مراحل جنسية قريبة جداً من النباتات الراقية. فالمنتجات الأحادية للانقسام المنصف تبقى فترة طويلة مما يسمح بتحقيق التحليل الرباعي العروسي، وبآلاتي القيام بإحصاء أنماط ونسب الانفصال بشكل مباشر، وسنقوم بدراسة بعض المظاهر الوراثية في فطر النبروسبورا المشهور بكثرة الدراسات الوراثية عليه.

8-1 حلقة حياة فطر النبروسبورا:

يعد فطر النبروسبورا *Neurospora crassa* (عفن الخبز) من صف الزقيات Ascomycetes من أول الأحياء الدقيقة التي استعملت في الدراسات الوراثية، ويتكاثر بطريقتين جنسية ولا جنسية (شكل 8-1).

يتكون جسم الفطر في الحالة الإعاشية من مشيجة Mycelium متفرعة تعطي في أعلاها حاملات الأبواغ الكونيدية Conidiophores التي تحمل الأبواغ الكونيدية Conidiospores تتشكل نتيجة لانقسامات خيطية لخلايا المشيجة (1n). البوغة الناضجة ملونة سهلة الانفصال عن الخيوط Hyphae الحاملة لها، حيث تتناثر في الهواء وتنمو بسقوطها على الأرض في شروط مناسبة وجيدة لتعطي مشيجة جديدة مقسمة إلى خلايا متعددة النوى، وتضم كل نواة (7) صبغيات، وهذه هي حلقة التكاثر اللاجنسي.

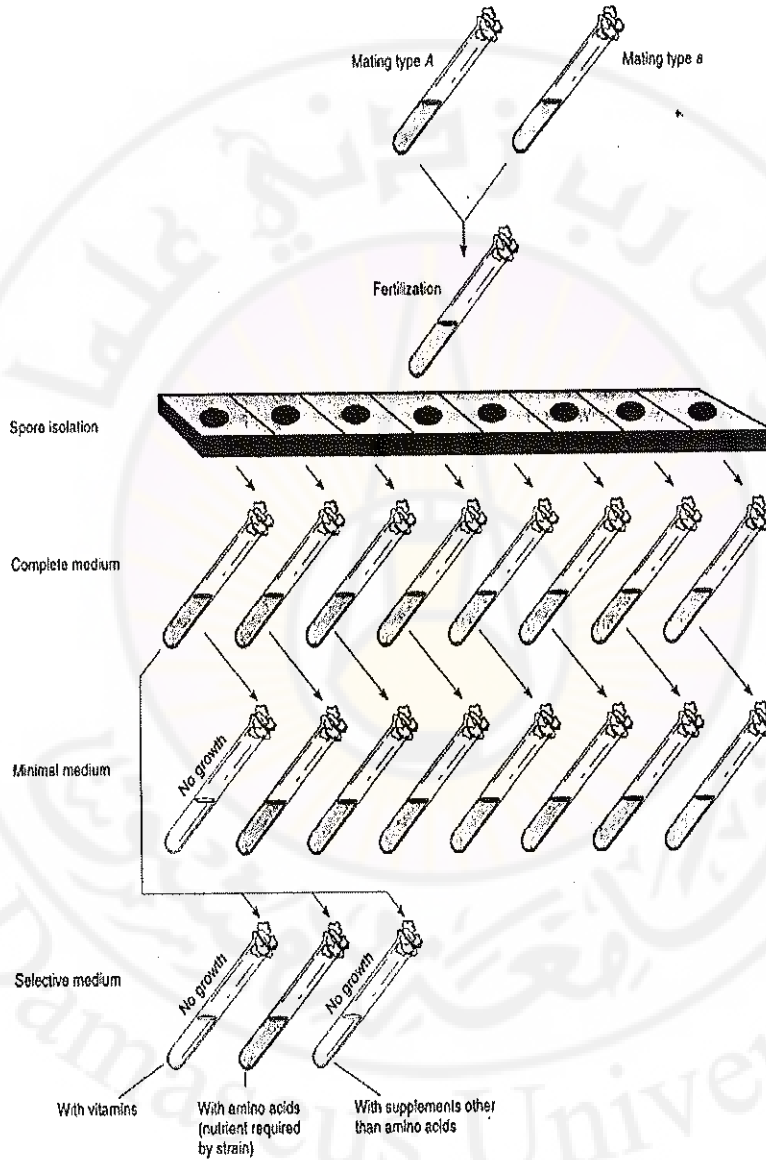
نصادف لدى التكاثر الجنسي نمطين من الخيوط: (A) و (a)، كما يشكل الفطر بوجوده على الوسط الغذائي عضو التأنيث أو المنسل الزقي Ascogonium من النمطين (A) و (a). ثم يحصل الإلقاح بشكل متعاكس أي أن عضو التأنيث (a) يتلقح بنطاف (A) وعضو التأنيث (A) يتلقح بنطاف (a) كون النيروسبورا متخالف المشرات Heterothallic، بالنتيجة تتشكل البيضة الملقحة من الاندماج النووي لتعطي فيما بعد الثمرة الزقية Ascocarp التي تضم مجموعة من الأكياس الزقية. تمر نواة كل كيس زقي (2n) بانقسام منصف لتتحول إلى أربع نوى (1n) يليه انقسام خيطي يتشكل في نهايته (8) أبواغ أحادية الصيغة الصبغية.



الشكل (1-8)

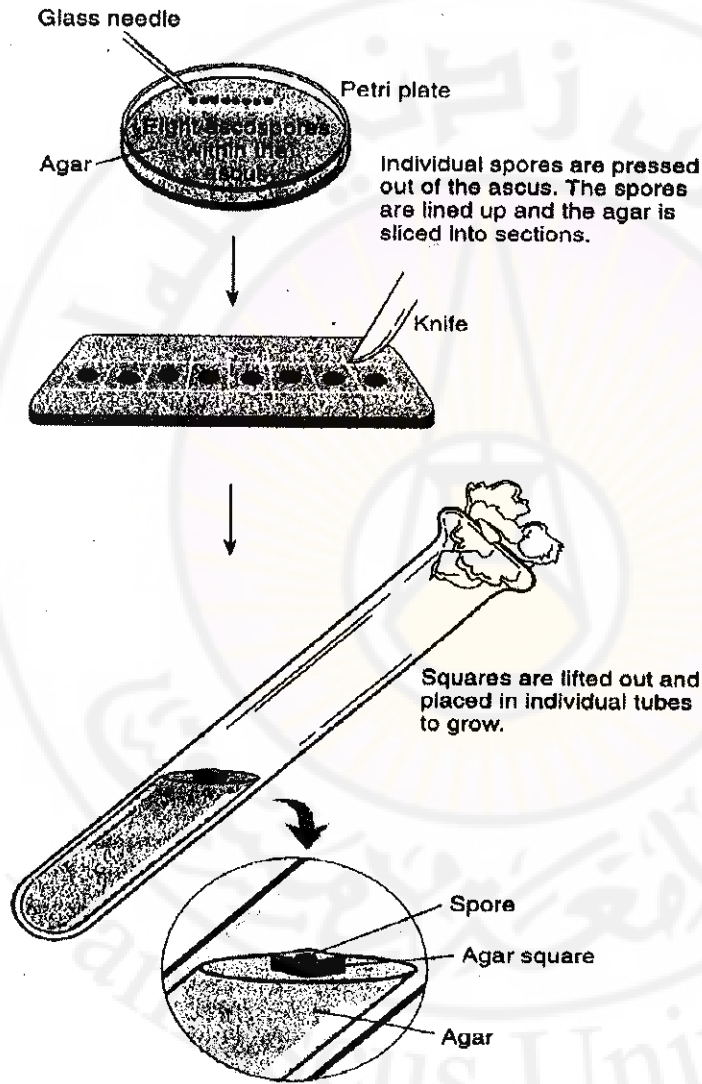
حلقة حياة فطر النيروسبورا التي تتضمن مرحلتين جنسية ولا جنسية.

لقد ازدهرت وراثثة الأحياء الدقيقة عام 1940، عندما تمكن بيدل وتاتوم من وضع الدراسات التطبيقية بهدف عزل الطفرات المحدثة على فطر النيروسيبورا وتحليلها وذلك بواسطة الأشعة (شكل 2-8).



الشكل (2-8) عزل الطفرات في فطر النيروسيبورا بعد التعريض للأشعة.

يمكن سحب الأبواغ من أكياسها بمساعدة وسائل التشريح المجهرية، ومن ثم وضعها في الأوساط المناسبة بنفس ترتيبها الخطي، وذلك لدراسة آلية انتاشها (شكل 3-8). إن تسلسل الأبواغ الثمانية خطياً داخل الكيس الزقي يكسبها أهمية وراثية خاصة لدى دراستها.



الشكل (3-8) تقانة عزل الأبواغ في النيروسبوراء.

8-2 الهجائن والتحليل الوراثي في النبروسبور:

لدراسة الآلية الصبغية التهجينية في فطر النبروسبور نفترض أن البيضة الملقحة Zygote الناجمة عن خيطين غير متماثلين تضم النمط المورثي (a^+a) بحيث يحدد الصنوي المسيطر (a^+) صفة البوغة الملونة والصنوي المتنحي (a) البوغة غير الملونة. وبالاتقسام المنصف لهذه البيضة الملقحة نميز حالتين:

8-2-1 الانفصال في الاتقسام المنصف الأول First Division :Segregation I

يرمز لهذه الحالة بـ (FDS) وهذا يعني أن الصنوي (a^+) ينفصل عن الصنوي (a) في الطور الثالث I ، وبآتي يتشكل في الطور الرابع I ($2a^+ : 2a$) وهذا ما يسمى بالانفصال المبكر (في I من المنصف). وبالاتقسام الخيطي يتشكل لدينا كيس زقي مكون من (4:4) وذلك من نموذجين هما: إما ($a^+a^+a^+a^+aaaa$) أو ($aaaaa^+a^+a^+a^+$). وبالرجوع إلى التفسير الصبغي نجد أنه لم يحصل عبور بين الموقع المورثي (a^+a) والجزئي المركزي وذلك في مرحلة الخيوط الأربعة، أي أن هذه الأكياس أبوية غير عبورية (شكل 8-4).

8-2-2 الانفصال في الاتقسام المنصف الثاني Second Division II :Segregation

يرمز لهذه الحالة بـ (SDS) وهذا يعني أن الصنوي (a^+) لا ينفصل عن الصنوي (a) في الطور الثالث I ، وفي الطور الرابع I يبقى الصبغيان المرتبطان بالجزئي المركزي حاملين للصنويين (a^+) و (a) أي أنهما لم ينفصلا في الاتقسام I .

ويحصل انفصال كل من (a^+) عن (a) في الانقسام II ليتشكل لدينا في نهاية طور الرابع II إما ($1:1:1:1$) بشكلين هما ($a^+ : a : a^+ : a$) و ($a : a^+ : a : a^+$) أو ($1:2:1$) بشكلين هما ($a^+ : 2a : a^+$) و ($a : 2a^+ : a$)، حيث يحصل انفصال بين (a^+) و (a) وهذا ما يسمى الانفصال المتأخر (في II من المنصف) وبالاتقسام الخيطي يتشكل لدينا أكياس زقية من الشكل ($2:2:2:2$) أو ($2:4:2$) وذلك من أربع نماذج هي:

$$2:2:2:2 \rightarrow (aaa^+a^+aaa^+a^+) \text{ أو } (a^+a^+aaa^+a^+aa)$$

$$2:4:2 \rightarrow (aaa^+a^+a^+a^+aa) \text{ أو } (a^+a^+aaaaa^+a^+)$$

بالرجوع إلى التفسير الصبغي نجد أنه حصل عبور بين الموقع المورثي (a^+) والجزئي المركزي وذلك في مرحلة الخيوط الأربعة، أي أن هذه الأكياس عبورية في كل منها 50% أبوية و 50% عبورية.

ملاحظة: نتحقق دراسة الأبواغ السابقة باستخراجها من الأكياس الزقية بنفس ترتيبها الخطي الموجودة فيه داخل الكيس ومن ثم زرعها على أفراد في مزرعة مستقلة ومتابعة النتائج (انظر الشكل 4-8).

8-2-3 حساب نسبة العبور وتحديد المسافات الخارطية:

من الشكل رقم (4-8) نجد أن الشفع الصبغي يحمل موقعاً مورثياً واحداً وهو (a^+a)، ومع ذلك يمكن اعتبار الجزئي المركزي موقعاً آخر فاصلاً بينه وبين هذه المورثة، وكأننا أمام موقعين مورثيين في النباتات الراقية Aa و Bb. انطلاقاً مما سبق إذا حسبنا النسبة المئوية للعبور بين (a^+a) والجزئي المركزي فإننا نستطيع تحديد المسافة الفاصلة بينهما.

ويجب أن نعلم أن كل نموذج من SDS يملك أربع صبيغيات (أو أبواغ) مؤشبة (عبورية) وأربع غير مؤشبة (أبوية)، وبشكل آخر أن كل SDS تكون

نصف أبواغها عبورية ونصفها أبوية، وبما أن أصغر وحدة خارطية تساوي 1% من النماذج العبورية فالمسافة الخارطية تعطى من العلاقة:

$$\text{المسافة الخارطية} = \frac{\text{النسبة المئوية للعبور}}{100 \times \frac{1/2 \text{ أكياس زقية SDS}}{\text{مجموع الأكياس الزقية}}}$$

فمثلاً يمكن متابعة الحساب بفرض وجود الجدول الآتي:

عينات وراثية لعشر أكياس زقية في النبروسبورا حصل فيها الانقسام المنصف بوجود a^+a .

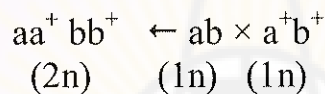
عدد الأكياس الزقية										
عدد الأبواغ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	a	a	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a^+	a^+
2	a	a	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a^+	a^+
3	a	a	a^+	a^+	a^+	a^+	a	a	a	a^+
4	a	a	a^+	a^+	a^+	a^+	a	a	a	a^+
5	a^+	a^+	a	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a
6	a^+	a^+	a	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a
7	a^+	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a^+	a	a
8	a^+	a^+	a	a	a^+	a	a^+	a^+	a	a
	FDS	FDS	FDS	SDS	SDS	FDS	FDS	SDS	SDS	FDS

في هذا الجدول نجد أن الأكياس الزقية العشرة المدروسة تضم أربع أكياس فيها عبور (SDS) وست أكياس خالية من العبور (FDS)، وانطلاقاً من العلاقة السابقة نجد أن النسبة المئوية للعبور:

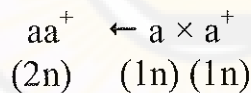
$$\% 20 = \frac{200}{10} = 100 \times \frac{2}{10} = 100 \times \frac{\frac{1}{2} \times 4}{10}$$

وبالتالي المسافة بين الموقع المورثي والجزئي المركزي تساوي 20 وحدة خارجية (m.u).

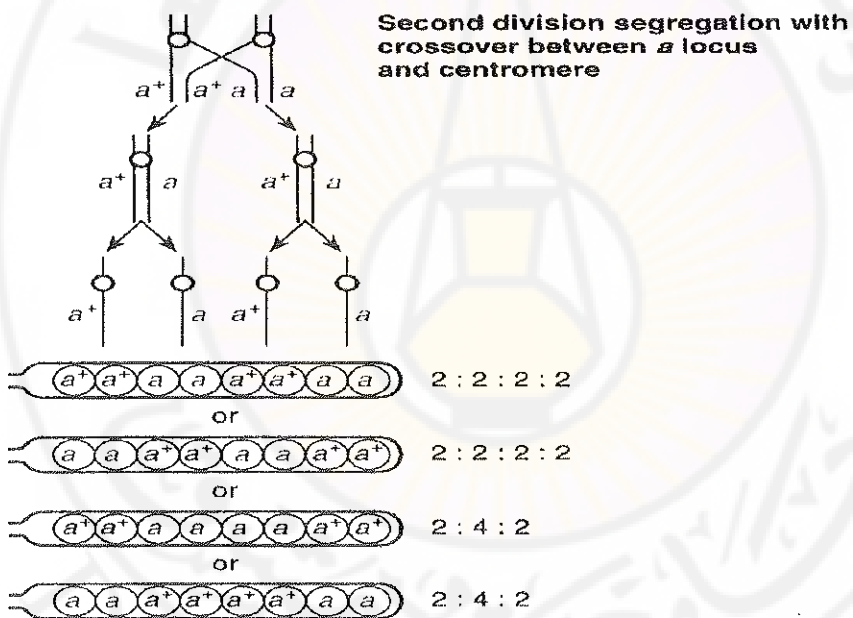
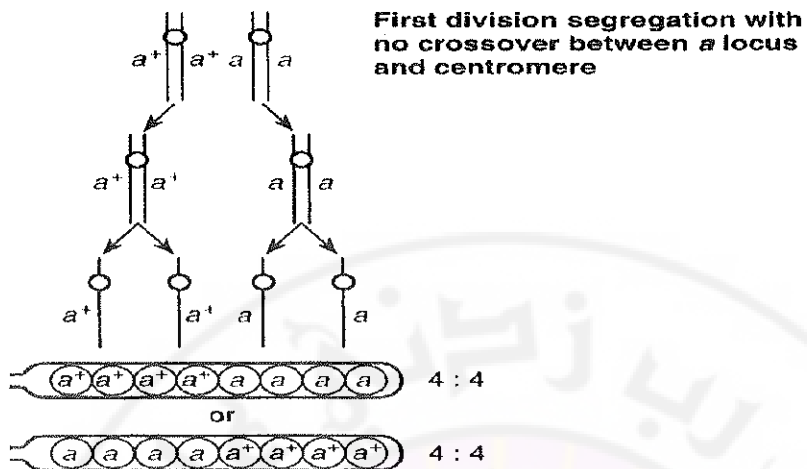
إن دراسة تهجين النقاط الثلاثة في النبروسبورا ممكن التحقيق، وذلك بوجود موقعين مورثيين إضافة إلى الجزئي المركزي، وبذلك يكون التهجين من الشكل:



وذلك بدلاً من التهجين السابق بوجود موقع واحد:

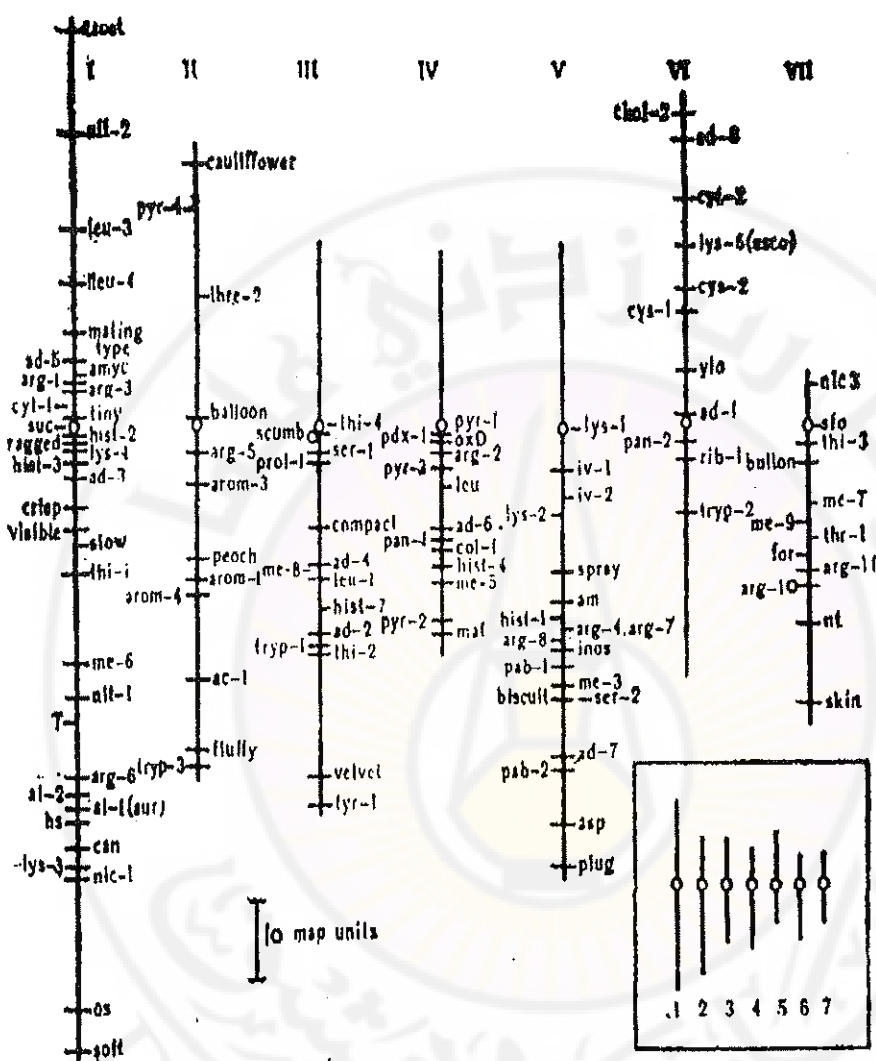


وهكذا بإجراء تحديد المسافات الفاصلة بين المورثات المختلفة على الصبغيات السبعة (n=7) العائدة لفطر النبروسبورا تمكن الباحثون من رسم الخارطة الوراثية لهذا الفطر (شكل 5-8).



الشكل (4-8)

الاحتمالات الستة من تشكل الاكياس الزقية في فطر النيروسيبورا.



الشكل (5-8)

الخارطة الوراثية لصبغيات النيوروسپورا (7 مجموعات ارتباطية).

8-3 العبور الجسمي وحلقة التكاثر قرب الجنسي في الفطريات :

لقد سمحت وسائل التحليل التهجيني في الفطريات بدراسة آلية الانفصال والعبور لا في الانقسام المنصف فحسب، وإنما في الانقسام الخيطي أيضاً، وقد تمكن الباحث بونتيكورفو Bontecorvo لأول مرة من إثبات وجود ظاهرة التأشيب Recombination الجسمي (من خلال الانقسام الخيطي) في بعض أنواع فطر الأسبرجيلوس *Aspergillus* التي تملك مشرات متماثلة وتفتقد إلى الحلقة الجنسية (من الفطريات الناقصة). وعلى الرغم من ندرة حصول مثل هذه الظواهر في الخلايا المضاعفة الجسمية ($2n$)، لكنها لوحظت بتواترات ضعيفة وتبين أنها قادرة على إعطاء دلالات جيدة لرسم الخارطة الصبغية وتحديد الترتيب الخيطي للمورثات المتوضعة عليها. فعلاً تمكن الباحثون من تحديد ست مجموعات ارتباطيه في الأسبرجيلوس من نوع *A.niger* الفاقدة للتكاثر الجنسي، وتحديد أكثر من 30/ مورثة متوضعة عليها. هذا العمل تحقق بفضل عبور جسمي Somatic crossing-over بوجود حلقة حياة جسمية أو قرب جنسية Parasexual cycle قليلة الحدوث لندرة التشافع بين الصبغيات العائدة لخلايا المشيجة.

وللتعرف على حلقة الحياة قرب الجنسية ومبادئ العبور الجسمي بشكل واضح، يمكن متابعة التفاصيل في فطر البنسيليوم *Penicillium*، والتي تعد بعض أنواعه من الفطريات الناقصة أي فاقدة التكاثر الجنسي.

8-3-1 حلقة حياة فطر البنسيليوم:

تحمل مشيجة الفطر خيوطاً تنتهي بزوائد خاصة سلاسلية الشكل تتوضع في أعلاها أبواغ كونيديية، وتتكون الخيوط من خلايا عديدة النوى أحادية الصيغة الصبغية ($1n$). تنتش الأبواغ في الشروط المناسبة لتعطي خيوطاً جديدة ($1n$)،

حيث يتحقق التكاثر اللاجنسي ويندر التكاثر الجنسي في بعض الأنواع. ويمكن اكتشاف الحلقة قرب الجنسية بملاحظة اتصال بين الخيوط الفطرية التي تحمل الطفرات البيوكيميائية: فإذا حصل تزاوج أنبوبي Anastomy بين خيط فيه طفرة التطلب إلى الميتوتين مع خيط فيه طفرة التطلب إلى الليزين، تتشكل خلايا غير متماثلة النوى Heterokaryon أو $(n+n)$ وهي بروتوتروف Prototrophe لا تتطلب الميتونين ولا الليزين. وإذا حصل اندماج النوى تتشكل أبواغ ثنائية الصيغة الصبغية $(2n)$ تعطي بانتاشها مشيجة من نمط البروتوتروف (غير طافرة)، أما النوى التي لم تندمج فتشكل أبواغاً أحادية $(1n)$ من الأنماط الأبوية تتطلب الميتونين أو الليزين (Auxotrophe). إن الاندماج يحصل بتواتر قليل جداً أي ما يعادل (10×10^{-6}) . أما العبور الجسمي فإنه يحصل في صبغيات بعض النوى المندمجة بنسبة أقل بـ 10.000 مرة من نسبة حصوله في الانقسام المنصف (في العبور الجنسي). ونتيجة للعبور الجسمي تتشكل الأبواغ العبورية (المؤشبة) المختلفة التي تنهي حلقة حياة هذا الفطر (شكل 8-6).

8-3-2 العبور الجسمي ورسم الخارطة الصبغية :

إن ظاهرة التأسيس Recombination في الفطريات الناقصة معقدة جداً، ولا تختلف آلية العبور الجسمي (الميتوزي) عن آلية العبور الجنسي (الميتوزي)، حيث يتحقق العبور الجسمي في مرحلة الخيوط الأربعة بين الصبغيات غير الأخوية التي ما تزال مرتبطة بجزيئاتها المركزية. والمخطط الآتي يوضح خطوات تحقيق العبور الجسمي في فطر البنسيليوم:

		$\begin{array}{c} a \ b \ c \ d \ e \\ \hline A \ B \ C \ D \ E \end{array}$	الخلية (1) →AaBbCcdee	1- الصبغيات المتقابلان في البيضة الملقحة غير المتجانسة من الشكل
		$\begin{array}{c} a \ b \ c \ d \ e \\ \hline a \ b \ c \ d \ e \\ \hline A \ B \ C \ D \ E \\ \hline A \ B \ C \ D \ E \end{array}$	الخلية (2) →AaBbCcDDEE	2- مرحلة الخيوط الأربعة والعبور بين الصبغيات غير الأخوية
احتمال أول	أب عبور أب عبور	$\begin{array}{c} a \ b \ \ \ c \ d \ e \\ \hline A \ B \ \ \ C \ d \ e \\ \hline a \ b \ \ \ c \ d \ e \\ \hline A \ B \ \ \ C \ D \ E \end{array}$	الخلية (3) →AaBbCcDdEe	3- تشكل خلايا البنات بعد توزع الصبغيات وانتقالها إليها وذلك وفقاً لاحتمالين هما
احتمال ثاني	أب عبور أب عبور	$\begin{array}{c} a \ b \ \ \ c \ d \ e \\ \hline A \ B \ \ \ C \ D \ E \\ \hline a \ b \ \ \ c \ D \ E \\ \hline A \ B \ \ \ C \ d \ e \end{array}$	الخلية (4) →ABCcDdEe	4- النمط المورثي للخلايا البنات الأربعة الناتجة حيث يبدو وجود خليتين بنتين لكل منهما صيغة البيضة الملقحة (4.3) وخليتين بنيتين لكل منهما صيغة مؤشبة بالمورثتين (2.1)e.d

وهكذا بوجود التأشيب (الخلايا العبورية) بين الصبغيات الموجودة في الخلايا الجسمية (مشيجة الفطر)، ومعرفة نسبة هذه الخلايا البنات من العدد الكلي للخلايا نستطيع تحديد المسافات المورثية ورسم الخارطة الصبغية.

لتعطي الكيس الزقي Ascus الذي يضم أربعة أبواغ زقية نصفها (+) ونصفها (-)، ولكنها غير مرتبة كما هي الحال في النيروسبورا (شكل 7-8).

2-4-8 دراسات إحصائية:

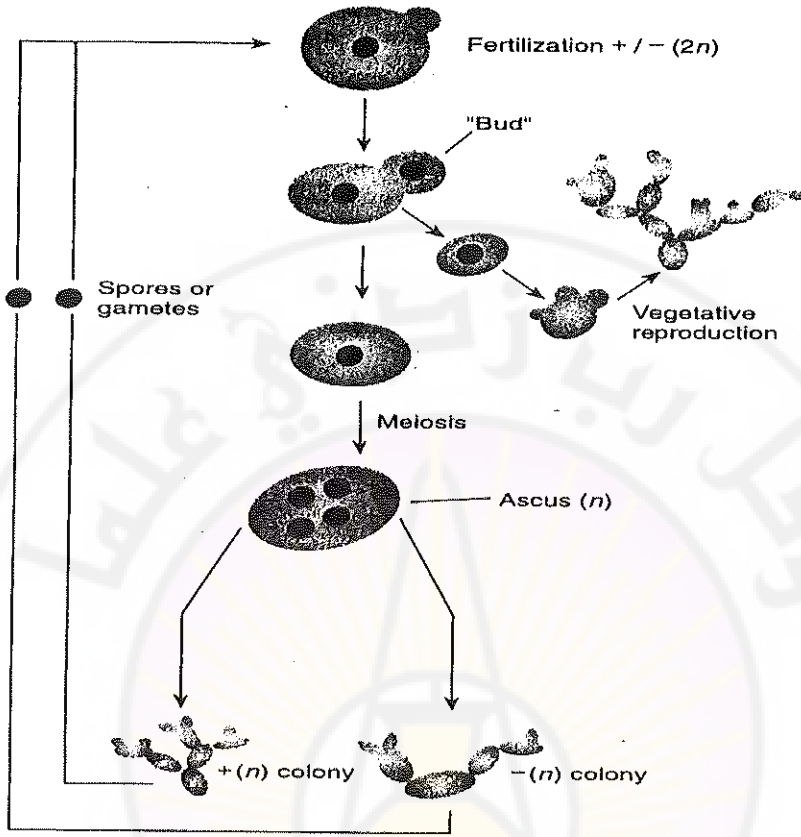
ندرس فيما يلي مثلاً وراثياً عند خميرة البيرة يوضح طريقة تحديد المسافة بين المورثات ورسم خارطة الصبغيات :

بفرض أن أحد صبغيات الخلية الأم يحمل المورثتين ab ، والصبغي ذاته في الخلية الأب يحمل المورثتين a^+b^+ ، وسيعطيان العروس (+) والعروس (-)، وباندماجهما ستتشكل البيضة الملقحة (+ -) وتكون من الشكل (a^+b^+/ab) . وبالاتقسام المنصف لهذه البيضة يتشكل الزق ويدخله رباعيات الأبواغ الزقية. وبالتعرف على محتوى الرباعيات يتبين وجود ثلاثة أنماط منها هي :

- رباعيات ثنائية النمط الأبوي (PD) Parental ditype
 - رباعيات ثنائية النمط غير الأبوي (NPD) Nonparental ditype
 - رباعية النمط (TT) Tetratype
- وباحصاء عدد نماذج الرباعيات لكل نمط من أصل (100) رباعية ناتجة عن التهجين

$(a^+a/b+b \leftarrow a^+b \times ab)$ يليه انقسام منصف نحصل على الجدول الآتي:

1 (PD)	2 (NPD)	3 (TT)
ab	ab^+	ab
ab	ab^+	a^+b^+
a^+b^+	a^+b	a^+b
a^+b^+	a^+b	ab^+
75	5	20



الشكل (7-8) حلقة حياة خميرة البيرة.

3-4-8 الوضع السيتولوجي الصبغي للرباعيات:

من المؤكد أن تشكل النماذج الثلاثة من الرباعيات في الخميرة سيتولوجياً يشير إلى وجود ارتباط بين المورثتين (a) و (b) على صبغي واحد. وفي حال عدم وجود ارتباط فيوجد توزع مستقل بينهما باستثناء الرباعية (TT) التي تشير إلى وجود ارتباط مفرد بين المورثة a^+/a والجزيء المركزي أو بين المورثة

b^+/b والجزيئ المركزي. أما بشروط الارتباط للمورثتين فنلاحظ الآتي
(الشكل 8-8) :

- بالنسبة للرباعية (PD) لا تتشكل مع الارتباط أي عناصر مؤشبة.
- بالنسبة للرباعية (NPD) نلاحظ عبوراً مزدوجاً بين الخيوط الأربعة.
- بالنسبة للرباعية (TT) نلاحظ عبوراً مفرداً بين خيطين.

4-4-8 حساب نسبة العبور بين a , b :

لرسم خارطة هذين الموقعين نحسب نسبة العبور فيما بينهما وذلك من العلاقة الآتية:

$$\%(\text{النسبة المئوية للعبور}) = \frac{(1/2)TT + NPD}{\sum \text{asci}} \times 100$$

ونأخذ نصف الرباعيات (TT) لأن نصفها أبوي ونصفها عبوري بينما نأخذ كامل (NPD) لأن جميع نواتجها عبورية، ولا نأخذ (PD) لعدم وجود نتائج عبورية أصلاً. وبالرجوع إلى الجدول السابق نجد:

$$\%15 = 100 \times \frac{15}{100} = 100 \times \frac{5 + \frac{20}{2}}{20 + 5 + 75} = \text{النسبة المئوية للعبور}$$

ومنه نجد أن المسافة بين الموقعين a,b تساوي (15) وحدة خريطية Map
.units(m.u)



Nonrecombinant

Independent assortment

Four-strand double crossover between *a* and *b*



Independent assortment

Single crossover between *a* and *b*



Single crossover between one of the loci and its centromere



or



الشكل (8-8)

تشكل الرباعيات المختلفة في الخميرة بوجود التوزع المستقل أو الارتباط
(التفسير السيتولوجي).

الفصل التاسع

المظاهر الوراثية في الفيروسات

تسبب الفيروسات الكثير من الأمراض التي تصيب النباتات والحيوانات والإنسان، وهي أصغر بكثير من الجراثيم، حيث إنها تنفذ إلى الخلايا وتتكاثر بداخلها، لتعطي أعداداً كثيرة جداً من الجزيئات الفيروسية الجديدة، وبذلك ترتبط بشدة مع خلايا المضيف لأنها عاجزة عن التكاثر بدونها. والمعروف أن الفيروس الذي يتكاثر داخل خلية ما يؤدي إلى موتها، وهذا هو سبب العامل الممرض.

9-1 الفيروسات ومراحل اكتشافها:

لقد تم اكتشاف الفيروس عام 1886 عندما قام الباحث الروسي جماليا بأخذ عينة من دم عجل مصاب بالطاعون وصفّاه بأدق المصافي فكان المصل الناتج ممرضاً مما يدل على وجود عامل إحداث المرض فيه دون أن يعرف اسمه. وفي عام 1892 تحدث الباحث الروسي إيفانوفسكي عن فيروس فسيفساء التبغ حيث لمس تأثيراته الضارة على الأوراق والنبات دون أن يشاهد الفيروس، وقال يوجد مركب كيميائي سام في الرشاحة .

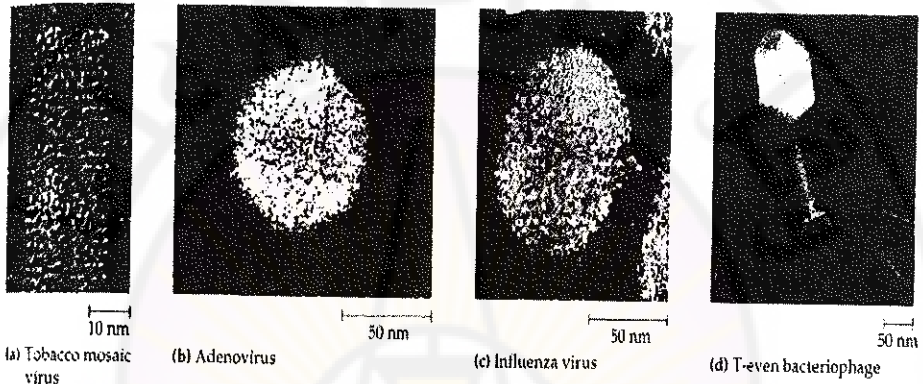
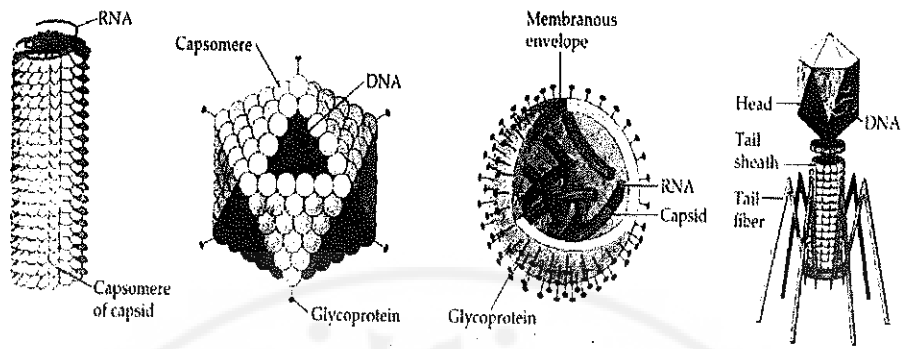
وفي عام 1917 تمكن الباحث الفرنسي إيريل Herelle من اكتشاف فيروسات آكلات الجراثيم Bacteriophage، ثم راقب العلماء سلوك هذه الآكلات من خلال قتلها للجراثيم والقضاء على بعض الأمراض السارية آنذاك. وفي الواقع بقي العلماء يتحدثون عن الفيروسات لأكثر من خمسين عاماً، دون أن يشاهدوها إلى أن جاء اكتشاف المجهر الإلكتروني حيث ظهرت الصور الأولى للكثير من الفيروسات وتمت دراسة بنيتها بوضوح (شكل 9-1).

تعد الفيروسات عملاقة لدى مقارنتها مع الجزيئات الكيميائية، لكنها صغيرة جداً أمام باقي الأحياء. فلو أردنا ملء كرة الطاولة بالفيروسات فإننا نحتاج إلى 10^{18} جزيئة فيروسية Viron للقيام بهذه المهمة. إضافة لذلك فإنه إذا دخل فيروس واحد من شلل الأطفال إلى خلية واحدة من جسم الإنسان، فإن وجوده فيها يعادل كائناً يعيش في غرفة واحدة في بناء مكون من (30) طابقاً، وبشكل عام فإن الفيروس كائن حي (نظراً لوجود الحموض النووية فيه) لا ينمو ولكن يخلق نامياً ولا يكبر ولا ينشط إلا بوجود المضيف النوعي الذي يتكاثر بداخله، والمادة الوراثية الموجودة فيه نقية إما (DNA) أو (RNA) وهي التي تتكاثر بتناسخها داخل المضيف.

9-2 حجوم الفيروسات وبنيتها:

تتفاوت الفيروسات بحجومها بصورة ملحوظة، كما تتفاوت أشكالها بشدة طرداً مع بنية الجسم الفيروسي (شكل 9-2). وهكذا يتألف الفيروس من غلاف (محفظة) واق يسمى كابسيد Capsid يتكون من مواد بروتينية، ويأخذ أشكالاً هندسية جميلة جداً ومتنوعة تكسبه شكلاً شبه بلوري Crystalloid، وتعود الأشكال الهندسية الجميلة إلى مكونات الغلاف المؤلف من وحدات صغيرة تسمى الواحدة منها كابسومير Capsomer (أنظر الشكل 8-2)، ويلاحظ أن جميع الفيروسات المتشكلة تتشابه فيما بينها وتشبه الفيروس الأم ظاهرياً ومورثياً.

تتوضع الجزيئة الوراثية داخل الغلاف، وهي التي تكسبه صفة الحياة، وهي إما جزيئة الـ ((DNA)) في بعض الفيروسات أو جزيئة الـ ((RNA)) في فيروسات أخرى، وعلى أساس هذه الجزيئة يتم تصنيف الفيروسات، إضافة إلى وجود معايير أخرى للتصنيف.

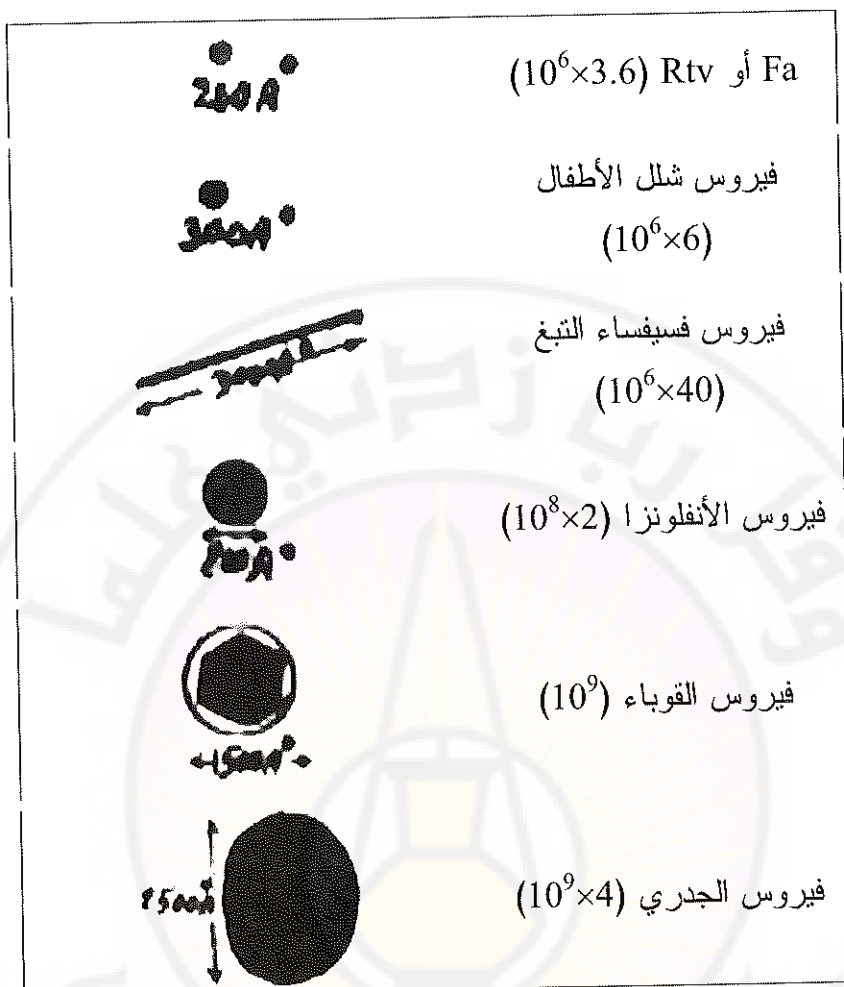


الشكل (1-9)

بنية الفيروسات بالمجهر الالكتروني من اليسار الى اليمين:

(a) فيروس فسيفساء التبغ (b) ادينوفيروس

(c) فيروس الانفلونزا (d) فيروس آكل الجراثيم



الشكل (9-2)

الاختلافات في قياسات وأشكال بعض الفيروسات.

9-3 تكاثر الفيروسات لا يرتبط بزيادة الحجم:

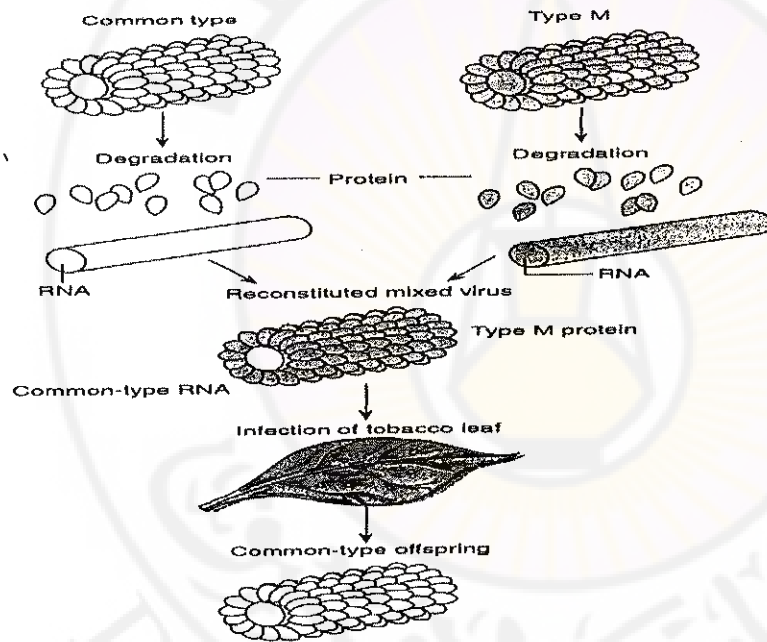
من المعروف أن زيادة حجم الخلية الحية الراقية يؤدي إلى انقسامها إلى خليتين بنتين بواسطة الانقسام الخيطي Mitosis. أما الفيروسات فإنها تتكاثر بطريقة أخرى، وهكذا تزول في البداية الجزيئة الفيروسيّة، حيث تتحطم وتخرج المادة

الوراثية (شبه الصبغي) من الكاسيد المتحطم، ليتناسخ داخل المضيف، وتعيد
الجزئيات الوراثة المتناسخة بناء فيروسات كثيرة من جديد.
تشير الأبحاث الكثيرة إلى أن (صبغيات) الفيروسات تتركب من النيكلوتيدات
Nucleotids الأربع الرئيسة الموجودة في الـ (DNA) وهي: A,T,G,C أو
الموجودة في الـ (RNA) وهي A,U,G,C، ومن المستحيل أن يتحقق تكاثر
الفيروس خارج خلايا المضيف لأن هذا الأخير يجلب إليه المواد الضرورية
لتركيب البروتين والريبوسومات والمواد المختلفة اللازمة لبنائه.
وبشكل عام يمكن اعتبار الفيروسات على أنها طفيليات على المستوى الوراثة.
وكمثال على تكاثر الفيروسات داخل جسم المضيف نجد فيروس الـ (RNA)
المعروف باسم فيروس فسيفساء التبغ (Tabaco Mosaic Virus (TMV الذي
يأخذ شكلاً عصوياً (يحدده الغلاف الخارجي المكون من مئات الكابسوميرات -
الجزئيات البروتينية). لدى تحطم هذا الغلاف وخروج جزيئة الـ (RNA) منه
ودخولها إلى ورقة التبغ، (المضيف) فإن هذه الجزيئة تتكاثر بسرعة وتبني
مئات الفيروسات الجديدة لتحطم خلايا ورقة التبغ وتحدث فيها الإصابة التي
تبدو واضحة للعيان ولها شكل فسيفسائي مريض بسبب الإصابة (شكل 9-3).

9-4 آكلات الجراثيم أحياء مناسبة للدراسات الوراثة:

لقد تم اكتشاف هذه الزمرة من الأحياء غير الخلوية عندما تحدث الباحث
الفرنسي ايريل Herelle عام 1917، والباحث الانكليزي ثورت Twort عام
1915 (كل على حده) عن آكلات الجراثيم Bacteriophages ولاحظا تحليل
المزارع الجرثومية لدى إضافة ماء من مستنقع إليها، كما لاحظا أيضاً تراص
هذه المستنبتات الجرثومية بتأثير رواشح براز المريض. وفيما بعد تحقق زرع
مزيج من الجراثيم والجزيئات الأكلة (من هذه الرواشح) على أوساط مغذية

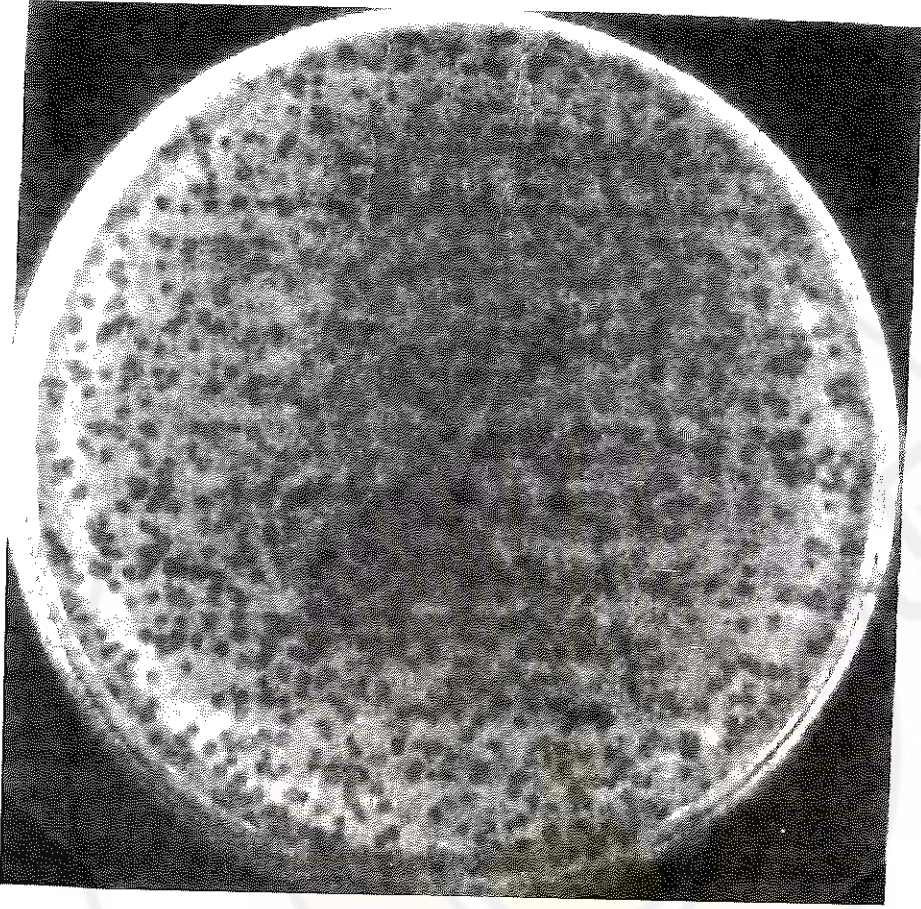
جامدة فتشكلت مستنبتات من الجراثيم على شكل مستعمرات أطلق عليها اسم المعشبة الجرثومية Bacterial Lawn حيث ستعمل الآكلات النامية عليها إلى تحلل الخلايا الجرثومية وتحطمها فتشكل أماكن شفافة لامعة تسمى البلاكات اللامعة أو العقيمة أو السلبية وكل بقعة قطرها بضعة ميليمترات وتمثل تكاثر وتحطم الكثير من الجراثيم فيها انطلاقاً من آكل جرثومي واحد. بهذه الطريقة يمكن الكشف عن آكلات الجراثيم القادرة على الحياة فوق المستعمرات الجرثومية حيث تظهر البقع العقيمة التي لا تتشكل إلا إذا كان الفيروس نوعياً تجاه الجرثوم المتواجد معه في علبه بتري واحدة (شكل 9-4).



الشكل (9-3)

فيروس فسيفساء التبغ T.M.V

انحلال نمطين من الفيروسات وخروج جزيئة الـ (RNA) ودخولها إلى الورقة والتجهين بين النمطين.

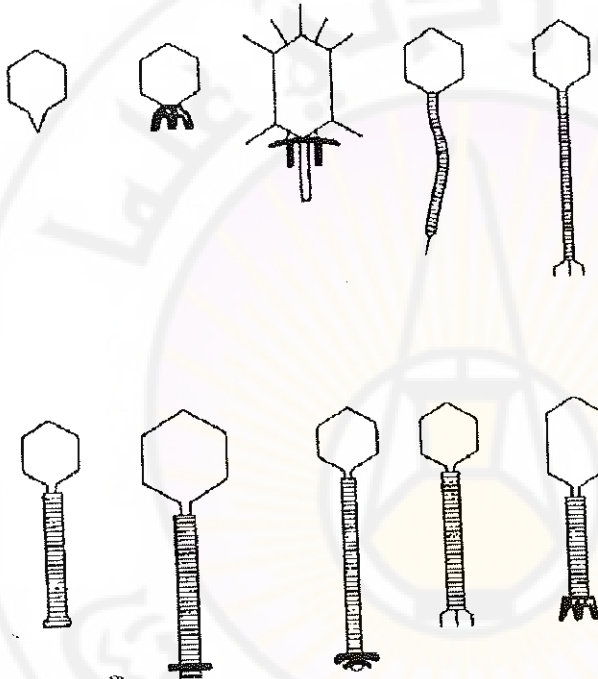


الشكل (4-9)

البقع العقيمة الناتجة عن مهاجمة آكلات الجراثيم للجراثيم في علية بتري.

لقد بعثت آكلات الجراثيم في نفوس الباحثين التطلعات المستقبلية بهدف إيجاد الطرق المناسبة للقضاء على جراثيم الأمراض المعدية، لكن هذه الآمال لم تتحقق إذ إن معظم الجراثيم الممرضة (وبفضل الطفرات المختلفة) سرعان ما اكتسبت الثبات ضد آكلات الجراثيم مما أدى إلى خمود الدراسات المرتبطة بها

حتى الثلاثينيات. وفي نهاية هذه الفترة بدأت مجموعة كبيرة من الباحثين بدراسة آكلات الجراثيم على المستوى الوراثي وأصبح محور الاهتمام بها منصّباً على مشاكل تناسخ المورثات وآلية التكاثر على الجراثيم وبخاصة على العصيات المعوية *Esherichia coli* نظراً لسهولة إقامة التجارب عليها. لقد تمكن الباحثون من تمييز أنماط شكلية مختلفة من آكلات الجراثيم وذلك بالمجهر الإلكتروني (شكل 5-9).



الشكل (5-9) مورفولوجية بعض آكلات الجراثيم، لوحظت اختلافات كثيرة في أشكالها.

لكن معظم الدراسات انصبّت على آكلات الجراثيم (T) التي تتطفل على جراثيم *E.coli* حيث أعطي لها الأرقام من (1-7). وبشكل عام نميز نمطين من الآكلات: الوبيلة *Virulent* والمعتدلة *Temperate*، ويمكن توضيح خصائصها في الجدول الآتي:

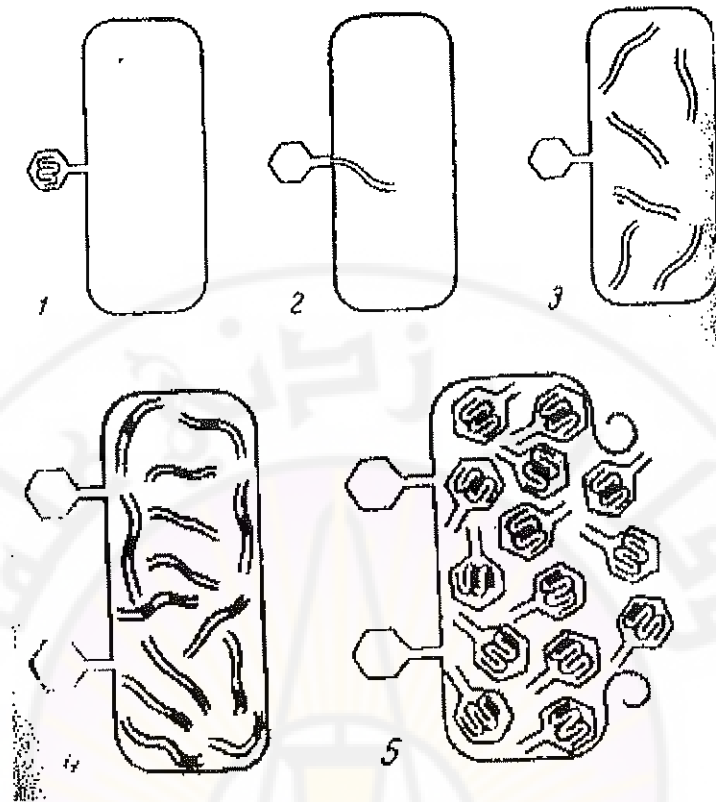
المضيف	نمط الحمض النووي	الآكل
وبيلة	وبيلة	وبيلة
E.coli العvisية المعوية	(DNA) ثنائي السلسلة	T ₄
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	T ₁
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	T ₅
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	T ₇
B.subtilis	(DNA) ثنائي السلسلة	SPO ₁
⁺ E.coli F	(RNA) وحيد السلسلة	b ₁
⁺ E.coli F	(RNA) وحيد السلسلة	R ₁₇
معتدلة	معتدلة	معتدلة
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	λ
Salmonella	(DNA) ثنائي السلسلة	P ₂₂
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	P ₂
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	P ₁
E.coli	(DNA) ثنائي السلسلة	N ₁₅
E.coli		M/u

9-4-1 آكلات الجراثيم الوبيلة:

من الجدول السابق نجد أن الآكلات الجرثومية الوبيلة تضم سبعة أنماط رئيسة وأكثرها انتشاراً هي المجموعة (T) من Type أي نمط. وفي هذه المجموعة نجد الأنواع الزوجية (T_2, T_4, T_6) والأنواع الفردية (T_1, T_3, T_5, T_7) وجميعها تتكاثر على جراثيم العصيات المعوية E.coli وتضم جزيئة الـ (DNA).

تتصف جميع الفيروسات الوبيلة بحلقة حياة متشابهة (بصرف النظر عن انتماء كل منها لحلقة حياته الخاصة به) حيث تمر بخمس مراحل رئيسة وهي:

- 1- ادمصاص adsorption جزيئة الأكل فوق سطح الخلية الجرثومية.
 - 2- نفوذ (DNA) الأكل أو الـ (RNA) داخل الجرثوم.
 - 3- تناسخ وتكاثر الـ (DNA) الفيروسي داخل الخلية الجرثومية.
 - 4- تركيب البروتين على جزيئات الـ (DNA) وتجميع الفيروسات الجديدة.
 - 5- انحلال الخلايا الجرثومية ورصها وتفجيرها.
- هذه المراحل الخمس تتحقق بسرعة كافية، وفعلاً تستطيع جزيئة واحدة من 4 T لدى دخولها إلى جرثوم E.coli أن تشكل من (200-400) جزيئة أكل خلال مدة قدرها من 20-25 دقيقة (شكل 9-6).



الشكل (6-9)

المراحل الخمسة لحلقة حياة آكلات الجراثيم الوبيلة (الشرح في النص).

9-4-1-1 بنية الآكل الزوجي T 2 :

يتألف الآكل T 2 من رأس وذيل وخيوط ذيلية. يأخذ الرأس شكلاً سداسي الأضلاع بروتيني التركيب، يثبت به محور ارتكاز الذيل وتتوضع بداخله جزيئة الـ (DNA) ويتكون من عدد من الكابسوميرات طوله نحو (100) نانومتر وعرضه نحو (50) نانومتر.

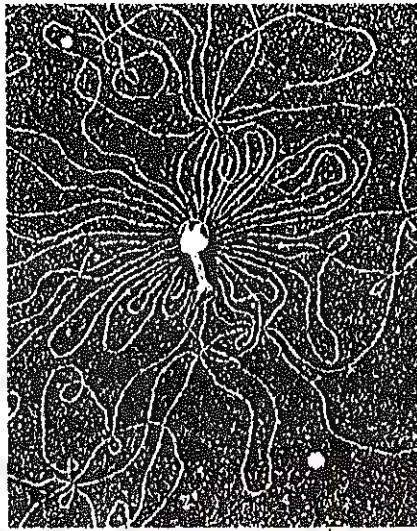
أما الذيل فإنه يملك خيوطاً ذيلية تثبت جزيئة الفيروس بالجراثيم ويثبت الرأس بواسطته ويضم محور ارتكاز مجوف بقطر نحو (2.5) نانومتر ومحاط بغلاف أو قشرة خارجية (غمد) تتميز بخاصية الانضغاط والقصر. ويحمل الذيل من

جهة الرأس الطوق ومن جهة الخيوط صفيحة قاعدية سداسية الرؤوس تصدر عنها أسنان قصيرة. وطول الذيل نحو (100) نانومتر. إن تقلص غمد الذيل ونقصان طوله يسمح لمحور الارتكاز بالنفوذ عبر غلاف الجرثوم وحقن جزيئة الـ (DNA) من خلال ثقب في الغلاف يتشكل بفضل أنزيمات تفرزها الخيوط الذيلية، وبذلك يبقى جسم الأكل خارج الخلية الجرثومية التي لا تتلقى سوى المادة الوراثية (شكل 7-9).

إن جزيئة الـ (DNA) المتواجدة داخل رأس الآكلات الزوجية (T) تتألف تقريباً من (200) ألف شفع نيكليوتيدي وتضم نحو (100) مورثة وطولها نحو (34) ميكرومتر أي أكثر من طول الرأس بمئات المرات (انظر الشكل 7-9). والمدمش في ذلك أن قطر جزيئة الـ (DNA) تعادل (2) نانومتر وهي تستطيع الدخول من محور الارتكاز في الذيل البالغ قطره (2.5) نانومتر!.

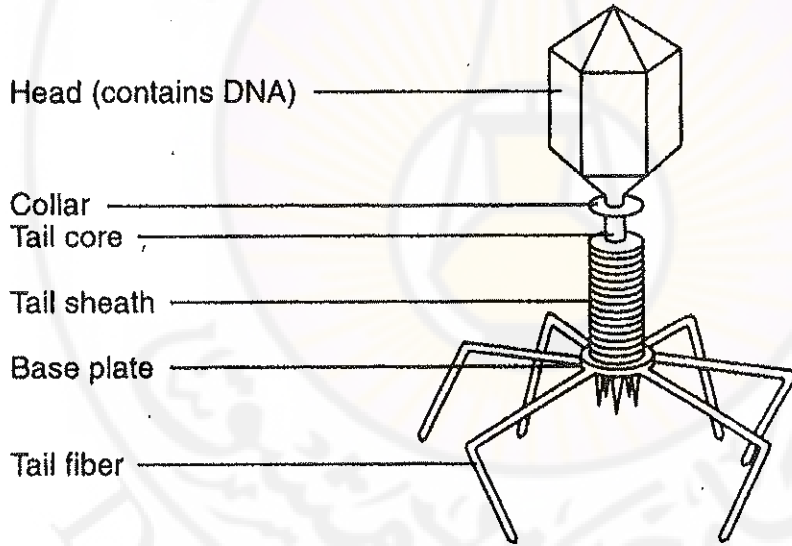
9-4-1-2 حلقة حياة الأكل الوبيل :

تبدأ حلقة حياة الأكل الزوجي T₂ (وغيره من الآكلات) مباشرة فور مهاجمته للخلية الجرثومية بواسطة الخيوط الذيلية وعبور الـ (DNA) إلى الجرثوم من خلال الثقب المتشكل في الغلاف. وبوجود (صبغي) الأكل في الجرثوم يتبدل الجهاز الوراثي لهذا الأخير من الناحية الوراثية ويبدأ صبغي الأكل بالتناسخ في الوقت الذي يتناسخ فيه صبغي الجرثوم (الذي يمكن أن يتقطع في كثير من الحالات بفضل أنزيمات القطع أو التجزئة الفيروسية). وفي النتيجة يستمر تكاثر (صبغي) الفيروس حتى يصل إلى 100-1000 صبغي جديد. بعد ذلك تحاط كل جزيئة من الـ (صبغي) بغلاف بروتيني واقٍ لتشكل فيروساً جديداً داخل الجرثوم (شكل 8-9).



(a)

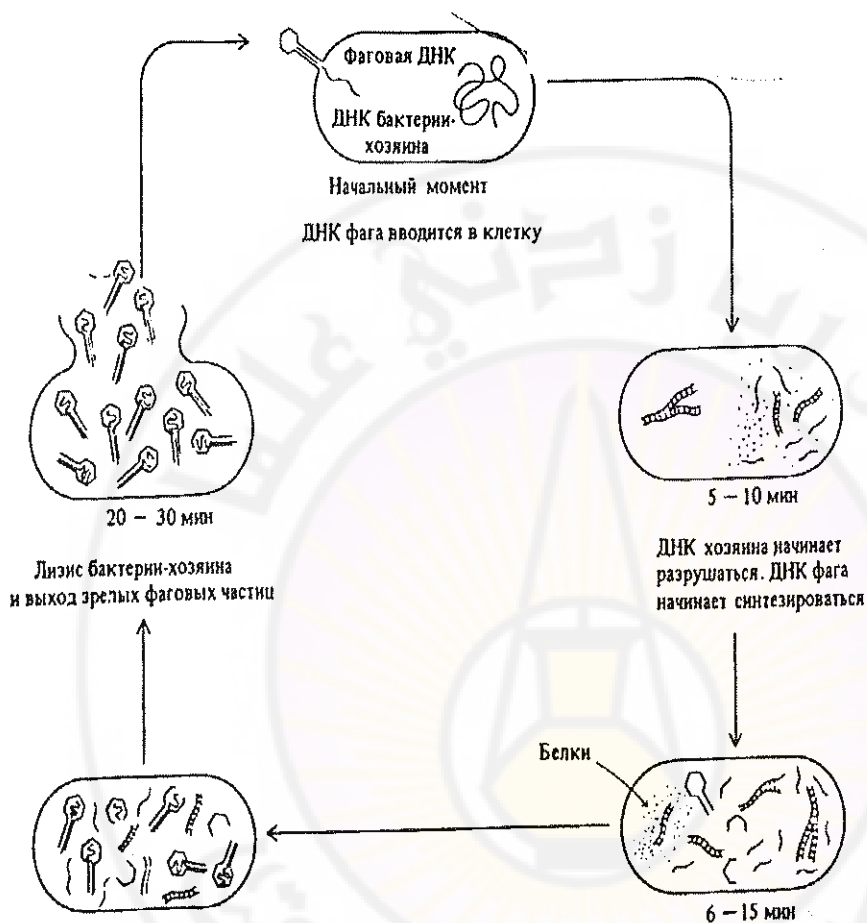
(b)



الشكل (7-9) آكل الجراثيم: T_2

(a) الصبغي طوله (50) ميكرومتر وفي الوسط الرأس.

(b) آكل الجراثيم الكامل.



الشكل (8-9)

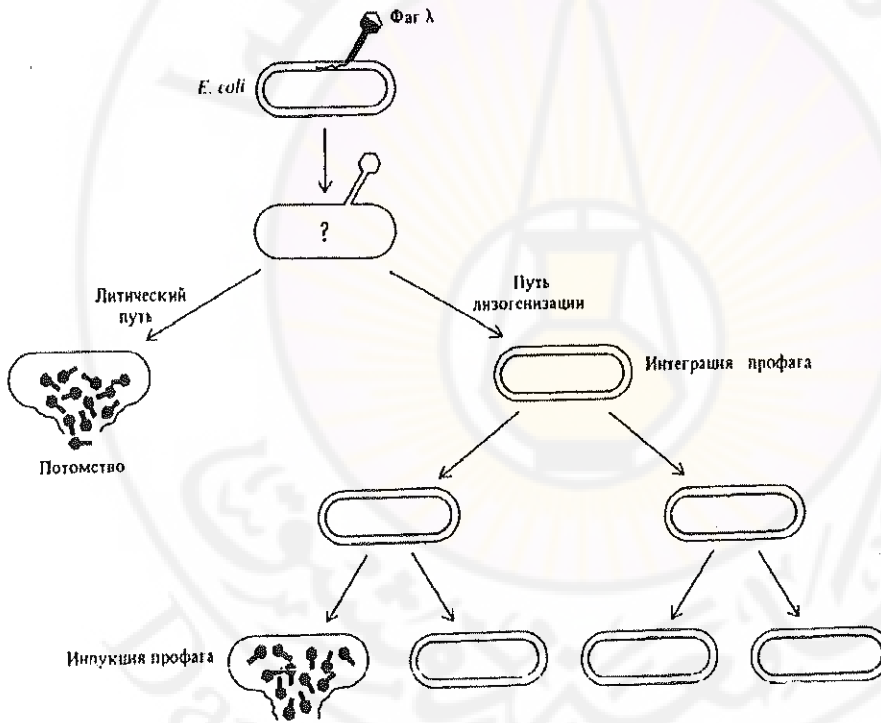
حلقة حياة آكل الجراثيم الوبيل في الخلية الجرثومية

تستغرق هذه العملية من (15-30) دقيقة حيث تتفجر بعدها الخلية الجرثومية لتخرج منها الفيروسات الجديدة باحثة عن جراثيم جديدة في المستعمرة التي تستقبلها، ومن ثم تحولها إلى بقعة عقيمة أو سلبية (تسمى عملية تفجر الخلية

181

9-4-2 آكلات الجراثيم المعتدلة:

خلافًا لما هو عليه في آكلات الجراثيم الوبيلة (الحالة) نجد أن الآكلات المعتدلة لا تتسبب في موت الخلية الجرثومية المضيفة في جميع الحالات لأن الحمض الفيروسي يتضاعف مع الحمض النووي الجرثومي في حالة تعايشية تسمى Lysogeny، وبذلك يسمى الأكل Lysogenic phage. أما الخلية الجرثومية المضيفة فتسمى Lysogenic bacteria. تضم دورة حياة الآكلات المعتدلة حلقتين تطورتين بدلاً من واحدة وهما الحلقة التعايشية والحلقة التفجيرية أو الانحلالية (شكل 9-10).

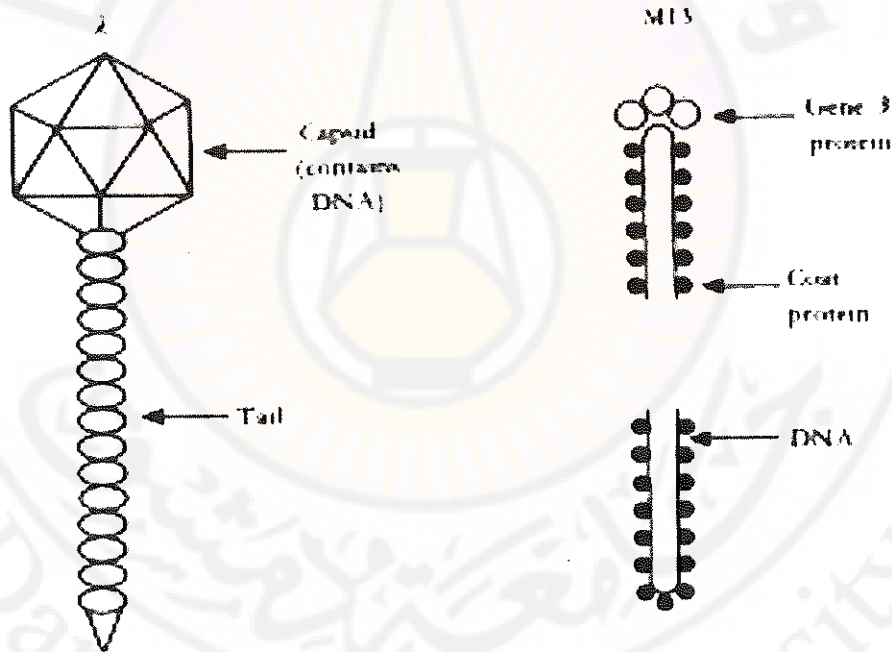


الشكل (9-10)

حلقة حياة آكل الجراثيم (λ) المعتدل التي تضم مرحلتين تفجيرية واندماجية.

وهكذا فور دخول الأكل إلى الخلية الجرثومية ينضم (الصبغي) العائد له إلى (صبغي) الجرثوم المضيف ويتناسخ معه ليشكل ما يعرف باسم الأكل الأولي Prophage ويصبح و كأنه قطعة منه وهذه هي الحلقة التعايشية، وقد يخرج (صبغي) الفيروس من (صبغي) الجرثوم ويعود إلى سيرته الأولى ليفجر الجرثوم وهذه هي الحلقة الثانية الانحلالية.

ومن أشهر الفيروسات المعتدلة نجد الأكل (λ) إضافة إلى الأكلات الناعمة مثل M_{13} ، $p 22$ ، $p 2$ ، ويختلف الأكل λ عن الأكلات (T) بانعدام الخيوط الذيلية (شكل 9-11).



الشكل (9-11)

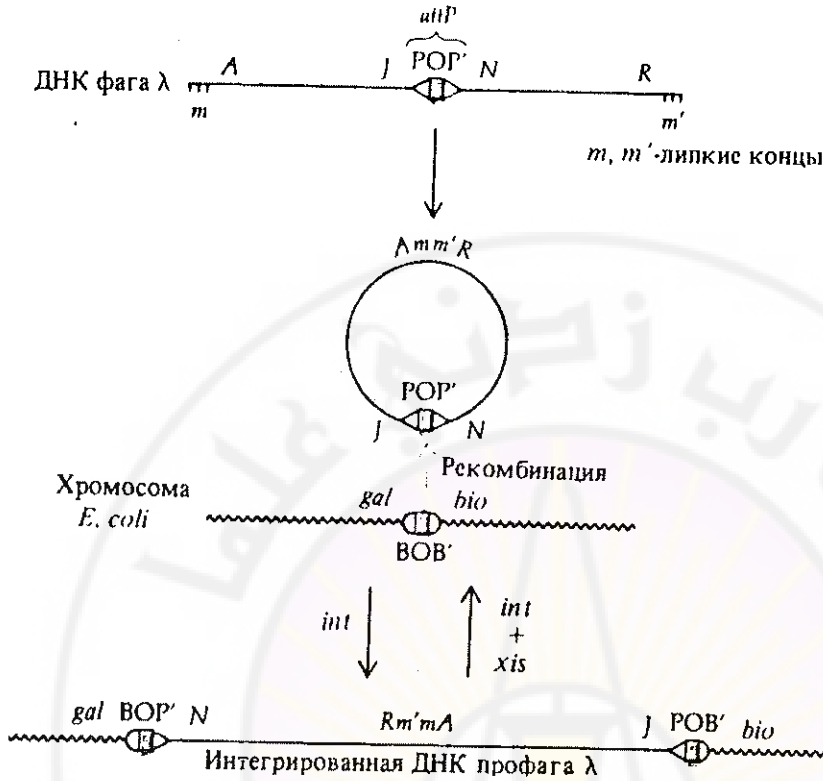
بنية آكل الجراثيم المعتدل λ و M_{13}

لقد بقيت تفاسير آلية انتقال الصبغي الفيروسي إلى مرحلة البروفاج غير واضحة لفترة طويلة من الزمن، أما المعطيات الأخيرة فتشير إلى أن إدخال الصبغي الفيروسي إلى صبغي الجرثوم يتحقق بفضل العبور Crossing over بينهما والتوضيح كما يلي:

إن الجزيئة الخطية لـ (DNA) آكل الجراثيم λ تملك نهايات لزجة قابلة للتكامل ومكونة من (12) شفع نيكليوتيدي. وبعد نفاذها إلى الجرثوم المضيف تلتحم النهايات اللزجة بمساعدة أنزيم (DNA)-Ligase فتشكل جزيئة حلقيّة. هذه الجزيئة تدخل مع صبغي الجرثوم بين المورثتين bio (بيوتين) و gal (غالاكتوز) وذلك عند الموقع attap من الآكل λ مع ما يقابله من الجرثوم فيحصل بينهما عبور في هذه المنطقة وتصبح الجزيئة العائدة لـ λ على شكل بروفاج (شكل 9-12).

وبالمقابل عندما يخرج صبغي λ من صبغي الجرثوم ليتحول إلى الحلقة الثانية الانحلالية فإنه يخرج بنفس الطريقة وبالاتجاه المعاكس ليتحول من الشكل الحلقي إلى الشكل الخطي.

وتجدر الإشارة إلى أن خروج صبغي λ من صبغي الفيروس ما هو إلا طفرة طوعية تحصل بتواتر ضعيف جداً (مرة واحدة من كل 1000 حلقة انقسامية)، علماً بأنه يمكن زيادة هذه الطفرة بشكل ملحوظ وذلك بالتحريض إما بالأشعة فوق البنفسجية أو باستعمال بعض الصادات الحيوية مثل ميتوميسين مثلاً.



الشكل (9-12) خارطة الأكل المعتدل λ وهو يتوضع داخل الصبغي الجرثومي بين مورثتين الغالاكتوز والبيتوتين.

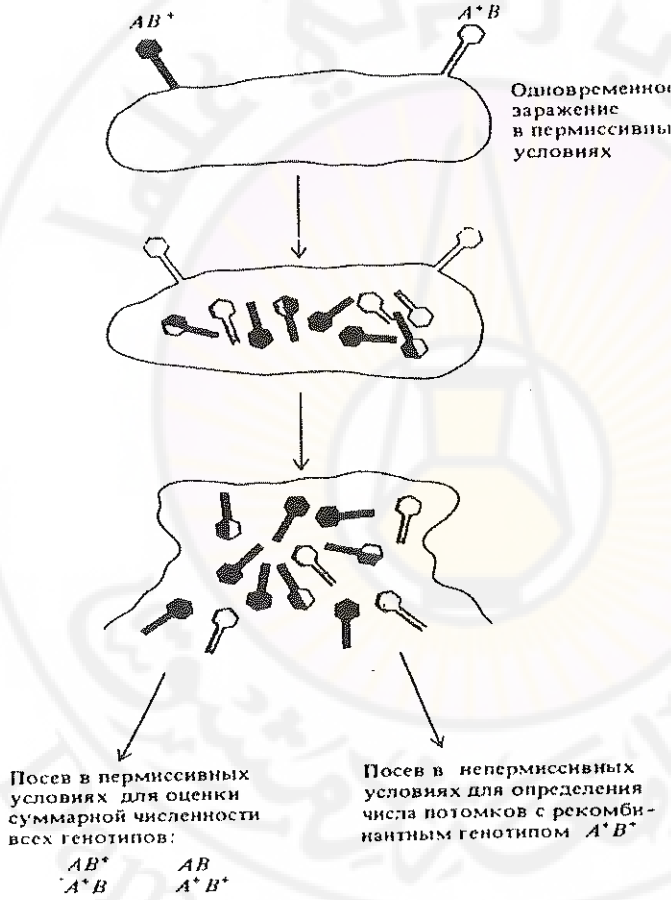
3-4-9 التهجين الوراثي بين آكلات الجراثيم :

بما أن الفيروسات طفيليات على المستوى الوراثي ولا تحقق عملية التزاوج الجنسي، فإننا نستبعد حصول التهجين وما ينجم عنه من نأش

يب وذلك بالطريقة المباشرة. ومن هنا جرى التنويه إلى مدلول "التهجين الوراثي" لأنه يحقق بالنتيجة أهداف التهجين العادي (وهو تشكل نواتج مؤشبة عبورية) دون أن يحقق مظاهره الأولية (وهي اندماج الأعراس الأبوية). وفي الحقيقة يحصل التهجين الوراثي بمهاجمة فيروسين أو أكثر للخلية الجرثومية

الواحدة، ومن ثم يدخل الصبغي العائد لكل فيروس إلى الجرثوم ويتكاثر بداخله.

في هذه الحالة توجد احتمالات كثيرة لتلاقي صبغيات الفيروسات فيما بينها (قبل تشكل الكاسيد عليها) ومن ثم تتشكل نواتج أبوية ونواتج مؤشبة عبورية داخل الجرثوم. وبعد تفجر وانحلال الخلية الجرثومية تخرج الفيروسات التي ستكون من نموذجين: أبوية وعبورية (شكل 9-13).



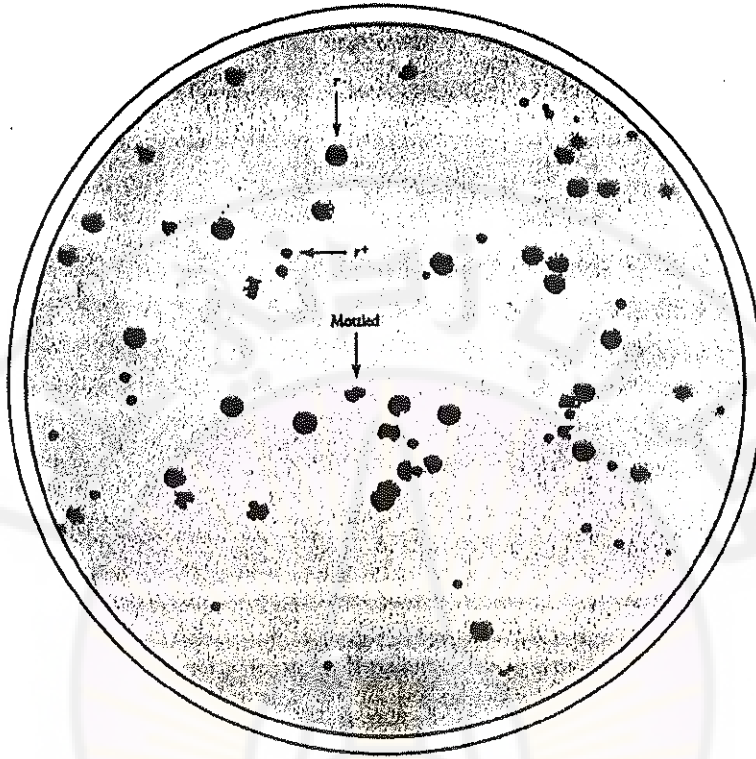
الشكل (9-13)

التهجين الوراثي بين الفيروسات (آكلات الجراثيم) بمهاجمة آكلين لجراثيم واحد.

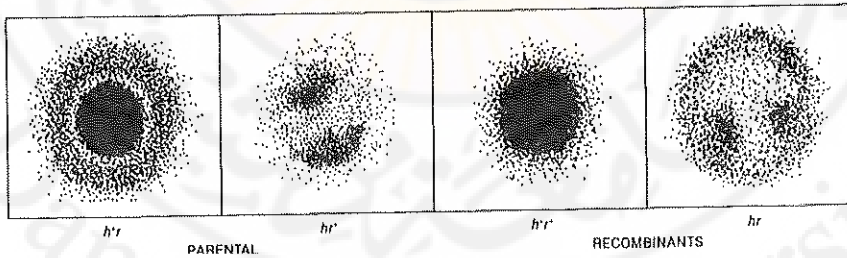
9-4-4 الإثبات التجريبي للتهجين بين الفيروسات:

يتميز آكل الجراثيم T 2 بوجود موقع مورثي على الصبغي العائد له من النمط البري (r^+) يحدد تحطم أو حل سريع للمستعمرات الجرثومية، وبذلك تتشكل بقعة عقيمة صغيرة قاتمة. وبالمقابل فإن الصنوي الطافر لهذا الموقع من النمط (r) Ripid-lysis يؤدي إلى بقاء حل أو تفكيك المستعمرات الجرثومية وبذلك تتشكل بقعة عقيمة كبيرة محيطها فاتح (شكل 9-14). كما يوجد في الآكل T 2 الموقع المورثي من النمط البري (h^+) لا يتكاثر على النمط الجرثومي الطافر B/2 وإنما على النمط B فقط، أما الصنوي (h) Host rang (سلسلة الجرثوم المضيف أي تأثيره على المضيف) فيتكاثر على النمط الطافر B/2 وعلى B معاً.

لقد قام كل من الباحثين هيرشي وروتمان Hershey, Rotman بإجراء عدوى لمزيج من نمطي جراثيم العصيات المعوية ($E. coli B$) و ($E. coli B/2$) بسلالتين أبويتين من آكل الجراثيم T2 وهما (hr^+) و (h^+r) فحصلنا على بقع عقيمة من أربعة أنماط وهي: نمطان أبويان (hr^+ و h^+r) ونمطان جديان عبوريان هما (hr^+r^+h) الأمر الذي يؤكد حدوث العبور بين الفيروسات داخل الجراثيم. وفي تجربة ثانية قاما بها كانت السلالات الأبوية من الشكل المعاكس أي (hr^+r^+h) في حين بدت السلالات العبورية من الشكل (hr^+ و h^+r) (شكل 9-15).



الشكل (9-14) شكل البقع العقيمة في علبه بتري والتي تشير إلى عمل المورثة r^+ في تحطيم المستعمرات و r^- في بطء تحطيم المستعمرات.



الشكل (9-15)

البقع العقيمة الابوية (h^+r و hr^+) والمؤشبة (h^+r^+ و hr)
الناجمة عن التهجين بين الأبوين في علب بتري.

وقد تم استعمال ثلاث طفرات مختلفة للمورثة (r) وهي r_{13} ، r_{70} ، r_1 . أما النسب المئوية للنواتج الحاصلة في التهجينين السابقين فيمكن توضيحها من خلال الجدول الآتي:

النسبة المئوية بين الموقعين (r) و (h)	النمط المورثي للنواتج				أنماط التهجين بين الأبوين
	h^+r^+	h^+r	hr^+	hr	
$\%24=12+12$	$\%12$	$\%34$	$\%42$	$\%12$	hr^+ $h^+r \times \textcircled{1}$
$\%27=13+14$	$\%44$	$\%13$	$\%14$	$\%29$	$\times hr \textcircled{2}$ h^+r^+

من هذا الجدول يبدو واضحاً أن النسبة المئوية للعبور بين الموقعين المرتبطين (h) و (r) هي $\%24$ في الحالة الأولى و $\%27$ في الحالة الثانية، وهذا يدل على أن المسافة الموجودة بينهما بحدود (25) وحدة خارطية.

9-4-5 طريقة ثانية للتأشيب في الفيروسات آكلات الجراثيم :

خلافًا لطريقة التأشيب (والعبور) في الفيروسات التي تحققت بمهاجمة فيروسين أو أكثر لجراثوم واحد، فإنه توجد طريقة ثانية لحدوث التأشيب وهي الآتية: عندما يحقن الفيروس T 4 الـ (DNA) في الجراثوم تبدأ عملية النسخ بالطريقة نصف المحافظة المعروفة، وبعدها تتم عملية تأشيب (عبور) بين المناطق المتجانسة من النسخ العديدة حيث يتشكل (DNA) فيروسي عملاق يسمى

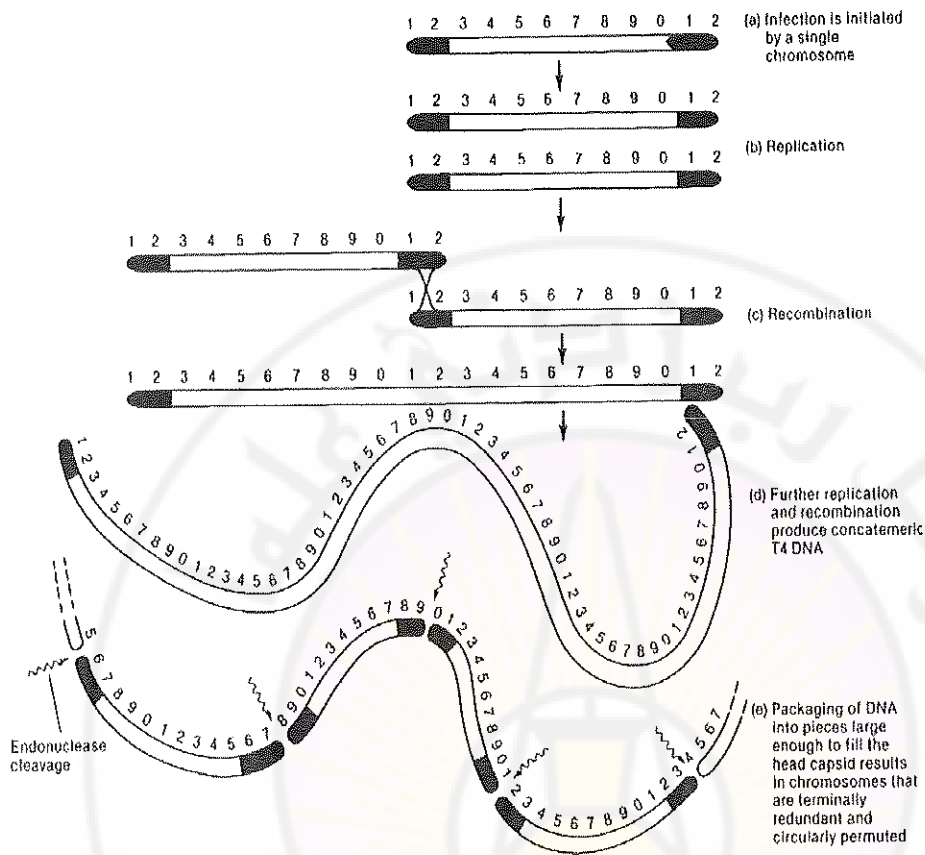
concatemer (متعدد النسخ من الـ (DNA) الأصلي أو الأبوي). بعد ذلك يتم قطع هذا الـ (DNA) العملاق بواسطة أنزيمه ايندوينكلياز endonuclease إلى قطع تساوي بحجومها صبغي الفيروس الأصلي الأبوي بحيث تكون كل قطعة مؤشبة النهاية الطرفية (فيها ناتج عبور).

ثم يتم حشو كل قطعة في رأس فيروسي جديد (علب فارغة الأصل) بعد أن تتحول إلى شكل حلقي وهكذا تخرج الفيروسات التي منها أبوية ومنها مؤشبة أو عبورية (شكل 9-16).

وفي جميع الأحوال يرتبط تكرار أو تواتر frequency التأسيس بطبيعة الفيروسات الطافرة التي تسهم في التهجين الوراثي. فقد تصل إلى 50% في بعض الحالات أو أقل من ذلك في حالات أخرى، كما قد تنعدم هذه الظاهرة كلياً. بهذه الطرق من دراسة التأسيس بين المورثات تمكن الباحثون من رسم خارطة آكلات الجراثيم وبخاصة منها T4، T2 وتبين أن لها شكلاً حلقياً (شكل 9-17).

أما الخارطة الصبغية للفيروس لمبدأ (λ) فإنها تملك الشكلين الخطي والحلقي وذلك حسب وضع النهايتين اللزجتين (كما شاهدنا سابقاً).

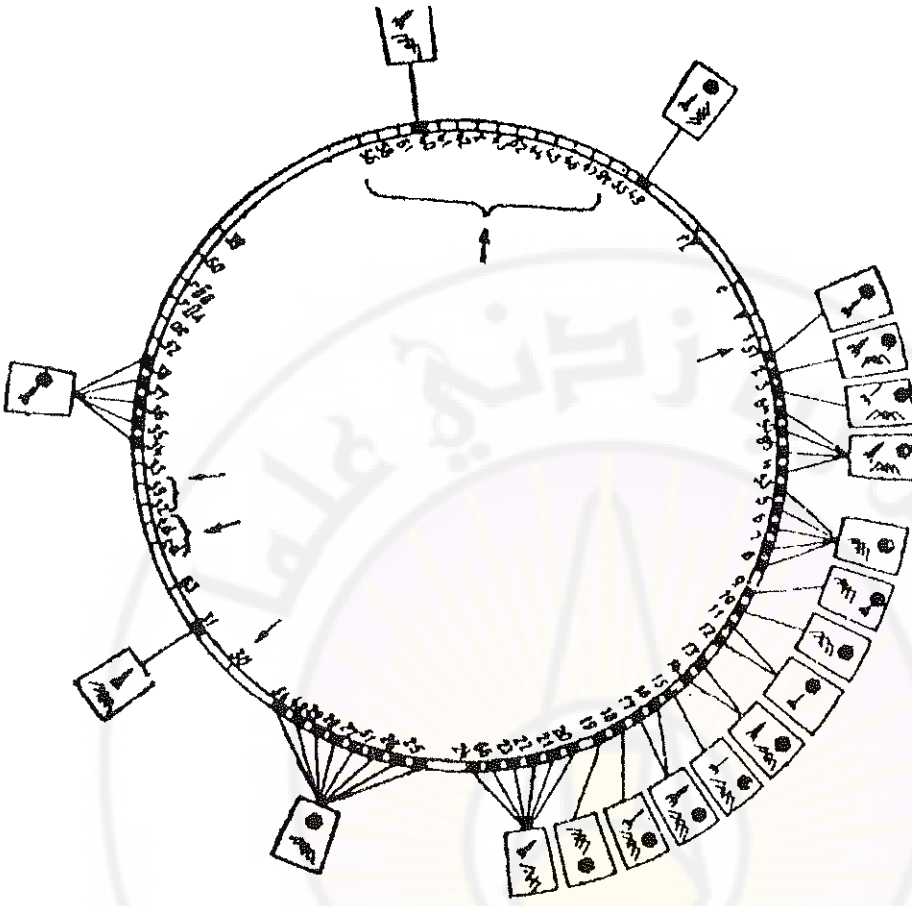
فإذا كان الصبغي خطياً تبقى هاتين النهايتين غير ملتحمتين، أما إذا التحمت النهايات اللزجة (تكاملتا) عندها يكون الصبغي حلقياً.



الشكل (9-16)

تشكل (DNA) فيروسي عملاق (متعدد النسخ) وقطعه وادخاله في رؤوس فارغة لفيروسات جديدة:

(a) صبغى واحد، (b) تضاعف، (c) تآشيب، (d) تشكل صبغى عملاق بزيادة النسخ، (e) تقطع الصبغى تمهيداً لدخوله إلى فيروس جديد.



الشكل (9-17)

الخارطة الوراثية لآكل الجراثيم.

6-4-9 طريقة تهجين النقاط الثلاث في الفيروسات وحساب المسافات الخارطية:

لحساب تواتر الأنماط المورثية العبورية بهدف رسم الخارطة الصبغية نعتمد مبدأ تهجين النقاط الثلاث كما شاهدنا سابقاً في النباتات الراقية. فمثلاً لدى

تهجين وراثي (داخل الجرثوم) بين سلالتين من آكل الجراثيم T 4 تحمل المورثات الطافرة الثلاث الآتية:

m,r,tu (تقابل المورثات السائدة البرية M,R,Tu) وبوجود (10338) مستعمرة كانت النتائج كما يلي:

المعطيات	النمط المورثي	التواتر	النمط المورثي	التواتر	المجموع
أبوية	m r tu	3463	M R Tu	3729	7192
عبور موقع ①	m RTu	520	M r tu	474	994
عبور موقع ②	m r Tu	853	M R tu	965	1818
عبور موقع ①②	m Rtu	162	M r Tu	172	334
مجموع		4998		5340	10338

ولتحديد نسبة التواترات العبورية (المؤشبة Recombination) فإننا نحسب النسبة المئوية

للحالات العبورية حيث أن الوضع الصبغي من الشكل:

$$\begin{array}{c} \text{M} \quad \text{R} \quad \text{Tu} \\ \hline \text{m} \quad \text{r} \quad \text{tu} \end{array}$$

ومن ذلك نجد ما يلي:

النسبة المئوية للعُـبـور بـيـن M,R (موقـع أول) =

$$12.4\% = 100 \times \frac{334 + 944}{10338}$$

النسبة المئوية للعُـبـور بـيـن R,Tu (موقـع ثانٍ) =

$$20.8\% = 100 \times \frac{334 + 1818}{10338}$$

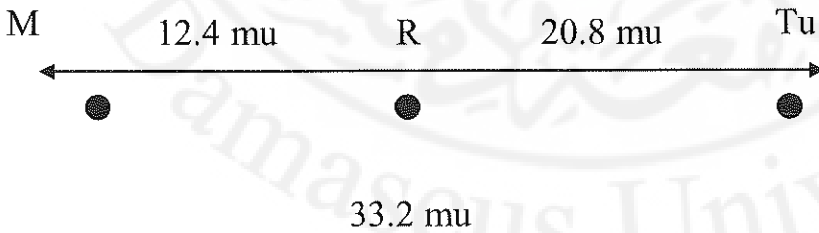
النسبة المئوية للعُـبـور بـيـن M,Tu (أول وثـانٍ) =

$$27.2\% = 100 \times \frac{1818 + 944}{10338}$$

إن وجود النسبة المئوية بين M,Tu % 27.2 أي أكثر من النسبتين الباقيتين يدل على أن المورثة R في الوسط. بناء على ذلك تكون المسافات كما يلي:

- المسافة بين الموقعين المورثين M,R = 12.4 وحدة خريطية.
- المسافة بين الموقعين المورثين R,Tu = 20.8 وحدة خريطية.
- المسافة بين الموقعين المورثين M,Tu = 33.2 = 20.8 + 12.4 وحدة خريطية.

وتكون الخارطة الصبغية من الشكل:



وهكذا فإن الحصول على هجائن الفيروسات داخل الجراثيم، ومن ثم تحليل النتائج العبورية بهدف رسم الخارطة الوراثية يشبه إلى حد كبير تلك الموجودة في النباتات الراقية.





الفصل العاشر

المظاهر الوراثية في الجراثيم

تعد الأحياء الدقيقة وبخاصة الجراثيم من أكثر الكائنات الحية أهمية لدراسة معظم العضلات المرتبطة بنمو وانقسام الخلايا وبالدراسات الوراثية، نظراً لبنيتها البسيطة ودورة حياتها القصيرة. وهي من طلائعيات النوى تسبب الأمراض للإنسان والحيوان والنبات، وتختلف عن الفيروسات بكونها تنمو على الأوساط المغذية المناسبة وفي الشروط التي تعيش فيها، وبذلك يمكن أن تنقسم بالانشطار بعد اكتمال نموها. فمثلاً تنمو العصيات المعوية E.coli في المحلول المائي الذي يحوي على سكر العنب (غليكوز) فقط بالإضافة إلى بعض الأملاح غير العضوية. تختلف المدة الزمنية لتكاثر الجراثيم تبعاً للأوساط المغذية والعوامل المحيطة.

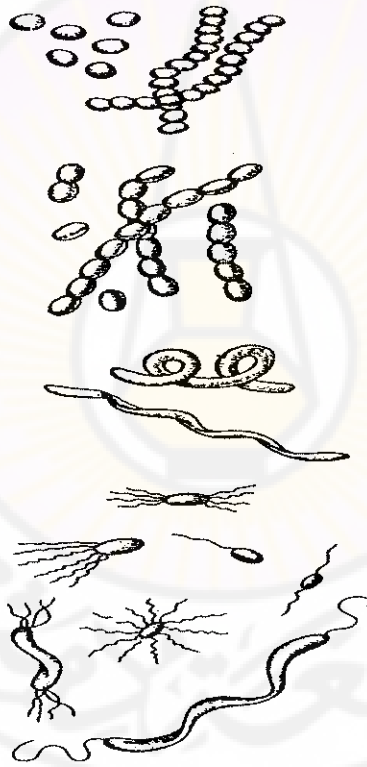
وهكذا تنمو الجراثيم على الغليكوز فقط وبالدرجة 37° (درجة حرارة الأمعاء) كل (60) دقيقة. وتحسين الأوساط المغذية وذلك بإضافة بعض الحموض الأمينية، وبعض الأسس البيورينية والبيريميدينية يتسارع نمو وانقسام الجراثيم بشدة بحيث يصبح كل (20) دقيقة وهو الحد الأدنى لتضاعف الـ (DNA). أما إذا وضعت الجراثيم على الوسط الأدنى وهو الغليكوز ولكن بالدرجة (20°) فإن نمو وانقسام الجراثيم يتباطئ إلى النصف تقريباً أي كل (120) دقيقة.

تتبدل أشكال وقياسات الجراثيم بشدة، وأكثرها صغراً هي بحدود (0.1) ميكرومتر أو (100) نانومتر، وأكثرها ضخامة هي التي تملك شكلاً عصوياً بطول نحو (60) ميكرومتر وبعرض (6) ميكرومتر. وللجراثيم أشكال مختلفة: كروية، مزدوجة، حلزونية، عنقودية، عصوية وغيرها (شكل 10-1).

10-1 الطفرات في الجراثيم وطرق دراستها :

من أهم الطفرات التي تحصل في الجراثيم نجد:

- ①-المورفولوجية: مثل قياس وشكل المستعمرات، وجود كبسولة، حركة الجراثيم، قابلية تفجيره بالأكل الفيروسي وغيرها.
- ②-البيوكيميائية: مثل وجود الصباغ وإمكانية استجابته للملونات وغيرها.
- ③-خصائص الاستتبات: مثل نمط التنفس، ذاتي التغذية أو غير ذاتي التغذية، الثبات تجاه الحرارة، الثبات تجاه السموم والصادات الحيوية وغيرها.



الشكل (10-1)

أنماط مختلفة من الجراثيم كروية، حلزونية، عنقودية، عصوية..الخ

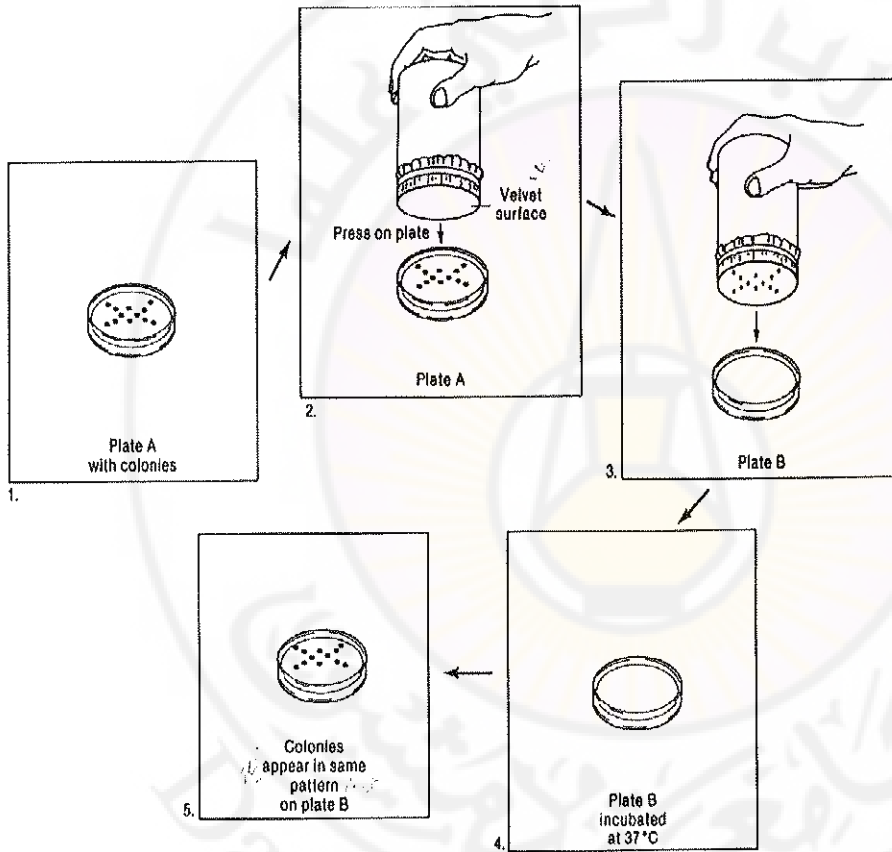
وقد تتبدل صفات الجراثيم بشكل طوعي، وغالباً ما يكون التبدل بتأثير عوامل محرضة (مطفرات)، حيث تزداد وتيرة الاطفرار بين الجراثيم. فمثلاً إذا وضعت سلالة من جراثيم E.coli حساسة للستربتوميسين (غير طافرة) مع عقار الستربتوميسين (صاد حيوي)، فإن الجراثيم ستموت. ومع الزمن تظهر نسبة قليلة من الجراثيم تبقى محافظة على وجودها وتشكل مستعمرات وبذلك فهي سلالات ثابتة أو مقاومة تجاه الستربتوميسين (طافرة)، ويمكن الكشف عنها بطرائق مختلفة. ومن أشهر الطرائق للكشف عن هذه الطفرات الطوعية هي تقانة الطباعة على المخمل Replica plating technique التي أسسها ليدربرغ Lederbergs عام 1956 (شكل 10-2)، وفيما يلي نتعرف على خطوات هذه الطريقة:

- تتم زراعة سلالة جرثومية في علبه بتري (العلبة الأم) بدون آكل الجراثيم إلى أن تتشكل "معشبة" جرثومية تضم مجموعة مستعمرات.
- نقوم بتثبيت قطعة من المخمل Velvet على اسطوانة خشبية قطرها أصغر بقليل من قطر علبه بتري ثم نضغط بلطف سطح الأسطوانة الخشبية المخملية على سطح المستعمرات الجرثومية النامية فتحمل آثار (انطباعات) لهذه المستعمرات .
- نجهز ثلاث علب بتري بأن نضع فيها آكل الجراثيم T 1 ثم نضغط على كل منها بالاسطوانة الخشبية المخملية التي حملت من المرحلة (العلبة) السابقة الجراثيم، وبعد ذلك نحضن العلب الثلاث لمدة كافية (فيها جراثيم + آكل الجراثيم T I).

- إن الجراثيم الموضوعة في العلب الثلاث (والتي جاءت من العلبه الأصل عن طريق المخمل) فيها نمط بري (يتحسس تجاه الآكل) ونمط طافر (ثابت أو لا يتحسس تجاه الآكل) ولذلك بعد مرور فترة الحضانة تنمو على العلب

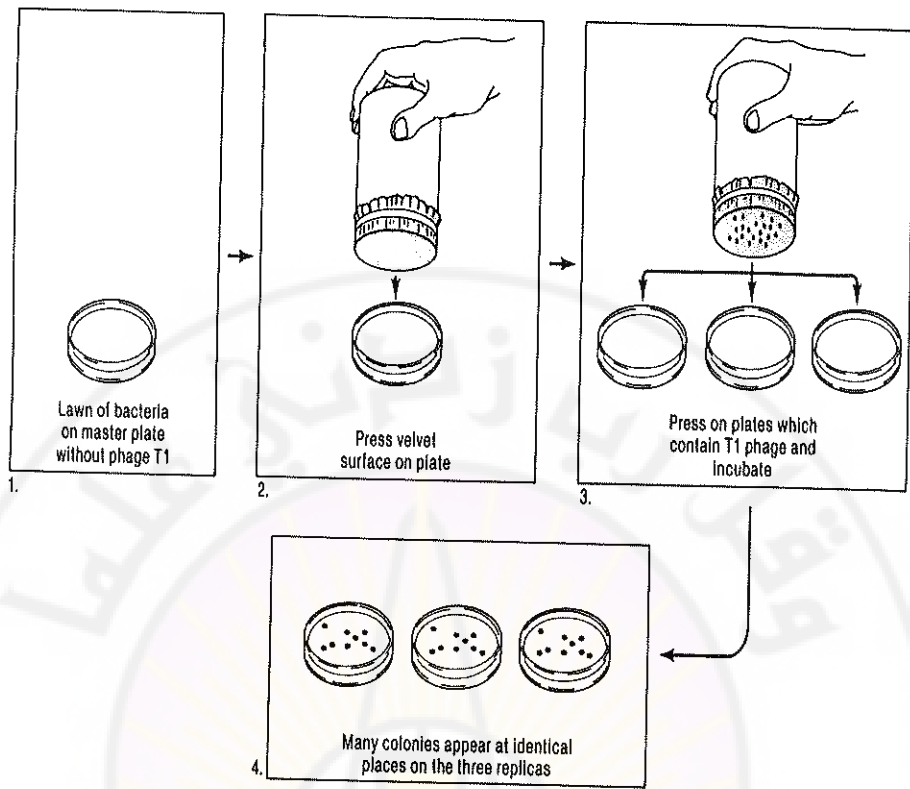
الثلاث وفي أماكن واحدة ومتشابهة المستعمرات الجرثومية الطافرة فقط وهي الثابتة تجاه الأكل (شكل 10-3).

ملاحظة: تشير جميع الدراسات والملاحظات إلى أن الجراثيم الثابتة تجاه أكل الجراثيم T1 كانت موجودة أصلاً في العلب الأم قبل أن يأتي الأكل ويكشفها في تجربة ليدربرغ.



الشكل (10-2)

تقانة الطباعة على المخمل حسب ليدربرغ.



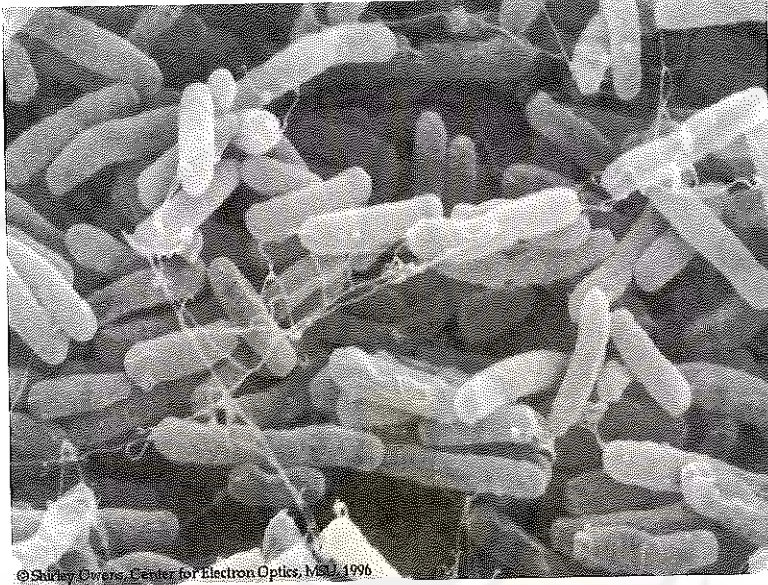
الشكل (10-3)

استعمال تقانة الطباعة على المخمل للكشف عن طفرة ثبات الجراثيم تجاه الآكل T_1 :
 (1) معشبة جرثومية بدون آكل، (2) الطبع بالمخمل، (3) وضع الجراثيم من المخمل على
 علب فيها آكل، (4) تشكل مستعمرات متطابقة في العلب الثلاث (طفرة الثبات تنمو).

10-2 العصيات المعوية أحياء مناسبة للأبحاث الوراثية :

تشير أبحاث الوراثة الجزيئية في الأعوام الأخيرة إلى الاستعمال المتزايد
 لجراثيم العصيات المعوية *Escherichia coli* (E.coli)، إضافة إلى باقي
 الجراثيم، لكن اختيار العصيات لإقامة الأبحاث الوراثية جاء عن طريق

المصادفة. خاصة وأن الدراسات سارت بخطاً واسعة مع هذه الجراثيم، وبذلك بات من الصعب تبديلها. إضافة إلى كونها غير ممرضة للباحث . تبدو عصيات E.coli عسوية الشكل، تنمو طولاً ثم تنقسم بالانشطار لتعطي خليتين متشابهتين (الشكل 4-10). أما الحرارة المفضلة لنموها فهي (37°) وهذا هو سبب وجودها في أمعاء الثدييات، ومع ذلك فهي تنمو وتتكاثر في الدرجات المنخفضة من الحرارة كما شاهدنا سابقاً.



الشكل (4-10)

صورة فوتوغرافية لجراثيم العصيات المعوية E.coli

10-2-1 الجراثيم كاملة التغذية (بروتوتروف) وناقصة التغذية (اكسوتروف) :

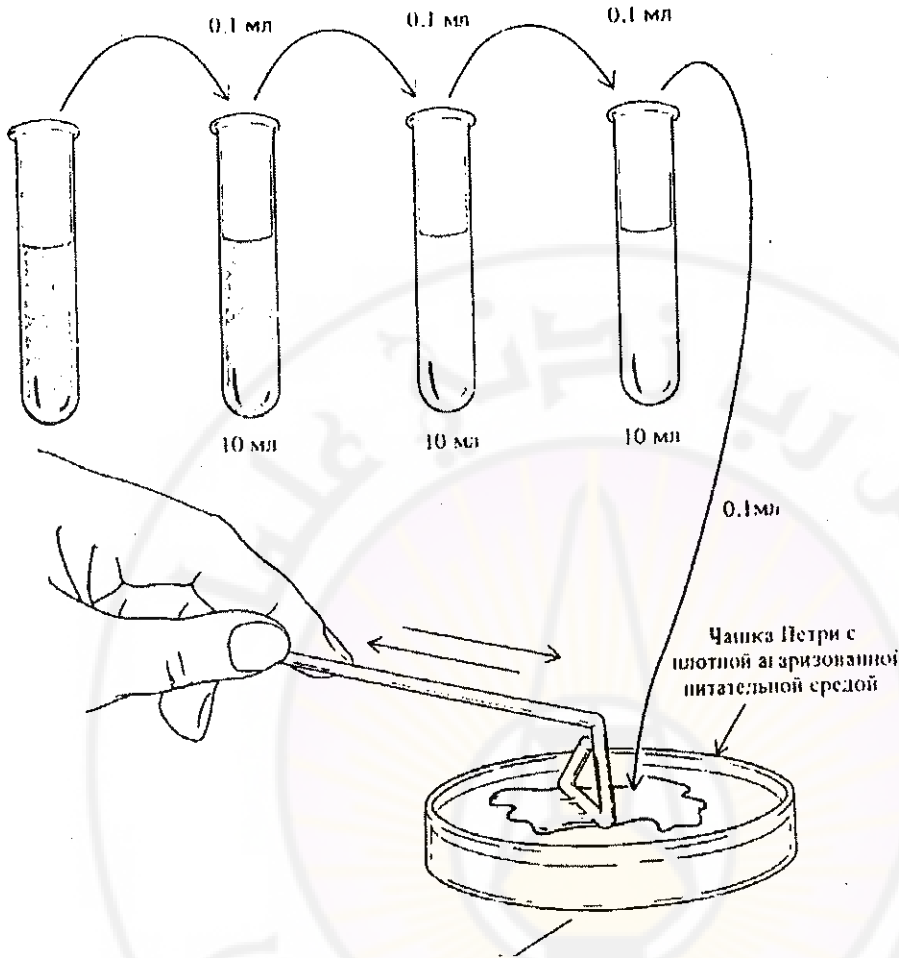
قد تنمو العصيات المعوية بسهولة على وسط سائل يضم بعض الأملاح (NH_4Cl ، NaCl ، CaSO_4) وكميات ضئيلة من بعض العناصر اللازمة،

وكذلك مصادر بسيطة من مائيات الفحم مثل الغليكوز. من هذه المواد تستطيع جراثيم *E.coli* أن تبني جميع الجزيئات العضوية المعقدة التي تتרכب منها خلاياها (مثل هذه الجراثيم تسمى كاملة التغذية بروتوتروف Prototroph). ويمكن أن تكون كمية الجراثيم في الوسط المغذي وليوم واحد ومن خلية جرثومية واحدة من *E.coli* بحدود $(2-3 \times 10^9)$ جرثومة في كل مل. وتسمى الجراثيم وبخاصة الطفيلية التي لا تستطيع أن تרכب بعض الجزيئات العضوية المعقدة بسبب غياب مثل هذه الجزيئات من الوسط التي تعيش فيه، ناقصة التغذية (أكسوتروف Auxotroph) ولا يمكن أن تعيش وتتكاثر إلا إذا أضفنا المركب العضوي التي تحتاجه إلى الوسط المغذي.

10-2-2 إحصاء عدد الجراثيم والمستعمرات الجرثومية :

يمكن تحديد عدد الخلايا في المزرعة الجرثومية بإجراء سلسلة من التمديدات للوسط الجرثومي المحدد لذلك. وبعد عمليات التمديد نزرع الوضع الأخير للجراثيم في علبه بتري على الوسط المغذي الجامد والصلب (بوجود الآغار آغار)، ويجب بعثرة الجراثيم كي لا تتشكل المستعمرات فوق بعضها بعضا (شكل 10-5). في هذه الحالة ستشكل كل خلية جرثومية مستعمرة واحدة بحيث يمكن إحصاء عددها (من عدد المستعمرات).

هذه الطريقة تعطي إمكانية دراسة نسل أي خلية جرثومية منفردة وبآلاتي يمكن عزل أي طفرة ناتجة عن ذلك وبشكل مستعمرات نقية. بهذه الطريقة تمت دراسة الجراثيم وبخاصة *E.coli* والتي قدمت الكثير من الأبحاث الوراثية.



الشكل (5-10)

طريقة تمديد عدد الخلايا الحية في المستعمرة الجرثومية (انظر النص).

10-2-3 عزل طفرات الاوكسوتروف المتشكلة في الجراثيم:

إن ظهور الطفرات بالاكسوتروف Auxotroph خلال تشكلها عند الجراثيم مرتبط بسرعة نسخ الصبغي الجرثومي وانقسام الخلية الجرثومية. فقد يتناسخ الصبغي الجرثومي ليشكل صبغيين داخل الجرثوم دون انشطاره، وبعد ذلك

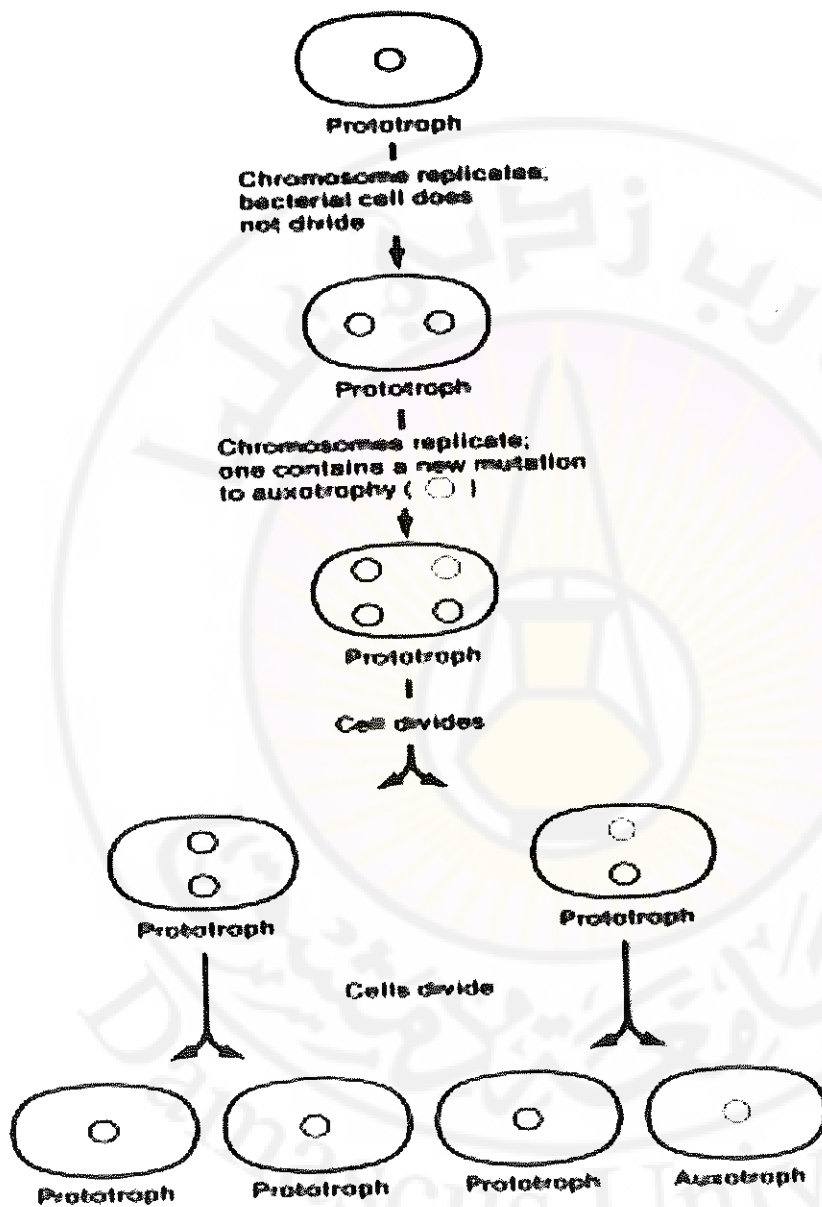
يتناسخ مرة أخرى ليشكل أربع صبغيات (أحدها طافر على مستوى العوز الغذائي) وهي جميعها داخل الجرثوم قبل انشطاره. هذه الحالة تشير إلى سرعة نسخ وبطء الانقسام الخلوي (الانشطار) بسبب الشروط المناسبة المحيطة بالجراثيم، لكن في النتيجة يبقى الجرثوم من نموذج كامل التغذية Prototroph على الرغم من وجود طفرة بداخله (إحدى نسخ الصبغيات). بالمقابل إذا استمرت الخلية الجرثومية بالانقسام، وأصبحت الشروط المحيطة بالجرثوم غير مناسبة فإن الجرثوم سينقسم بالانشطار ليعطي خليتين جرثوميتين في كل منها (2) صبغي، وكليةما بروتوتروف (مع وجود اكسوتروف في أحدهما)، وبمتابعة الانقسام سنحصل على أربع خلايا جرثومية ثلاث منها بروتوتروف وواحدة اكسوتروف ستكون فيما بعد سلالة صافية من الجراثيم الطافرة بعد عزلها وإكثارها على وسط غذائي أدنى مضافاً إليه النقص الغذائي الذي أدى إلى الطفرة (شكل 10-6).

10-2-4 الأوساط المغذية ونمو جراثيم E.coli:

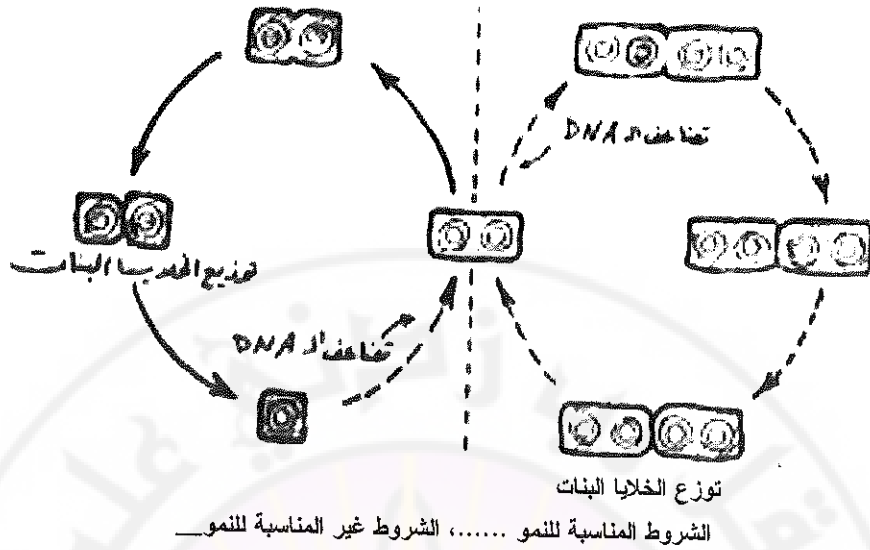
لدى نمو الجراثيم تضم كل خلية عادة من (2-4) صبغي وجميع الصبغيات ناتجة عن الصبغي الأصلي مما يجعلها متشابهة وراثياً. ولا تعد ظاهرة تجمع الصبغيات في الخلية الواحدة من الأمور الضرورية في حلقة حياة E.coli ، فإذا لم تحصل هذه الظاهرة فإنها ترجع لتباطئ التضاعف الصبغي وذلك في الشروط الغذائية السيئة مما يؤدي إلى ظهور خلايا جرثومية قادرة على الحياة وفي كل منها صبغي واحد فقط (شكل 10-7).

إن صبغي العصيات المعوية (كما في جميع الجراثيم) لا يحاط بغشاء نووي لأنها من طلائعيات النوى Prokaryotes لذلك لا نجد حداً فاصلاً بين النواة والسيتوبلازما. ومن المعروف انعدام الانقسام الخيطي mitosis والمنصف

meiosis في الجراثيم، لكن الشيء المؤكد حصوله هو التضاعف الصبغي وتوزعه إلى الخلايا البنات خلال انشطار الجرثوم إلى جرثومين وهكذا.



الشكل (6-10) طريقة عزل طفرات الاكسوتروف في الجراثيم.



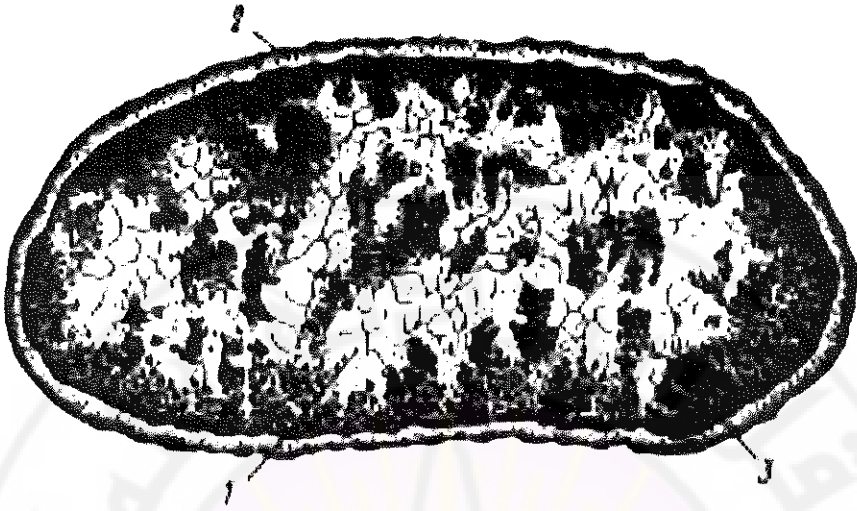
الشكل (10-7)

حلقة حياة جراثيم E.coli بوجود الاوساط الغذائية المناسبة وغير المناسبة لنموها.

10-2-5 البنية الدقيقة لجراثيم العصيات المعوية:

تشير دراسة الصور المأخوذة عن المجهر الإلكتروني لمقاطع رقيقة جداً في خلايا E.coli إلى البنية الدقيقة التي تكاد تتشابه مورفولوجياً مع باقي الجراثيم (شكل 10-8).

وهكذا يحاط الجرثوم بغلاف خارجي قاس بسماكة نحو 100Å يحدد المتانة والمرونة والشكل الجرثومي (عصوية، كروية، وغيرها). ويتركب الغلاف من ببتيدغليكان أو مورين فسيفسائي البنية من البروتينات ومتعددات السكاكر والمواد الدسمة. وارتباطاً مع علاقة الغلاف بالملونات بطريقة "غرام" فإننا نميز الجراثيم موجبة الغرام (رقيقة الجدار) وسالبة الغرام (ثخينة الجدار) وهذه صفة مميزة للجراثيم حسب نوعيتها.



الشكل (8-10)

البنية الدقيقة لجراثيم E.coli 1- نيكليوييد، 2- غلاف، 3- ريبوسومات.

تشير الدراسات إلى تحطم الغلاف الجرثومي بعوامل مختلفة (معالجات أنزيمية مثلاً) الأمر الذي يقود إلى تشكل البروتوبلاست، ومع ذلك فإن زوال الغلاف، لا يفقد الجرثوم أي وظيفة من وظائفه المعتادة مثل قدرته على تشكيل المستعمرات فوق الأوساط المغذية الكثيفة وقابليته نحو التحول والتحول الانتقالي. إن ظاهرة السفيروبلاست مهمة من حيث كثرة التطبيقات الوراثية عليها وبخاصة في مجال الهندسة الوراثية. والمعروف في علم الجراثيم الممرضة أن الغلاف الخلوي يحاط غالباً بطبقة مخاطية تسمى الكبسولة وهي التي تحدد خواصها الممرضة. وإلى الداخل من الغلاف الخلوي يتوضع الغشاء السيتوبلازمي بسماكة $100 \text{ \AA}$ أيضاً وهو مكون من البروتينات والمواد الدسمة.

إلى الداخل من الغشاء نجد السيتوبلازما المملوءة بالميزوزومات والريبوزومات، لكنها تفتقد إلى الميتوكوندري والصانعات والمتضمنات الموجودة في السيتوبلازما الراقية. وتلاحظ المادة النووية (بدون غشاء) ملتفة بشكل صبغي جرثومي مفرد حلقي يضم آلاف المورثات مكون من الـ (DNA)، يقوم بجميع العمليات التي يقوم بها صبغي النباتات الراقية. كما نشاهد مجموعة من الصبغيات الصغيرة (من صفر إلى عدة) تسمى البلاسميدات Plasmids لها دور مهم في الأبحاث الوراثية.

إن جزيئه الـ (DNA) العملاقة العائدة للصبغي الجرثومي المكونة من الـ (DNA) والبروتينات (لكن بنيتها تختلف عن النباتات الراقية)، تشكل بنية متراسة على هيئة عرا مستقلة عالية درجة التلويب، وهي بطول (1100) ميكرومتر 2×10^7 نيكليوتيدة)، وحولها يتوضع نحو (3000) ريبوزوم بقطر نحو (200 Å) للواحد، وهي مراكز خلوية لتركيب البروتين في الجراثيم. أما ثابت التسديم (S) Sedimentation لريبوزومات الجراثيم فهو من النموذج 70S (في الأحياء الراقية 80S). إن الصبغي الجرثومي ببنيته البدائية وعدم تعدده (انعدام مجموعات الارتباط) وانعدام غشاء النواة والتنظيم الراقى يعطيه أسم نيكليوتيد Nucleoids. وإذا لاحظنا وجود أكثر من صبغي في الجرثوم الواحد فهذا يعود إلى تناسخ الـ (DNA) وعدم انشطار الجرثوم كما شاهدنا سابقاً. وقد تم اكتشاف الصبغي الجرثومي بطريقة الرسم الإشعاعي الذاتي Autoradiography من قبل كيرسوم Kersom عام 1963.

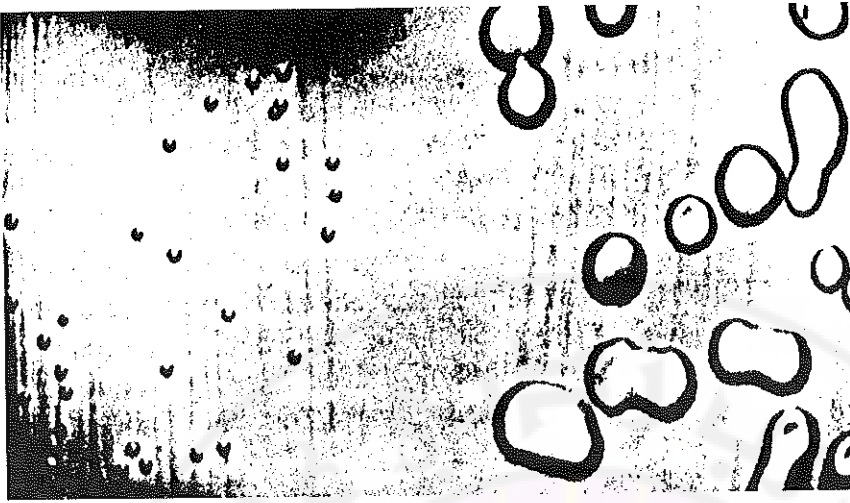
10-3 آليات نقل الـ (DNA) و التأسيس ورسم خارطة الجراثيم:

تتحرر المعلومات الوراثية المتواجدة في الجرثوم ضمن الصبغي المكون من بضعة آلاف من المورثات وفي الـ (DNA) خارج الصبغي (البلاسميد). ومع أن

الظواهر الجنسية الطبيعية المتمثلة بتشكيل الأعراس والانقسام المنصف معدومة في الجراثيم، وأن رسم خارطة أي صبغي في الأحياء تعتمد على التأسيس Recombination فإنه توجد ثلاث آليات لانتقال وتبادل المادة الوراثية في الجراثيم تحقق التأسيس، وتتخصص الفوارق فيما بينها بالأسلوب الذي ينتقل بواسطته الـ (DNA) بين الخلايا. هذه الآليات هي: التحول، التحول الانتقالي، التزاوج.

10-3-1 التحول في الجراثيم Transformation:

يعرف التحول بأنه عملية دخول قطعة (DNA) غريبة إلى الخلية (جرثوم) بدون وساطة، وأول من اكتشف هذه الظاهرة الباحث الطبيب الانكليزي غريفيث Griffith عام 1928 ومن ثم درسها على المستوى الجزيئي الباحث إيفري Avery ومساعدوه عام 1944. لقد لاحظ غريفيث تبدل خواص الغلاف الخلوي لجراثيم الالتهاب الرئوي *Diplococcus pneumoniae* وذلك تحت تأثير عوامل ما منتزعة من خلايا جرثومية أخرى. وهكذا تحوي هذه الجراثيم سلالتين مختلفتين تماماً بالمظهر الخارجي وبالخواص المرضية: الأولى سلالة برية ممرضة S (Smooth) أي ملساء ولها عدة أنماط وهي: IS, IIS, IIIS وتشكل غلاف كربوهيدراتي قاسٍ، وبذلك عندما تدخل إلى المضيف (فأر أو أي كائن من الثدييات) فإن الكريات البيضاء لا تتمكن من بلعمتها. هذه السلالة تشكل على الوسط المغذي الجامد مستعمرة لامعة ملساء بسبب وجود الغلاف وهذا هو سبب التسمية. والثانية سلالة طافرة مجمعة أو خشنة غير ممرضة R (Rough) ولها عدة أنماط IR, IIR, IIIR, ... وهي لا تستطيع أن تشكل غلاف كربوهيدراتي وبذلك تتمكن الكريات البيضاء للمضيف من بلعمتها. هذه السلالة تشكل على الوسط المغذي الجامد مستعمرة مجمعة صغيرة خلافاً للمستعمرة الأبوية S (شكل 10-9).



الشكل (10-9)

مستعمرات جرثومية ممرضة S (يمين) وغير ممرضة R (يسار) (انظر النص)

10-1-3-1 تجارب غريفت:

أجرى غريفت على هاتين السلالتين من جراثيم الالتهاب الرئوي أربع تجارب حققها على الفأر وهي:

1. حقن الفأر بالسلالة الممرضة (S) فأدت إلى موته.
2. حقن الفأر بالسلالة غير الممرضة (R) فبقي على قيد الحياة.
3. حقن الفأر بالسلالة الممرضة (S) بعد تسخينها بالحرارة فبقي على قيد الحياة.
4. حقن الفأر بمزيج من السلالة الممرضة (S) المسخنة مع السلالة غير الممرضة (R) فبقي على قيد الحياة، كما لوحظت الجراثيم في هذه الحالة محاطة بغلاف كربوهيدراتي قاسٍ.

لقد فكر غريفت بهذه التجارب وحاول تفسيرها، وبخاصة التجربة الرابعة. وبدى أنه من البديهي أن حقن الفأر بالسلالة IIR لن تؤدي إلى موت الفأر كونها غير ممرضة. ومن البديهي أيضاً أن حقن الفأر بالسلالة الممرضة المسخنة بالحرارة

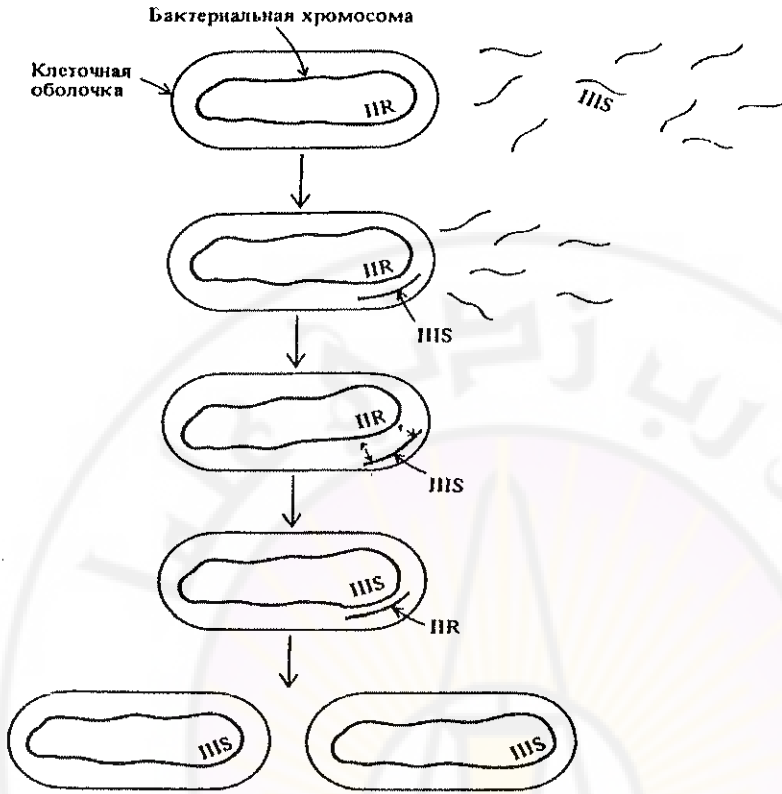
IIS لن تؤدي إلى موت الفأر كونها مقتولة بالتسخين. لكن السؤال الذي يطرح بقوة في هذا المجال هو: لماذا مات الفأر (في التجربة الرابعة) لدى حقنه بمزيج السلالتين وكل منهما وحدها غير قادرة على قتله؟!.

لقد اعتقد غريفت أن السلالة IIR المدموجة مع السلالة المقتولة IIS تتحول إلى سلالة ممرضة عن طريق الأطفار العكسي أي (IIR $\leftrightarrow$ IIS)، وهذا التحول يتحقق بفضل السلالة الممرضة IIS. فالحرارة المرتفعة جداً تحطم عامل التحول لكن الحرارة بالدرجة (60°) تبقى محافظة على عامل التحول.

10-3-1-2 تفسير إفري ومساعديه:

لقد بقيت طبيعة المادة المتحولة من الجراثيم الممرضة المقتولة بالتسخين (IIS) إلى الجراثيم غير الممرضة (IIR) مجهولة حتى عام 1944، حين قدم إفري ومساعدوه التفسير الجزيئي، حيث أشاروا إلى أن عامل التحول هو جزيئة الـ (DNA). فعندما تم مزج السلالة الجرثومية غير الممرضة (IIR) مع السلالة الممرضة المسخنة (IIS)، فإن هذه العملية أدت إلى عبور وتأشيب، وبالتالي تحولت السلالة غير الممرضة إلى ممرضة كونها أصبحت قادرة على بناء غلاف كربوهيدراتي حولها (شكل 10-10).

وبشكل آخر تخرج كسرات الصبغيات من السلالة الممرضة المسخنة (IIS) متحررة من الغلاف الكربوهيدراتي لينتقل أحدها إلى السلالة غير الممرضة (IIR) ويحصل تبادل القطع الصبغية لتجعل هذه الأخيرة قادرة على بناء الغلاف وتحولها إلى ممرضة. فيما بعد تبين أن سبب العامل الممرض يرجع إلى وجود المورثة (S) التي تشرف على تركيب الغلاف القاسي في حين تمنع المورثة (R) من تشكل هذا الغلاف (شكل 10-11).



الشكل (10-10)

تفسير ظاهرة التحول حسب إفري بواسطة جزيئة الـ (DNA) (انظر النص)

10-3-1 آلية التحول :

لقد تمت دراسة آلية دخول الـ (DNA) المتحول إلى الخلية الجرثومية في مخابر عديدة ويمكن تلخيص هذه العملية في خمس مراحل وهي:

- 1- انضمام جزيئات الـ (DNA) المتحول ثنائي السلسلة مع الجزء المحدد من سطح الخلية الجرثومية الآخذة أو المستقبلية Receptor site. في هذه المرحلة يكون الـ (DNA) المتحول حساس تجاه التحطم بأنزيمية (DNA-ase).

2- امتصاص (غير قابل للعكس) الـ (DNA) المتحول دون أن يتعرقل بالأنزيم.

3- تبدل الـ (DNA) المتحول من مضاعف السلسلة إلى وحيد السلسلة (داخل الجرثوم) بفضل أنزيم نيكلياز خلوية.

4- تكامل (تتأمل) الـ (DNA) المتحول وحيد السلسلة مع صبغي الجرثوم الآخذ.

5- إظهار عمل المورثة (تعبير المورثة) داخل خلية الجرثوم الآخذ (شكل 10-12).

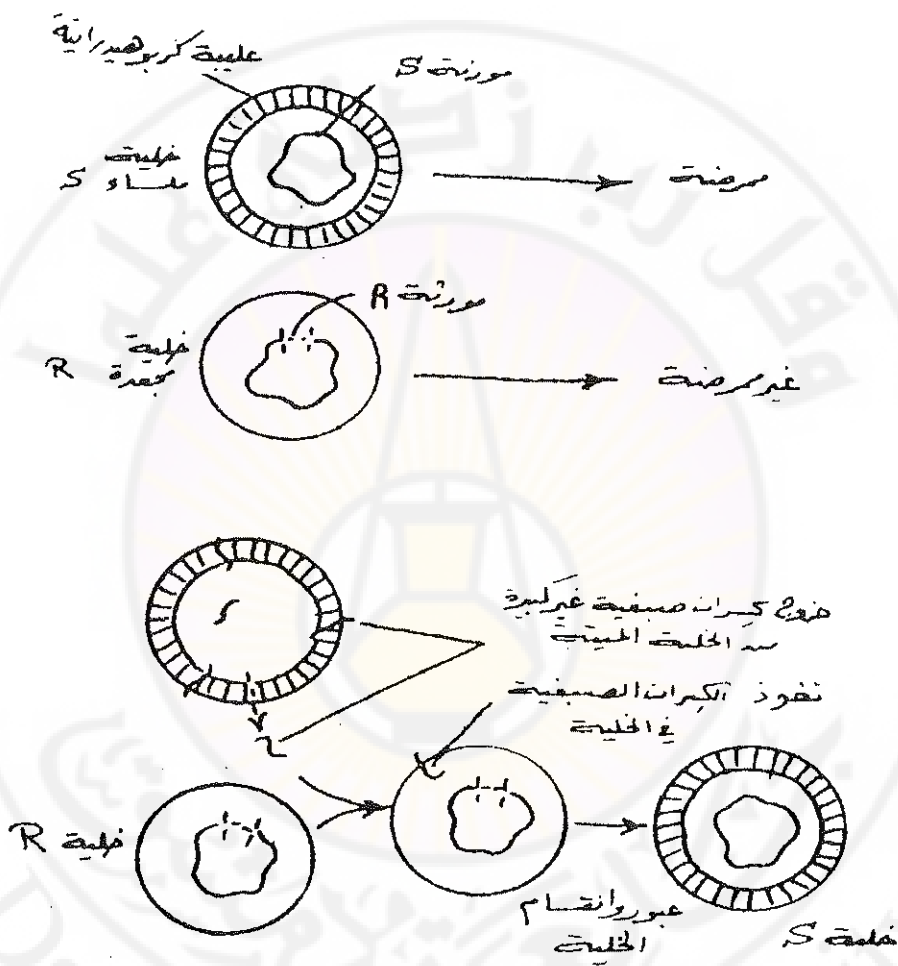
6- لقد تمت دراسة التحولات في بعض الأحياء الدقيقة مثل جراثيم:

Streptococcus, Hemophilus, Bacillus Subtilis, Pneumonia وبعض جراثيم التربة من فصيلة *Rhizobiaceae*، وبعض الطحالب الزرقاء وغيرها. وقد تمت عملية التحول في جراثيم العصيات المعوية *E.coli* التي عدت لمدة طويلة منيعة من تحول (DNA) غريب إليها.

والياً تتم معالجة *E.coli* ببعض المواد أو المركبات بهدف إزالة الغلاف عنها وتحويلها إلى سفيرو بلاست ومن ثم دخول الـ (DNA) إليها، وفعلاً تمت إزالة الغلاف بمعالجة *E.coli* بـ كلوريد الكالسيوم، وتحققت ظاهرة التحول بدخول (DNA) آكل الجراثيم λ إليها دون أن تفقد الجراثيم قدرتها الحيوية. كما تمكن الباحث أويشي Oichi عام 1973 من اكتشاف التحول في جراثيم *E.coli* المعالجة بالكلسيوم وذلك بإدخال (DNA) مماثل. كل هذه الأبحاث فتحت المجال واسعاً للاحتيال على الجراثيم في أنبوب الاختبار بهدف تحقيق التحول واستخدامه بشكل فعال في الأبحاث الوراثية.

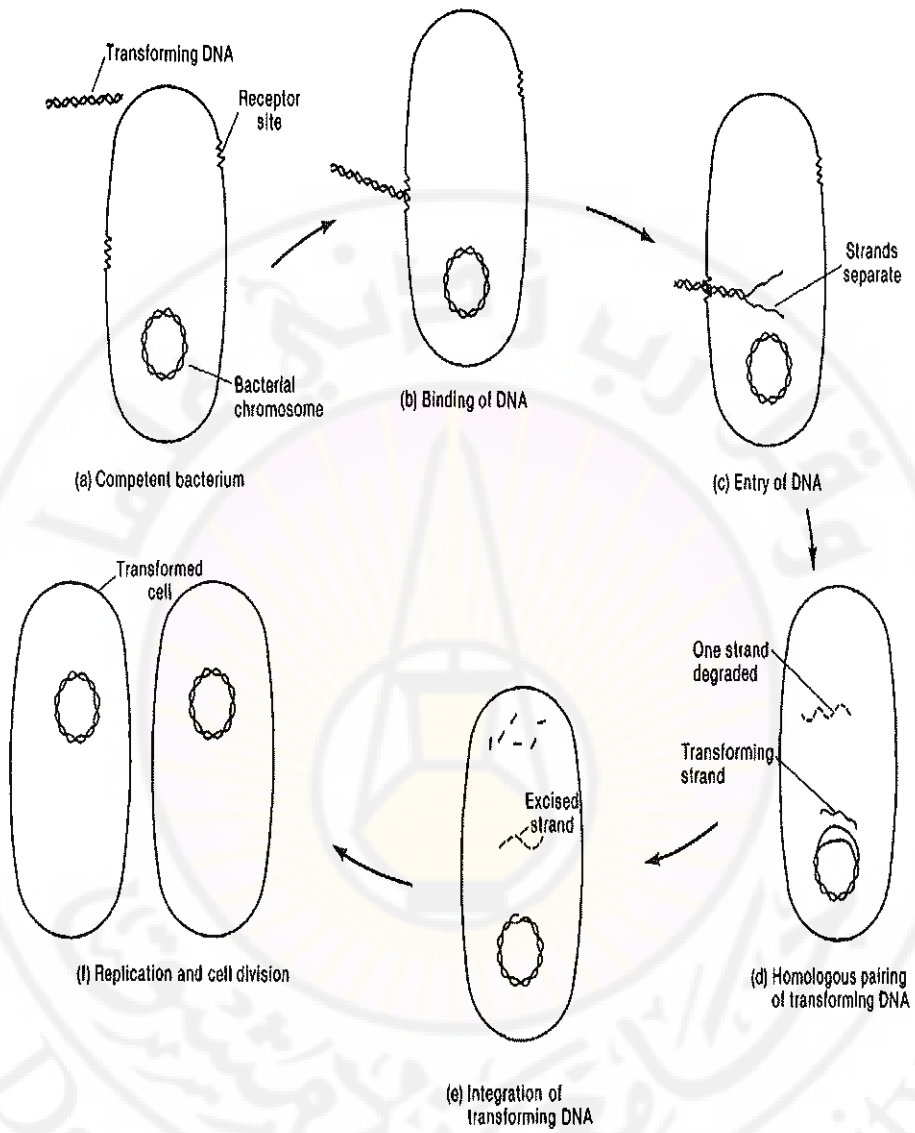
إضافة إلى ذلك لم تبق ظاهرة التحول محصورة بين الجراثيم، وإنما دخلت في مجال النباتات الراقية. وهكذا نفذت المادة الصبغية (الـ (DNA)) العائدة للجراثيم بنسبة عالية 50-70% في خلايا كمبيوم البندورة، كما تحول (DNA) جراثيم

أخرى إلى خلايا نبات الشعير، حيث تم "التهجين" بين (DNA) كل منهما إلى جانب العديد من الأبحاث المماثلة.



الشكل (10-11)

تحويل جرثوم إلى جرثوم آخر (من سلالة S مسخن إلى سلالة R غير ممرض) وتشكل جرثوم ممرض.



الشكل (10-12)

آلية دخول قطعة من الـ (DNA) إلى الخلية الجرثومية بواسطة التحول.

10-3-2 التحول الانتقالي في الجراثيم Transduction:

لقد اكتشف هذه الظاهرة لأول مرة الباحثان ليديربيرغ وزيندر Lederberg, Zinder عام 1952 في سلالات جراثيم السالمونيلا *Salmonella* مع آكل الجراثيم الناعمة P 22، وذلك بعد تصميم جهاز مكون من أنبوبة زجاجية على شكل حرف U مفصولة بفلتر زجاجي شبه نفوذ يسمح بعبور جزيئات الـ (DNA) وآكل الجرثوم من خلاله ويمنع عبور الجراثيم (شكل 10-13).

لقد تم وضع سلالتين جرثوميتين مختلفتين بالطفرات، بحيث وضعت في الذراع الأيمن للأنبوبة الزجاجية السلالة $(phe^{-}.trp^{-}.met^{+}.his^{+})$ La 22 وفي الذراع الأيسر السلالة $(phe^{+}.trp^{+}.met^{-}.his^{-})$ La-2، بالإضافة إلى آكل الجراثيم P الذي ينتقل عبر الحاجز إلى كلا الذراعين.

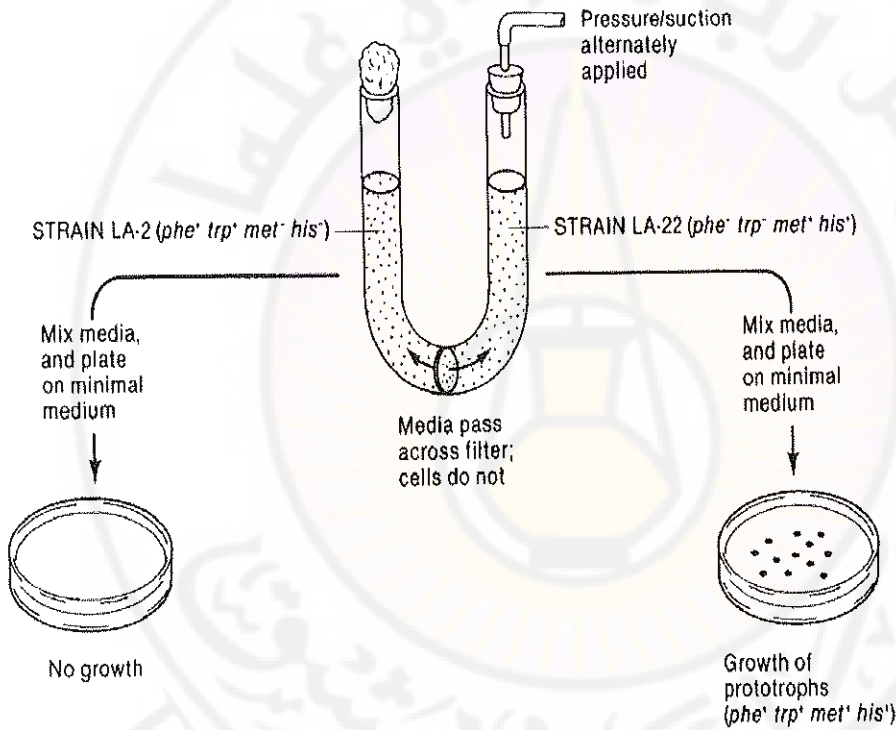
إن كلاً من هاتين السلالتين الجرثوميتين طافرة Auxotroph، وبعد مرور فترة من الحضانة تشكلت سلالة غير طافرة من الجراثيم هي $(phe^{+}.trp^{+}.met^{+}.his^{+})$ أي Prototroph. هذه السلالة لا يمكن لها أن تتشكل إلا بوساطة الفيروس، الذي قام بنقل المورثات غير الطافرة من طرفي الأنبوبة.

وهكذا بفضل التأشير تشكلت جراثيم بروتوتروف تمكنت من النمو على الوسط الأدنى. فالتحول الانتقالي يعرف بأنه انتقال الـ (DNA) من خلية (جرثومية) إلى خلية (جرثومية) أخرى بوساطة فيروسية (آكل الجراثيم) والاستفادة منها.

في هذه الحالة يعمل الفيروس على "خطف" كسرة Fragment صبغية من الجرثوم المضيف (بحدود 1-2% من الصبغي الجرثومي)، ومن ثم نقلها إلى جرثوم آخر حينما يتوضع عليه الفيروس من جديد، هذه الكسرة "المخطوفة"

تنضم إلى صبغي الجرثوم الجديد وتتحد معه بعبور محدثة جراثيم مؤشبة (شكل 10-14).

إن الفيروسات التي تتمتع بصفة "الخطف" ماهي إلا فيروسات خاملة بيولوجياً (غالباً ما تكون من الفيروسات المعتدلة) نظراً لوجود عيب في بعض مناطق صبغياتها.

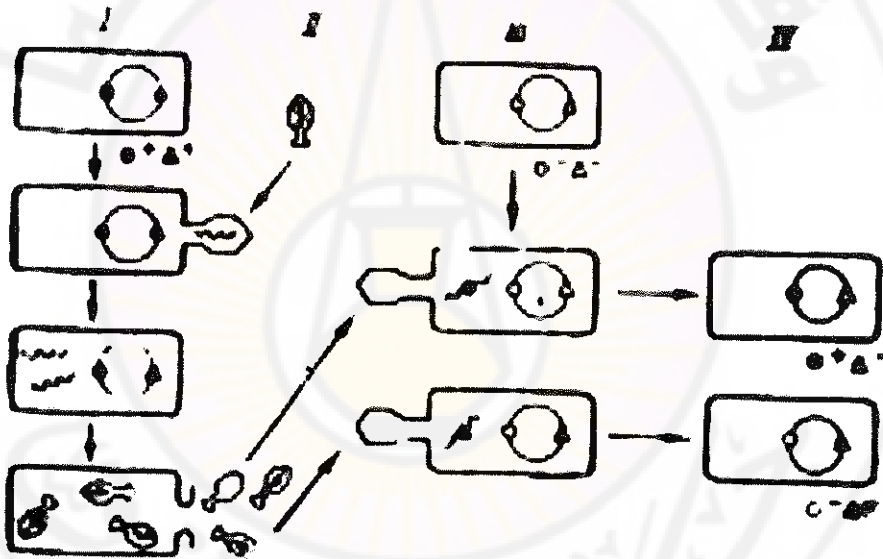


الشكل (10-13)

تجربة ليدربيرغ - زيندر على جراثيم السالمونيلا توضح التحول الانتقالي (راجع النص).

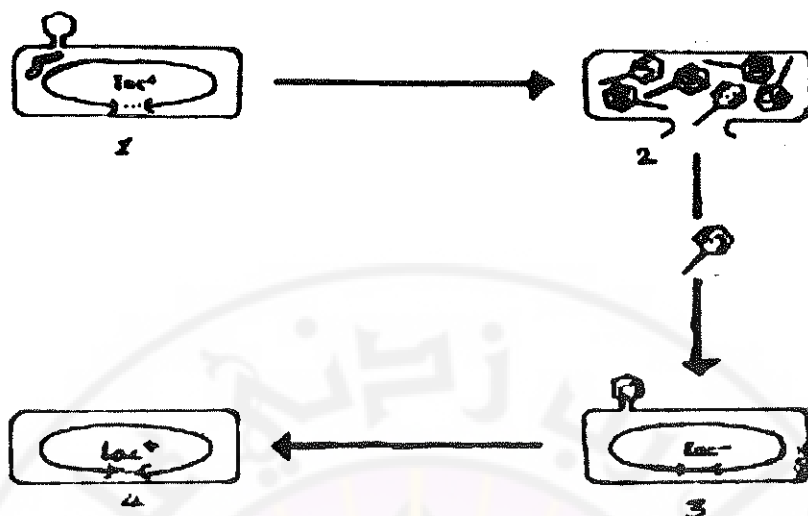
10-3-2-1 التحول الانتقالي في جراثيم E-coli:

يحمل الصبغي في جراثيم العصيات المعوية المورثة المسؤولة عن تخمر اللاكتوز (Lac^+) -نمط بري- ونجد أيضاً مورثة طافرة (Lac^-) لا تخمر اللاكتوز. فإذا تمت زراعة الآكل مع سلالة جرثومية من سلالة Lac^+ فإن هذا الآكل (الفيروس) يخطف مورثة Lac^+ منه، ومن ثم ينقلها إلى السلالة الجرثومية Lac^- لدى توضعها عليها، ثم يحصل تبادل فتتحول هذه السلالة الجرثومية من Lac^- إلى Lac^+ ، أي أنها تصبح قادرة على تخمر اللاكتوز (10-15).



الشكل (10-14)

مخطط يوضح نقل المادة الوراثية بواسطة التحول الانتقالي.



الشكل (10-15)

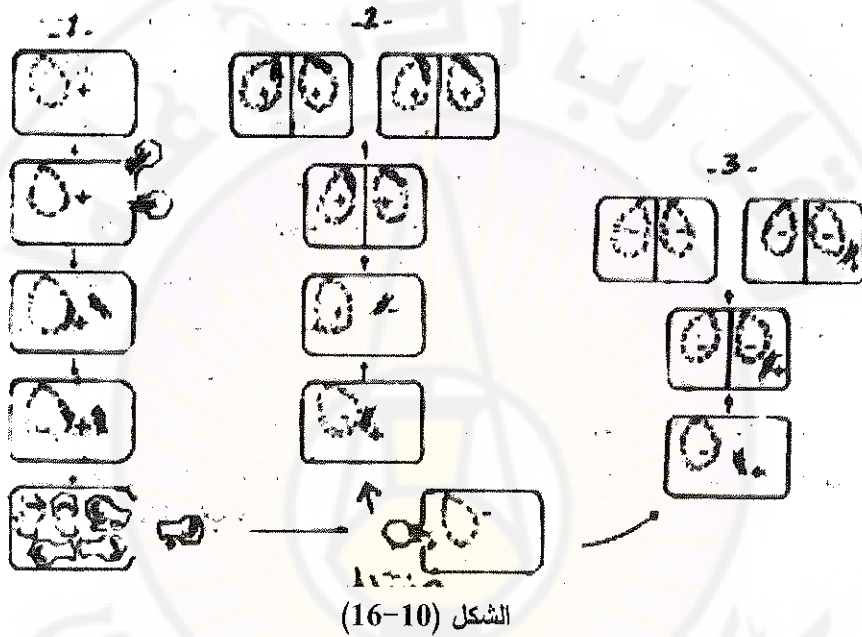
التحول الانتقالي على مستوى مورثة اللاكتوز.

10-2-3-2 التحول الانتقالي في الأوكسوتروف والبروتوتروف:

في كثير من الطفرات الجرثومية التي تتناول العوز إلى بعض الحموض الأمينية أو الفيتامينات أو غيرها نصادف التحول الانتقالي في هذا المستوى. فإذا توضع آكل الجراثيم على خلية جرثومية قادرة على تركيب الليزين مثلاً Prototroph (leu^+)، وصدف أن خطف الأكل هذه المورثة، وتوضع على خلية جرثومية فيها عوز بالليزين Auxotroph (leu^-) في هذه الحالة نجد أحد احتمالين:

الاحتمال الأول: أن تتبادل المورثة المخطوفة (leu^+) مع المورثة الطافرة (leu^-) في السلالة الثانية وتحولها إلى بروتوتروف، وهذه هي حالة التحول الانتقالي Transduction.

الاحتمال الثاني: أن لا تتبادل المورثة المخطوفة (leu^+) مع المورثة الطافرة (leu^-) في السلالة الثانية ويبقى الأكل حاملاً لها دون أن يستفيد منها الجرثوم، وهذه هي حالة التحول الانتقالي المجهض Obortive transduction. في هذه الحالة ستبقى هذه المورثة بحالة جسم إضافي وتفقد قدرتها على التناسخ الذاتي (شكل 10-16).



التحول الانتقالي على مستوى الاكسوتروف والبروتوتروف.

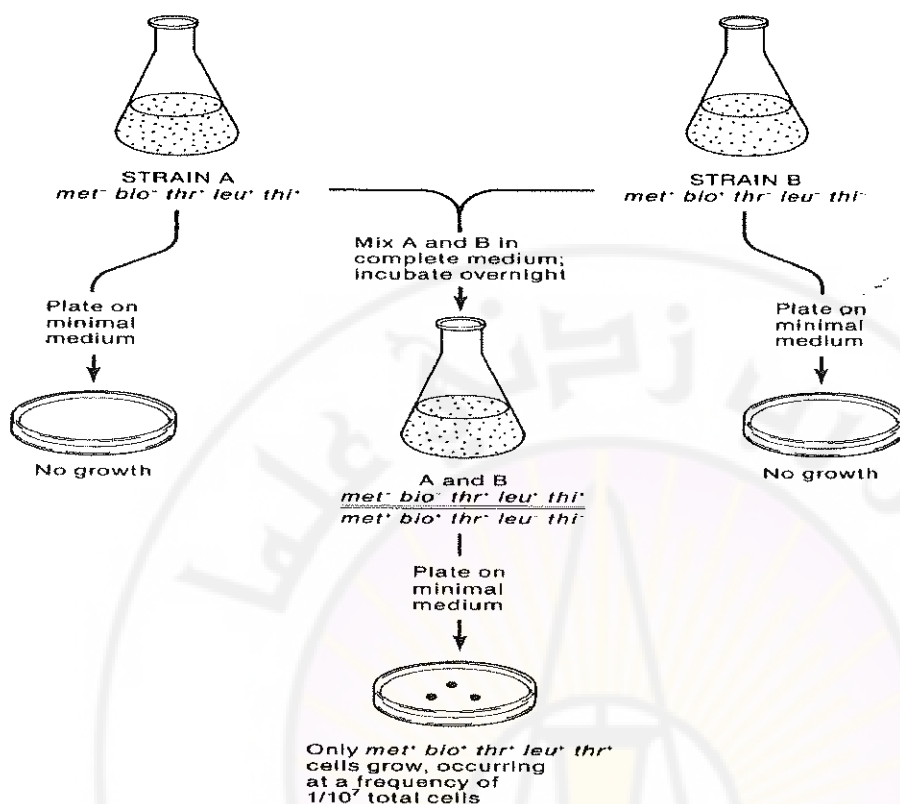
3-3-10 التزاوج بين الجراثيم Bacterial conjugation:

يعتمد التحليل الوراثي بالدرجة الرئيسة على دراسة نتائج التأشيب Recombination أو إعادة تنظيم المعلومات الوراثية بين الجرثوم (العضوية) المعطي والجرثوم (العضوية) الآخذ. وهذه العملية تحصل في الأحياء الرافقية لدى اندماج عروسين ($1n$) مذكر ومؤنث وتشكيل بيضة ملقحة ($2n$).

وفي عام 1946 اكتشف ليدربرغ و تاتوم Lederberg , Tatum وجود حوادث جنسية في الجراثيم تتمثل بنقل مباشر للمادة الوراثية من خلية جرثومية أولى تبدو كمعط donor إلى خلية جرثومية ثانية تبدو كآخذ Recipient وذلك بوجود اتصال مباشر بينهما، وسمي هذا العمل بالتزاوج Conjugation.

لقد لاحظ ليدربرغ أنه بدمج سلالتين جرثوميتين من E.coli (B) و (A) تتميز كل منهما بمتعددات الاوكسوتروف (أي لا تنمو على الوسط الأدنى) كان الناتج بروتوتروف (تنمو على الوسط الأدنى) وهذا لا يحصل إلا بالتزاوج الجنسي فيما بينهما، وسمي هذا العمل بالتزاوج Conjugation. (شكل 10-17).

وقد لوحظ تشكل وحدات التهجين خلال التزاوج (من 2-10) أو أكثر من الخلايا المعطية والآخذة. إن تشكيل وحدات التزاوج يشترط وجود أدبار جنسية تتوضع على السطح الخارجي للمعطي، بحيث تضمن سحب الآخذ إليه خلال قصرها، وبعض هذه الأوبار تشكل أقنية خاصة لمرور الـ (DNA) من المعطي إلى الآخذ (شكل 10-18).



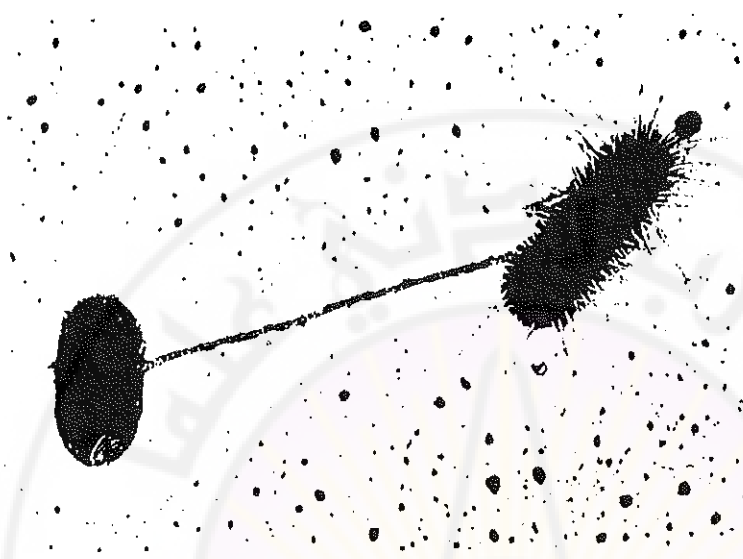
الشكل (17-10)

التأشيب بين سلالتين اكسوتروفيتين من الجراثيم والحصول على سلالة بروتوتروف بالتزاوج

1-3-3-10 الجراثيم F^+ و F^- :

تتحدد قدرة الجراثيم لكي تكون معطية أثناء التزاوج بوجود (DNA) خارج الصبغي الجرثومي، أي وجود بلاسميد خاص يسمى عامل الإخصاب. ويحمل عامل الإخصاب مورثات تشرف على تشكل الأشعار الجنسية (الجسور الواصلة بين الآخذ والمعطي) والقدرة على النقل. وأول من اكتشف عامل الإخصاب

الباحث هيس Hayes عام 1952، وأطلق عليه اسم F (من الانكليزية Fertility - إخصاب).

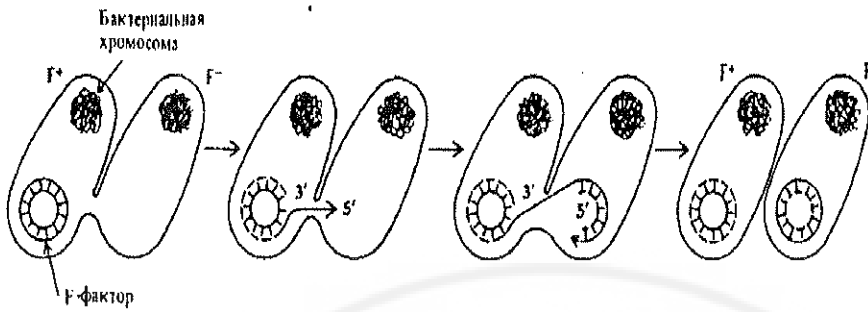


الشكل (10-18)

التزاوج بين الجراثيم.

وقد تحدث عن وجود سلالة جرثومية من E.coli وهي K12 متخصصة بالصفة الجنسية تحمل عامل الإخصاب (F)، وتنقل الـ (DNA) وهي معطية أو مذكرة (F^+)، وسلالة ثانية لا تحمل عامل الإخصاب (F)، وتستقبل الـ (DNA) الوارد إليها من المعطي ويرمز لها (F^-) وهي آخذة أو مؤنثة. ولدى تزاوج هاتين السلالتين يتشكل بينهما جسر تزاوجي (من امتداد الأشعار الجنسية) وتدخل نسخة من عامل الإخصاب الموجودة عند المعطي عبر الجسر باتجاه الآخذ لنحصل في النتيجة على خليتين جرثوميتين كل منهما F^+ معطية.

$$F^+ \times F^- \rightarrow F^+ + F^+ \quad (10-19)$$



الشكل (19-10)

مخطط التزاوج بين $F^+ \times F^-$ ونقل نسخة من عامل الإخصاب

من هنا نستنتج أن عامل الإخصاب عبارة عن (DNA) حلقي قادر على التناسخ كما يتناسخ الصبغي، وأن الذي ينتقل عبر الجسر هو نسخة من عامل الإخصاب وليس نسخة من صبغي الخلية المعطية، فالذكورة هنا خفية لا تعبر عن نفسها ولا تستطيع أن تشكل خلايا مؤشبة وإنما تحول الخلايا الآخذة (F^-) إلى خلايا معطية (F^+).

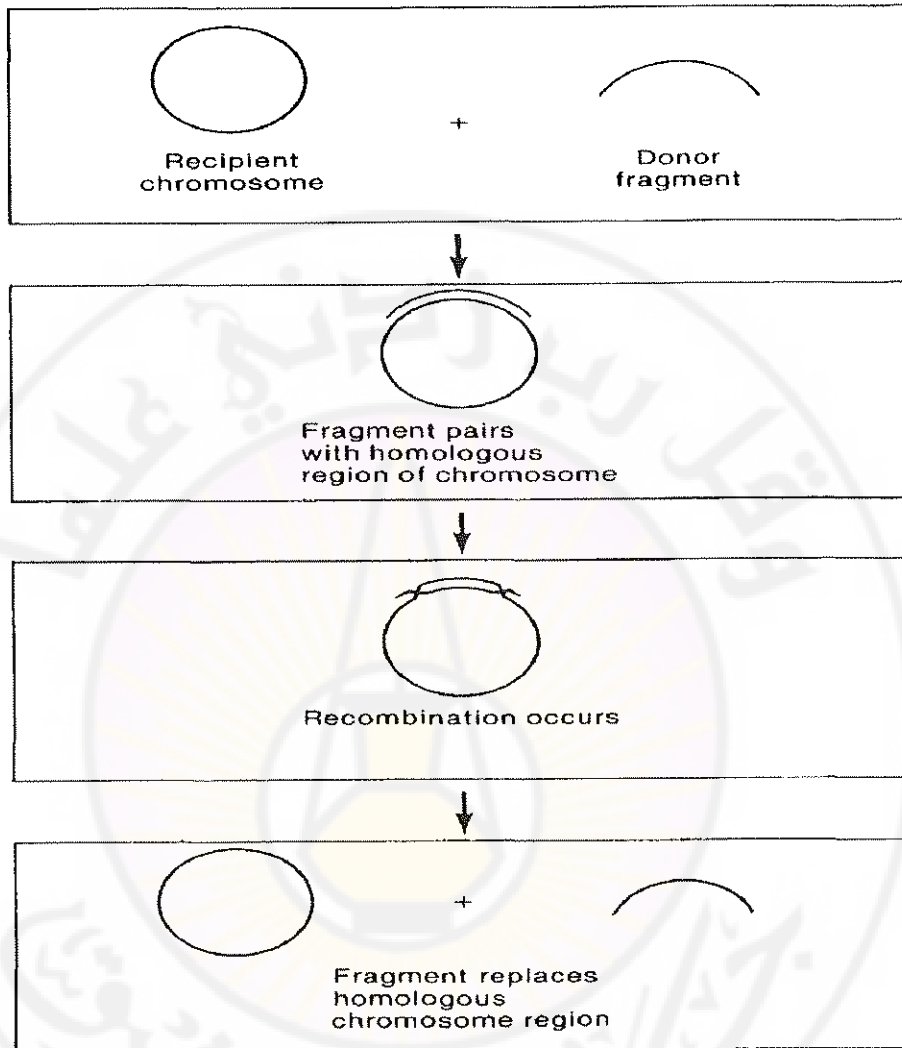
وقد تتشكل في حالات نادرة جداً أنماط مؤشبة بريّة لدى التهجين $F^- \times F^+$ وهي لا تتجاوز خلية واحدة من 10^8 من الخلايا المتزاوجة (شكل 10-20).

2-3-3-10 الجراثيم F^- و Hfr :

لقد وجدنا مما سبق أن الجرثوم المعطي (F^+) يحمل عامل الإخصاب (F) بشكل مستقل (غير متكامل) مع صبغي الجرثوم. وقد تم اكتشاف نمط آخر من الجراثيم المعطية يبدو فيها عامل الإخصاب (F) متكاملًا Integrate مع الصبغي الجرثومي وكأنه قطعة منه، والمعطي في هذه الحالة يسمى Hfr من الانكليزية High frequency recombination أي تواترات مرتفعة من التأشيب. ويدخل عامل الإخصاب (F) مع صبغي الجرثوم بطريقة مشابهة لدخول صبغي

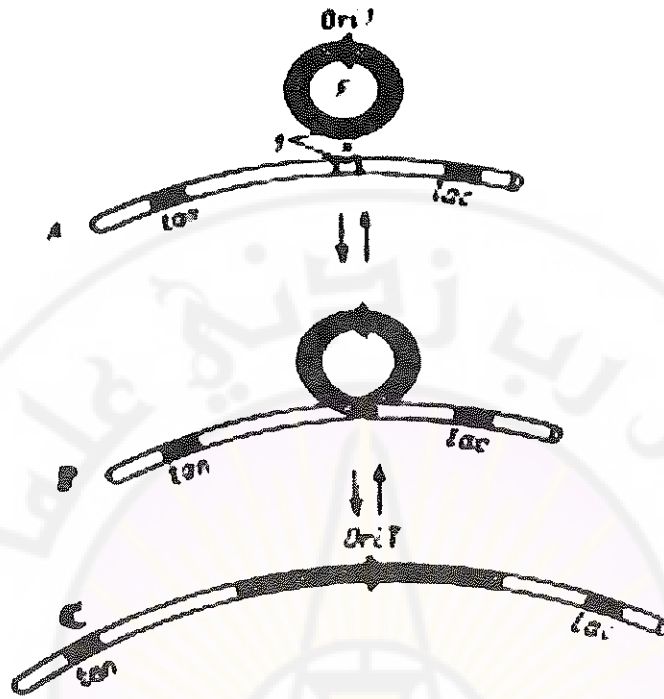
در الجرثيم λ مع صبغى الجرثوم لى تشكيل البروفاج أى بفضل الالتقاء العبوى (شكل 10-21).

بالتزاوج بين سلالتين جرثوميتين F^- مع Hfr يلاحظ أن عامل الإخصاب (F) بدأ بإعطاء نسخة "لزجة" مفردة تنشط من جزء بسيط لـ (DNA) العائد له وتدخل عبر الجسر التزاوجى ساحة معها نسخة كاملة من صبغى Hfr . وهكذا مع الزمن يستمر دخول نسخة هذا الصبغى حتى النهاية حيث يتم العبور و التأسيس بين صبغى F^- و صبغى Hfr ولذلك تتشكّل نسب مرتفعة من التأسيس بينهما (شكل 10-22).



الشكل (10-20)

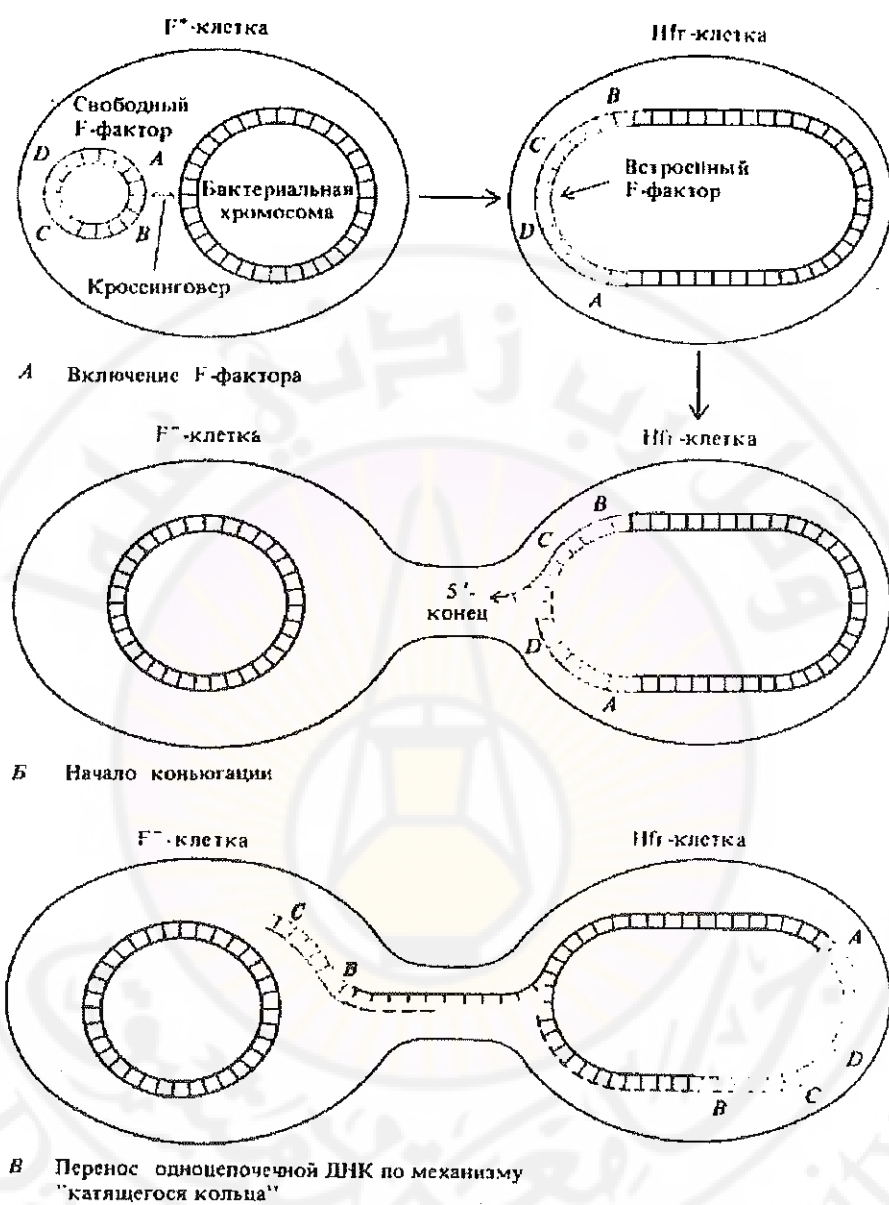
احتمالات نادرة من تشكل عناصر مؤشبة لدى التهجين بين $F^+ \times F^-$ عند الجراثيم



الشكل (10-21)

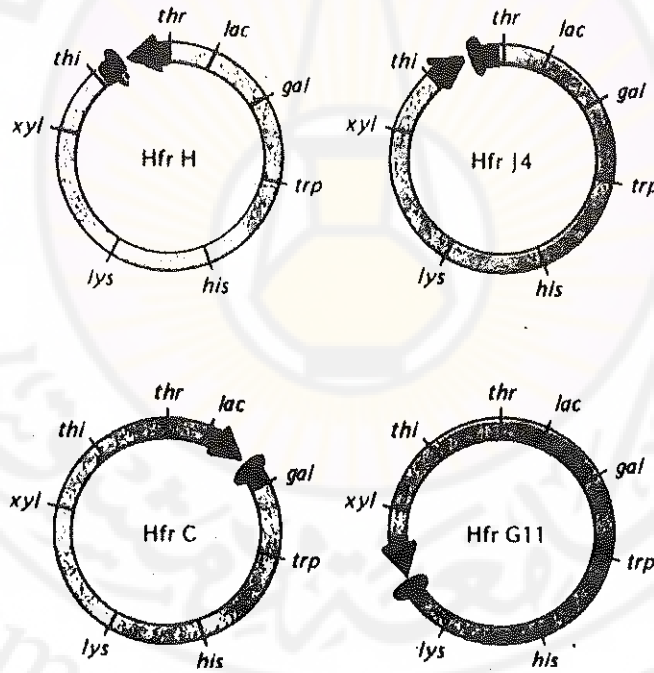
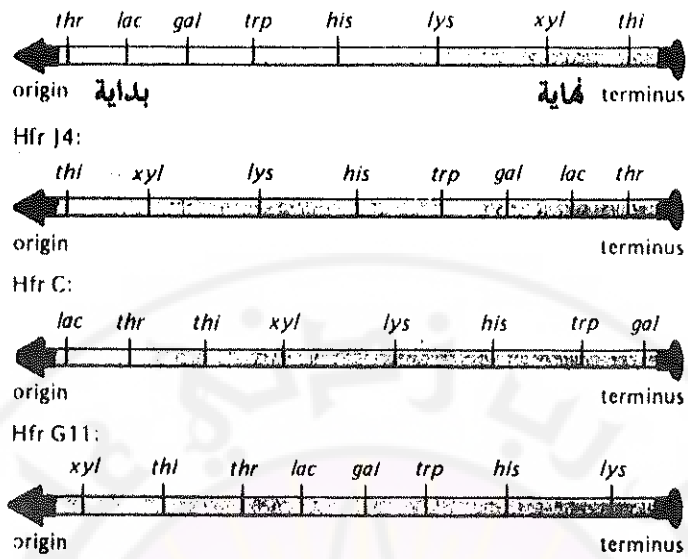
آلية تحول المعطي F^+ إلى المعطي Hfr .

أشارت الدراسات إلى أن بعض السلالات الجرثومية المعطية من (Hfr) تعطي نسباً مرتفعة من التأشيب لبعض المورثات وليس لجميعها، وبذلك فإن دخول نسخة الصبغي العائد لـ Hfr إلى الجرثوم الآخذ (F^-) سيؤدي إلى دخول المورثات التي تلي عامل الإخصاب المتكامل معه بنسبة أكثر من دخول المورثات البعيدة عنه. وقد تمت ملاحظة أربعة أنواع من Hfr وهي (H_{7,2,1}) وذلك حسب موقع (F) على الصبغي في الجرثوم المعطي (شكل 10-23).



الشكل (10-22)

تزاوج $F^- \times Hfr$ وانتقال الصبغي الجرثومي من المعطي إلى الآخذ



الشكل (10-23)

الانماط المختلفة لـ Hfr حسب موقعها على الصبغ الجرثومي *E. coli*.

وهكذا فإن البداية تكون عند الحرف (O)، السهم (من Origin) وهي بداية دخول نسخة الصبغي من Hfr إلى F^- حتى اكتمال المورثات الثمانية، والنهاية تكون عند القطع وهي آخر مورثة على الصبغي. إن ترتيب المورثات عند النماذج الأربعة من Hfr أكدت أن صبغي جرثوم E.coli حلقي.

10-3-3-3 التزاوج $F^- \times Hfr$ ورسم الخارطة الصبغية:

لقد حقق كل من وولمان و جاكوب بتجاربهما حول التزاوج المتقطع بين الجراثيم خلال فترات زمنية محددة إنجازات كبيرة في مجال رسم الخارطة الجرثومية. فعلاً تم مزج خلايا من النوع (Hfr) المعطية مع خلايا (F^-) الآخذة بنسبة (20:1) بالترتيب. ثم وضع هذا المزيج في خلط خاص فترة من الزمن، إن خض المزيج خلال فترات زمنية متسلسلة ومحددة يؤدي إلى فصم الجراثيم المتزاوجة، وبالتالي انقطاع الجسور الوصلة فيما بينها. نتيجة لهذا القطع سوف ينقسم خيط الـ (DNA) الذي يمر من Hfr إلى F^- في أماكن مختلفة منه، الأمر الذي يؤدي إلى حصول بويض ملقحة كل منها تحمل كامل صبغي F^- مع جزء من صبغي Hfr يتناسب طوله مع زمن القطع من بداية التزاوج. وكل بيضة منها تسمى بيضة ملقحة جزئية Merozygote أو غير كاملة (شكل 10 - 24).

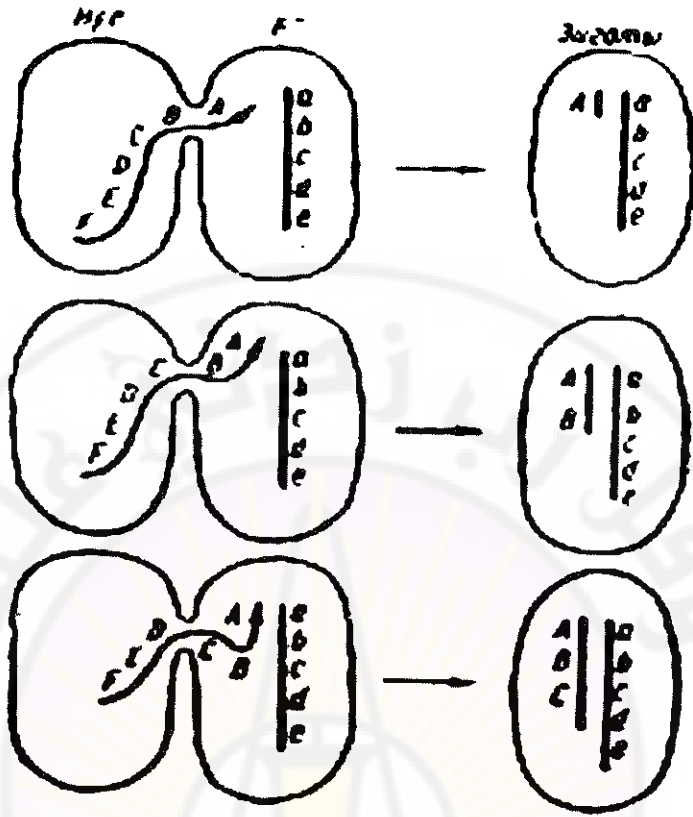
إن القطع الصبغية الداخلة من Hfr إلى F^- ستحمل بدورها مورثات الأولى منها ستكون مجاورة لعامل الإخصاب تليها الثانية فالثالثة.... الخ. وبتحديد زمن قطع التزاوج من بداية الاقتران مع المورثات المتقلة من Hfr إلى F^- نجد الجدول الآتي:

25	18	11	9	8.5	8	هـ	الزمن في بداية الاقتران (دقيقة)
gal....	lac....	ton....	T,leu,Azi	Thr,leu	thr	لا تتزوج	المورثات المتحركة من Hfr إلى F ⁻

وبالتالي سيكون ترتيب المورثات على صبغي E.coli خلال (25) دقيقة من بداية التزاوج موضحة (بالشكل 10-25).

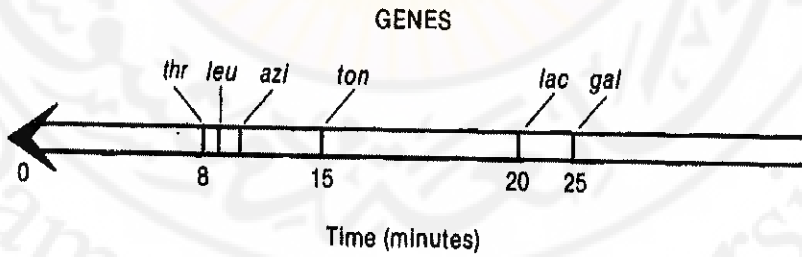
إن هذه الطريقة تسمح بتحديد أماكن المورثات المتوضعة على الصبغي الجرثومي، وتحديد المسافات التي تفصلها، وذلك مقترناً بزمان ظهورها خلال قطع التزاوج.

وبشكل عام يمكن من خلال (الشكل 10-26) توضيح العلاقات الجنسية عند الجراثيم والفيروسات التي تحدد نقل المادة الوراثية والتأشيب فيها.



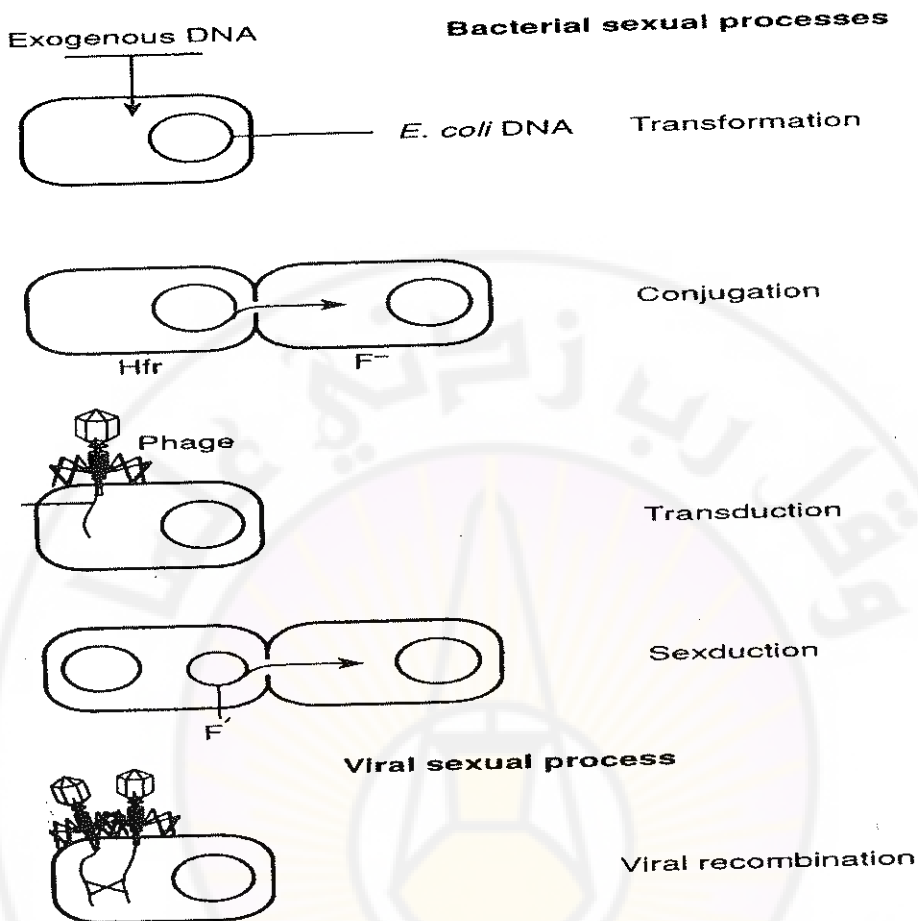
الشكل (10-24)

مخطط نقل صبغي Hfr في خلية الآخذ F^- وتشكيل البيوض الملقحة الجزئية.



الشكل (10-25)

ترتيب المورثات على صبغي E.coli خلال 25 ساعة من بداية التزاوج بين Hfr و F^-



الشكل (10-26)

ملخص التكاثر الجنسي في الفيروسات والجراثيم من الأعلى إلى الأسفل:

تحول، تزاوج، تحول انتقالي، تحول جنسي، تكاثر جنسي عند الفيروسات، تأشيب فيروسي.

مثال توضيحي:

قدم الباحث هيس Hayes مثلاً حول مرور مورثات صبغي Hfr إلى F⁻ ربطاً مع الزمن وهو الآتي:

بتهجين معطي موسوم بمورثات النمط البري Hfr⁺ وهي:
 $(th^+leu^+azi^+ton^s lac^+ gal^+)$ مع أخذ من النمط الطافر F⁻ وهي (th^-leu^-)
 $(azi^- ton^A lac^- gal^-)$.

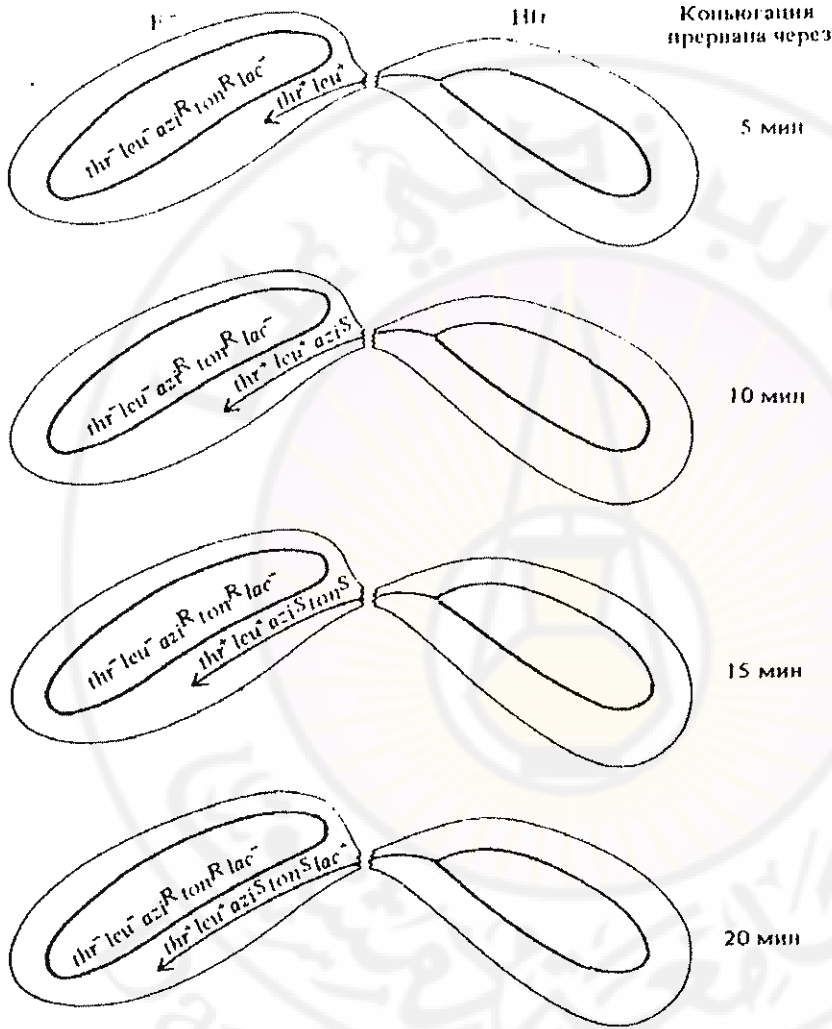
الرموز: th^+ مورثة تركيب التريونين (th^- عوز تركيب التريونين)، leu^+ مورثة تركيب الليزين (leu^- مورثة عوز تركيب الليزين)، azi^+ مورثة مضادة لسموم آزيد الصوديوم (azi^- مورثة عدم الثبات تجاه السموم)، ton^s مورثة التحسس تجاه آكل الجراثيم (ton^A مورثة الثبات تجاه آكل الجراثيم)، lac^+ مورثة تخمير اللاكتوز (lac^- مورثة انعدام التخمير)، gal^+ مورثة تخمير الغالاكتوز (gal^- مورثة انعدام التخمير).

وبعد مزج هاتين السلالتين الجرثوميتين وتركهما في حالة التزاوج، تم قطع التزاوج خلال فواصل زمنية وهي بالدقائق (8, 10, 15, 20, 30) (شكل 10-27).

بعد ذلك زرعت النواتج في كل مرة على وسط مختار من الأغار لانتقاء الأنسال المؤشبة بهدف إجراء تحاليل مورثية (للمورثات المختارة الطافرة والنمط البري)، فقد تبين أنه لا يمكن اكتشاف أي مورثة قبل مرور (8) دقائق حيث ظهرت مورثة التريونين المؤشبة في هذا الوقت تلتها مباشرة الليزين... وهكذا (شكل 10-28).

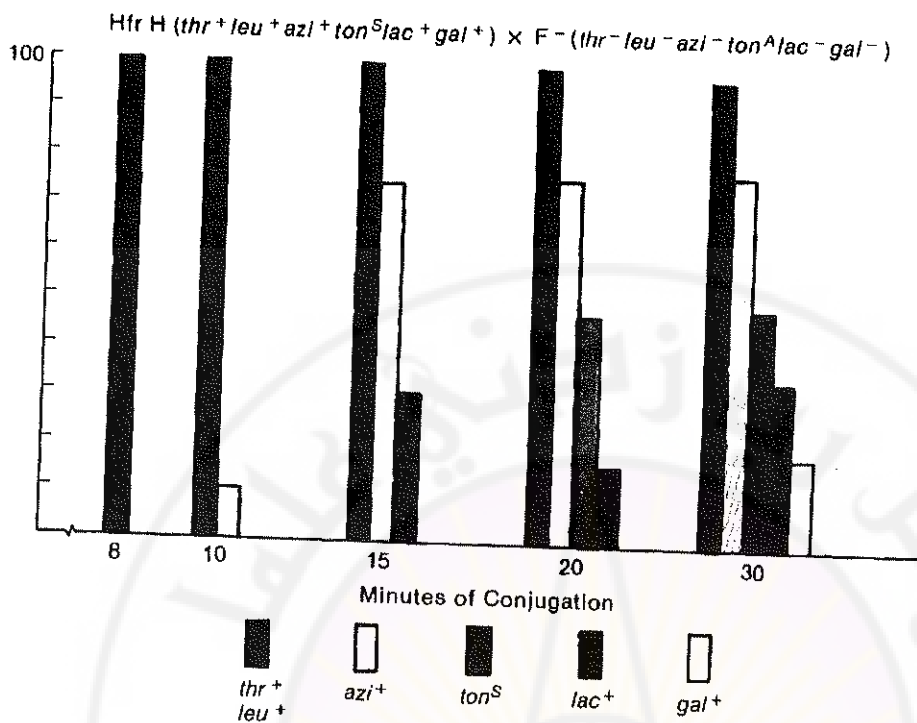
إن النقل التدريجي للصبغيات (حتى في التهجينات العادية التي لا يحصل فيها قطع التزاوج) يوضح القطع الطوعي (غير التجريبي في الخلط) لـ (DNA) الصبغي والتي بنتيجتها لن تتجح جميع المورثات بالانتقال من Hfr⁺ إلى F⁻. وبذلك كلما زادت المسافة بين المواقع المورثية على الصبغي كان حظ دخولها إلى الآخذ F⁻ أقل.

وتشير الإحصائيات إلى أنه بحدود (1) دقيقة ينتقل حوالي (400) شفع نيكليوتيدي فقط أي حوالي 1% من طول الصبغي الجرثومي وبذلك كي ينتقل كامل الصبغي من Hfr إلى F⁻ يتطلب حوالي 100 دقيقة.



الشكل (10-27)

مزج سلالتين جرثوميتين Hfr و F⁻ مع مجموعة مورثات من النمط البري والطافر وقطع التزاوج خلال فترات زمنية متتالية.



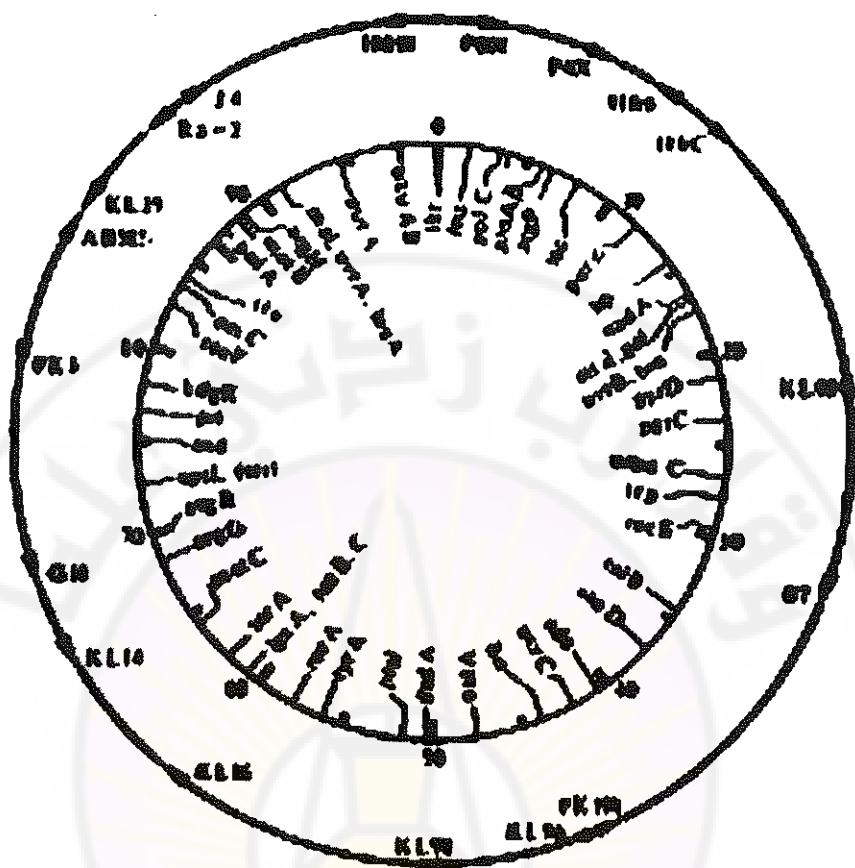
الشكل (10-28)

مخطط بياني (هيستوغرام) يوضح انتقال الطفرات نتيجة لقطع التزاوج بين جرثومين يحولان مورثات طافرة وغير طافرة.

10-3-4 خارطة الصبغي الحلقي في العصيات المعوية:

إن التزاوج بين المعطي Hfr والآخذ F⁻ حدد أسلوب التوضع المشترك للمورثات في صبغي جرثوم E.coli ورسمت بشكل جيد خارطته الوراثية (شكل 10-29). وقد اعتمدت بداية النقل O (من Origin) لدى التهجين F⁻ × Hfr حيث تحدد المورثة الأولى *thr*⁺، أما وحدات الخارطة فقد اعتمدت الدقيقة الخارطية أي كمية الـ (DNA) التي يعطيها Hfr في دقيقة واحدة. وكما

ذكرنا سابقاً بوجود أربعة أنماط أو أكثر من Hfr تختلف بتوضع بداية النقل عندها، فقد سمحت طرق مقارنة نشاط النقل لنفس المورثات في الأنماط الأربعة بتحديد الشكل الحلقي لخارطة صبغي E.coli إضافة إلى دعم الخارطة الصبغية بتحديد زمن عبور المورثات خلال التزاوج وقطعه المتسلسل لإعطاء البيوض الملقحة الجزئية ومتابعة النواتج المؤشبة لتحديد المورثات والمسافات الفاصلة فيما بينها. وفعلاً تم تحديد أكثر من (1000) مورثة على خارطة E.coli K 12 بمساعدة التزاوج، وهذا العدد يضم نحو 30% من الاستيعاب الوراثي للصبغي الجرثومي. وبالمقابل تم رسم خارطة العديد من الجراثيم غير E.coli مثل: Salmonella, Schigella, Pseudomonas, Agrobacterium, Staphylococcus..... وغيرها.



الشكل (10-29)
الخارطة الصبغية الحلقية لجراثيم *E. coli*.



الباب الخامس

الطفرات في النباتات

- الفصل الحادي عشر: الطفرات أنماطها وتصنيفها.
- الفصل الثاني عشر: الطفرات الصبغية البنيوية.
- الفصل الثالث عشر: الطفرات الصبغية العددية.
- الفصل الرابع عشر: طفرات الأشعة والمواد الكيميائية.



الفصل الحادي عشر

الطفرات أنماطها وتصنيفها

11-1 تعريف الطفرة اكتشافها، ومراحل دراستها :

تستخدم كلمة الطفرة Mutation بمعناها الواسع للإشارة إلى تغير مفاجئ مستمر في التركيب الوراثي للكائن شريطة ألا يكون ناتجاً عن الاتحادات الجديدة للتباين الوراثي الموجود سلفاً. والطفرة هي المصدر الرئيس لجميع الاختلافات الوراثية أي أنها توفر المادة الخام اللازمة لحدوث التطور. بينما تقوم الاتحادات الجديدة بإعادة ترتيب التباين الوراثي في تبدلات وتوافقات جديدة، ويأتي الانتخاب الطبيعي أو الصناعي ليحافظ على التراكيب الأكثر تكيفاً مع الظروف البيئية الموجودة أو المرغوبة.

والطفرة بذلك ظاهرة مهمة حيث أن قدراً من الإطفرار يؤدي إلى التباين الوراثي الذي يسمح للكائنات بالتكيف مع البيئات الجديدة، لكن ازدياد معدل الإطفرار يؤدي إلى عدم انتظام انتقال المعلومات الوراثية بدقة من جيل إلى آخر، وعلى ذلك لابد أن هناك مستوى للإطفرار يكون ملائماً.

لقد قدم النباتي الهولندي دوفريز De-vries مصطلح الطفرة Mutation عام 1886 إذ أجرى تجاربه على مدى أعوام على نبات الانوثيرا *Oenothera lamarchiana* وظهرت في النباتات بشكل مفاجئ نماذج اختلفت بسوقها أو أزهارها وغير ذلك وكانت الاختلافات كالآتي (شكل 11-1):

- أنواع تميزت بقصر عمود الزهرة *Oe. brevestilis*
- أنواع ملساء ضيقة وطويلة الأوراق *Oe. lavifolia*
- أنواع قصيرة قزمه لا يتجاوز طولها 20-30 سم *Oe. nanella*

- أنواع تميزت بارتفاعها الكبير وبكبر أزهارها وضخامة بذورها *Oe. gigas*

- أنواع امتلكت أوراقاً ذات عروق حمراء *Oe. rubrirervis*

لم يكن دوفريز حينها ليحدد ماهية التغيرات التي لاحظها في الأنوثيرا تحت أي من مسميات الطفرة. فقد تبين مثلاً أن نبات الأنوثيرا الطافر *Oe. gigas* ما هو إلا نبات عملاق رباعي الصيغة الصبغية Tetraploid (يحتوي 28 صبغياً بدلاً من 14 صبغياً). ونبات الأنوثيرا العريض الورق *Oe. lamarckiana lata* يحتوي 15 صبغياً بدلاً من 14 صبغياً أي بزيادة صبغية واحدة ($2n+1$) ويعرف حالياً بالتريسومي Trisomy (الصبغي الثلاثي) كما سنرى لاحقاً. ومع ذلك فإن تصورات دوفريز قدمت إسهاماً كبيراً في وضع حجر الأساس للطفرة.



الشكل (1-11) طفرات الأنوثيرا

Oe. rubrirervis -3

Oe. nanella -4-2

Oe. Lamarckiana -1

5-*Oe. Gigas* -5

بعد ذلك اكتشف مولر Muller عام 1927 دور أشعة رونتجن في إحداث الطفرات في ذبابة الخل و أكد ستادلر Stadler وجود التأثير ذاته في نبات الذرة.

انحصرت الحقبة الآتية من الدراسة (1939-1953) بتوالي الاكتشافات في مجال الطفرة، وشهدت الاهتمام المتزايد بدراسة أثر المواد الكيميائية في إحداث الطفرات، كما استخدمت الأحياء الدقيقة بشكل واسع في هذا المجال. أما الحقبة الرابعة (1953-1965) فكانت مع اكتشاف بنية (DNA) حيث أولت الاهتمام بالطفرة على المستوى الجزيئي. وأخيرا امتدت الحقبة الأخيرة من عام 1965 إلى الوقت الراهن حيث تأسست على إنجازات جميع المراحل السابقة، إضافة إلى ما تم تحقيقه في مجال التقانات الحيوية الحديثة.

11-2 تصنيف الطفرات وتحديد أنماطها :

تتصوي جميع الطفرات تحت زمرتين: الأولى الطفرات التلقائية، والثانية الطفرات المستحدثة أو المحرصة. تحصل الطفرات التلقائية من تلقاء نفسها دون سبب معلوم، إنما من تفاعل المتعضية مع عوامل الوسط الخارجي أو الداخلي، أي من عوامل مطفرة موجودة بالبيئة أو من الأخطاء التي تحصل طبيعياً في تناسخ (DNA).

أما الطفرات المستحدثة فتنتج عن تعرض الكائنات لعوامل مطفرة، كالأشعة والمواد الكيميائية، أو المحرضات الأخرى حتى تتفاعل مع (DNA) أو (RNA).

ولا توجد فروق ملموسة بين هاتين الزمرتين من حيث المبدأ إذا استثنينا أن الطفرة المستحدثة أو المحرصة يمكن أن تحقق أهدافاً للبيولوجي في الحصول على متعضيات طافرة.

ولا يمكن التمييز بين الطفرات التلقائية و المستحدثة عندما تؤخذ الطفرات المفردة في الحسبان. هذا التمييز يجب أن يقتصر على مستوى الجماعة Population، فإذا عوملت جماعة ما بأحد المطفرات وأدت هذه المعاملة إلى زيادة معدل الإطفرار مائة مرة، فيمكن عدّ المطفّر سبباً في استحداث الطفرات بمعدل (99) طفرة من بين كل مائة طفرة تشاهد في الجماعة المعاملة.

وبالتالي يمكن إحصائياً إجراء المقارنة الصحيحة بين الطفرات التلقائية والطفرات المستحدثة، وذلك بالمقارنة بين الجماعات التي عرضت لأحدى المطفرات وجماعات المقارنة التي لم تتعرض لهذا المطفّر.

إن الطفرات التلقائية نادرة الحدوث بالرغم من أن تواترها يختلف من مورثة إلى أخرى، ومن كائن إلى آخر (الجدول التالي)، وتشير قياسات تواترات الطفرات التقدمية التلقائية لمختلف المورثات في الجراثيم والفيروسات آكلات الجراثيم إلى الأرقام بين $10^{(8-)}$ و $10^{(10-)}$ لكل شفع من أشعاع النيكلوتيدات في الجيل الواحد. أما في حقيقيات النوى فيتراوح معدل تواترات الطفرات التقدمية بين $10^{(7-)}$ و $10^{(9-)}$ لكل شفع من النيوكليوتيدات في الجيل الواحد.

هذا وإن درجة الثبات أو المقاومة Resistance الوراثية للمورثات المختلفة تتفاوت بشدة، وبذلك نصادف إلى جانب المورثات التي تتعرض للإطفرار بكثرة مجموعة من المورثات شديدة الثبات وهي التي تتعرض بنيتها الوراثية إلى التبدل بشكل نادر جداً.

النوع	الطفرة	عدد الأعراس المدروسة	تواتر الطفرة في مليون عروس
الذرة.....	WX→wx	1503744	صفر
الذرة.....	Pr→pr	647102	11
الذرة.....	Sh→sh	2469285	1.2
الذرة.....	Su→su	1678731	2.4
الذرة.....	Rr→rr	20984	620
ذبابة الخل	w ⁺ →w	70000	29
ذبابة الخل	ez ⁺ →ez	70000	29
الانسان	مرض الناعور Hemophilia	–	32
الانسان	مرض البرص أو Albinism المهق	–	28
جراثيم الحمى التيفية Salmonella typhimurim	try D-1 ⁺	–	0.0006
جراثيم الحمى التيفية Salmonella typhimurim	try D-42 ⁺	–	0.00015
جراثيم الحمى التيفية Salmonella typhimurim	try D-10 ⁺	–	0.0003
جراثيم الحمى التيفية Salmonella typhimurim	try D-55 ⁺	–	0.0017

كما أن تواتر ظهور الطفرات التلقائية في النباتات الراقية لا يرتبط بالمورثات فحسب وإنما باختلاف الأنواع أيضاً وهذا ما أشار إليه بور Baur، فمثلاً نصادف طفرتين من كل (1000) نبات من نباتات فم السمكة Antirrhinum majus، وهي نسبة مرتفعة جداً إذا قورنت مع الطفرات التي تظهر في الأنواع النباتية الأخرى. حيث لم يتمكن الباحثون من اكتشاف أي تبدلات جوهريّة في سنايل بعض سلالات القمح المتماثلة الأعراس لدى تكاثرها الذاتي منذ العام 1840م حتى العام 1900م، حيث حافظت هذه السلالات على ثبات صفاتها حوالي (70) عاماً (شكل 11-2).

وعلى الأغلب يحصل في الطبيعة أن تظهر طفرات كبيرة كما وصف دوفريز في نبات الانوثيرا، ويحصل أن تكون الطفرة ناعمة تختلف عن الأشكال الأبوية بوجود صفات قليلة التبديل .

11-2-1 تصنيف الطفرات من حيث قابلية الحياة والإخصاب :

تعرف حالياً في النباتات العديد من الطفرات التلقائية يرتبط ظهورها بمدى قابلية حياة وإخصاب الكائن الحي التي تتشكل عنده، ويمكن وضعها في أربع مجموعات:

- المجموعة الأولى: تضم الطفرات التي تحدث على موت المتعضية Organism وتعرف باسم الطفرة المميتة Lethal mutation ومن أمثلتها الطفرات التي تؤدي إلى موت الجنين، والطفرات التي تؤدي إلى عرقلة تشكل المجموع الجذري في النباتات وكذلك الطفرات التي تعرقل تشكل اليخضور.. الخ.

- المجموعة الثانية: و تنتمي إليها الطفرات التي تخفض قابلية الحياة وتسمى الطفرات نصف المميتة Sublethals، وتتميز بأن المتعضية المصابة بهذه

الطفرة تعيش بعض الوقت، ولكن سرعان ما تموت بسبب التشوه الذي يلحق بها، ومن أمثلتها القزمنة التي يمكن ملاحظتها في بعض الأصناف النباتية .

- المجموعة الثالثة: تضم الطفرات التي لا تبدل قابلية الحياة بشكل فعال لكنها تبدل درجة الإخصاب بحدة، وتعرف باسم طفرات العقم Sterilization.

- المجموعة الرابعة: تضم الطفرات التي لا تبدل من قابلية الحياة والإخصاب لكنها تزيد بشكل ملحوظ من حدة هاتين الصفتين.

11-2-2 الطفرات الجنسية والجسمية :

يمكن وضع تصنيف آخر للطفرات يعتمد على أسلوب تشكلها: جنسية أو جسمية إن الطفرة الجنسية Generic mutation هي التي تتشكل (تظهر) في الخلايا الجنسية أو في الخلايا المولدة للأعراس، ومن أهم خصائصها نجد:

- لا تظهر هذه الطفرات على النبات الذي حصل التبديل في خلاياه، فالنبات يبدو طبيعياً من الناحية الظاهرية بينما تتميز أجياله بالأشكال الطافرة.

- تتناول الطفرة الجنسية جزءاً كبيراً من المتعضية أي أنها لا تتصف بنوعية محددة.

- تظهر الطفرات المسيطرة بشكل أشمل وأعم من الطفرات المتنحية، وهذه الأخيرة لا تظهر إلا إذا وجدت المورثات بالحالة المتماثلة الأعراس.

- تتشكل الطفرات الجنسية في أعراس أحد الأبوين أو في كليهما وتأسيساً على ذلك فإن الطفرة تتناول نصف النباتات في الحالة الأولى، وجميع النباتات في الحالة الثانية.

أما الطفرة الجسمية Somatic mutation فهي التي تتشكل في بقية خلايا الجسم حيث تنشأ وتتنامى من مناطق المرستيم Meristem، وليس لها أهمية ملحوظة بالنسبة للتطور Evolution والاصطفاء Selection، وبخاصة في النباتات التي لا تتكاثر إلا بالطرق الجنسية.

فإذا تشكلت الطفرة الجسمية في إحدى الخلايا خلال الانقسامات الجينية للبيضة الملقحة فإن هذه الخلية الطافرة تنقسم لتعطي خليتين، ثم أربعاً، ثم ثماني خلايا... الخ.

وهكذا يتشكل في النهاية نسيج طافر ضمن نسيج غير طافر، مما يؤدي إلى ظهور (تشوه) ملحوظ على النبات الذي ما يزال يحتفظ بخواصه الأساسية كظهور بقع موزائكية على أوراق بعض النباتات أو العرائس (شكل 11-3)، وبالنتيجة سيكون التغير الطفري ممثلاً فقط في الخلايا الجسمية الناتجة من الخلية التي حدثت فيها الطفرة. فمثلاً نشأ التفاح "ليثيوس" والبرتقال "أبو صرة" كموزاييك في الأنسجة الجسمية، وقد حدثت التغيرات التي أدت إلى هذه النوعية المرعوبة في خلايا مفردة، وفي كلا الحالتين تكاثرت الخلية الحاملة للمورثة الطافرة حيث كونت فرعاً له، هذه الصفات الخاصة بالنمط الطافر.

ومن حسن الحظ فإن التكاثر الإعاشي Vegetative reproduction كان ممكناً في هاتين الحالتين حيث يستمر تواجد الطفرتين في النسل الناتج من الطعوم والبراعم. وتنتشر الآن نواتج هذين النمطين في بساتين التفاح والبرتقال، وبغير ذلك نادراً ما تنتقل الطفرات الجسمية التي تظهر على النبات الذي حصل التبدل في خلاياه إلى أجياله المقبلة، وتزول مع موت حاملها وهي نوعية ومحددة تصيب اليخضور أو الساق أو الأوراق... الخ.



الشكل (11-2)

سنابل (12) سلالة صافية مختلفة من القمح. كل سلالة ممثلة بسنبلتين، احدهما (الى اليسار) من محصول عام (1840)، والثانية الى اليمين مع الرمز (A) من محصول عام (1911). وكما هو واضح فإن كل سلالة حافظت على ثباتها خلال هذه المدة الزمنية الطويلة.



الشكل (11-3) الموزائيكية:

تبرقش الأوراق في نبات الـ *Pionsettia* المشروط بظهور الطفرات في الطبقة التي تلي البشرة.

11-2-3 أنماط التغيرات الوراثية :

يمكن تقسيم التغيرات الوراثية إلى أربع مجموعات وهي:

• تغيرات صبغية داخلية Homosomal changes أو بنيوية وتشمل:

- النقص Deficiency or deletion

- التكرار Duplication

- الانقلاب Inversion

• تغيرات صبغية مشتركة Heterosomal changes أو بين صبغية

وتشمل:

- الانتقال Translocation

• تغيرات في عدد الصبغيات Variation in chromosome number

وتشمل:

- التعدد الصبغي الذاتي Autopolyploidy

- التعدد الصبغي الخلطي Allopolyploidy

- التعدد الصبغي الوتري أو فرديات الصبغة الصبغية.

- التعدد غير المتجانس Heteroploidy أو التنازلات الصبغية

.Aneuploidy

ويوضح الجدول الآتي التصنيف الأساسي لجميع أنماط الطفرات:



الفصل الثاني عشر

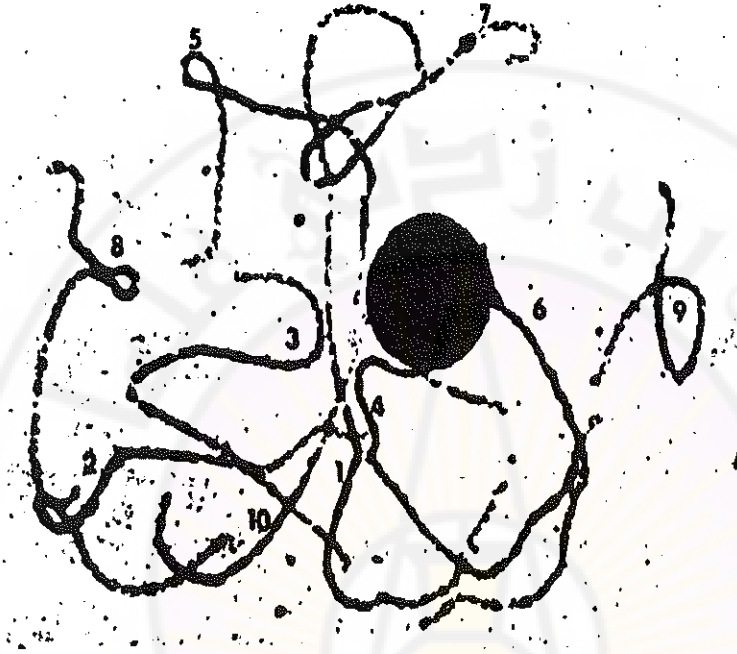
التغيرات الصبغية الداخلية (البنيوية)

Chromosomes aberrations الزيوغ الصبغية

تشمل الطفرات البنيوية جميع التغيرات بين المورثية التي تؤدي إلى تبدل في ترتيب الخسب للمورثات على الصبغي نتيجة للانقلاب Inversion أو التبدل في مجموعات الارتباط الناتج عن انتقال Translocation والذي يقع تحت اسمي التغيرات المشردة. من فقدان أو إضافته بعض القطع الصبغية مع مورثاتها يسبب العجز Deficiency أو التضاعف Duplication.

بعد التعرف على التغيرات الصبغية بالفحص المجهرية مشكلة رئيسة بالنسبة لعلماء الخلية، إذ أن كل فرد من أي شفع صبغي يفقر عادة إلى وجود علامات مرئية للتعرف على المناطق المختلفة على طول الصبغي. بعد الاختناق الأولي والثانوي وكذلك الطول الكلي للصبغي من العلامات المفيدة ولكن يلزم وجود علامات أكثر لهذا الغرض، وتعد صبغيات الذرة من الحالات الخاصة كونها مناسبة للدراسة المجهرية لاحتواء صبغياتها في مرحلة الثخن Pachytene من الطور الأول Prophase I للانقسام المنصف على عقدة شديدة الأصباغ Heteropyknotic knobs موزعة على امتداد أطوالها (شكل 1-12). وبمساعدة هذه العلامات أمكن التعرف على عدد كبير من التغيرات الصبغية في الذرة. كما ساعدت كثيراً طرق الهرس بالكارمن الخلية، والتي استخدمها بيلينغ Belling عام 1931 في نباتات أخرى، وهي تعطي فرصة لتثبيت وتلوين ونشر الصبغيات على الشرائح المجهرية في عملية واحدة، الأمر الذي يفسح مجالاً لمقارنة الصبغيات المختلفة داخل المجموع الصبغي بالإضافة إلى

المجموعات الكاملة من الكائنات المختلفة وكما سنرى لاحقاً فإن ماكلينتوك Mc.clintock قامت بعمل أو تميز سيتولوجي للتغيرات الصبغية في الذرة.



الشكل (1-12)

يوضح الشكل الأشعاع الصبغية العشرة للذرة في مرحلة الثخن من الطور الاول للانقسام المنصف. وتظهر النوية الكبيرة في منطقة منظم النوية بالقرب من نهاية الصبغي 6، وتستخدم مواضع الجزيء المركزي وبعض العقد الظاهرة في تمييز الأشعاع الصبغية (الوحدات الثنائية). وقد رقت الوحدات الثنائية العشرة من 1 الى 10.

لقد أوجدت الدراسات المرتبطة بالصبغيات العماليق Giant chromosomes إمكانيات متنوعة لدراسة مورفولوجية الصبغي وتحليل الأنماط المختلفة من التبدلات التي قد تصيبه. وبما أن الصبغيات العماليق تمثل الحالة المتضخمة

للصبغي والموجودة في الطور البيئي Interphase، لذلك فإن ما يحدث على الصبغيات العادية من تبدل وراثي سيتناول بدوره الصبغيات العماليق. ويبقى اكتشاف هذه التبدلات أكثر وضوحاً عليها بالمقارنة مع باقي الصبغيات.

إن الحدث الرئيس الذي يتناول أساس الطفرات البنيوية في حقيقيات النوى Eukaryotes هو انقطاع الصبغي. وتشير الملاحظات والدراسات إلى أن الكسرات Fragments الصبغية قد تلتحم من جديد في أماكن انقطاعها ويعود الصبغي إلى وضعه الأصلي. وإذا لم يحصل مثل هذا الالتحام والانتعاش فإن الكسرات الصبغية إما أن تبقى مفتوحة (تلتئم) أو أن تلتحم بأساليب جديدة مما يؤدي إلى التبدلات البنيوية المختلفة أو ما يسمى بالزئوغ الصبغية Chromosomes aberration. أما في أوليات النوى Prokaryotes فإن الانقطاعات الصبغية تؤدي إلى موت الخلايا.

12-1 اكتشاف الانقطاعات وحلقة (انقطاع - التهام - جسر):

لقد تبين أنه بانقطاع الصبغي تتشكل كسرتان: الأولى تتميز بوجود الجزيئ المركزي الذي يثبت هذه الكسرة على خيوط المغزل ويحقق حركتها أثناء الانقسام، والثانية تختفي مع نهاية الانقسام لأنها لا تحتوي على الجزيئ المركزي وبذلك تبقى على اللوحة الاستوائية دون حركة.

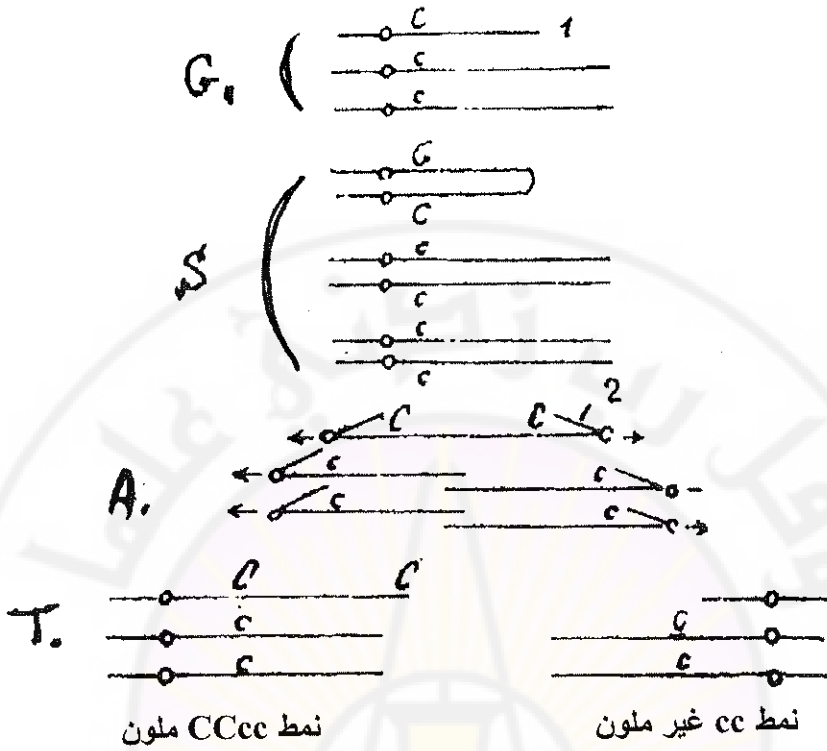
وتشير الدراسات التي أجريت في سوياء الذرة وفي خلايا ذبابة الخل وبعض الحيوانات أن (التئام) Healing النهايات المقطوعة للصبغيات قليل الحصول. وعلى الغالب فإن هذه النهايات تميل إلى الالتحام Adherence مع نهايات الكسرات الأخرى. وتتحقق الالتحامات المذكورة أثر ظهور الصبغيات Chromatidse المتضررة، وقبل توزعها إلى الخلايا النبات بإحدى طريقتين:

• تلتحم النهايات القريبة للصبغي الذي يضم الجزيء المركزي مع النهاية المقطوعة للكسرة البعيدة العائدة للصبغي الثاني والفاقذة للجزيء المركزي وبالعكس، وبذلك نحصل على أحد أشكال العبور الأخوي المتكافئ الذي لا يتصف بآثار وراثية ملموسة.

• تلتحم الكسرتان القريبتان التي تحتوي كل منهما على الجزيء المركزي لتشكلا صبغياً ثنائي الجزيء المركزي Dicentric chromosome، في حين تلتحم الكسرتان الباقيتان التي تفتقر كل منهما إلى الجزيء المركزي لتشكلا كسرة صبغية جديدة فاقدة للجزيء المركزي أيضاً.

والمعروف أن الصبغي ثنائي الجزيء المركزي يشكل جسراً Bridge يمتد بين القطبين المتعاكسين للخلية المنقسمة خلال طور الهجرة Anaohase، وهذه الجسور الصبغية تعرقل هجرة الصبغيات في الطور النهائي Telophase، وتؤدي إلى توقف النمو. وبانقطاع الجسر نتيجة للتوتر نحصل على خليتين بنتين تتميز كل منهما بوجود صبغيات مقطوعة تقوم بدورها بمتابعة حلقة الانقطاع- الالتحام- الجسر.

وتختلف النتائج المترتبة على انقطاع الجسر المشدود تبعاً لمناطق الانقطاع التي قد تحصل في وسط الجسر أو بالقرب من أحد القطبين. ويمكننا تتبع حلقة الانقطاع- الالتحام- الجسر في السويداء الثلاثية الصيغة الصبغية للذرة (3n)، وذلك بفضل الظهور المتعاقب لبعض المورثات المتحيزة المعلمة Markers العائدة للصبغيات العادية (شكل 12-2).



الشكل (2-12)

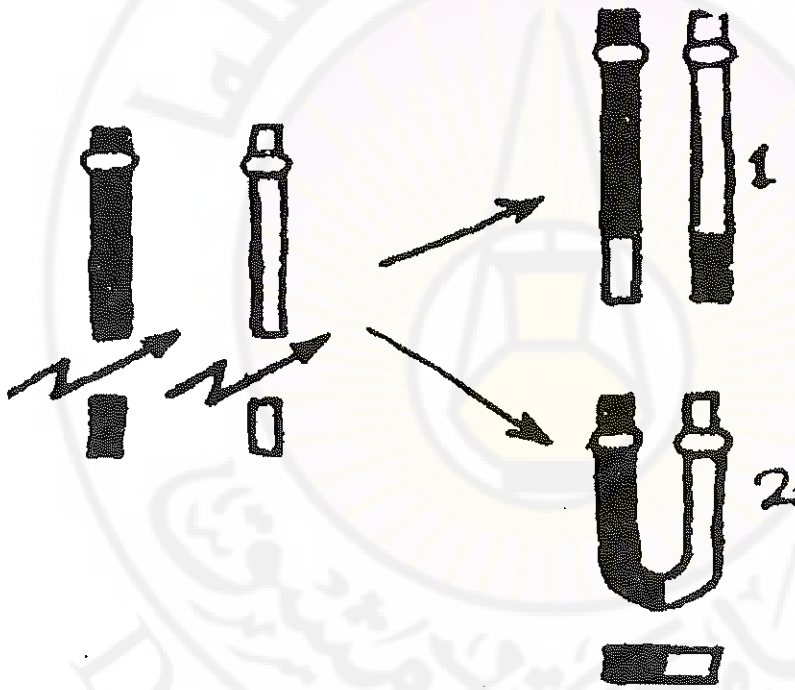
تشكل الالورون المبرقش في بذور الذرة بوجود حلقة: انقطاع - التحام - جسر.

C- مورثة اللون الأحمر، c- المورثة المتنحية.

1- نهاية الكسرة (مكان الانقطاع)، 2- الجسر حيث يتشكل الانقطاع الجديد.

إن وجود الكسرات الصبغية بشكل متقارب في الخلية الواحدة يزيد من فرص التحامها بأشكال مختلفة، الأمر الذي يؤدي إلى تشكل التبدلات البنيوية (أو الزيوغ الصبغية). ويلاحظ أن الزيغ الصبغي لا يحافظ دائماً على قطبية الصبغيات الناتجة عنه وهذا يخالف ظاهرة العبور Crossing-over التي تؤدي إلى تشكل صبغيات عبورية لكل منها جزيئ مركزي واحد Eucentric configuration وتحمل الجنوم المورثي (Genome) الكامل الذي يميز

الصبغيات الأصلية غير العبورية. أما في حالة الزيج الصبغي فإننا نشاهد التبادل المتناظر الذي يحافظ على قطبية الصبغيات بشكل مشابه للعبور بالإضافة إلى التبادل غير المتناظر الذي لا يحافظ على قطبية الصبغيات المتشكلة، والسبب في ذلك يرجع إلى ظهور صبغي ثنائي الجزئي المركزي Dicentric chromosomes، وصبغي عديم الجزئي المركزي Aneupentric chromosomes (شكل 3-12).



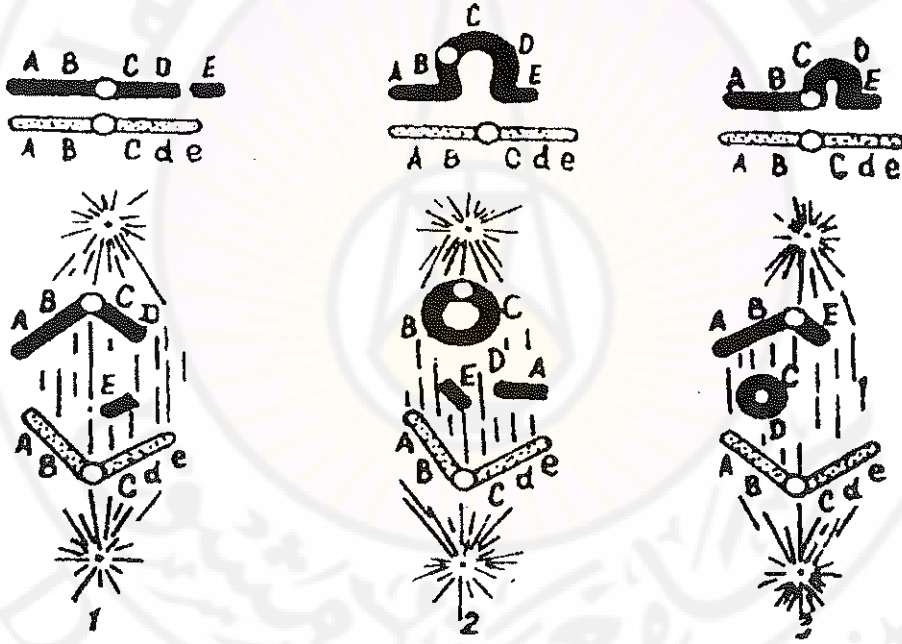
الشكل (3-12)

مخطط يوضح التبدلات الصبغية ثنائية الضربة من النمط المتناظر (1) وغير متناظر (2).

12-2 نماذج التغيرات الصبغية :

12-2-1 النقص Deficiency:

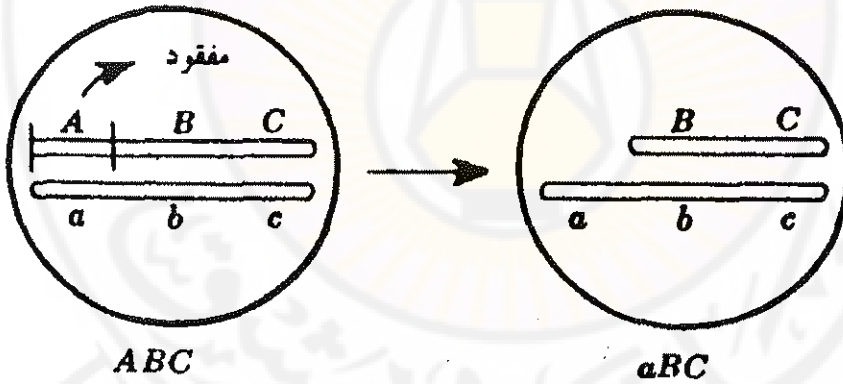
يمكن للصبغيات أن تفقد قطعاً كبيرة أو صغيرة تحمل مادة وراثية مختلفة، وترتبط نوعية النقص بعدد ومكان الانقطاعات Breakages على الصبغي: فإذا حصل الانقطاع على ذراع واحدة فإن النتيجة هي النقص الطرفي. أما إذا حصل انقطاعان على الصبغي فإننا نكون أمام أحد احتمالين: الأول صبغي شامل للجزئ المركزي (على طرفيه)، والثاني صبغي غير شامل له (شكل 4-12).



الشكل (4-12)

انماط النقص الصبغي: 1- نقص طرفي، 2- قطعتان من النقص الطرفي تؤديان الى تشكيل حلقة بجزئ مركزي، 3- نقص داخل الصبغي غير شامل للجزئ المركزي يؤدي الى تشكيل حلقة عديمة الجزئ المركزي.

وتشير الدراسات إلى أن فقدان القطع الكبيرة من الصبغي يؤدي إلى أضرار كبيرة تلحق بالمتعضية نظراً لنقص عدد كبير من المورثات المسؤولة عن صفات مختلفة. لكن النقص الكبير الذي يتناول منطقة واحدة على الصبغيين المتقابلين Homologous chromosomes دفعة واحدة، فإنه يؤدي إلى موت المتعضية المؤكد بسبب اختلال التوازن المورثي. إن نقصان قطعة صبغية ما من أحد الصبغيين المتقابلين يعطي إمكانية كبيرة جداً لإظهار أثر المورثة المتنحية فيما إذا كانت القطعة المفقودة تحمل المورثة المسيطرة (شكل 12-5)، وفعلاً فقد أدى هذا النقص غير المتجانس إلى اكتشاف الكثير من المورثات المتنحية التي ما كانت لتظهر لولا أن النقص قد أزال (الغطاء) المتشكل من وجود المورثات المسيطرة المقابلة لها، كما هي الحال مثلاً لدى غياب مورثة اليخضور في الذرة (شكل 12-6).



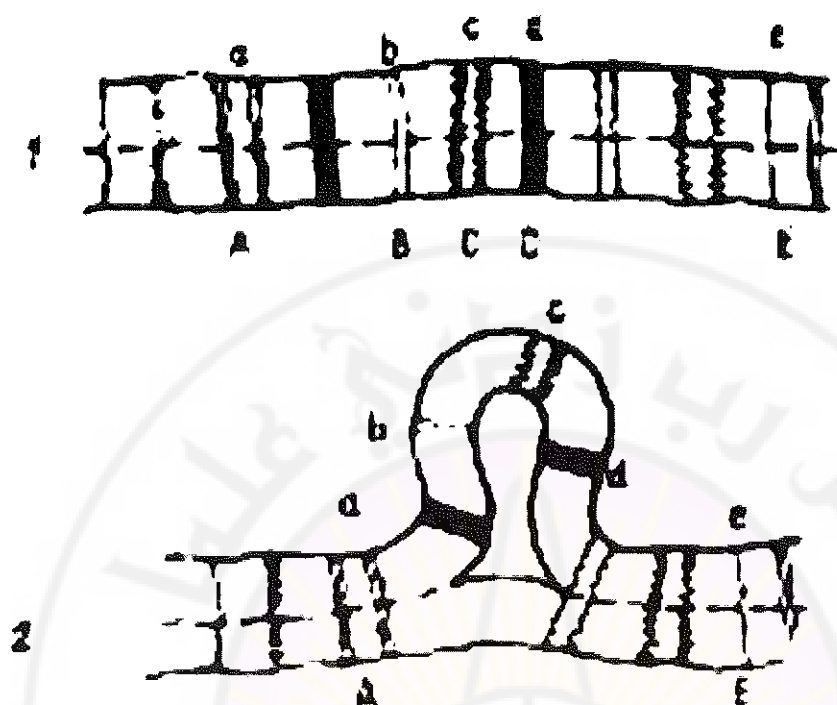
الشكل (12-5)

إن نقص الصنوي السائد (A) من الصبغي الكامل له يسمح للصنوي المتنحي (a) بإظهار نمطه الشكلي.



الشكل (12-6)
النقص بمورثة اليخضور في الذرة

وتشير الدراسات الخلوية (وبخاصة في الصبغيات العماليق) إلى تشكل عروة بين الصبغين المتقابلين لدى وجود النقص غير المتجانس، فإذا فرضنا أن الصبغي الأول يضم المورثات السائدة ABCDE والثاني المورثات المتنحية abcde وحصل نقص للقطعة BCD من الصبغي الأول فإن الصبغي الثاني المقابل له سيشكل انشعاً واضحاً كي يحقق التزاوج المورثي بطريقة مناسبة (شكل 12-7).

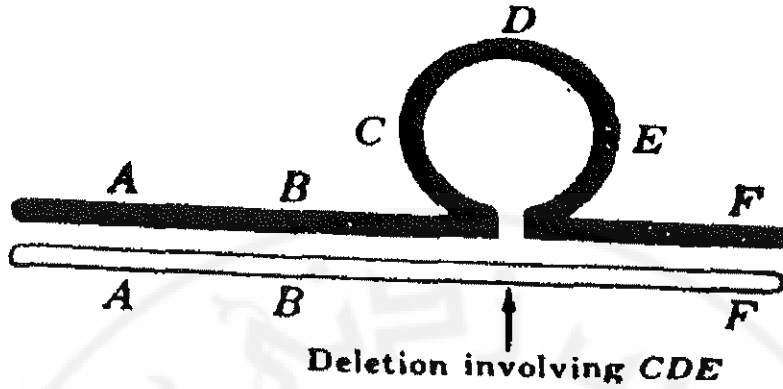


الشكل (7-12)

تشافع الصبغيات العماليق لدى النقص في احدى الصبغيين (نقص غير متجانس): 1-
الشفع الصبغي الطبيعي، 2- نقص في الصبغي السفلي من الشفع وذلك بالمورثات BCD وتشكل عروة.

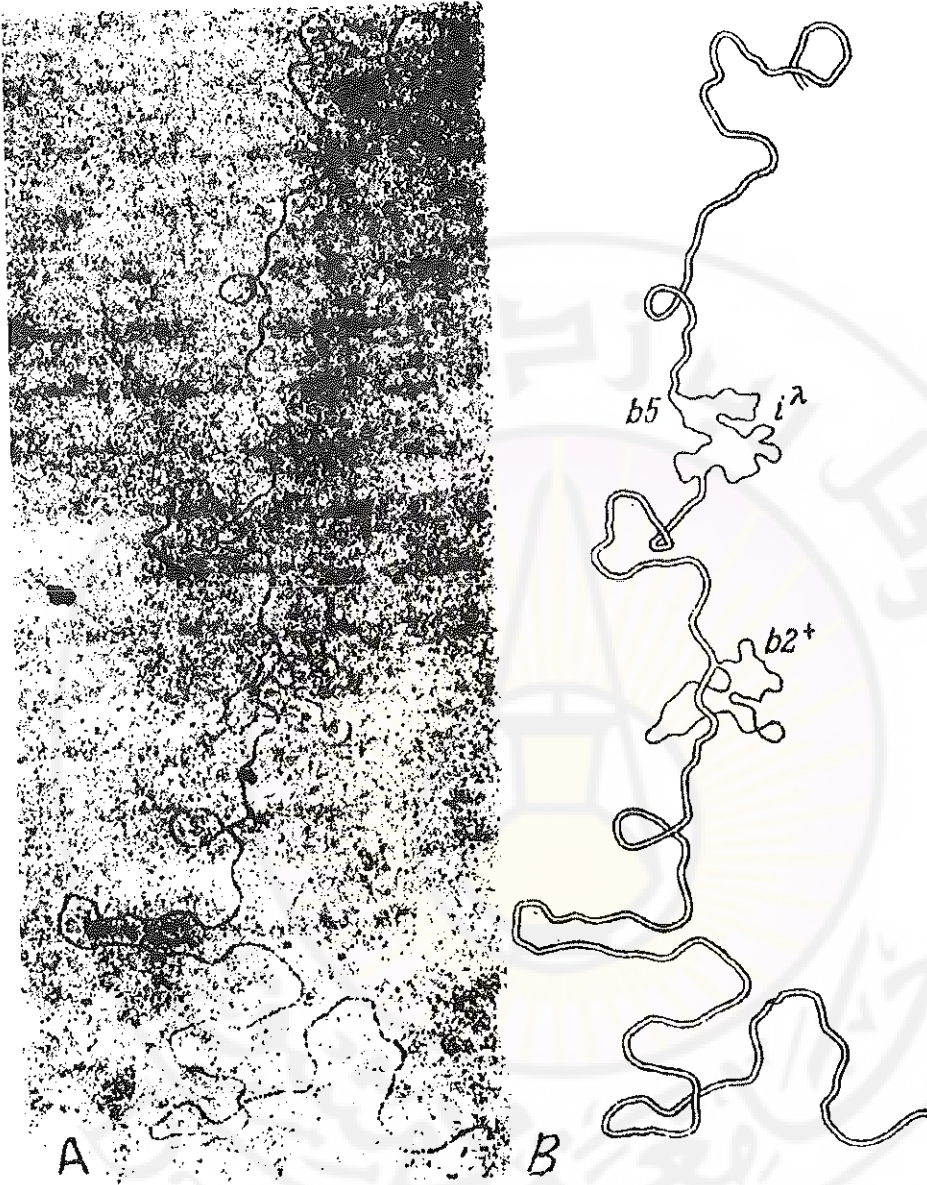
وهكذا يمكن التعرف على النقص سيتولوجيا في الطور الأول من الانقسام
المنصف I Prophase وذلك بملاحظة عروة النقص غير المتجانس (شكل
8-12).

وقد استخدمت حالات النقص المتداخلة بكثرة في تعيين المواقع المادية للمورثات
على الخرائط الصبغية.



الشكل (8-12) عروة النقص غير المتجانس.

وتتجلى الصعوبة الرئيسية خلال دراسة الطفرات في التمييز بين نقص المورثة والاطفرار الحقيقي للمورثة نظراً للتشابه الظاهري أحياناً بين هاتين الحالتين. وتستعمل في هذا المجال مقاييس متنوعة يسمح معظمها بإظهار وجود أو غياب النقص الدقيق، وإحدى الطرق المتبعة بشكل مقبول هي طريقة الحصول على الطفرات العكوس. وبذلك يمكن أن يصيب المورثة الطافرة تبدل جديد معاكس يؤدي إلى إظهار النمط الشكلي الأصلي الذي كانت عليه قبلاً. وقد تمكن العلماء فعلاً من الحصول على الكثير من الطفرات العكوس لاسيما في مجالات الأحياء الدقيقة. أما بالنسبة للتبدلات البنيوية وبخاصة منها الناجمة عن سقوط قطع صغيرة من الصبغيات فإن عودة الصفة إلى الشكل الأصلي بطريقة الطفرات العكوس تبدو مستحيلة. وقد تمكن العلماء من اكتشاف النقص الدقيق للمورثات المفردة في آكلات الجراثيم Bacteriophages بطريقة المجهر الإلكتروني لدى التنشئة غير المتجانسة Heterodouplex لجزيئة (DNA) المؤلفة من سلسلتين الأولى تحمل النقص والثانية طبيعية. وهكذا تشكل السلسلة الطبيعية عروة واضحة مقابل السلسلة التي تحوي النقص الدقيق (شكل 9-12).



الشكل (9-12)

التثنائية غير المتجانسة Heterodouplex لجزيئة الـ (DNA) في آكل الجراثيم (λ). A-
صورة بالمجهر الالكتروني. B- مخطط للصورة السابقة. الاحرف والارقام تنتمي إلى
نقص محدد.

وبالمقارنة فإن دراسة النقص الكبير في الصبغيات العماليق لذبابة الخل تتحقق بملاحظة العرى بين الصبغيات وليس بين سلاسل الـ (DNA)، وأكثر النقص نعومة في هذا المجال هو الذي يحدد فقدان قرص واحد أو أكثر من الصبغي العملاق وفي بعض الحالات النادرة فقدان جزء من القرص.

وفي الخلايا أحادية الصيغة الصبغية Haploids يمكن أحياناً إظهار نقص بعض المورثات عن طريق فقدان الوظائف العائدة لسلسلة من المواقع المورثية المتجاورة دفعة واحدة. وهذا ما أمكن إثباته في جراثيم العصيات المعوية E.coli وذلك لدى دراسة الطوافر Mutants التي تتطلب بعض الحموض الأمينية لنموها نظراً لأن النقص قد أصاب المواقع المورثية المتجاورة المسؤولة عن تركيب الحموض الأمينية المعنية. وعلى ما يبدو فإن النقص الذي يتناول بضعة مورثات متجاورة لبعض الصبغيات الموجودة في خلايا الطور الأحادي يشكل عاملاً مميتاً Lethal factor، ولهذا المعيار أهمية كبيرة وبخاصة فيما يتعلق بالعمل مع النباتات الزهرية أثناء تشكل الأعراس المذكرة حيث توجد الخلايا في الطور الأحادي كما في نبات الذرة .

وفي فطر النيروسبورا Neurospora يستعمل مقياس قابلية الحياة Viability لتحديد النقص في القطعة 3 ad. وتضم هذه القطعة مورثتين مشرفتين على تركيب الأدينين وهما 3A و 3B. وتبدو كل من هاتين المورثتين مفصولة عن الأخرى بقطعة صغيرة ضرورية لحياة المشيعة الفردية للفطر. إن الطفرات التي تؤدي إلى خمول المورثة A أو المورثة B تثبط من تشكيل المستعمرة Colony إلا على الوسط الذي يضاف إليه الأدينين. أما إذا تناول النقص القطعة الوسطية الفاصلة بين هاتين المورثتين فإن المشيعة لن تتمكن من الحياة على الوسط المضاف إليه الأدينين، وبذلك فإن نموها في هذه الحالة لن يتحقق إلا إذا حصلنا على خلايا خاصة غير متماثلة النوى (هيتروكاريون

(Hetrocaryon) مكون من مزيج المشيجتين المتضررة والطبيعية. وبالمقابل فإن طريقة الهيتروكاربون لن تؤدي إلى ظهور آثار النقص بالمورثة A أو B نظراً لوجود المورثات المماثلة لها من المشيجة الطبيعية.

ولإظهار الطفرات المرئية الناجمة عن النقص الدقيق في المتعضيات الثنائية الصيغة الصبغية Diploids تستعمل بشكل واسع طريقة المواقع المتخصصة.

ويمكن تحقيق هذه الطريقة بتهجين أفراد النمط البري المعالجة (المعرضة لتأثير العوامل الحادة على الاطفرار) مع الأفراد غير المعالجة والمتجانسة بسلسلة من الطفرات المتنحية المرئية. والطفرة أو النقص الذي يصيب أحد هذه المواقع سيظهر في أفراد الجيل الأول كما في المخطط الآتي:

الأفراد غير المعالجة		الأفراد المعالجة	
$\frac{a}{a} \quad \frac{b}{b} \quad \frac{c}{c}$	$\times$	$\frac{a^+}{a^+} \quad \frac{b^+}{b^+} \quad \frac{c^+}{c^+}$	الأبوان (P ₁)
	$\downarrow$		
abc		$a^+ b^+ c^+$	الأعراس
(يتميز بنمط شكلي مشابه للنمط البري)		$\frac{a^+}{a^+} \quad \frac{b^+}{b^+} \quad \frac{c^+}{c^+}$	الجيل الأول (F ₁)

فإذا حصلت في أعراس النباتات المعالجة طفرة ما في أحد المواقع (من b^+ إلى

b مثلاً) أو حصل نقص بالمورثة b^+ فإن النسل $\frac{a^+}{a^+} \quad \frac{b}{b} \quad \frac{c^+}{c^+}$ أو

$\frac{a^+}{a^+} \quad \frac{b}{b} \quad \frac{c^+}{c^+}$ سيبدو طافراً بالنمط الشكلي b ، ولكي نحدد فيما إذا كنا أمام

نقص أصاب الموقع b^+ أم أن طفرة ما قد حولت المورثة b^+ إلى b في النباتات المعالجة، فإننا نلجأ إلى تحديد قابلية الحياة للبيضة الملقحة المتجانسة أو لحب الطلع أحادي الصيغة الصبغية كما في الذرة مثلاً.

فإذا كان تأثير الموقع (المورثة) مميتاً فإننا أمام حالة النقص أما في الحالة المعاكسة فإننا أمام طفرة مورثة أصابت هذا الموقع. ومع ذلك يبقى هذا الفارق نسبياً لأن بعض الطفرات المورثية المتحبة يمكن لها أن تشكل عاملاً مميتاً، وبالمقابل فإن بعض حالات النقص الدقيق تبدو غير مميتة حتى وإن حصلت في الخلايا أحادية الصيغة الصبغية.

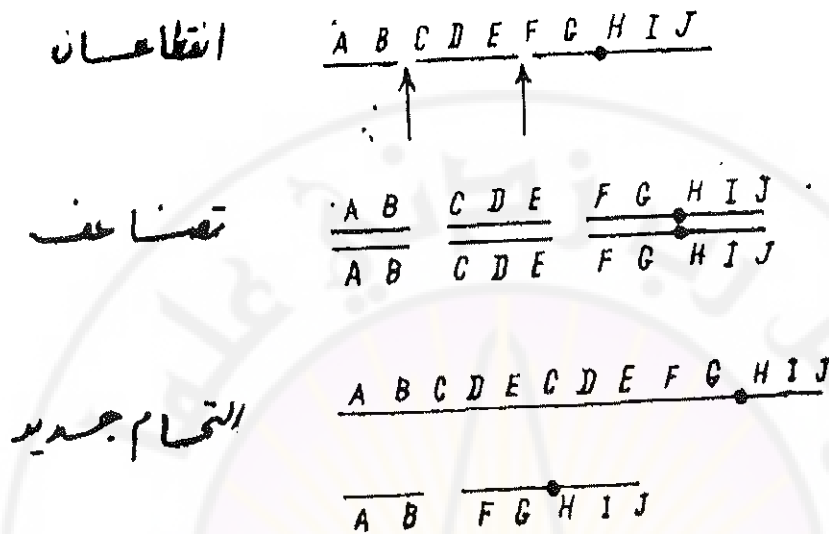
12-2-2 التضاعف Duplication :

تبدو ظاهرة التضاعف أو التكرار Repetition معاكسة تماماً لظاهرة النقص. وهكذا يتكرر ظهور القطع الصبغية التي تحمل المورثات نفسها، الأمر الذي يؤدي في الغالب إلى حدوث تبدلات مورفولوجية تصيب الصبغيات إلى جانب الآثار المترتبة على ذلك.

فإذا فرضنا أن أحد الصبغيات يضم المورثات ABC، فإن التكرار الثلاثي للمورثة B سيكون من الشكل ABBC، والتكرار الثلاثي للمورثة نفسها من الشكل ABBBC وهكذا.... لكن الحالة الأكثر انتشاراً هي تضاعف مجموعة من المورثات دفعة واحدة، كتكرار المجموعة ABC مثلاً أي: ABC-ABC. ويفسر حدوث التكرار وفقاً لفرضيات متعددة نذكر منها الفرضيتين الآتيتين :

- يصاب الصبغي بانقطاعين دفعة واحدة، يليه تناسخ وتضاعف، ثم ارتباط والتحام النهايات المقطوعة بتناسق جديد (شكل 10-12).

- ينقطع الصبغيان المتقابلان Homologous chromosomes، ثم يليه انقطاع في مكان الالتقاء، وبعد ذلك تلتحم النهايات بتناسق جديد (شكل 11-12).



الشكل (10-12)

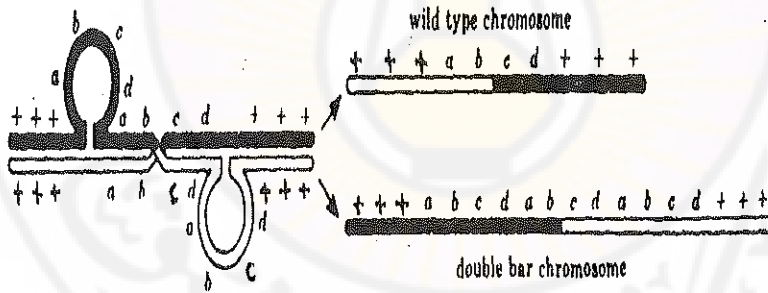
تفسير التكرار وفقاً للفرضية الاولى (حسب النمط الترادفي Tandem).



الشكل (11-12)

تفسير التكرار وفق الفرضية الثانية. لاحظ تشكل العروة بسبب تكرار المورثتين cb.

ومع بزوغ فجر الوراثة افترض الباحثون أن التكرار يؤدي دوراً مهماً في التطور باعتباره مصدراً للمورثات الفائضة لأجل الوظائف الجديدة. وقد لاقت هذه الفرضية الدعم الكافي من خلال الاكتشافات الأخيرة. وهكذا نجد أن البروتينات التي تحقق الوظائف المتقاربة تقع تحت إشراف مورثات مختلفة تبدو متشابهة إلى حد كبير بينيتها. وهذا يسمح بالافتراض بأن مثل هذه المورثات ظهرت نتيجة لتضاعف، أو تكرار المورثة الأصلية التي تشكل السلف أو الجد العام Ancestor لها. توجد تصورات حديثة إلى أن التضاعف غالباً ما يؤدي إلى توسيع أثر بعض المورثات، وفي هذا المجال فإننا نولي أهمية خاصة للتكرارات التي تتجاوز فيها القطع المضاعفة بشكل مباشر مشكلة بذلك إما تكراراً ترادفياً Tandem مثل $abcdbcde$ أو تكراراً عكسياً Reverse مثل $abcd dcbe$. وفي ذبابة الخل يبدو الأثر واضحاً لصفة الحجم المختزل للعين (شكل 12-12).



(الشكل 12-12)

صفة العين (ذات الشكل المتطاوّل) في ذبابة الخل ترتبط بمنطقة متكررة عدة مرات وراثياً على الصبغي X المنطقة هي حاملة المورثات (abcd) والنتائج المتشكلة نتيجة لعبور بين المورثتين (bc).

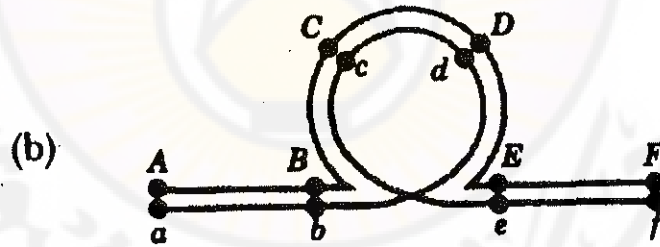
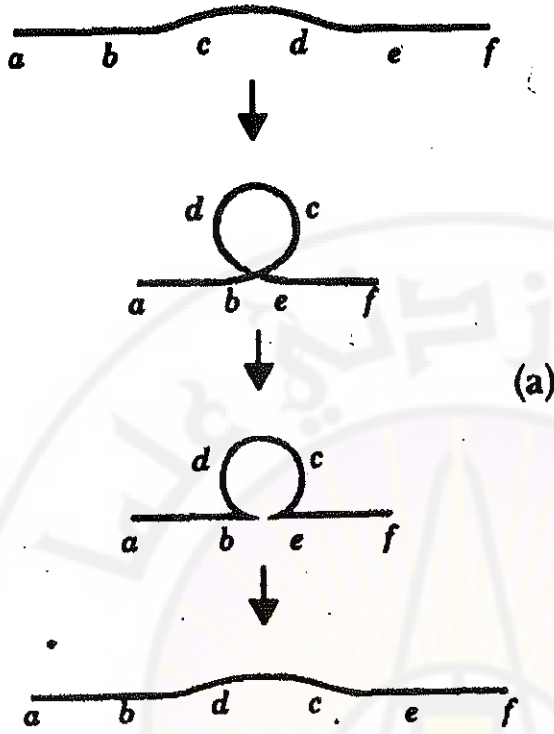
12-2-3 الانقلاب Inversion :

يؤدي الانقلاب إلى تبديل الترتيب المورثي على الصبغي نتيجة لإنقطاعين، يليه دوران القطعة الصبغية الوسطى (صغيرة كانت أم كبيرة) مقدار (180) درجة، ثم التحامها من جديد. وبذلك لا يتحقق الانقلاب إلا بشرطين: حدوث انقطاعين بآن واحد على الصبغي، وتحقيق التحام النهايات المقطوعة بعد دوران القطعة الوسطى (شكل 12-13).

ومن الانقلاب ما هو شامل للجزئ المركزي Pericentric inversion أي أن القطعة الوسطى هي التي تضم الجزئ، أو غير شامل للجزئ المركزي Paracentric inversion أي أن الجزئ المركزي يوجد خارج القطعة المقلوبة. بالإضافة إلى ذلك فإن الانقلاب المتجانس الذي يتناول قطعتين متماثلتين من الصبغيين المتقابلين سيؤدي إلى إعطاء صبغيات طبيعية فيما إذا حصل عبور ما في منطقة الانقلاب المذكورة.

وعلى العكس من ذلك فإن الانقلاب غير المتجانس الذي يتناول قطعة واحدة من أحد الصبغيين المتقابلين دون الآخر سيؤدي إلى تشكيل صبغيات غير طبيعية فيما إذا حصل العبور وتتشكل عروة خاصة لهذه الحالة (شكل 12-14).

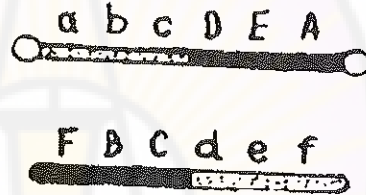
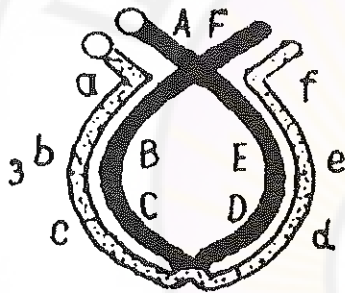
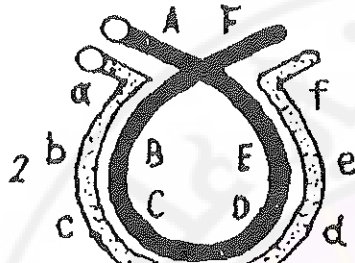
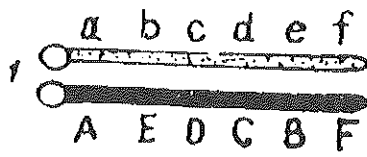
وقد عرفت ميزة الانقلاب غير المتجانس في عرقلة العبور والتزاوج قبل معرفة الطبيعة الحقيقية للانقلاب. وفي الواقع فإن السلالة المشهورة CiB في ذبابة الخل والتي تستخدم في الكشف عن الطفرات تضم انقلاباً ضخماً في الصبغي الجنسي (X) العائد لإنات الذبابة. والرمز C (Clouser) في هذه السلالة يعني منع العبور، ويلاحظ أن وجود هذا الانقلاب يعرقل تشافع الصبغيات بشدة وبالتالي لا يتحقق العبور (شكل 12-15).



الشكل (13-12)

مخطط يوضح آلية الانقلاب: (a) التفاف جزء من الصبغي وحدوث انقطاعين والتحام انقلابي جديد.

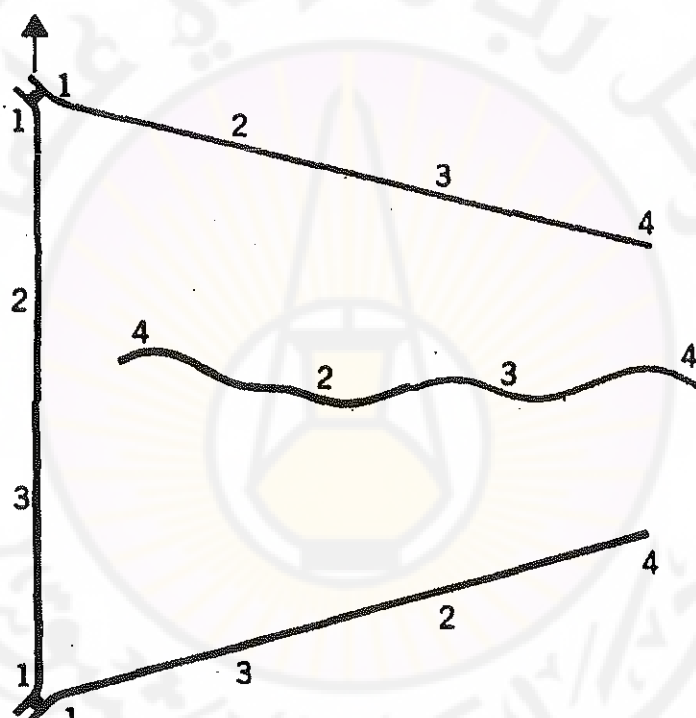
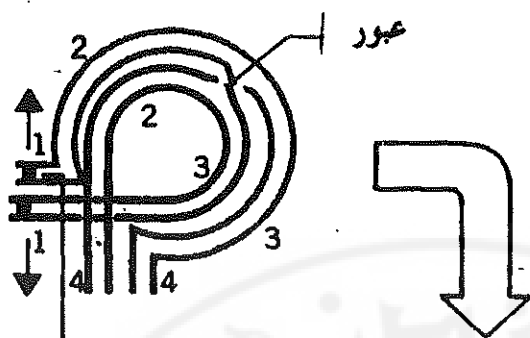
(b) تشافع صبغي انقلابي مع مقابلة غير انقلابي وتشكيل عروة الانقلاب في الغدد النكاحية في ذبابة الخل.



الشكل (14-12)

التشافع والتصالب والعبور في حالة الانقلاب غير المتجانس للشفع الصبغي طرفي الجزيء المركزي، ومنتجات الانقسام المنصف: 1- صبغي طبيعي (absdef) وصبغي في حالة الانقلاب (AEDCBF) وذلك قبل التشافع، 2- التشافع وتشكيل عروة خاصة، 3- عبور أحادي ومنتجات الانقسام المنصف (إلى اليمين)، حيث نلاحظ صبغي بجزيئين مركزيين وصبغي آخر بدون جزيء مركزي.

وإذا حصل التشافع فإنه يتحقق من خلال عروة خاصة هي عروة الانقلاب. كما نلاحظ نتائج الانقلاب الشامل للجزيء المركزي واحتواء الصبيغيات على قطع ناقصة وأخرى مكررة (شكل 16-12).



الشكل (12-15)

تشكل جسر وكسرة عديمة الجزيئ المركزي في الطور الثالث انطلاقاً من وجود انقلاب غير متجانس في الطور الأول I.



الشكل (16-12)

عرقلة العبور في حالة الانقلاب غير المتجانس بالصبغي X في إناث ذبابة الخل CiB (الشرح في النص).

ومن الاكتشافات الخاصة في هذا المجال حلقة (الانقطاعات والالتحامات) التي لاحظتها الباحثة ماك كلينتوك Mc Clintok في نبات الذرة، وترتبط هذه الحلقة مع العبور في حالة الانقلاب غير المتجانس (شكل 12-17).

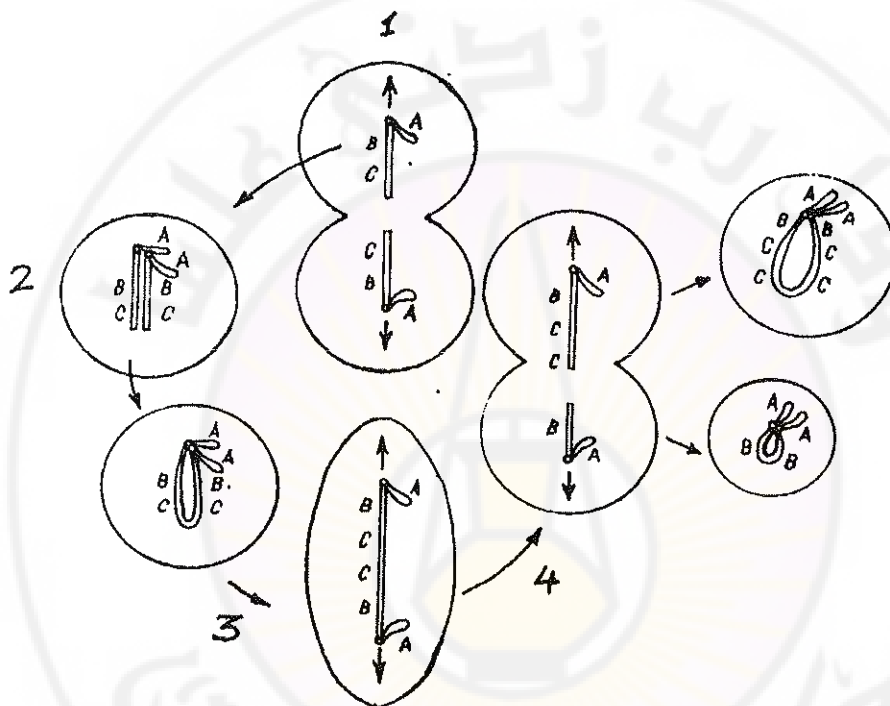
إن الانقلاب لا يؤدي إلى حدوث تبدلات على الأنماط الشكلية ولا يؤثر على قابلية الحياة للخلايا باستثناء المتعضيات والقطع الصبغية التي يوجد فيها عامل توضع المورثات Position effect وهذا يقود إلى نتائج مهمة حول آلية النسخ Transcription منها :

- إن أداء الوظيفة الطبيعية لمورثات القطعة الصبغية المنقلبة تشير إلى أن توجيه نسخ المورثة يتحدد بالمورثة، وليس بالصبغي الذي تتوضع عليه.
- بما أن الهيكل السكر- فوسفاتي لسلسلتي الـ (DNA) المتتامتين يتميز بقطبية متعكسة فإن القطع المنقلبة لا يمكنها أن تطابق توضعها الأولي إلا بعد أن تدور حول محورها الخاص. ولما كانت سلسلة الـ (RNA) الرسول ((m(RNA تنسخ من إحدى سلسلتي جزيئة الـ (DNA) فإن هذه السلسلة لن تكون بالضرورة مستمرة على طول الصبغي، ومن الممكن أن تتبدل القطبية على طول سلسلة (RNA) الرسول. وتوجد معطيات حديثة في أوليات النوى Prokaryotes تشير إلى أن توجيه ترتيب الأسس ووضعية السلسلة المترجمة في الحلزون المضاعف قد تتبدل من مورثة إلى أخرى.

12-3 التغيرات الصبغية المشتركة (الانتقال Tranclocation) :

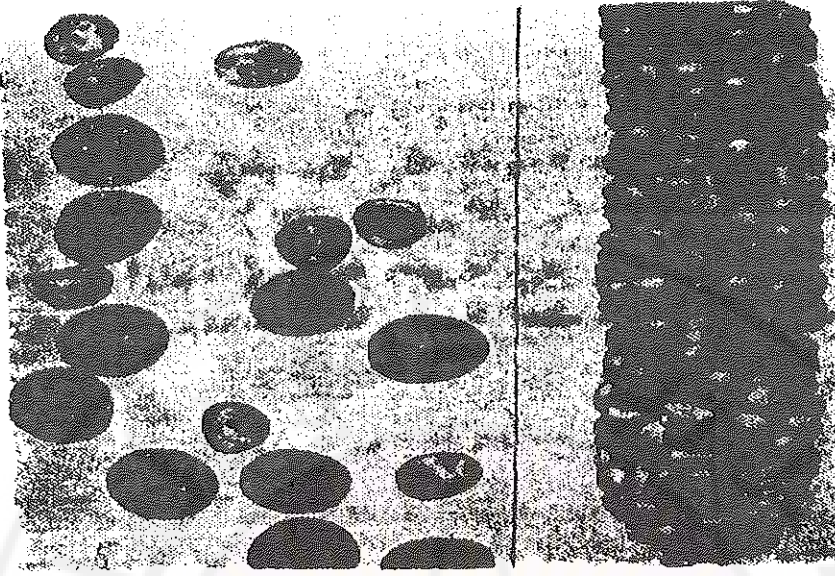
لقد تحدث بيلنغ Belling عام 1915 عن ظاهرة الانتقال في نبات *Stizolobium deerigianum* ولاحظ أن نسبة العقم في حب الطلع وفي الأكياس الجنينية تصل إلى 50%، وقد لوحظت الظاهرة نفسها في نبات الذرة

بالنسبة لحب الطلع والبذور (شكل 12-18). وفي العام 1926 لاحظ شترمان Chtrman انتقال قطعة من الصبغي Y إلى الصبغي X في ذبابة الخل. وبشكل عام يتم الانتقال نتيجة لتبادل يحصل بين الصبغيات إثر انقطاعها أو التحامها من جديد الأمر الذي يؤدي إلى تبدل في المجموعات الارتباطية.



الشكل (12-17)

مخطط يوضح حلقة الانقطاع - الالتحام بوجود صبغي ثنائي الجزيء المركزي (جسر) في الذرة (حسب ماك كلينوك): 1- انقطاع، 2- تضاعف ذاتي (نسخ)، 3- التلاحم وتشكيل جسر، 4- انقطاع جديد.



الشكل (12-18)

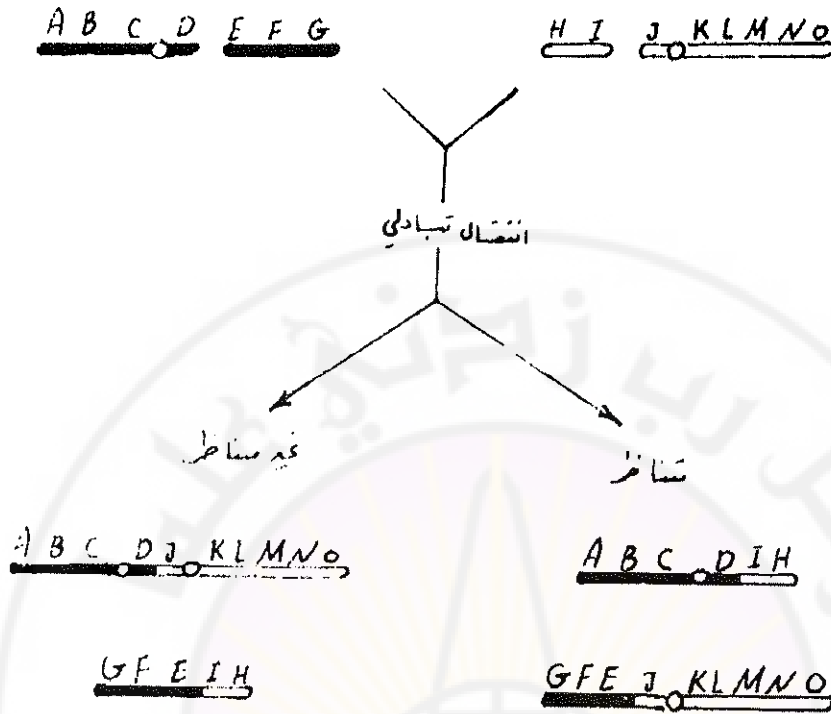
عقم نصفي بسبب الانتقال غير المتجانس في الذرة:

- إلى اليسار: حب طلع خصب وآخر عقيم.
- إلى اليمين: بذور ناضجة وأخرى غير ناضجة في عرنوس الذرة.

12-3-1 الانتقال التبادلي والانتقال الادخالي :

يتحقق الانتقال التبادلي Reciprocal Translocation نتيجة لانقطاع واحد يتناول كل صبغي على حده، ومن ثم تلتحم النهايات اللزجة المنشطة (المقطوعة) مع بعضها بطريقة متبادلة.

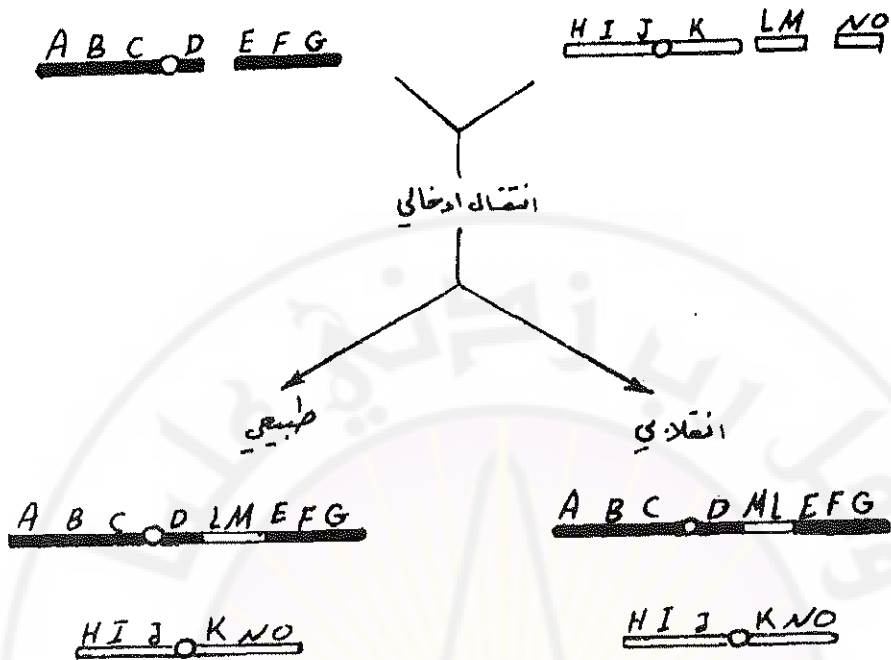
وهكذا إما أن نحصل على صبغيين أحدهما ثنائي الجزيئ المركزي والثاني معدوم الجزيئ (انتقال غير متناظر)، أو أن نحصل على صبغيين لكل منهما جزيئ مركزي (انتقال متناظر) (شكل 12-19).



الشكل (19-12)

مخطط يوضح الانتقال التبادلي بين المجموعات الارتباطية المختلفة.

في حالات أخرى يتشكل الانتقال الإدخالي Insertional Translocation، نتيجة لانقطاع واحد على أحد الصبغيات وانقطاعين على صبغي آخر. وفيما بعد يتم إدخال الكسرة الصبغية الوسطى من الصبغي الثاني في الصبغي الأول إما في الحالة الطبيعية أو في الحالة المنقوبة (شكل 20-12).

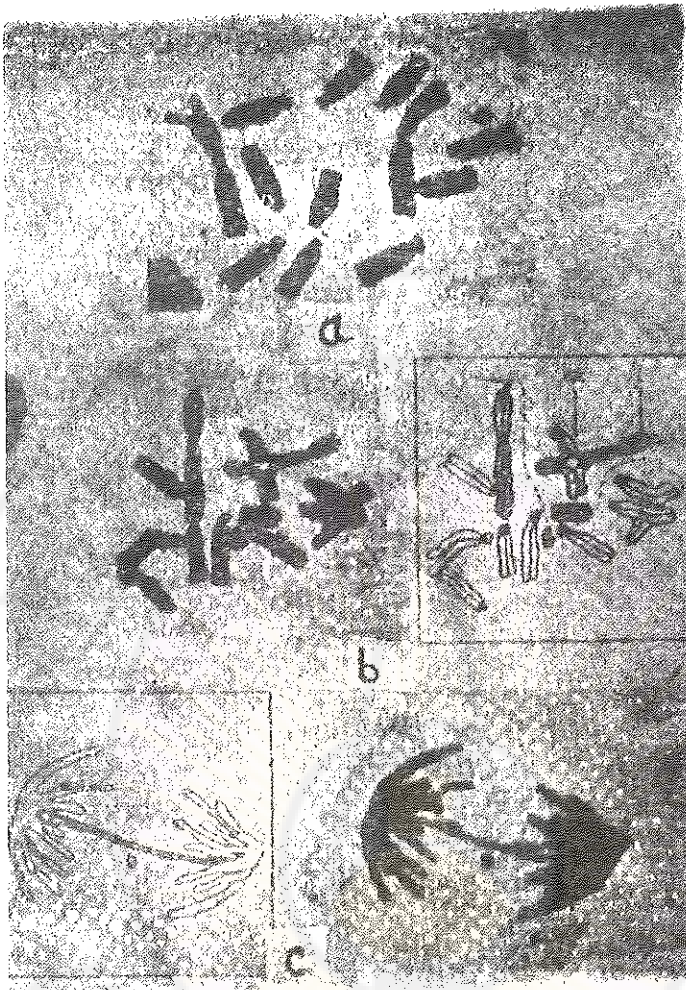


الشكل (12-20)

مخطط يوضح الانتقال الادخلي بين المجموعات الارتباطية المختلفة.

12-3-2 سلوك الصبغيات المنتقلة خلال الانقسام المنصف :

إن سلوك الصبغيات الحاملة للقطع المتبادلة خلال الانقسام المنصف Meiosis يشكل ظاهرة مهمة، لأنها تتشافع مع الصبغيات الطبيعية بصورة خاصة معطية أشكالاً تشبه الصليب Cross (شكل 12-21).



الشكل (12-21)

انتقال صبغى في جذور الفول *Vicia faba*. a- صبغيات الفول الطبيعية ($2n=12$) - لاحظ الشفع الطويل، b- أشكال صليبية بسبب الانتقال، c- جسر كروماتيدي (صبغى) مع كسرة يظهر في طور الصعود.

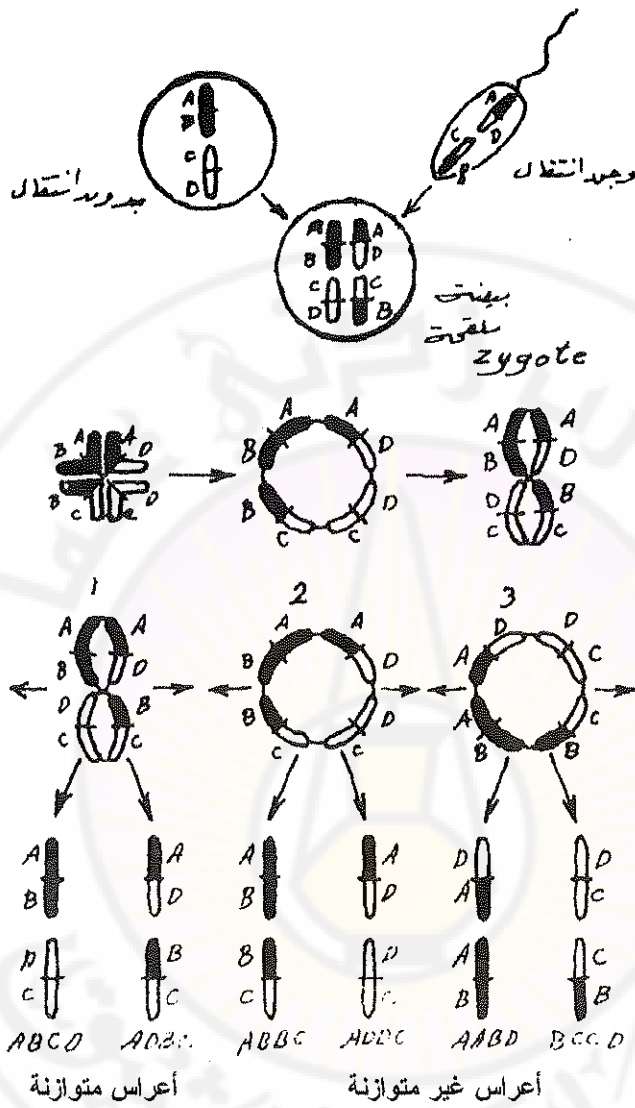
فإذا فرضنا أن العروس المؤنث الذي يضم الصبغيات الطبيعية التقى مع العروس المذكر الذي يضم الصبغيات المنتقلة فإن البيضة الملقحة الناتجة ستحمل الانتقال غير المتجانس بهذين النوعين من الصبغيات.

ولدى تشكل الأعراس ستظهر الأشكال الصليبية في الطور الأول من الانقسام المنصف 1 Prophase وبخاصة في مرحلة التزاوج Zygotene. أما السبب في ظهور هذه الأشكال فيرجع إلى أن كل مورثة من الصبغي الأول ستحاول التشافع مع المورثة المقابلة لها من الصبغي الثاني.

إن الأشكال الصليبية تعطي في مرحلة التضاعف Diplotene مجموعة من الكيازومات Chismata أو التصلبات نتيجة للعبور Crossing over الذي يحصل بين كل ذراعين من الأذرع الأربعة للشكل الصليبي. وبعد ذلك تتحرك هذه الكيازومات باتجاه النهايات الحرة لكل صبغي إلى أن تتشكل حلقة واضحة في نهاية الطور الأول.

وتشير الدراسات إلى أن بعض هذه الحلقات يلتف على هيئة الرقم (8) وبعضها الآخر يبقى بدون التفاف ، وبذلك نحصل في نهاية الانقسام المنصف على ستة أنماط من الأعراس : نمطان (ثلاث الأعراس) قابلان للحياة في كل منهما المجموع المورثي الكامل ، وأربعة أنماط (ثلاث الأعراس) غير قابلة للحياة لأن صبغياتها تحمل التكرار أو النقص بالمورثات (شكل 12-22)، و(الشكل 12-23) يوضح آلية ظهور الأشكال الصليبية وكذلك النتيجة وتشكل الأعراس. ومع ذلك تبقى هذه النسبة نظرية لأنه كلما زاد عدد الحلقات الملتفة (8) زادت خصوبة الأعراس.

لقد درسنا حتى الآن حالات الانتقال غير المتجانس بين شفعين من الصبغيات، لكن هذه الظاهرة يمكن أن تتحقق بين عدد أكبر من الأشعاع الصبغية. وبذلك فإن الحلقات المتشكلة في مثل هذه الحالات ستضم ستة صبغيات للانتقال الذي يحصل بين ثلاثة أشعاع، وثمانية صبغيات للانتقال الذي يحصل بين أربعة أشعاع صبغية، وهكذا... (شكل 12-24)، وهذه الحلقات ستقود في الأطوار المتقدمة من الانقسام المنصف إلى تبدل كبير في قوانين الانفصال المعروفة.

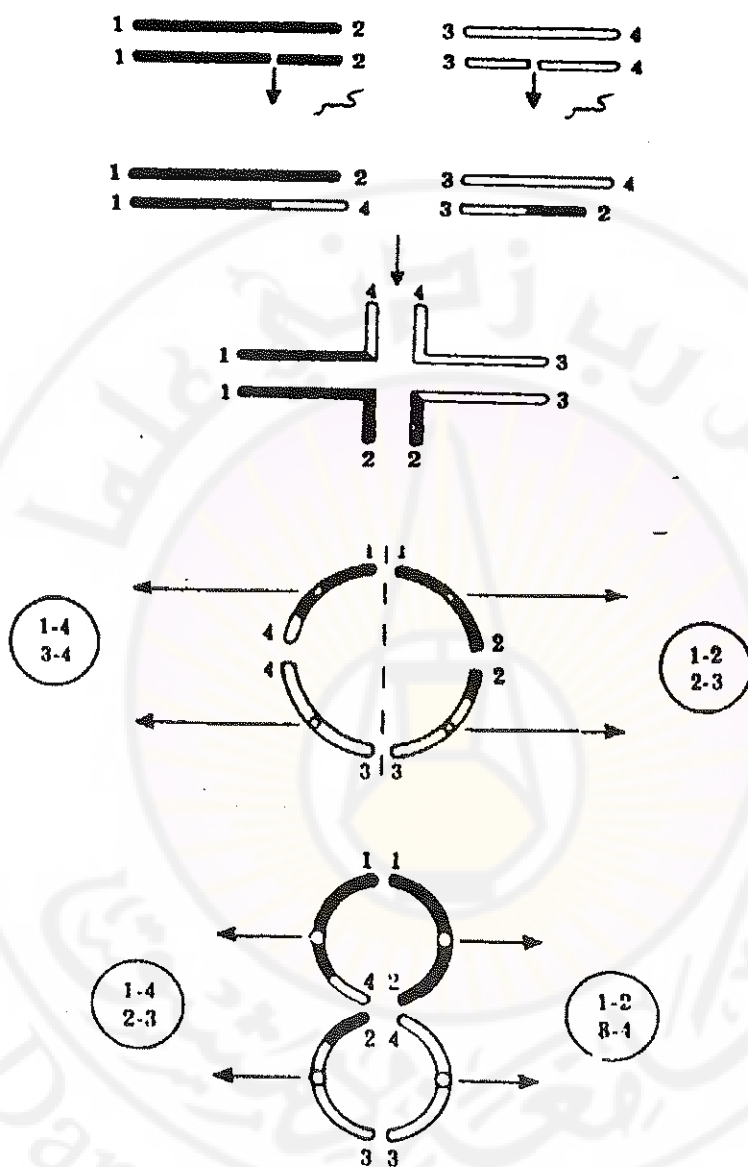


الشكل (12-22)

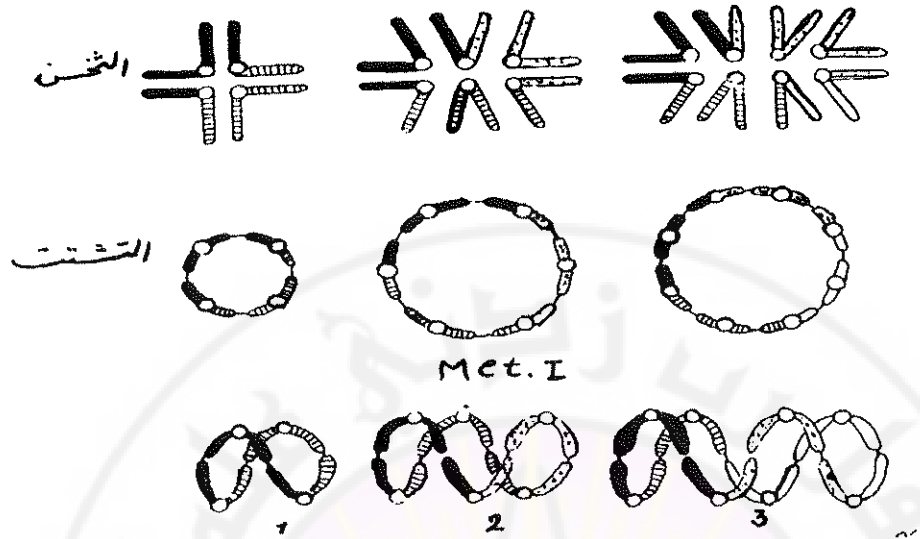
مخطط يوضح تشافع الصبغيات ومنتجات الانقسام المنصف بوجود الانتقال غير المتجانس:

- تشكل أعراس متوازنة في حالة توضع الصبغيات بهيئة الحرف 8 أثناء الانقسام المنصف،

- تشكل أعراس غير متوازنة في حالة توضع الصبغيات بأشكال حلقيّة أثناء الانقسام المنصف. (تشير الأسهم إلى اتجاه هجرة الصبغيات).



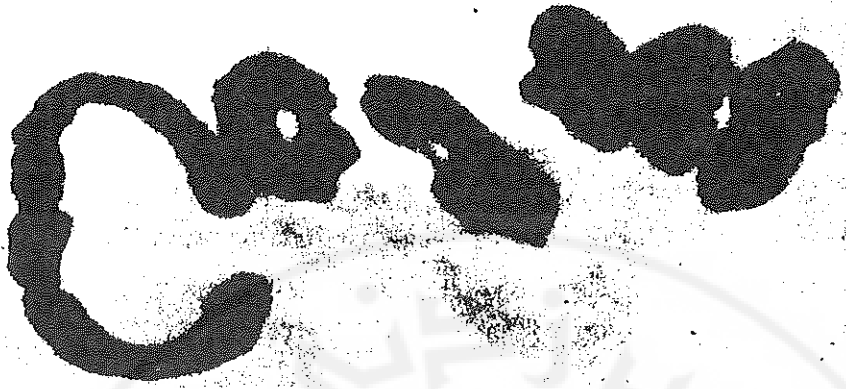
الشكل (12-23) توضيح آلية ظهور الأشكال الصليبية وتشكل الأعراس: (عقيمة) في حال عدم الالتفاف و(خصبة) في حال الالتفاف بشكل الرقم 8.



الشكل (12-24)

تشافع الصبغيات في الأوتويرا *Oenothera* بوجود الانتقال: 1- تشكل حلقة بوجود انتقال بشفع واحد، 2- تشكل حلقة بوجود انتقال بشفعين، 3- تشكل حلقة بوجود انتقال بثلاثة أشفاع.

والمثير في موضوع انتقال المجموعات الصبغية غير المتماثلة هو ما جرى اكتشافه في الشعير ($2n = 14$). فقد لوحظ في الطور الثاني I من الانقسام المنصف وجود أربع حلقات ثنائية إلى جانب حلقة رباعية واحدة من الصبغيات (شكل 12-25).



الشكل (12-25)

صورة فوتوغرافية لصبغيات الشعير في الانقسام المنصف (الطور الاستوائي (MI) لخلية أم مولدة لحب الطلع بوجود انتقال غير متجانس يلاحظ وجود أربع ثنائيات صبغية بشكل أربع حلقات وحلقة واحدة مكونة من أربع صبغيات.

كذلك الحال في بعض أنواع جنس الأنوثيرا *Oenothera*، حيث كشف النقاب عن تشكل معقدات صبغية شبه دائمة ، أي أن الحلقات ذات الصبغيات المتعددة لا تشكل حالات شاذة وعقيمة وإنما تبدو كحالات طبيعية تماماً. ويمكن وضع أهم أنواع هذا الجنس من حيث سلوكها الصبغي في ثلاثة أقسام (شكل 12-26)

• القسم الأول: تتميز نباتاته الثنائية بوجود (14) صبغياً، وتسلك سلوكاً طبيعياً خلال الانقسام المنصف وتتوضع في (7) أشفاص صبغية ومن أمثلته *Oe. hookeri*.

• القسم الثاني: تتميز نباتاته الثنائية بوجود حلقة صبغية واحدة متعرجة مكونة من (14) صبغياً، ويلاحظ أن هجرة الصبغيات خلال الانقسام المنصف تتحقق بشكل متوازن بحيث يتلقى كل قطب (7) صبغيات تحوي المجموع المورثي الكامل ومن أمثلته *O. biennis* و *Oe. muricata*.

• القسم الثالث: تتميز نباتاته الثنائية بوجود حلقتين الأولى تضم (12) صبغياً تتوزع في أثناء الانقسام المنصف إلى (6) صبغيات لكل قطب، والثانية تضم شفعاً صبغياً واحداً ويتوزع بشكل عادل أيضاً. ومن أمثله *Oe. lamarchiana*. وهكذا فإن حالات الانتقال غير المتجانس في أنواع الأنوثيرا المذكورة يشكل نماذج طبيعية وخصبة وفريدة من نوعها، وكأنها تمثل إحدى حالات الالتفاف على هيئة الرقم (8).



الشكل (12-26)

توضع الصبغيات في أنواع الأنوثيرا المختلفة:

A- نواة الأنوثيرا نوع *Oe. muricata*, *Oe. biennis* في المرحلة النهائية (التشتت).

يلاحظ وجود حلقة متصلة ومتوازنة من الصبغيات البالغ عددها (14).

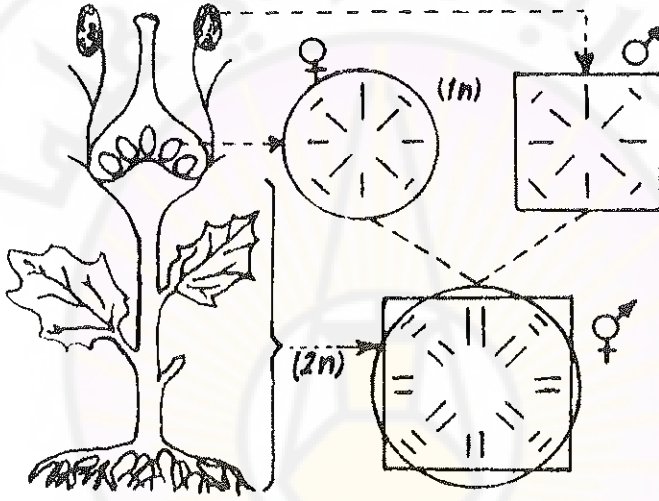
C- نواة الأنوثيرا نوع *Oe. lamarchiana* في مرحلة التشتت.

يلاحظ وجود حلقة كبيرة متوازنة مكونة من (12) صبغياً وحلقة صغيرة مكونة من زوج صبغياً و

الفصل الثالث عشر

الطفرات الصبغية العددية

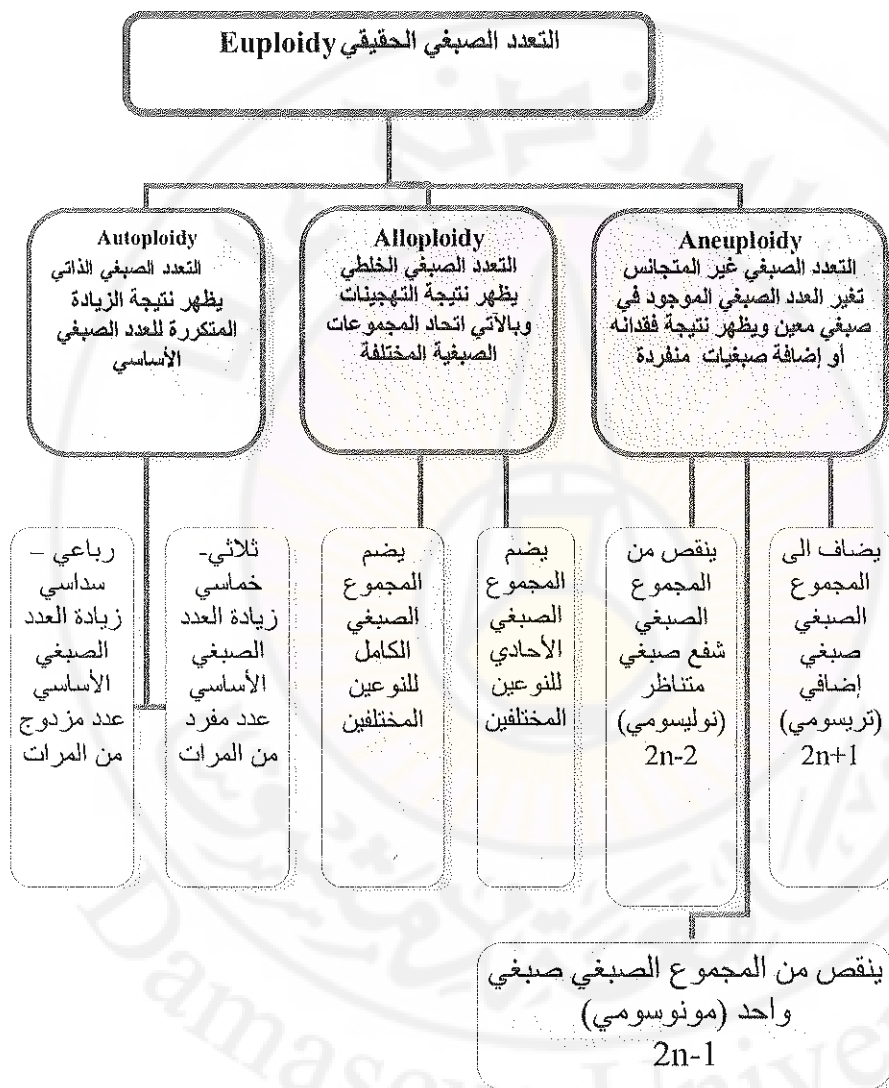
يتميز كل كائن حي بوجود عدد صبغي ثابت يسمى العدد المضاعف، ويرمز له بالرمز $(2n)$ ، ويأتي من تشافع الصبغيات الواردة من الأعراس المؤنثة مع الصبغيات الواردة من الأعراس المذكرة (شكل 1-13).

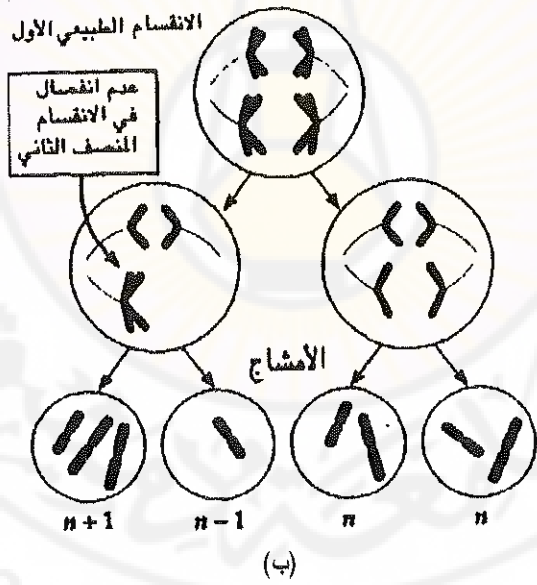
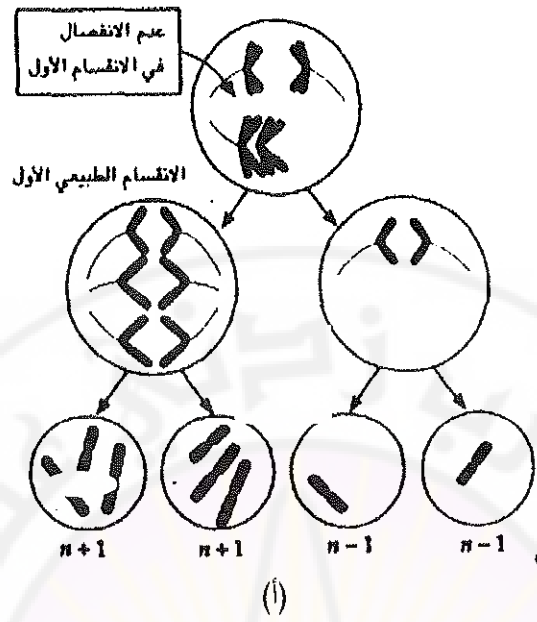


الشكل (1-13) مخطط يوضح الحالة الفردية والثنائية في حلقة حياة النبات. الأعراس الفردية ($n=12$) في الخلية المؤنثة وفي المذكرة، حيث تتشكل نتيجة للانقسام المنصف. واندماج الأعراس أثناء الإلقاح يؤدي إلى ظهور البيضة الملقحة التي تضم العدد الصبغي الثنائي ($2n=24$).

وعلى ما يبدو فإن هذا الثبات يبقى نسبياً لأن العدد الصبغي غالباً ما يتنوع أو يتبدل في كثير من الأنواع النباتية، ولكل حالة أسبابها ونتائجها أثناء انعدام الانفصال، كما في (شكل 2-13). ويمكننا تقسيم الطفرات الناجمة عن التغيرات العددية للصبغيات (إذا اعتبرنا أن هذه التغيرات من الطفرات) إلى

أربع زمر رئيسة وهي: التعدد الصبغي الذاتي، والتعدد الصبغي الخلطي، والتعدد الصبغي الوتري أو غير الزوجي، والتعدد الصبغي غير المتجانس كما في المخطط والجدول الآتيين:





الشكل (2-13)

انعدام الانفصال في الانقسام المنصف.

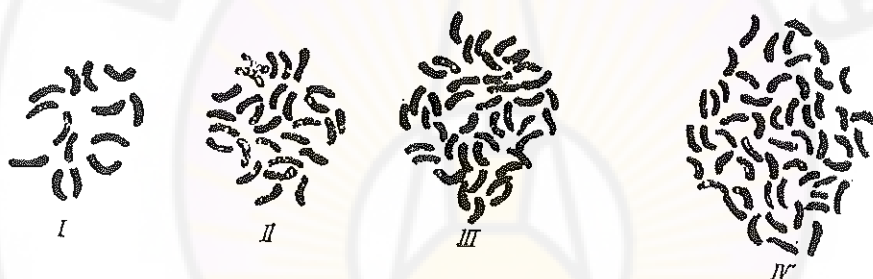
جدول (209) نماذج التناذرات الصبغية في الكائنات الحية:

الرمز	التعريف
	التضاعف الناقص أو الكاذب 1- Aneuploidy:
$2n+1$	ثلاثي الصبغيات Trisomy
$2n+1+1$	ثلاثي الصبغيات/ مزدوج Double trisomy
$2n+2$	رباعي الصبغيات Tetrasomy
$2n-1$	أحادي الصبغيات Monosomy
$2n-1-1$	أحادي الصبغيات/ مزدوج Double Monosomy
$2n-2$	ناقص شفع من الصبغيات Nulisomy
	التضاعف الحقيقي 2- Euploidy
x	أحادي المجموعة الصبغية Monoploidy
$2x$	ثنائي المجموعة الصبغية Diploidy
	تعدد المجموعة الصبغية 3- Polyploid
$3x$	ثلاثية المجموعة الصبغية triploid
$4x$	رباعية المجموعة الصبغية teraploid
$5x$	خماسية المجموعة الصبغية pentaploid

وقبل أن نأتي على دراسة الأنماط المذكورة نورد فيما يلي بعض المفاهيم العامة:

1-13 الصفوف المتعددة الصيغة الصبغية :

تشير الدراسات المختلفة إلى أن أكثر من ثلث مغلفات البذور المعروفة في الطبيعة تنتمي إلى النماذج المتعددة الصيغة الصبغية. فمثلاً يختلف العدد الصبغي في جنس الفريز *Fragaria* حسب النوع المدروس، وهكذا يمكن إحصاء (14) صبغياً في النوع *F.vesca* و(28) صبغياً في النوع *F.orientalis* و(42) صبغياً في النوع *F.elatior* و(56) صبغياً في النوع *F.grandiflora* (شكل 3-13).



الشكل (3-13)

الصفوف المتعددة، الصيغة الصبغية في الفريز *Fragaria*:

- 1- *F.vesca* ($2n = 14$). 2- *F.orientalis* ($2n = 28$). 3- *F.elatior* ($2n = 42$). 4- *F.grandiflora* ($2n = 56$).

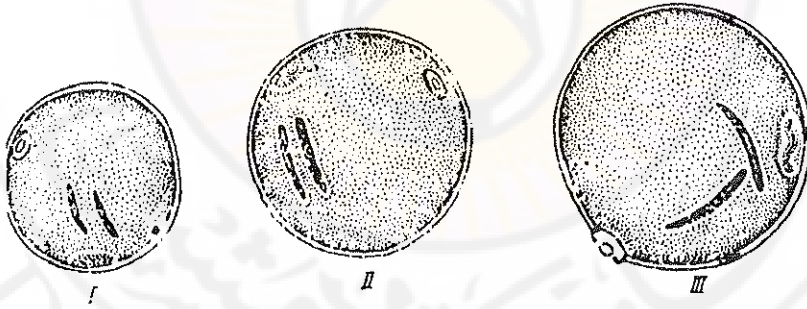
من هنا يبدو أن العدد الأساسي (X) لنبات الفريز هو (7) صبغيات، وبذلك فإن الأنواع السابقة هي ثنائية - رباعية - سداسية - ثمانية الصيغ الصبغية حسب التسلسل المذكور أعلاه.

وتشكل ظاهرة التعدد الصبغي في نبات القمح *Triticum* أهمية كبيرة سواء في المجال التصنيفي أو في مجالات الاصطفاء. فإذا علمنا أن العدد الأساسي في القمح هو (7) صبغيات أيضاً فإننا نميز الأنماط الثلاثة الآتية :

• القمح الثنائي *Diploid* ويمثله النوع *T.monococcum* وتحتوي خلاياه الجسمية (14) صبغياً.

• القمح الرباعي *Tetraploid* ويمثله القمح الصلب *T.durum*، وسلسلة من الأقماح القريبة منه مثل *T.turgidum* و *T.compactum* و *T.monococcum* وتحتوي خلاياها (28) صبغياً.

• القمح السداسي *Hexaploid* ويمثله القمح الطري *T.vulgare* وسلسلة من الأقماح القريبة منه مثل *T.spelta* و *T.macha* و *T.compactum* و *T.spharococcum*، وتتوحد عادة في نوع واحد وهو *T.aestivum* وتحتوي خلاياه (42) صبغياً. والجدير بالملاحظة أن الأقماح السداسية والرباعية تتميز بضخامة الخلايا وحببات الطلع، مقارنة مع الأقماح الثنائية (شكل 13-4).

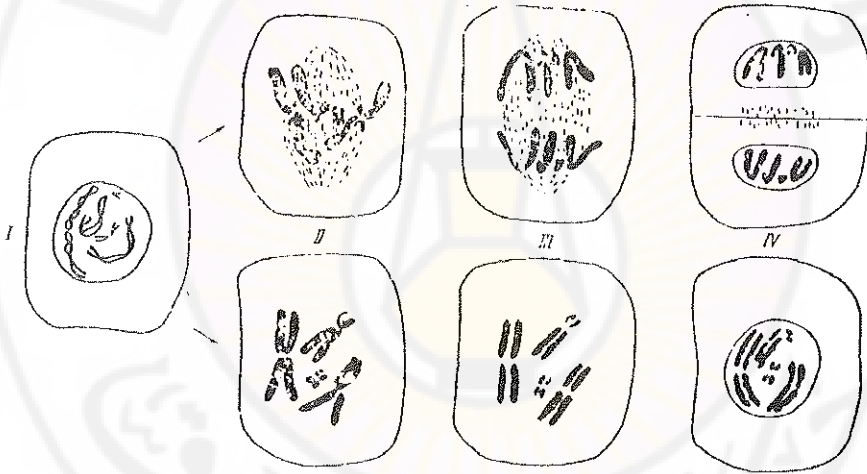


الشكل (13-4) حب طلع القمح:

- 1- *Triticum monococcum* ($2n = 14$).
- 2- *T.timopheevi* ($2n = 28$)
- 3- *T. vulgare* ($2n = 42$). (حسب بتروفسكي - بارانوفي)

13-2 الحصول على النباتات المتعددة الصبغيات :

للحصول على النباتات المضاعفة تعرض الخلايا المنقسمة في البداية إلى درجات الحرارة المنخفضة أو المرتفعة وإلى بعض المواد المخدرة. وهذه العوامل قد تعرقل الانقسام الطبيعي، وتؤدي إلى خلايا متعددة النوى وبالأتي متعددة الصبغيات. وفي عام 1937 أوجد كل من نوبل Nebel و بليكسلي Blakeslee طريقة جديدة وناجحة للحصول على المضاعفات الصبغية تعتمد على مادة الكولشيسين Colchicine. ويؤثر هذا القلويد Alkaloid السام بشكل خاص على السيتوبلازما، وعلى خيوط المغزل معرقلاً بذلك هجرة الصبغيات إلى قطبي الخلية المنقسمة دون أن يؤثر على آلية تناسخها (شكل 13-5).



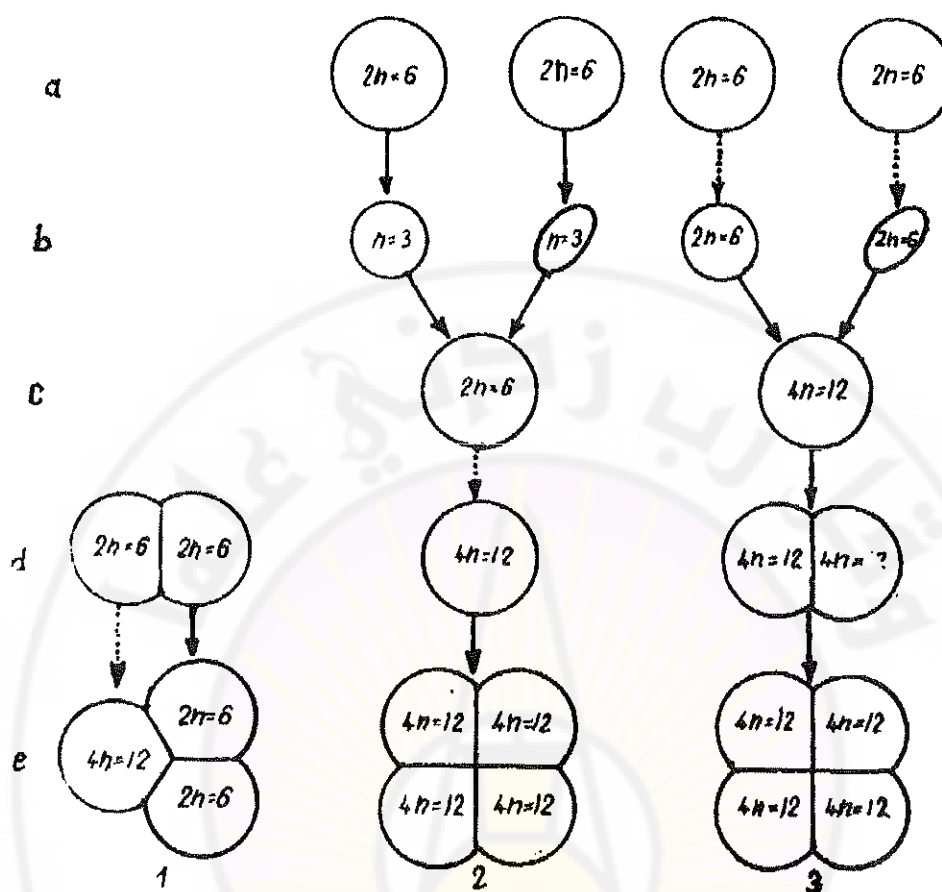
الشكل (13-5)

مخطط يوضح الفروق بين الانقسام الخيطي الطبيعي Mitosis في الأعلى، والانقسام الخيطي الواقع تحت تأثير الكولشيسين C-Mitosis في الأسفل. ويلاحظ في الشكل أربعة صبغيات فقط، ولدى التأثير بالكولشيسين تتشكل خلايا فيها ضعف العدد الصبغي (8 صبغيات). I- الطور الأول، II- الطور الثاني، III- طور الصعود، IV- الطور النهائي.

ولدى وضع الخلايا المنقسمة في هذه المادة بتركيز مرتفعة ولمدة طويلة، فإن الصبغيات تتناسخ بشكل متكرر مع مرور الحلقات الانقسامية ، وقد يتراوح عدد التضاعفات من 8-16 مرة، وعلى ما يبدو فإن قابلية الحياة في مثل هذه الخلايا تنخفض بشدة، الأمر الذي يؤدي إلى موت النباتات المعالجة. لكن استعمال الكولشيسين بتركيز منخفضة نسبياً يعطي نتائج جيدة في مجال الحصول على النباتات القابلة للحياة والمتعددة الصبغيات. وفعلاً فقد تمكن العلماء من الحصول على كثير من النباتات المضاعفة بالاستعمال الدقيق والماهر لهذه المادة .

وتجدر الإشارة إلى أن تثبيط هجرة الصبغيات، يمكن أن يتحقق في الخلايا الجنسية والجسمية على حد سواء. فإذا حدث التضاعف خلال انقسام البيضة الملقحة (Zygote) (التي تعد أول خلية جسمية وتحمل $2n$ من الصبغيات) فإن الخلايا الناتجة عنها ستبدو مضاعفة العدد الصبغي أي ($4n$) وهذا ما يسمى بالتضاعف الزيجوتي.

ونجد الأمر نفسه لدى تضاعف الخلايا المرسستيمية الموجودة في الجذر مثلاً وهذا ما يسمى بالتضاعف الميتوزي. أما إذا تعرقلت هجرة الصبغيات في الخلايا المولدة للأعراس فإننا نحصل على أعراس غير منصّفة ونكون أمام التضاعف الميتوزي (شكل 13-6).



الشكل (6-13)

مخطط التضاعفات الصبغية بالطرق الميوزي والميوزي والزيغوتي.

A - الخلايا الثنائية البدائية، b - الاعراس، c, d - الخلايا الجسمية للمتعضية، وهي المرحلة التي يمكن ان تتشكل فيها النباتات المتعددة الصيغة الصبغية، 1 - تعدد صبغي ميوزي يحصل نتيجة لتضاعف العدد في الخلايا الجسمية بدون تشكل الحاجز، 2 - تعدد صبغي زيغوتي يحصل نتيجة لتضاعف العدد في البويضة الملقحة بدون تشكل المغزل، 3 - تعدد صبغي ميوزي بسبب انعدام تنصيف الصبغيات أثناء تشكل الاعراس. (تشير الأسهم المنقطعة إلى مكان عرقلة خيوط المغزل).

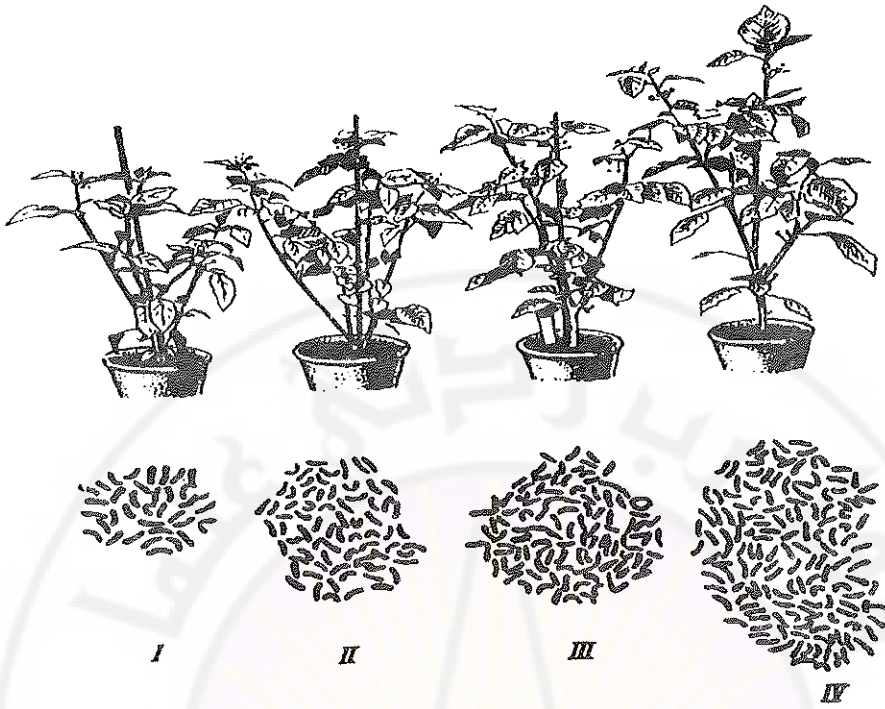
13-3 التعدد الصبغي الذاتي Autopolyploidy:

يتحقق هذا النوع من التعدد بتزايد المجموع المورثي Genome للنوع النباتي الواحد بشكل ذاتي. وهكذا فإن النباتات ذاتية التعدد الصبغي تضم مجموعاً مورثياً واحداً يتكرر عدة مرات. وقد وصف دو فريز De-Vreis لأول مرة نبات الأوثيرا *Oenothera lamarchiana gigas* الموجود في الطبيعة وأطلق عليه اسم النبات العملاق لأنه يحوي (28) صبغياً بالمقارنة مع النبات العادي الذي يضم (14) صبغياً.

وبشكل عام تؤدي زيادة العدد الصبغي إلى زيادة في حجم النوى وبالأتي حجم الخلايا. وقد تزداد حجم الأجزاء النباتية كالأزهار والأوراق والثمار، فمثلاً عندما يرتفع العدد الصبغي في نبات *Solanum nigrum* من (36) صبغياً إلى (144) صبغياً فإن الزيادة تلحق بالأوراق وبأطوال النباتات (شكل 13-7). ومع ذلك فإن هذه الزيادة تقف عند حد معين لا يمكن تجاوزه.

إن سلوك الصبغيات في النباتات ذاتية التعدد الصبغي خلال الانقسام المنصف، يبدو شديد التنوع.

وهكذا بدلاً من أن تتوضع الصبغيات المتقابلة في أشفاع ثنائية التكافؤ Bivalents نجد أنها تتوضع في ثلاثيات أو رباعيات أو سداسيات أو أكثر (متعدد التكافؤ Polyvalents). وعلى ما يبدو فإن تشكل الصبغيات المتعددة التكافؤ يرتبط بأطوالها، وبشكل آخر كلما زادت أطوال الصبغيات المتشافة فإن عدد الكيازومات Chiasmata يزداد وبالأتي ترتفع إمكانية ظهور المتعددات. وبالعكس كلما كانت الصبغيات قصيرة ينقص عدد الكيازومات وترتفع إمكانية ظهور الأشفاع ثنائية التكافؤ بدلاً من المتعددة.



الشكل (7-13)

نبات السولانوم *Solanum nigrum* والمجموع الصبغي لكل منها:
 I - 36 صبغي، II - 72 صبغي، III - 108 صبغي، IV - 144 صبغي، (حسب
 جوهانسن).

هذا السلوك المميز لصبغيات النباتات ذاتية التعدد الصبغي خلال الانقسام المنصف ينعكس بشكل جذري على قابلية حياة هذه النباتات التي غالباً ما تصاب بالعقم.

فمثلاً في نبات الداتورا *Datura stramonium* تحدد المورثة (A) وجود الأشواك Thorns على العلية في حين تحدد المورثة (a) غياب هذه الأشواك. ولدى توضع الصبغيات في مجموعات رباعية التكافؤ يمكننا اكتشاف خمسة أنماط مورثية في النباتات رباعية الصيغة مختلفة عن بعضها بالمورثة (A)

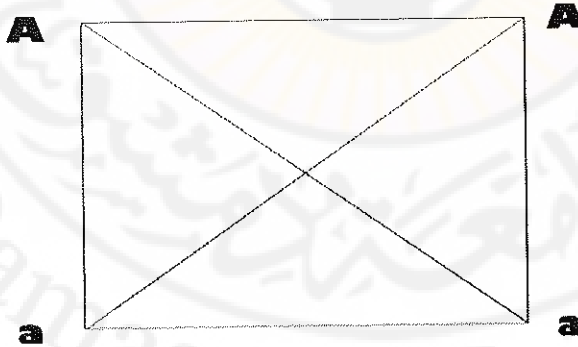
بالمقارنة مع النباتات الثنائية التي تحدد ثلاثة أنماط مورثية فقط، وتتوزع الأنماط الخمسة على النحو الآتي :

- 1- نمط يتميز بوجود أربع مورثات مسيطرة (Quadriplex) AAAA .
- 2- نمط يتميز بوجود ثلاثة مورثات مسيطرة (Triplex) AAAa .
- 3- نمط يتميز بوجود مورثتين مسيطرتين (Duplex) AAaa .
- 4- نمط يتميز بوجود مورثة واحدة مسيطرة (Symplex) Aaaa .
- 5- نمط يتميز بوجود أربع مورثات منكفئة (Nulliplex) aaaa .

وبالرغم من اختلاف الأنماط المورثية السابقة فإن النماذج الأربعة الأولى تتشابه بأنماطها الشكلية حيث تحدد جميعها ظهور الأشواك، أما الآثار المترتبة على انفصال أجيال هذه الأنماط فتبدي تنوعاً ملموساً.

وهكذا فالتجهين الذاتي للنمط المورثي AAaa يلاحظ انفصال النباتات حسب النسبة (35) نبات ذو أشواك و(1) نبات بدون أشواك.

والسبب في ظهور هذه النسبة يرجع إلى أن الصبغيات الأربعة المتقابلة Homologous chromosomes (الرباعيات) تتوزع إلى قطبي الخلية خلال الانقسام المنصف حسب الشكل التخطيطي الآتي :



وبذلك تتوافق الأعراس مع النسب $1AA : 4Aa : 1aa$. وبالتقاء الأعراس المذكورة مع ما يقابلها من الأعراس المؤنثة فإننا سنحصل على الأنماط المورثية الآتية :

♀ ♂	1AA	4Aa	1aa
1AA	1AAAA	4AAaAa	1AAaa
4Aa	4AAaAa	16AAaa	4Aaaa
1aa	1AAaa	4Aaaa	1aaaa

$$(1AA + 4Aa + 1aa)^2 = 1AAAA + 8AAaAa + 18AAaa + 8Aaaa + 1aaaa$$

أي $A(35) : a(1)$ وهي النسبة نفسها المذكورة أعلاه. وقد تأكد بليكسلي وبيلينغ Blakeslee and Belling حلقياً من هذه النسبة بدراستهما للنباتات الناتجة عن التهجين الذاتي ($AAaa \times AAaa$) والبالغ عددها (3501) نبات، فلاحظا وجود (3383) نباتاً شوكياً و(118) نباتاً عديم الأشواك. لقد تحدثنا حتى الآن عن توزيع الرباعيات الصبغية في النباتات ذاتية التعدد الصبغي بشكل متساو إلى قطبي الخلية المنقسمة أي (2:2). لكن الصبغيات قد تنتوزع بطريقة أخرى مثل: (1:3) ، (3:1) ، (4:0) ، (0:4). في هذه الحالة ستكون الأعراس في الدوبلكس من الأنماط : $0, A, Aaa, a, Aaa, Aaaa$ ومعظم هذه الأعراس غير قابلة للحياة ولا تستطيع الإسهام في ظاهرة الإلقاح، وهذا الذي يفسر انتشار ظاهرة العقم في النباتات ذاتية التعدد الصبغي بالمقارنة مع النباتات الثنائية.

13-4 التعدد الصبغي الخلطي Allopolyploidy :

لقد تمكن وينغ Winge عام 1917 من وضع أسس نظريته التي تتحدث عن تشكل هجائن بين نوعية في الطبيعة وذلك بعد دمج صبغيات هذه الأنواع بطريقة منتظمة تجعلها قابلة للحياة. فمثلاً بتهجين النوع (A) الذي يحوي (14) صبغياً مع النوع (B) الذي يضم العدد نفسه من الصبغيات فإن البيضة الملقحة ستحوي (14) صبغياً أيضاً : (7) صبغيات من A و (7) من B، وقد تحدث وينغ عن عقم هذه الهجائن وعن إمكانية تحويلها إلى هجائن خصبة. وبشكل عام فإن النباتات " خلطية " التعدد الصبغي تتشكل نتيجة لتضاعف الصبغيات في الخلايا الجسمية للهجائن العقيمة التي تحصل بين الأنواع المختلفة لجنس واحد أو حتى بين الأجناس المختلفة. والمعروف أن السبب الرئيس في عقم هذه الهجائن يكمن في عدم تشافع الصبغيات مما يؤدي إلى ظهور نسبة مرتفعة من الأعراس الفاقدة لتوازنها المورثي.

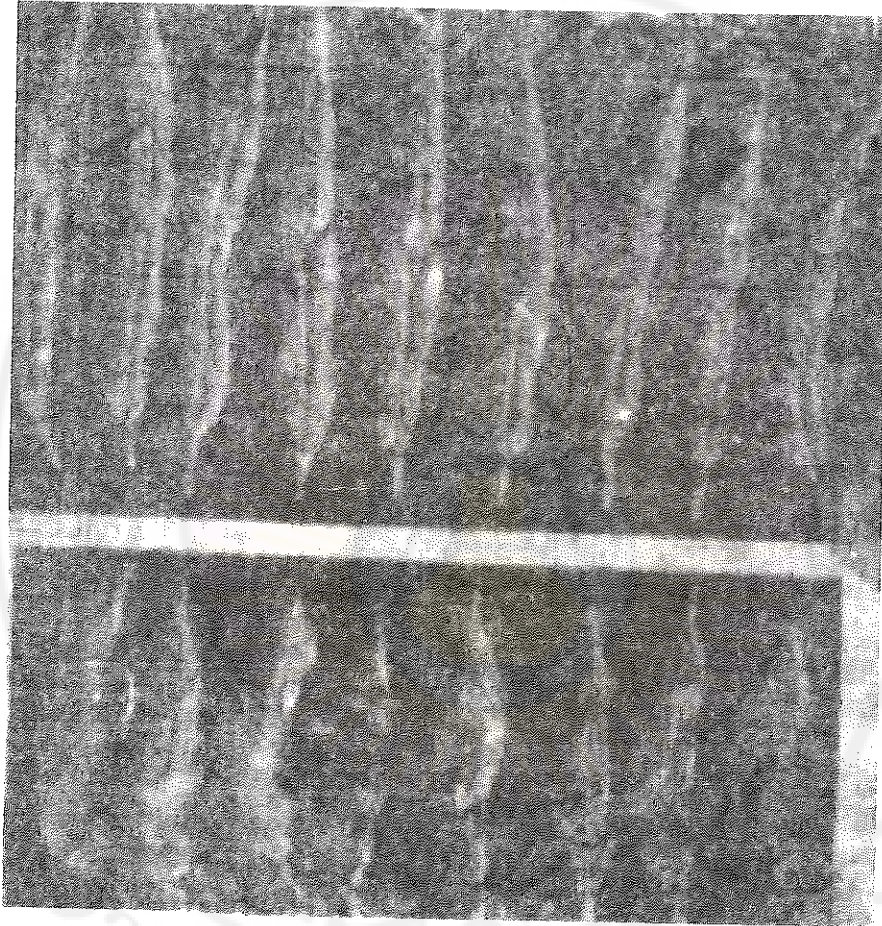
13-4-1 أمثلة عن التعدد الخلطي :

• الفجل الملفوفي :

لقد حصل العلماء السوفييت على نباتات خلطية التعدد الصبغي بعد سلسلة من التجارب الدقيقة. وهكذا حصل كاربيتشكو عام 1927 على الفجل الملفوفي Raphanobrassica وذلك بتهجين الفجل Raphanus sativus مع الملفوف Brassica oleraceae. والمعروف أن العدد الصبغي لكل من هذين الجنسيتين يساوي (18) صبغياً. وقد بدت نباتات الجيل الأول عقيمة بالرغم من مظهرها الإعاشي الضخم نظراً لعدم إمكانية تشافع صبغيات الفجل مع صبغيات الملفوف أي (9R. + 9B.).

وفيما بعد توصل كاربيتشكو إلى نباتات مضاعفة وخصبة من الفجل الملفوفي تحوي خلاياه على 36 صبغياً أي (9B + 9B) + (9R + 9R)، وذلك نتيجة

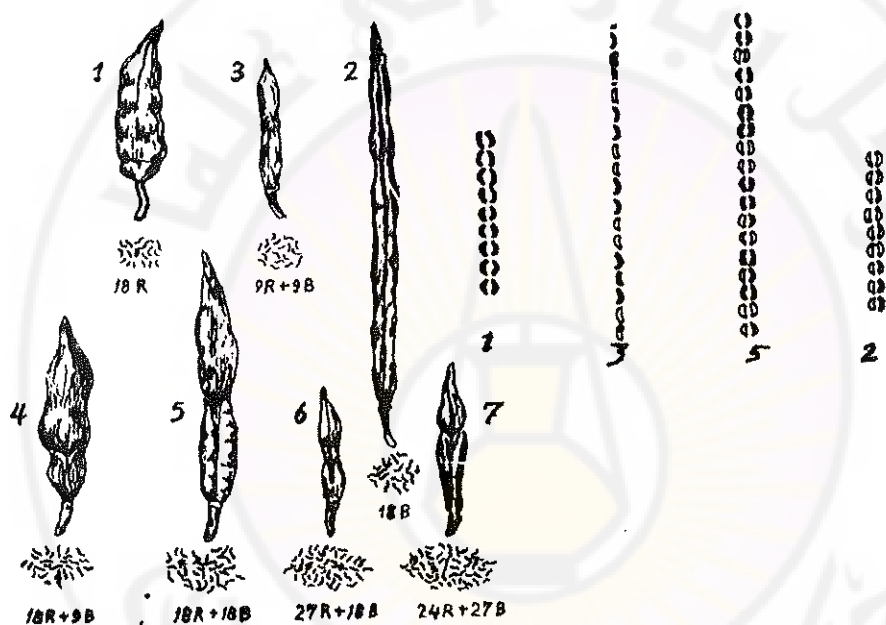
للإقحاح المضاعف بين الأعراس غير المنصّفة الناتجة عن الجيل الأول. وقد حافظت هذه النباتات المضاعفة على وجودها وتكاثرها بشكل منتظم لعودة التوازن الصبغي والمورثي إليها. أما ثمار (قرون) هذه الهجائن فقد بدا نصفها العلوي مشابهاً لثمار الفجل، ونصفها السفلي مشابهاً لثمار الملفوف (شكل 13-8).



الشكل (13-8)

الفجل الملفوفي *Raphanotrassica* صور فوتوغرافية توضح قرون الفجل الملفوفي (الجزء العلوي يشبه قرون الفجل ونصفها السفلي يشبه قرون الملفوف).

لقد أشارت الدراسات إلى وجود علاقة واضحة بين عدد صبغيات كل نوع داخل الهجين الخلطي وبين شكل القرون.
مثلاً يزداد حجم القسم العلوي (أي الفجلي) من القرن بزيادة عدد صبغيات الفجل في نبات الفجل الملفوفي Allotriploid ($18R + 9B$)، في حين ينقص حجم القسم السفلي الملفوفي (شكل 9-13).

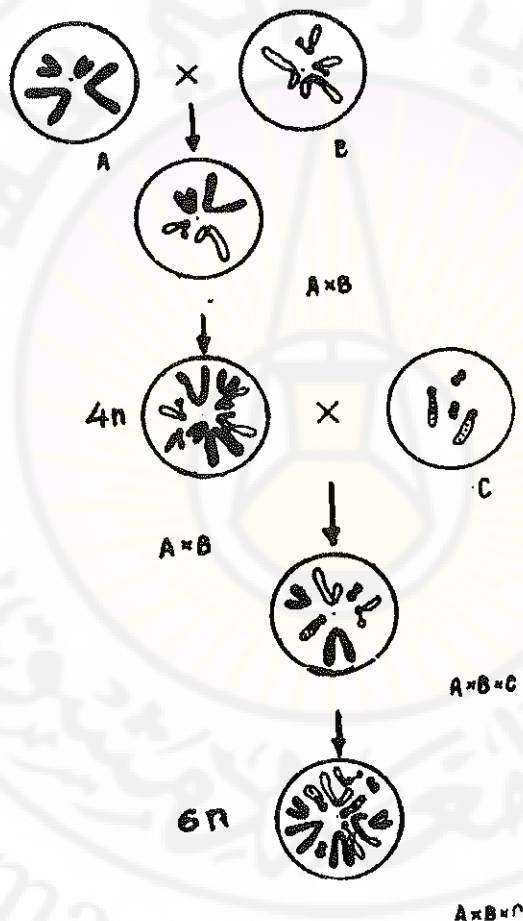


الشكل (9-13)

أشكال القرون ربطاً مع عدد الصبغيات في هجائن الفجل الملفوفي:

- 1- قرن وصبغيات الفجل، 2- قرن وصبغيات الملفوف، 3- هجين F1 العقيم بين الفجل والملفوف (قرن وصبغيات)، 4- فجل ملفوفي ثلاثي (2 مثل فجل + 1 مثل ملفوف)، 5- فجل ملفوفي رباعي خصب نصفه فجل ونصفه ملفوف، 6- فجل ملفوفي خماسي، 7- هجين فجل ملفوفي سداسي مع نقص ثلاثة صبغيات.

وبشكل عام يمكننا الحصول على النباتات المتعددة الصيغة الصبغية بتهجين نوعين أو أكثر. فمثلاً بتهجين النوع (A) مع النوع (B) نحصل على الهجين العقيم (AB) الذي يتحول بمضاعفة صبغياته إلى هجين رباعي خصب (AABB) وبتجين هذا الأخير مع نوع ثالث (C) نحصل على الهجين الثلاثي العقيم (ABC) الذي يتحول بالمضاعفة إلى الهجين السداسي الخصب (AABBCC) وهكذا..... (شكل 10-13).



الشكل (10-13)

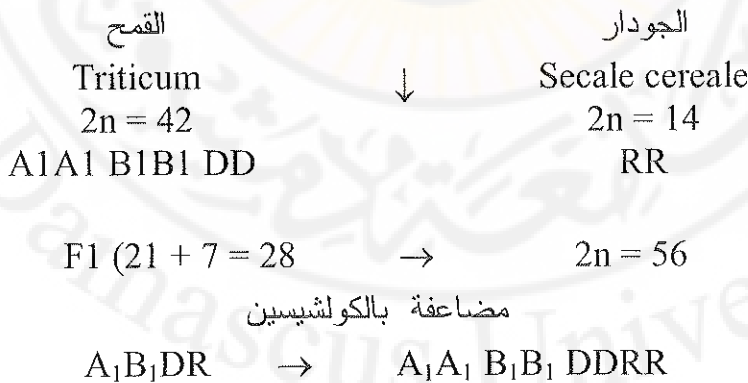
مخطط يوضح طريقة الحصول على متعدّدات الصيغة الصبغية الخلطية والخصبة.

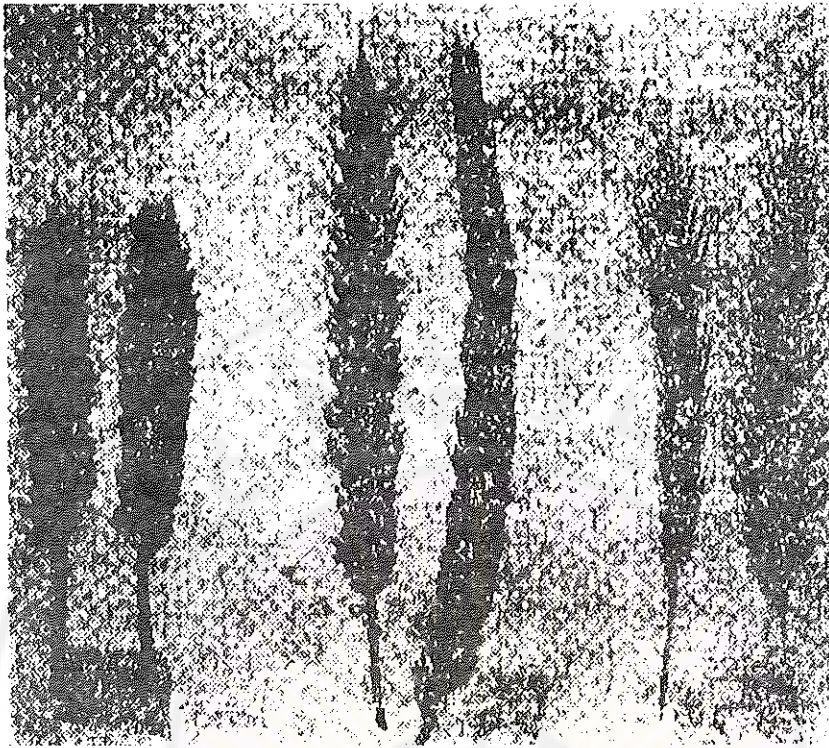
• القمح السداسي :

يؤكد بعض العلماء أن القمح السداسي أو قمح الخبز (الطري) *Triticum aestivum* الذي يضم (42) صبغياً يتميز بوجود ثلاث مجموعات صبغية وهي A , B , D . وعلى ما يبدو فإن الصبغيات السبعة العائدة لكل مجموعة لا تتشافع مع صبغيات المجموعة الأخرى، لكن الدراسات الدقيقة أشارت إلى وجود نوعين من التشافع : الأول تشافع ذاتي *Autosyndosis* يتحقق بين صبغيات المجموعة الواحدة (A مع A ، B مع B ، D مع D). والثاني تشافع غير ذاتي (خاطي) *Allosyndosis* كأن يتشافع قسم من صبغيات A مع قسم من صبغيات B مثلاً وهكذا

• القمح الجوداري :

من أشهر النباتات التي أمكن الحصول على متعدداتها الخلطية نجد القمح الجوداري الرباعي *Triticale* الذي يتشكل من تهجين القمح (42 T.) مع الجودار *Secale* (14 S.) وفق المخطط الآتي (والشكل 13- 11) :





الشكل (11-13)

سنابل القمح الجوداري (وسط)، وسنابل النباتات الأبوية وهي القمح (يسار)، والجودار (يمين). القمح الجوداري يضم (56) صبغاً أي حاصل جمع القمح (42 صبغياً) والجودار (14 صبغياً). وتشبه سنابل القمح الجوداري سنابل القمح بشدة، ولكن تبدو عليها بعض خصائص صبغيات الجودار.

• نباتي التبغ والقطن وغيرها :

يضم نبات التبغ (72) صبغياً وهو عبارة عن هجين سداسي تحقق بين نوعين الأول *Nicotiana tabacum* (48 صبغياً) والثاني *N. glutinosa* (24 صبغياً). إن النوع الأول من التبغ يصاب بفيروس فسيفساء التبغ (T.M.V.)، بينما يقاوم النوع الثاني هذا الفيروس. و بإجراء التهجين بين

هذين النوعين وإحداث التضاعف الصبغي أمكن الحصول على نوع متعدد الصيغة الصبغية (سداسي) عالي الخصوبة ويمتاز بأنه مقاوم للفيروس. وقد أمكن الاستفادة من التعدد الصبغي المستحدث بشكل واسع، وهكذا أمكن إدخال صفة المقاومة، وكثير من الصفات المرغوبة في بعض نباتات المحاصيل الاقتصادية.

ويمكن إجراء التهجين بين أنواع مميزة من جنس القطن *Gossypium*، فقد أظهرت الهجن مدى واسعاً من القوة والخصوبة. ويلاحظ وجود ثلاثة مجاميع سيتولوجية تتفق مع المناطق الرئيسية العالمية في التوزيع وهي قطن الدنيا القديمة يحتوي 13 شفعاً من الصبغيات الكبيرة والقطن الأمريكي ويحتوي 13 شفعاً من الصبغيات الصغيرة وقطن الدنيا الجديدة ويحتوي 26 شفعاً من الصبغيات: 13 منها تمثل الصبغيات الكبيرة و13 تمثل الصبغيات الصغيرة. وهذا يدل على أن أقطان العالم الجديد نشأت بعد عملية تهجين وتضاعف للعدد الصبغي.

وقد استخدم بيسلي J.O.Beasley الكولشيسين، ونجح في مضاعفة صبغيات الهجين الناتج من تزاوج قطن الدنيا القديمة والقطن الأمريكي. وفي الواقع نجحت الهجن الناتجة التي احتوت على أربعة مجاميع صبغية (52) صبغياً وأنتجت نباتات خصبة.

لقد تم إنتاج الكثير من النباتات الأخرى مثل بعض أصناف العنب والتوت و تتميز بثمار كبيرة نتيجة لاستخدام الكولشيسين وكذلك نباتات الذرة رباعية الصيغة الصبغية (4n) حيث بدت أكثر قوة من الثنائية. كما زادت فيها نسبة الفيتامين A على 20% مقارنة مع الطبيعية، إلا أن خصوبتها كانت أقل ويمكن التغلب على ذلك بواسطة الانتخاب.

13-4-2 السيتوبلازما والصبغيات في الهجين الخلطي :

مما سبق يبدو واضحاً أن سبب خصوبة أو عقم الهجائن الخلطية يرجع إلى تشافع أو عدم تشافع الصبغيات داخل هذه الهجائن. إلا أن كارببتشنكو أظهر علاقة السيتوبلازما بظاهرتي العقم والخصوبة وذلك من خلال الهجوناتين الآتيتين :

1- فجل ملفوفي × فجل ← نبات ثلاثي خصب الأعراس

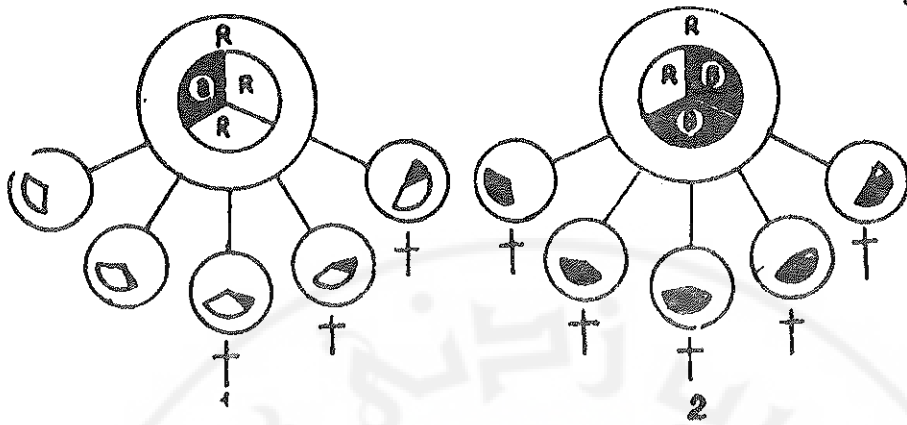
$$.(9R+9R)+9B$$

2- فجل ملفوفي × ملفوف ← نبات ثلاثي عقيم الأعراس

$$.(9B+9B)+9R$$

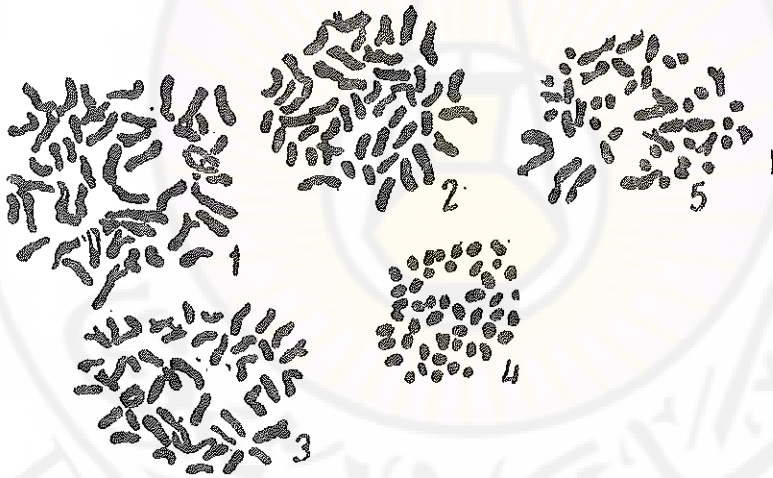
فإذا علمنا أن سيتوبلازما الفجل الملفوفي ترجع إلى الفجل (لأن الإلقاح جرى بتأثير أزهار الفجل المؤنثة بحب طلع الملفوف) نستطيع إيجاد تفسير للخصوبة في الهجونة الأولى وللعقم في الهجونة الثانية. وهكذا تتواجد الأشفاة التسعة للفجل $(9R+9R)$ في الهجونة الأولى ضمن سيتوبلازما الفجل، في حين تعيش الأشفاة التسعة للملفوف $(9B+9B)$ في الهجونة الثانية ضمن سيتوبلازما غريبة عنها، مما يجعلها عقيمة الأعراس بالرغم من تشافع صبغياتها (شكل 12-13).

وقد درست الباحثة ليبيديفا Lebedeva أثر البرودة على صبغيات نوعين من البطاطا *Solanum tuberosum* والثاني *S. punae*. إن صبغيات النوع الأول لا تتبدل بالبرودة، في حين تبدو صبغيات النوع الثاني قصيرة في شروط التبريد، وقد لاحظت الباحثة أن تبريد جذور البطاطا الناتجة عن تهجين النوعين السابقين لا يبدل من فيزيولوجية الصبغيات العائدة لكل نوع، وهكذا تبقى صبغيات النوع الأول عصوية الشكل، وصبغيات النوع الثاني كروية وصغيرة (شكل 13-13).



الشكل (12-13)

مخطط يوضح تأثير سيتوبلازما الفجل وصبغيات الملفوف والفجل على إخصاب الفجل الملفوف، 1- هجين خصب جزئياً، 2- هجين عقيم، R- فجل، B- ملفوف، إشارة + تعني أعراس عقيمة.



الشكل (13-13)

سلوك الصبغيات للأشكال الأبوية في خلايا هجين البطاطا:

- 1- الصبغيات الطبيعية للبطاطا من النوع *Salnum tuberosum*، 2- صبغيات النوع السابق بعد التبريد، 3- صبغيات النوع *S.punac* في الحالة الطبيعية، 4- صبغيات النوع السابق بعد التبريد، 5- صبغيات هجين النوعين السابقين بعد التبريد.

13-5 التعدد الصبغي الوتري (فرديات الصيغة الصبغية) :

تضم هذه الزمرة مجموعة من النباتات أهمها النباتات الفردية ($1n$) والثلاثية ($3n$) والخماسية ($5n$) والسباعية ($7n$) وغيرها..... ، وتتميز النباتات الوتريّة بانخفاض درجة الإخصاب بالمقارنة مع النباتات الثنائية.

13-5-1 النباتات أحادية الصيغة الصبغية Haploids :

تحتوي هذه النباتات مجموعة صبغية واحدة أي بقدر مساو للعدد الصبغي الموجود في الأعراس. وتبدو النباتات الأحادية مشابهة بمورفولوجيتها للنباتات الثنائية إلا أنها أصغر منها حجماً (شكل 13-14)، وتتكاثر هذه النباتات بالطرق الإعاشية لعقم بذورها، ويرجع هذا العقم إلى انعدام وجود الصبغيات المتماثلة، وبالأتي التشافع بين الصبغيات خلال الانقسام المنصف حيث يبدو كل صبغي مستقلاً عن غيره، أي أنه يشكل مجموعة أحادية التكافؤ Univalent. وهكذا تتوزع الصبغيات بشكل عشوائي إلى الأعراس مما يؤدي إلى عقم هذه الأخيرة.

للنباتات الأحادية تطبيقات واسعة الانتشار وبشكل خاص في مجالات تحسين الأنواع. وهكذا يتم استبعاد المورثات المتنحية غير المرغوب فيها (نظراً لاكتشافها مباشرة في النباتات الفردية)، وتجميع المورثات المناسبة، ومن ثم تحويلها إلى نباتات ثنائية. وقد لاقت هذه الطرق النجاح في مجال تحسين صفات البندورة والقطن والتبغ وغيرها.



الشكل (14-13)

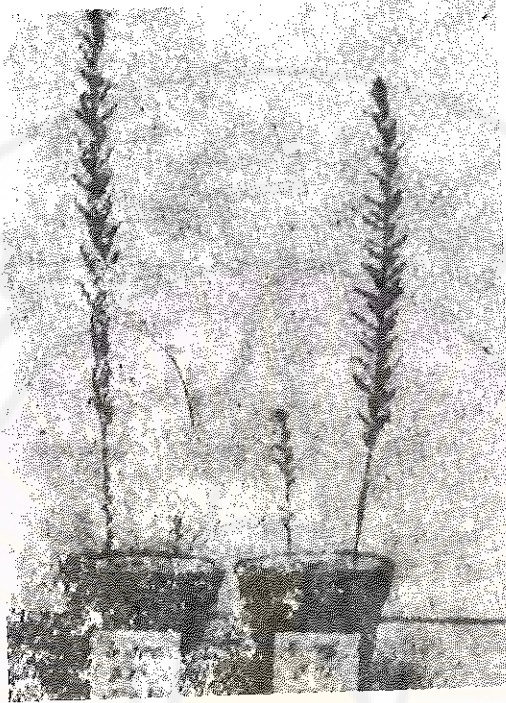
نبات البندورة: I- فردي الصيغة الصبغية، II- ثنائي الصيغة الصبغية، الفردي (12) صبغي بدلاً من 24) يتطور بشكل ضعيف وكذلك الحال لدى تشكل الثمار (حسب ليندستر).

ونادراً ما تتشكل النباتات أحادية الصيغة الصبغية في الطبيعة بشكل طوعي، ومع ذلك يمكن الحصول عليها ببعض الطرق أهمها:

- تأبير النباتات بحب طلع معرض لأشعة X (حب طلع عقيم)، وبذلك نحصل على تنشيط الإلقاح وتشكيل نبات أحادي الصيغة الصبغية يحتوي صبغيات النبات المؤنث فقط. وقد تمكن العلماء بهذه الطريقة من الحصول على القمح الأحادي انطلاقاً من القمح الثنائي وحيد البذرة *Triticum monococcum*.

- تأبير أحد الأنواع النباتية بحب طلع نوع آخر.

-الحصول على التوائم في بعض النباتات والتي قد تحوي مجموعة صبغية واحدة (شكل 13-15). وبالرغم من أن ظهور التوائم من الأمور النادرة، إلا أنه يمكن الإكثار منها بتعريض البذور للحرارة.



الشكل (13-15)

التوائم في نبات الكتان: يلاحظ في كل أصيص توأم متطور من بذرة واحدة. والنباتات الأقوى من التوائم يحوي العدد الصبغي الكامل ($2n$)، أما النبات الأضعف فيحوي نصف العدد الصبغي ($1n$).

13-5-2 النباتات ثلاثية الصيغة الصبغية Triploids :

تبدو النباتات الثلاثية مشابهة بشكلها الظاهري تقريباً للنباتات الرباعية من حيث ضخامة جهازها الاعاشي، وتنشأ بشكل رئيس من التهجين بين النباتات الرباعية

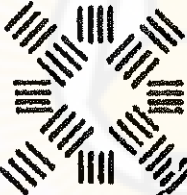
(4n) والثنائية (2n) أي ($2n \times 1n = 3n$). وترتفع نسبة العقم في النباتات نظراً لتوضع الصبغيات في مجموعات ثلاثية التكافؤ Trivalents خلال الانقسام المنصف مما يؤدي إلى فوضى في الهجرة والتوزيع. ومن أهم فوائد النباتات الثلاثية الحصول على النباتات عديمة البذور، والقضاء على بعض الأعشاب الضارة في المزارع المختلفة (تهجين 2n مع 4n من هذه الأعشاب) والحصول على متعددات الصيغة الصبغية غير المتجانسة Heteropolyploids.

13-6 الشواذ في الصيغة الصبغية المضاعفة :

قد لا يتحقق تضاعف الصيغة الصبغية بشكل كامل في بعض النباتات كأن نصادف مثلاً نقصان صبغي واحد أو زيادة صبغي واحد أو أكثر وهذا يؤدي إلى تشكل نباتات غير متجانسة التعداد الصبغي Heteropolyploids أو Aneuploids.

وهكذا فإن المتعضية الثنائية التي تحوي خلاياها صبغياً زائداً أي أنه يوجد بكمية ثلاثية ($2n+1$)، تسمى تريسوميك Trisomic. وإذا وجد في هذه المتعضية أكثر من صبغي واحد بالكمية الثلاثية فإننا نكون أمام متعضيات ثنائية أو ثلاثية أو رباعية التريسوميك الخ...، ومن جهة أخرى فإن المتعضية الثنائية التي ينقص من خلاياها صبغي واحد أي أنه يوجد بحالة مفردة ($2n+1$) فتسمى مونوسوميك Monosomic .

وإذا فقدت المتعضية شفعاً صبغياً كاملاً ($2n-2$) فإننا نكون أمام ظاهرة النوليسومي Nullisomy. وأخيراً فقد يبدو أحد الصبغيات بكمية رباعية ($2n+2$) وهذه هي ظاهرة التتراسومي Tetrasomy. ويمكن لهذه الحالة أيضاً أن تكون ثنائية أو ثلاثية أو رباعية التتراسومي الخ... (شكل 13-16).

A	B		
1  $2n$	 $2n+1$	 $2n+2$	 $2n+1+1$
2  $3n$			
3  $4n$	 $4n+1$	 $4n+2$	 $4n-1$

الشكل (16-13)

مخطط الحالات الصبغية

- A - أنماط متوازنة تتمتع بأعداد صبغية كاملة لدى كافة الأنماط.
- B - أنماط غير متوازنة تتمتع بزيادة أو نقص بواحد أو اثنين من الصبغيات.

وبما يشابه الشواذات في المتعضيات الثنائية من حيث زيادة أو نقصان الصبغيات فإننا نصادف حالات مماثلة في المتعضيات الأحادية أو المتعددة الصيغة الصبغية. فمثلاً قد توجد بعض صبغيات النباتات الأحادية بكمية ثنائية $(n + 1)$ كما توجد بعض صبغيات النباتات الرباعية بكمية خماسية $(4n + 1)$.

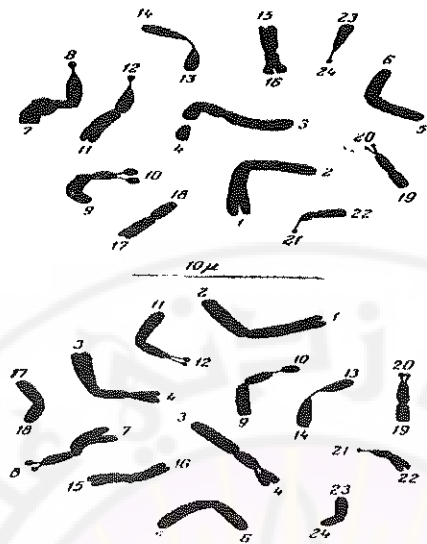
13-6-1 التريسومي Trisomy :

لقد درست ظاهرة التريسومي بشكل مفصل من قبل الوراثي بيلكسلي Blakeslee والخلوي بيلنغ Belling في نبات الداتورا Batura stramonium. ويتميز هذا النبات بوجود (12) صبغياً في الخلايا الأحادية بحيث يختلف كل صبغي عن الآخر بالقياس وبوجود الانخماصين الأولي والثانوي. ويحدد كل صبغي برقمين متتابعين من (1) إلى (24) أي:

1-2 ، 3-4 ، 5-6 الخ... (شكل 13-17).

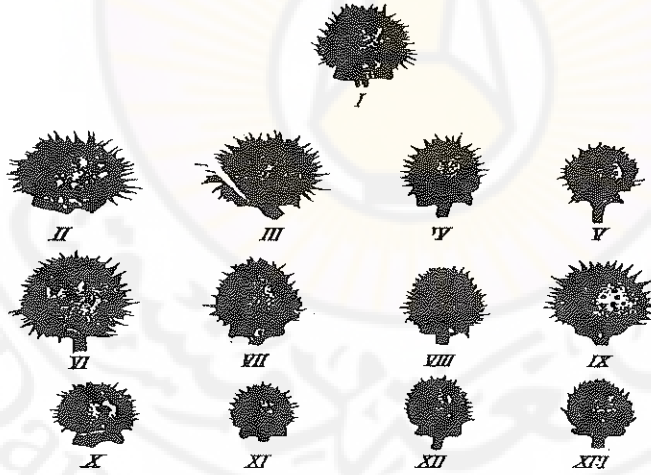
وقد استطاع بليكسلي وبيلنغ من انتقاء مجموعة من نباتات التريسوميك الأولية التي تتشكل صدفيًا ضمن النباتات الثلاثية بحيث بلغ مجموعها (12) نباتاً مختلفاً. وهكذا يضم كل نبات (25) صبغياً بدلاً من (24) ويختلف عن الآخر برقم الصبغي الزائد الذي يحويه.

وقد تبين من دراسة النباتات الاثنيتي عشرة أنها تختلف عن بعضها بأشكال الثمار (العلييات) وحجومها وعدد الأشواك التي تحملها (شكل 13-18)، وهذا الاختلاف يرجع بالتأكيد إلى طبيعة الصبغي الإضافي الموجود في كل منها.



الشكل (13-17)

العدد الفردي لصبغيات الداتورا *Datura stramonium* : في الأعلى - العدد الصبغي الطبيعي في نهايات الجذور ($n=12$)، في الأسفل - (13) صبغي في حبة الطلع (تريسوميك $(2n+1)/$ ، أي أن الصبغي 3-4 يلاحظ مرتين. (حسب بليكسلي).

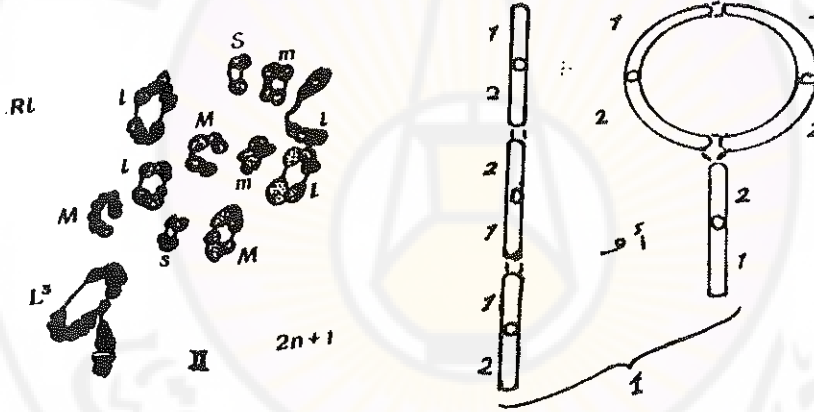


الشكل (13-18)

علييات الداتورا 1- نبات ثنائي طبيعي ($2n = 24$) - II - XIII - علييات لـ (12) نمط مختلف من التريسوميك كل منها بإضافة صبغي واحد ($2n+1$) (حسب بليكسلي).

إن متابعة الانقسام المنصف في نباتات التريسوميك توضح لنا بعض الشواذ في تشكل الأعراس. وهكذا يتشافع الصبغي الإضافي في الطور الأول من الانقسام المنصف Prophase I مع الصبغين المماثلين له لتتشكل مجموعة ثلاثية التكافؤ Trivalent، في حين تشكل الصبغيات الأخرى مجموعات ثنائية التكافؤ Bivalents (شكل 13-19).

وفي الطور الثالث Anaphase I يهاجر من المجموعة الثلاثية أحد الصبغيات إلى قطب والصبغين الباقيين إلى القطب الآخر. وفي النهاية تتشكل الأعراس المذكورة والأعراس المؤنثة من النمادج (12) صبغي و (13) صبغي بتواتر متعادل تقريباً.



الشكل (13-19)

بنية وسلوك الصبغيات في التريسوميك لنبات الداتورا:

I- مخطط يوضح الأشكال الخاصة المميزة لسلوك الصبغيات في الطور الثاني

II (Metaphase I) - تشافع الصبغيات في الطور المذكور حيث العدد الصبغي

($2n+1=25$). يلاحظ (11) شفع ثنائي Bivalents وثلاثية واحدة Trivalents حيث

يدخل فيها أكبر الصبغيات. وقد أُشير بالأحرف إلى أنماط الصبغيات من القياسات المختلفة.

وتشير الدراسات إلى أن الأعراس المؤنثة التي تحتوي على الصبغي الإضافي تحافظ على قابليتها للحياة، وهكذا فإن الأكياس الجنينية التي تتميز بوجود (13) صبغياً تؤدي وظائفها بشكل مماثل تقريباً للأكياس التي تضم (12) صبغياً. أما وجود الصبغي الإضافي في الأعراس المذكرة (حب الطلع) فإنه يؤثر بشدة على قابلية الحياة. وبذلك لا تنتش مثل هذه الحبات أو أنها تعطي أنابيب لقاحية بطيئة النمو وغير طبيعية. ومع ذلك تبين أن طبيعة الصبغي الإضافي تؤثر بشكل أو بآخر على إنتاش حبة الطلع، فمثلاً إذا كان الصبغي الإضافي في العروس التريسوميك من الصبغيات الكبيرة (1-2، 3-4، 5-6 وغيرها في الداتورا) فإن حبات الطلع لا تنتش أبداً، أما كان الصبغي الإضافي من الصبغيات الصغيرة (19-20، 21-22، 23-24 وغيرها) فإن حبات الطلع الحاوية (13) صبغياً تنمو بشكل أقل من حبات الطلع الطبيعية (ذات الـ 12 صبغياً). وانطلاقاً مما سبق نجد أن انتقال ظاهرة التريسومي تتحقق بشكل رئيس عن طريق الأعراس المؤنثة أكثر من انتقالها عن طريق الأعراس المذكرة.

وقد اكتشفت المجموعات الكاملة من النباتات ثلاثية التريسومي في أنواع وأجناس أخرى وبخاصة نبات الرز (شكل 13-20). ومن الممكن تمييز مثل هذه النباتات أيضاً من خلال صفات الحبوب بالإضافة إلى الصفات النباتية الأخرى. كما درست في السنوات الأخيرة النماذج الأولية والثانوية والثلاثية من نباتات التريسوميك في الذرة والقمح والبندورة بالإضافة إلى ذبابة الخل والإنسان وتم الحصول عليها بشكل كامل.



الشكل (13-20)

نبات تريسومي $(2n+1)$ عائدة لصنف الرز (Csm_3) توضح اختلاف شكل الحبوب التي يحمل كل منها صبغي زائد مقارنة مع حبة الرز الطبيعية (إلى اليسار).

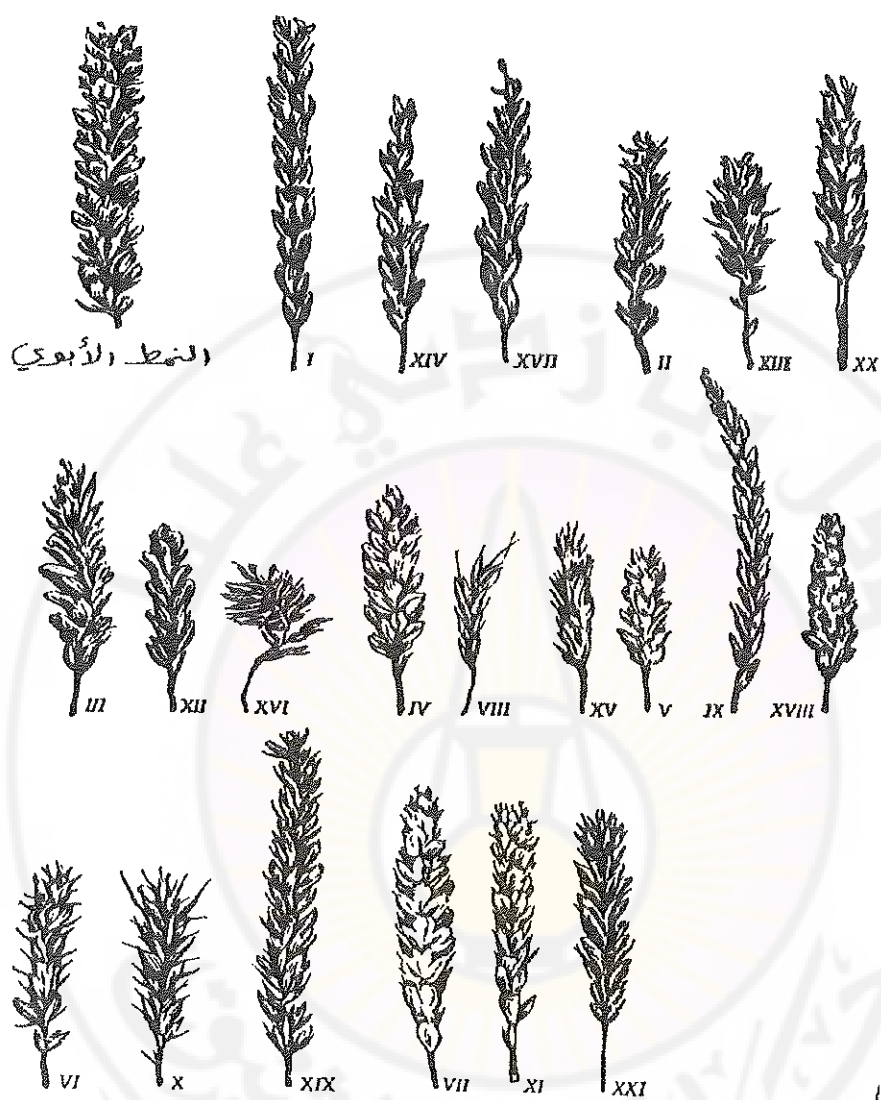
2-6-13 المونوسومي والنوليسومي :

تلاحظ ظاهرة المونوسومي Monosomy في النباتات التي ينقصها صبغي واحد $(2n-1)$ ، وغالباً ما تفقد هذه النباتات قابليتها للحياة. وقد يظهر نقص الصبغي بشكل غير متجانس في كثير من النباتات أي أن بعض الخلايا تبدو طبيعية من حيث العدد الصبغي $(2n)$ وبعضها الآخر يبدو فاقداً لصبغي واحد $(2n-1)$ ومع ذلك فإن النباتات متعددة الصيغة الصبغية تكون قادرة على الحياة حتى في حالات نقص الصبغيات لأن آثار هذا النقص لن تظهر إلا بشكل ضعيف. فمثلاً توجد في نباتات التبغ الرباعية $Nicotinia$ ($2n = 48$)

tabacum بعض النماذج من المونوسوميك ($2n-1 = 47$) حيث تعيش بصورة طبيعية.

ومن التطبيقات الوراثية لظاهرة المونوسومي تحديد أماكن توضع المورثات المختلفة على الصبغيات وهذا ما تحقق عملياً في نباتات التبغ والقمح والبنندورة. بالإضافة إلى ما سبق فقد تمكن العلماء من عزل بعض النباتات التي تفقد شفعاً صبغياً كاملاً (من الأشعاع المتقابلة Homologous chromosomes) أي ($2n-2$) وهذه هي حالة النوليسومي Nullisomy.

وفعلاً تم الحصول في نبات القمح السداسي ($2n = 42$) على سلسلة من نباتات النوليسوميك عددها (21) نباتاً بحيث يفتقد كل منها شفعاً صبغياً واحداً من الأشعاع الصبغية البالغ عددها (21). وقد لوحظت تبدلات مورفولوجية ملموسة على سنابل القمح بالنسبة لكل نبات من النباتات المذكورة لدى مقارنتها مع النبات الطبيعي (شكل 13-21)، وهذا يعني أن فقدان كل شفع صبغي يؤدي إلى تبدلات مورفولوجية تترافق مع مورثات هذا الشفع.



الشكل (13-21)

سنابل (21) نوليسوميك (2n-2) من القمح *Triticum aestivum* صنف Chinese spring والتبدلات ناجمة عن غياب شفع صبغي متقابل من كل نبات. من XXI-I الصيغيات المفقودة.

الفصل الرابع عشر

طفرات الأشعة والمواد الكيميائية

تعتمد دراسة الطفرات في أيامنا الحاضرة بالدرجة الأولى على طريقة إحداثها بالعوامل المختلفة. وقد أثبتت الدراسات في بداية القرن الحالي أن للأشعة وللحرارة ولبعض المواد الكيميائية أدواراً إيجابية كبيرة في تحريض الطفرات.

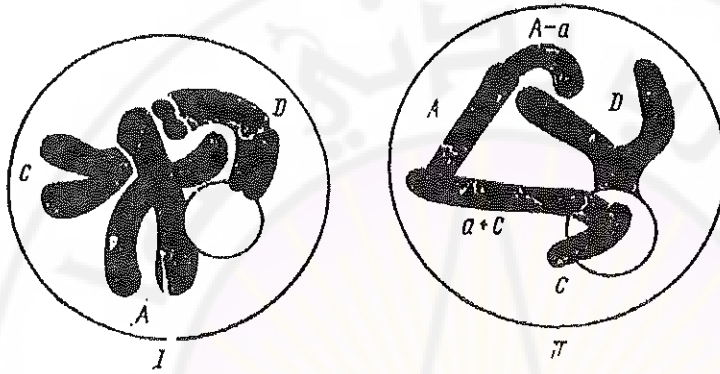
وقد تمكن نادسون Nadson عام 1925 لأول مرة من الحصول على الطفرات المستحدثة في بعض الفطريات والجراثيم، وذلك بمساعدة الطاقة الإشعاعية (أشعة X والانبعاث الراديومي) .

ثم جاءت أبحاث مولر Muller عام 1927 على ذبابة الخل حيث قدمت الإثباتات الأكيدة التي توضح أثر أشعة (X) على تحريض الطفرات في هذه الذبابة وبكميات كبيرة جداً، وقد استعمل مولر طريقة خاصة تعرف باسم طريقة CiB (سلالة مميزة من الذباب) لكشف وتحديد كمية الطفرات المميتة التي تتشكل في هذه الحشرات إما طوعياً أو بتأثير أشعة (X).

وفي عام 1931 بين كل من ليفيتسكي ونافاشين Navachin أن تعريض بذور الكريبيس *Crepis capillaris* لجرعات مرتفعة من أشعة (X) يؤدي إلى أنماط متنوعة من الانقطاعات والتبدلات الصبغية التي يمكن دراستها في الخلايا المنقسمة للجذور المنتشة. وبدراسة الانقسام المنصف لهذه النباتات كشف النقاب عن حالات الانتقال غير المتجانس وذلك في المرحلة النهائية (التشتت Diakinesis من الطور Prophase للانقسام المنصف. وهكذا نلاحظ في نهاية هذا الطور مجموعة صبغية ثنائية التكافؤ Bivalent

(الشفع الصبغي D) ترتبط بالنوية، ومجموعة أخرى رباعية التكافؤ Tetravalent (مزيج من الصبغين A,C).

أما في الحالة العادية (بذور غير معرضة للأشعة) فإننا نصادف ثلاث مجموعات من ثنائيات التكافؤ وهي D,C,A (شكل 1-14).



الشكل (1-14)

التحام الصبغيات في مرحلة التشتت للنبات الطبيعي (I) والنبات المتجانس بالانتقال من A إلى C (II) في الكرييس *Crepis capillaris*.

وقد تبين فيما بعد أن تحريض الطفرات لا يتحقق بأشعة (X) فحسب، وإنما بعوامل أخرى قد تكون فيزيائية (أشعة غاما والنيوترونات والأشعة فوق البنفسجية) أو كيميائية (ايتلين أمين وغاز الخردل وغيرها). وبشكل عام فإن أي عامل له القدرة على الخروج بالمتعضية من وسطها المفضل إلى وسط آخر سيؤدي بها إلى أحد الأشكال الطفرية. ومع ذلك فإن مدى فعالية العوامل المحرصة للطفرات ترجع بالدرجة الأولى إلى الطبيعة الفيزيائية أو الكيميائية للعامل نفسه، وكذلك إلى حالة المتعضية وإلى نمطها المورثي.

والجدول الآتي يوضح مدى تفاوت ظهور الطفرات العكوس في فطر
النيروسبورا Neurospora وذلك بالشروط المختلفة :

عدد الطفرات في 10 ⁶ بوغة كونيدية	عامل إحداث الطفرة
17.4	مادة إيثيل ميتانوسولفيت
15.2	مادة بروم إيثيل ميتانوسولفيت
3.5	الأشعة فوق البنفسجية
3.2	أشعة X (جرعة 10 روتجن)
0.2	طفرات عكوس طوعية

14-1 الأشعة والمادة الوراثية :

مع اكتشاف الدور الرئيس لأشعة (X) في إحداث الطفرات افترض العلماء أن
تبدل بنية المورثات، وانقطاع الصبغيات يتحقق بمرور الجزيئات المتشردة إلى
الصبغيات، وسرعان ما يحصل تشرد في الصبغيات، أي أن الإلكترونات تهجر
من بعض الذرات وتتحد مع ذرات أخرى مما يؤدي إلى تشكل شوارد مشحونة
إما إيجابياً أو سلبياً.

ونتيجة لذلك تنشأ في جزيئة الـ (DNA) إعادة تجميع مختلفة تقود إلى تبدل في
بنية المورثات، وإلى ظهور الطفرات النقطية، وفي أشد الاحتمالات تحصل
انقطاعات عرضية في الصبغيات وتظهر الكسرات الصبغية. وفي مثل هذا
التفسير لآلية نشوء الطفرات ينظر إلى المورثة على أنها (الهدف أو الدريئة
Tarect)، وبالإسقاط عليها تتشكل الطفرات النقطية أو الزيوغ الصبغية. ويعد
أنصار هذه النظرية (التي تعرف باسم نظرية الهدف Target theoeie) أن
الطفرات تبدو دوماً كعملية مدمرة تحصل في لحظة واحدة (كلمح البصر). وقد

حقق هؤلاء الأنصار حسابات لاحتتمالات نشوء الطفرات على أساس تحديد قياسات (الأهداف) وجرعات الأشعة المتشردة المستعملة في التعريض الإشعاعي.

14-2 نظرية الإصابة المفردة أو الهدف Single hit Theory :

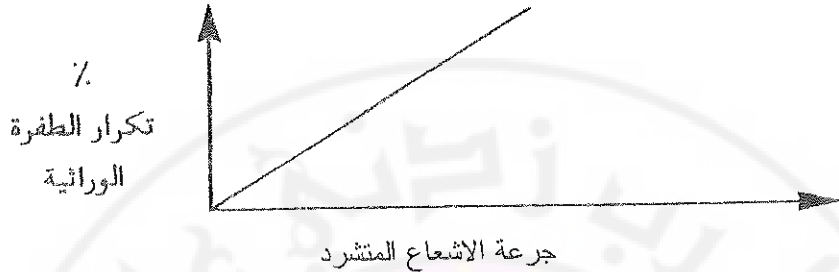
وضعت هذه النظرية في عام 1948 من قبل تيموفيف - سوفسكي وآخرون. وتنص على أن كل وحدة تشردية كافية لإحداث طفرة وراثية واحدة. تفترض هذه النظرية أن الطفرة الوراثية تنشأ نتيجة لتشرد أو لاضطراب ذري منفرد داخل حجم معين من المادة يعرف بالهدف أو الحجم الحساس. وإن إصابة إشعاعية واحدة في أي مكان من الهدف تحدث دائماً نوعاً معيناً من الطفرة. وعلى ذلك فإن حجم الهدف يساوي :

$$\text{حجم الهدف (a)} = \frac{\text{معدل الطفرة المقابل لوحدة تشردية}}{\text{احتمال تشرد ذرة (i) في المادة العضوية}}$$

نقاس جميع الإشعاعات بعدد التشردات في وحدة الحجم وفي ظروف معينة، وتدعى هذه بوحدة روتنجين (r) وهي تمثل كمية الأشعة المتشردة التي تنتج وحدة كهروستاتيكية من الشحنات في حجم سم³ واحد.

لا تعتمد هذه الوحدة على زمن التعريض، لذلك فإنه من المحتمل الحصول على جرعة من الإشعاع بكثافة قليلة ولزمن أطول، والحصول على نفس الجرعة بكثافة أكبر وبزمن أقل ولكن بمعدل طفوري ثابت، وذلك ما أثبتته معظم الأبحاث العلمية حيث وجد بأن هناك علاقة خطية بين النسبة المئوية للطفرات

وجرعة الإشعاع، حيث تزداد هذه النسبة بزيادة جرعة الإشعاع المنتشر (شكل 2-14)، وهو ما يثبت نظرية الإصابة المفردة.



الشكل (2-14)

العلاقة بين جرعة الإشعاع المنتشر وتكرار الطفرة الوراثية حيث يلاحظ زيادة الطفرة بزيادة جرعة الإشعاع.

إن العلاقة الخطية بين معدل الاطفرار وسرعة التشعيع مهمة جداً لأنها تعكس مباشرة الحديث عن السؤال الكبير حول ما هية حد الأمان لمستوى التشعيع ؟ لقد وجد أنه حتى في المستويات القليلة جداً من التشعيع تؤدي إلى التأثير القليل، ولكن هناك احتمالات حقيقية لاستحداث الاطفرار..إذاً لا يوجد شيء اسمه مستوى الأمان..وعلى سبيل المثال فإن استعمال مستويات قليلة جداً من التشعيع في نطاق ذبابة الخل وعلى مدى فترات زمنية طويلة (تشعيع مزمن أو مستمر) يكون مؤثراً في استحداث الاطفرار تماماً، كما لو أعطينا مجموع الجرعات ذاتها من التشعيع بكثافة عالية ولفترة زمنية قصيرة (تشعيع حاد).

ومن المؤكد أن هذا له أهمية تطبيقية عظيمة في تقويم تأثيرات التعرض للإشعاع في الكائنات الحية المتسببة في الاختبارات الطبية، واستعمال الأسلحة النووية ومولدات المفاعلات النووية وسفن الفضاء..الخ.

ووجد في الفئران أن التشعيع المزمن ينتج لحد ما طفرات أقل مقارنة بنفس الجرعة في التشعيع الحاد أي إذا عوملت الفئران بجرعة غير متواصلة من التشعيع فإن معدل الطفور كان أقل قليلاً من تلك الفئران التي عوملت بنفس مجموع الجرعات الإشعاعية في الصورة المستمرة. يتضح أن جميع المعاملات الإشعاعية لها أثر طفري، ولكنها مختلفة الدرجات على الفئران وذبابة الخل. واختلاف الاستجابة لذبابة الخل والفئران في التشعيع المزمن ينتج عن اختلاف قدرتها على إصلاح الـ (DNA) التالف، وهذا يحصل بشكل أفضل لدى الفئران ولا يحصل في ذبابة الخل.

إلا أن هناك العديد من العوامل التي يمكن أن تؤثر على فعالية الإشعاع في إحداث الطفرة الوراثية. فقد لوحظ أن قابلية أطوار الخلايا المختلفة للطفرة الوراثية تختلف من طور إلى آخر، حيث تعد الخلايا المنقسمة هي الأكثر حساسية للإشعاع من الخلايا غير المنقسمة. وقد وجد العديد من العلماء بأن تكرار الطفرة في خلايا النباتات المتضاعفة يزداد بأكثر من (60) مرة، عما هو عليه في خلايا الأطوار الأخرى. كما وجد بأن درجة الحرارة وتركيز الأوكسجين لهما تأثير في نسبة حدوث الطفرات، حيث تزداد هذه النسبة عند حصول التشعيع بتركيز عالية من الأوكسجين أو بدرجات حرارة عالية نوعاً ما.

وبالمقابل يرى أنصار فرضية الجذور الحرة أن نشوء الطفرات المحرصة يقع تحت التأثير المباشر لأشعة (X) وللأشكال الأخرى من الأشعة المنتشرة التي تبدي آثاراً شديدة وتحت على تشكل الجذور الحرة من الأنماط OH و HO_2 في الأوساط المغذية وفي خلايا المتعضيات الحية. وهذه الجذور الحرة تتفاعل سواء مع جزيئة (DNA) الصبغي أو جزيئات السيبتوبلازما ومع الأوساط

المغذية مؤدية إلى تبديلها. وهذه الأخيرة تتفاعل بدورها مع الـ (DNA) مؤدية إلى الاطفرار.

ترتبط نتائج هذا التفاعل بشكل كبير مع كمية المدخر القدروي التي تحويه الجذور الحرة. فإذا كان هذا المدخر كبيراً، فيحصل تبدل ملحوظ في بنية الـ (DNA) مما يؤدي إلى الطفرات المميتة أو إلى الانقطاعات الصبغية.

أما إذا كان المدخر القدروي في الجذور الحرة قليلاً فإن تفاعلها مع الـ (DNA) سيؤدي إلى نشوء الطفرات النقطية. ويلاحظ هنا أيضاً أن الشروط التي يتم فيها التعريض للأشعة (حرارة، وجود أو غياب الأوكسجين الحر.. الخ) تؤثر بشدة على ظهور الطفرات المستحدثة.

ومن البراهين القوية التي تدعم فرضية الجذور الحرة اكتشاف ظهور الطفرات المستحدثة في بعض الأحياء الدقيقة Microorganisms، وذلك إثر استنباتها على الوسط المغذي الذي عرض بشكل مسبق للأشعة المتشردة بجرعات كبيرة. وقد تمكنت الطفرات المستحدثة في هذه الحالة من الظهور تحت تأثير الجذور الحرة التي تشكلت في الوسط المغذي خلال تعريضه للأشعة التي تفاعلت بدورها مع الـ (DNA) المتعضية المستتبنة عليه.

وفي وقتنا الراهن يبدو أكثر احتمالاً أن الطفرات المستحدثة تنشأ إما نتيجة للتشرد المباشر لذرات جزيئة الـ (DNA) بواسطة الأشعة المتشردة، أو نتيجة للتفاعل بين جزيئات الـ (DNA) والجذور الحرة التي تتشكل بتأثير الأشعة المسلطة على العصارة النووية وعلى السيتوبلازما وحتى على الأوساط المغذية.

وتشير الدراسات الخلوية إلى زيادة حساسية الخلايا المنقسمة تجاه الأشعة بالمقارنة مع الخلايا المتميزة. وترجع هذه الحساسية الزائدة إلى ظهور الصبغيات. فقد تبين أن الـ (DNA) (المكون الرئيسي للصبغيات) أكثر حساسية

للأشعة من الـ (RNA) (المكون الرئيسي للسيتوبلازما). بالإضافة إلى ذلك فإن مرحلة تركيب الـ (DNA) (المرحلة S من الطور البيني) أكثر تأثراً بالأشعة من مرحلتَي G_1 و G_2 . ويربط بعض الباحثين حساسية الخلايا تجاه الأشعة بوضعيتها الفيزيولوجية. فمثلاً تبدو الخلايا الجنسية غير الناضجة أكثر حساسية تجاه الأشعة من الخلايا الجنسية الناضجة (الأعراس). أما البذور المرطبة بالماء فهي أقل حساسية من البذور الجافة.

وأخيراً فإن الخلايا المتعددة الصيغة الصبغية Polyploids أكثر ثباتاً تجاه الأشعة من الخلايا الثنائية Diploids أو من الخلايا الأحادية Haploids. وهناك عوامل عديدة تؤثر على فعالية الإشعاع في استحداث الطفرة، فالمراحل المختلفة لإدارة الخلية تؤدي دوراً مهماً في تعيين معدلات استحداث الاطفرار، حيث شاهد سبارو A.H.Sparrow تبايناً ملحوظاً في عدد كسرات الصبغيات Chromosomes Fragment وهذه لها علاقة مباشرة بالتغيرات الطفرية عند مراحل مختلفة من الانقسام المنصف.

وفي نباتات من جنس التريليوم Trillium لوحظ أن التغيرات الصبغية كانت أكثر تكراراً بحوالي (60) مرة عند الطور الاستوائي مقارنة مع الطور الأول. وأبدت الخلايا غير المنقسمة في التريليوم تأثراً قليلاً بالإشعاع بينما كانت الخلايا السريعة الانقسام حساسة جداً.

هذا وتحدث الأشعة المتشردة أنواعاً مختلفة من التغيرات الكبيرة في تركيب الصبغي (زيوغ صبغية) مثل النقص والتكرار والانقلاب والانتقال.

هذه التغيرات في بنية الصبغي تنتج من حدوث كسور (انقطاعات) بسبب الأشعة المتشردة في الصبغي، حيث تحتاج إلى كسرين (انقطاعين)، وبآلاتي فمن المتوقع أن طاقة Kinetics الاستحداث تحصل نتيجة لضربتين Tow hits إشعاعيتين، وليس نتيجة لضربة إشعاعية واحدة.

14-3 تأثير المواد الكيميائية في ظهور الطفرات الوراثية :

تعد المواد الكيميائية من أكثر المواد أهمية في إحداث الطفرات الوراثية لكونها متوافرة في البيئة بشكل أكثر من العوامل الفيزيائية المطفرة، وبأشكال مختلفة كالأصباغ وحافظات الأغذية ومخصبات التربة والمبيدات وغيرها.

عرفت أهمية المواد الكيميائية كمطفرات منذ فترة بعيدة تعود لثلاثينات هذا القرن، وفعلاً اكتشفت طفرات وراثية في فطر النيوروسبورا نتيجة إضافة مركبات مؤكسدة عضوية للوسط الغذائي الذي ينمو عليه الفطر. كما لوحظ زيادة معدلات الطفرة في حبات طلع نبات حنك السبع، والجراثيم، وعفن الخبز عند تشبعها بمواد متفلورة مثل الفلورسين والاريثروزين ثم تعريضها للضوء العادي.

لقد اتضح فيما بعد أن الأشعة فوق البنفسجية في الضوء الأبيض تعمل على تكوين أكاسيد لهذه المركبات وتؤدي إلى حدوث طفرات مشابهة في تأثيراتها لتأثير الإشعاعات، وقد أثبتت الدراسات اللاحقة بأن هناك أعداداً كبيرة من المركبات الكيميائية قادرة على إحداث الطفرات الوراثية دون الاستعانة بالضوء أو الإشعاع.

إن قائمة المواد الكيماوية المطفرة mutagens أصبحت كبيرة جداً، وتحتوي على أنواع مختلفة من المركبات، ولكن يمكن وضعها في مجاميع كما في الجدول الآتي :

1- العوامل الأليكلية ومنها :

- الفينول

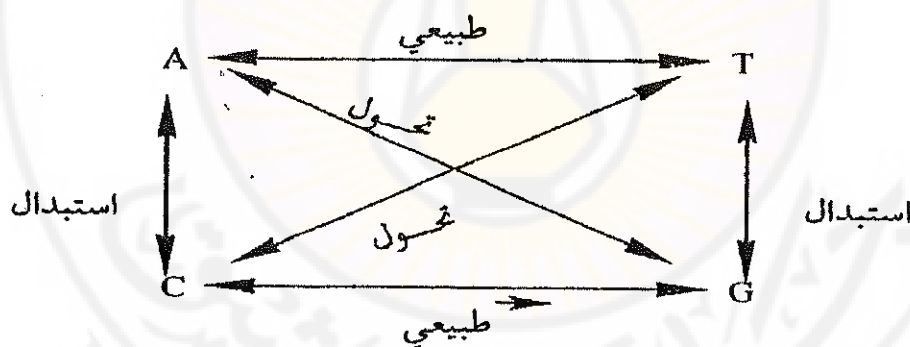
- الفورم الدهيد

- أنيل - ميثان سولفانيت

- 2- غازات الخردل
 - 3- حمض النتروز
 - 4- موانع طلائع بناء الحامض النووي ومنها :
 - الكافئين
 - اليوريثان
 - 5- الهيدروكسي أمينان
 - 6- الهادرزينات
 - 7- البيروكسيدات
 - 8- النيتروزو غواندينات
 - 9- مشتقات الهيدروكربونات ومنها :
 - دي نيزو أنثراسين
 - ميثيل كول أنثراسين
 - 10- مشابهاة الأسس النتروجينية ومنها :
 - 5- برومويوراسيل
 - 2- امينوبيورين
 - 11- أصبغة الأكريدينات ومنها :
 - بروفلافين
 - الأكريدن البرتقالي
- تعد مجموعة غاز الخردل المسماة بمجموعة العوامل الالكيلية من أقدم المركبات المطفرة وتعمل هذه على نقل مجاميع المثل (CH_3) ومجاميع الأثيل (CH_4) التي تمتلكها إلى الأسس النيتروجينية مكونة اسساً نيتروجينية محورة، يمكن أن تدخل في الحمض النووي (DNA) عند تضاعفه.

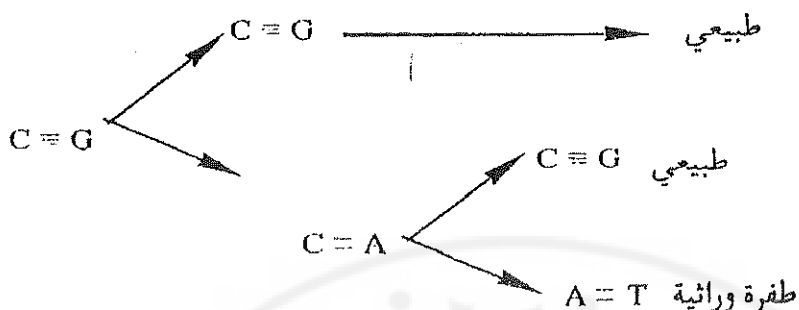
وتعد المواد الإلكيلية مواداً مطفرة غير متخصصة بسبب استحداثها أنواعاً مختلفة من الطفرات الوراثية معظمها طفرات ناتجة عن استبدال غير متكافئ في تشافع الأسس النتروجينية، أو تكون ثنائيات الجزيئات Dimer مثل ثنائي الغوانين والسيتوزين ($G = C$) وغيرها، كما أن المواد الإلكيلية يمكن أن تعمل على تكوين ثنائيات غير طبيعة كأشفاع الغوانين - تيمين ($G-T$) أو الأدينين - سيتوزين ($A-C$).

أما الكيمائيات الهيدروكسيلية فهي أكثر تخصصاً من المجموعة السابقة. وهكذا تعمل المجموعة الهيدروكسيلية على إحداث استبدال مكافئ في أسس الغوانين - سيتوزين عن طريق استبدالهما بالأدينين - التيمين، وذلك لدى ارتباط مجموعة الهيدروكسيل للمادة الكيميائية مع مجموعة الأمين - للسيتوزين، حيث يرتبط المركب الناتج مع الأدينين بدلاً من غوانين ليعطي الاستبدال (شكل 3-14) و (شكل 4-14).



الشكل (3-14)

حصول التحول والاستبدال غير الطبيعي لتشكيل الطفرات الوراثية.

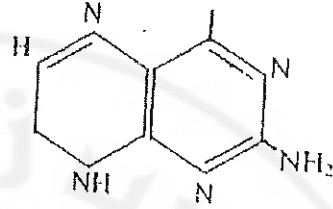
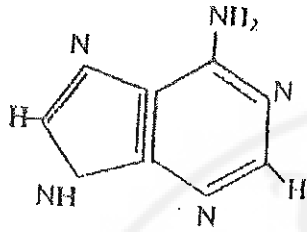


الشكل (4-14)

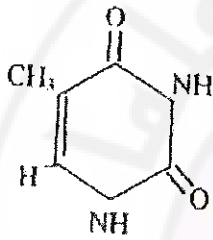
آلية حصول الطفرة الوراثية لشفع واحد من الأسس الأزوتية.

تتضمن مجموعة أشباه الأسس النيتروجينية مركبات توتوميرية لها القدرة على الوجود بهيئة كيتو أو إنبول. فمثلاً يستطيع المركب 5- برومويوراسيل عند وجوده في صورة كيتو الارتباط مع الأدينين مسبباً طفرة وراثية بالاستبدال المكافئ $AT \leftarrow GC$ أما عندما يكون في صورة الإنبول فإنه يرتبط مع غوانين مسبباً الاستبدال المكافئ $GC \leftarrow AT$. وهكذا فإن هذا المركب يسبب الطفرة الوراثية بالاستبدال المكافئ المتعكس اعتماداً على الصورة الموجودة فيها لحظة تضاعف الـ (DNA) (شكل 5-14)، وتعمل بقية المتشابهات بنفس طريقة المركب 5- برومويوراسيل (شكل 6-14)، إضافة لمجاميع المركبات المطفرة السابقة فإن هناك مركبات أخرى لا تقل أهمية عنها مثل مجموعة حامض النتروز والإكريدينات. يعمل حامض النتروز على أكسدة القواعد النيتروجينية بإزالة مجاميع الأمين منه (أسس الأدينين والغوانين والسيتوزين) وتحويلها إلى صورة كيتو. ويتحول نتيجة لذلك الأدينين إلى هيپوزانتين يرتبط مع سيتوزين بدلاً من تيمين $GC - AT$ ، ويتحول السيتوزين بعد زوال

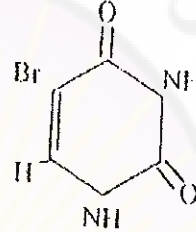
مجموعة الأمين إلى يوراسيل يرتبط مع الأدينين فيما يتحول الغوانين بعد إزالة مجموعة الأمين إلى زانتين يرتبط مع السيتوزين.



2-أمينيورين



القواعد الطبيعية



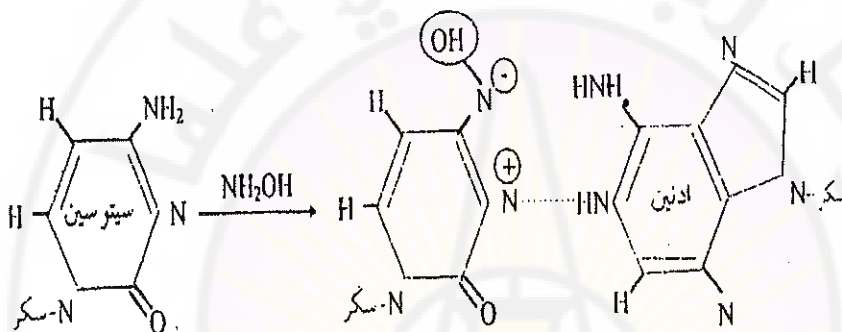
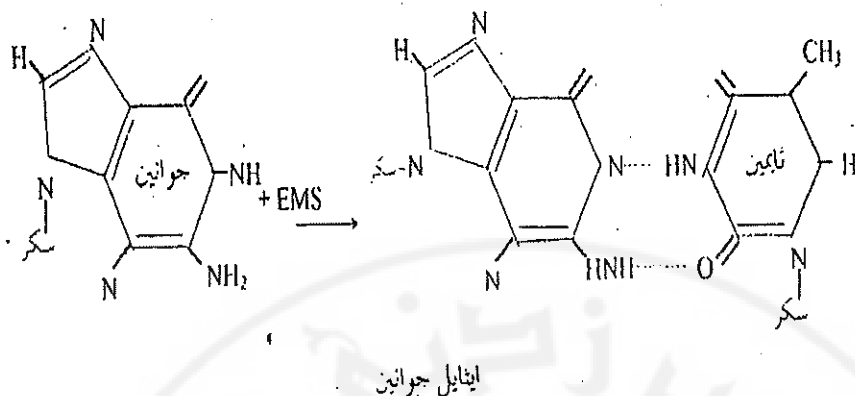
5-برومويوراسيل

القواعد المشابهة

الشكل (5-14)

الأسس الآزوتية المشابهة التي تنتجها بعض المواد الكيميائية المتغيرة حيث تحل هذه المركبات بدلاً من الأسس الطبيعية مؤدية إلى الطفرة الوراثية.

أما الإكريدينات فإنها تؤدي إلى حصول إضافة أو فقدان للأسس من خلال تداخلها مع الأسس النتروجينية في أشرطة الحمض النووي (DNA) ويؤدي ذلك إلى حصول طفرة وراثية في منطقة التداخل وإزاحة الإطار Frame shiht بعد موقع الطفرة.



الشكل (6-14)

تأثير المواد الاكليلية والهيدروكسيلية على الأسس الآزوتية وآلية إحداث الطفرة الوراثية من خلال الاستبدال المكافئ للأسس.

14-3-1 الاطفرار الكيميائي و الصبغيات في الأطوار المختلفة :

من الواضح أن تفاعل المركبات الكيميائية المحدثة للطفرات مع مادة الصبغي يتفاوت تبعاً للطور الذي يتواجد فيه هذا الصبغي. وقد اقترح كيلمان Kilman تقسيم المواد الكيميائية من حيث أثرها الوراثي الخلوي إلى قسمين: ذوات الأثر (الموقف) أو المعرقل وذوات الأثر (غير الموقف). وإلى القسم الأول

تتنمي المواد التي تتميز بعدم تأثيرها على المرحلة G2، وهكذا لدى دراسة الانقسام الخيطي إثر المعالجة بمواد هذه الزمرة، تبدو الخلايا طبيعية في البداية (لأنها واردة من G2)، ثم لا تلبث أن تظهر الطفرات و التبدلات الصبغية بعد التأثير على المرحلتين S , G1 .

أما القسم الثاني من المواد (غير الموقف)، فإنه يحدث التبدلات بتأثيره على جميع مراحل وأطوار الحلقة الانقسامية (G1 , S , G2 , M) .

وفي الأيام الأخيرة اكتشفت بعض المركبات الكيميائية الجديدة المحرصة للطفرات، التي تؤثر على الخلايا الموجودة في المرحلة G2 فقط، وهذا ما أكده كليمان بالنسبة للمركب 1,3,7,9، رباعي ميثيل حمض البولة لدى استعماله مع جذور الفول *Vicia faba*، حيث أحدث تبدلات صبغية في الخلايا الموجودة في المرحلة G2 فقط .

إن قدرة المركبات الإلكيلية لدى تأثيرها في المرحلة G1 على تشكيل ما يسمى بالطفرات الكاملة، أي التبدلات النهائية للمورثات التي تتناول الموقع الكامل في مرحلة الخيط الواحد جرى تأكيدها مؤخراً في ذبابة الخل وفي النيروسبورا وفي الذرة والشعير .

وارتباطاً مع التساؤلات حول أطوار الحلقة الانقسامية، جاءت التجارب المثيرة المتعلقة بتأثير الأتيلين أمين على البذور الجافة لنبات الكريس *Crepis capillaries*. وقد أشارت ليمتسيفا Lametseva عام 1965 لدى تعريض بذور النبات المذكور للأشعة، إن جميع التبدلات الحاصلة هي من التبدلات الصبغية. وهذا يعني أن الخلايا الهادئة للبذور توجد في المرحلة G1، ولكن كيف ستتجيب المجموعة الخلوية في البذور الجافة لتأثير المركبات الإلكيلية ؟

لقد تبين من أبحاث دوبينين Doubinin عام 1968 أن معالجة بذور الكريبس الجافة بتركيز محددة من مادة الأتيلين أمين، أدت إلى ظهور التبدلات الصبغية

نتيجة التأثير على الصبغيات في المرحلة G1، وبذلك فإن التصورات القديمة التي تقول بأن المركبات الإلكيلية لا تحدث سوى تبدلات كروماتيدية (صبيغية) لم تعد صحيحة.

وقد نشأت هذه التصورات باعتبار أن معظم الدراسات التي تناولتها المعالجة بهذه المركبات انحصرت تأثيرها على الخلايا الموجودة بالحالات الاستقلابية النشطة (المرحلتان S، G₂).

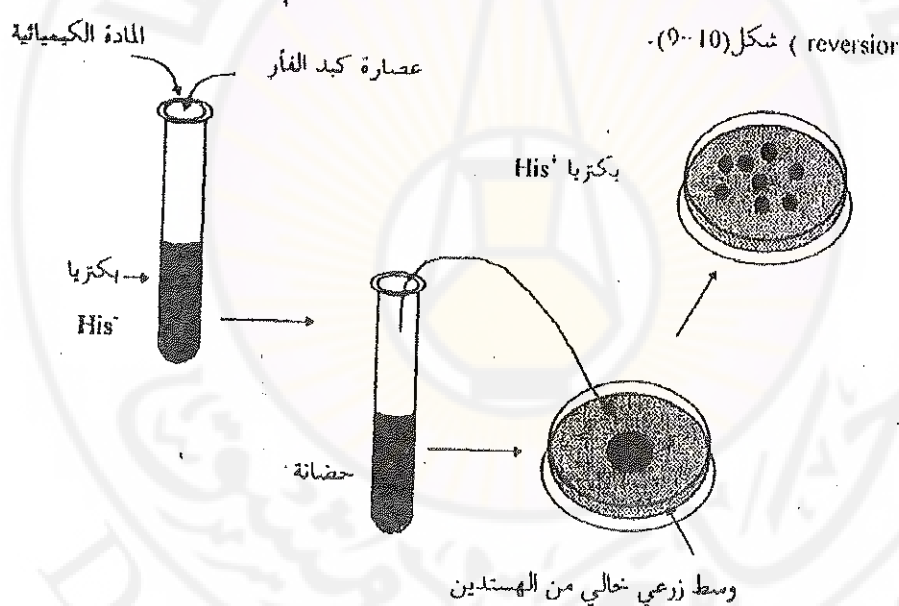
إن اكتشاف المبدأ الجديد حول المركبات الإلكيلية على الخلايا الموجودة في الحالات الاستقلابية الدنيا (البذور الجافة) يتميز حتماً بطابع عام ولا ينحصر فقط على بذور الكريبيس *Crepis Capillaris*.

14-3-2 فحص أيمز لكشف المواد الكيميائية المطفرة :

انتشر استخدام العديد من المواد الكيميائية والكثير منها ينضم إلى مجاميع المواد الكيماوية المسرطنة والمطفرة. وقد أدى استخدام هذه المواد بصورة واسعة إلى انتقالها للتلوث البيئي، وأصبحت تهدد جميع الأحياء بما فيها الإنسان. ولأجل اكتشاف المواد الكيميائية الخطرة استحدثت طريقة سريعة وبسيطة تعتمد على استخدام الجراثيم كأداة لمعرفة قابلية المواد الكيميائية على أحداث الطفرات الوراثية. وقد سمي هذا الاختبار باسم مكتشفه أيمز، وهو يعتمد على قابلية الجراثيم حاملة الطفرة للعودة إلى وضعها الطبيعي والتخلص من الطفرة الوراثية والرجوع إلى الحالة الطبيعية.

تستخدم في هذه الطريقة جراثيم التيفونيد السالمونيلا *Salmonella typhimurium* الحاوية على طفرة وراثية تدعى بطفرة الهستدين (-His) *Histidin*. ولا تتمكن الجراثيم الحاوية على هذه الطفرة من تصنيع الهستدين من المواد الأولية المتوافرة في الوسط الغذائي ولا تعيش إلا في أوساط غذائية تحتوي على الهستدين. لهذه الجراثيم القدرة على الرجوع إلى الحالة الطبيعية

عند خلطها مع المواد الكيميائية وتمثل القراءات العالية عن المعدل الطبيعي تطورا بحصول طفرات راجعة ناتجة عن المادة الكيميائية، وتصنف هذه المواد كمواد مسرطنة مطفرة. تتلخص الطريقة في خلط المادة الكيميائية المراد فحصها مع الجراثيم ذات الطفرة His- بوجود مادة منشطة وهي عصارة كبد الفأر الغنية بالأنزيمات لتنشيط المادة الكيميائية. تحضن المكونات لمدة 24-48 ساعة بدرجة حرارة 37.5 بعد توزيعها بتخافيف مناسبة على وسط زرع خال من الهستدين. يتم حساب عدد المستعمرات النامية His⁺، وتعد المادة الكيميائية المفحوصة مطفرة فيما إذا كان تحول الجراثيم إلى الحالة الطبيعية (من His- ← His⁺) أكثر من المعدل الطبيعي للتحول التلقائي (شكل 14-7).

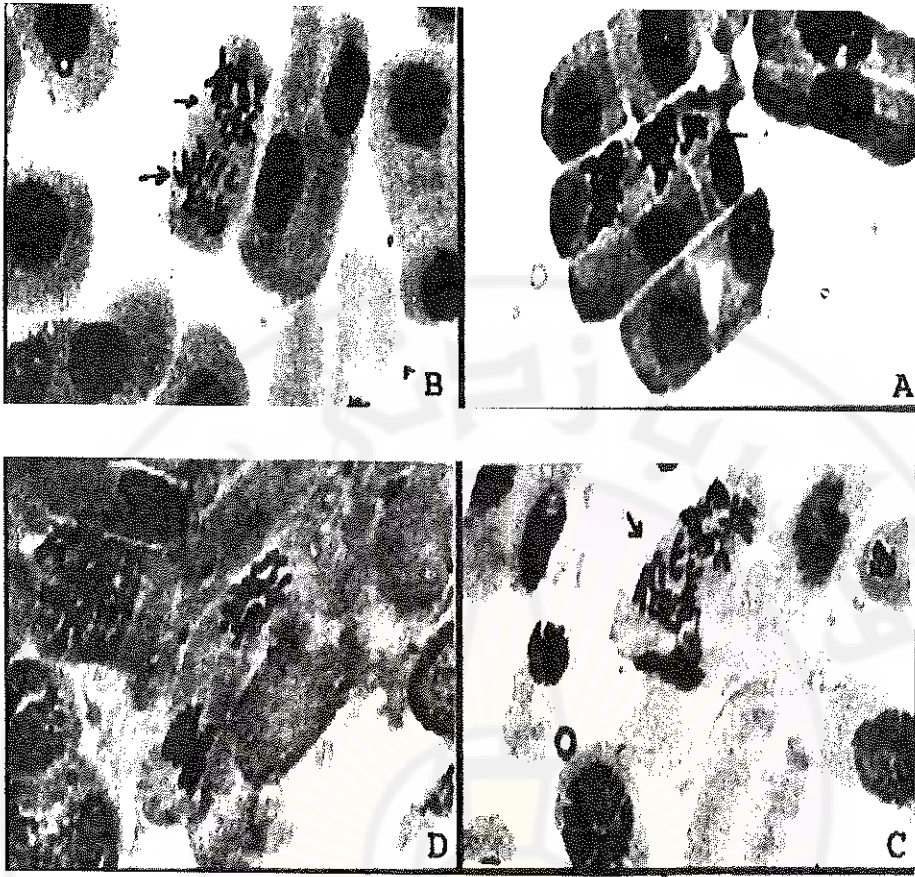


الشكل (14-7)

فحص ايمز الذي يستهدف حساب معدل الطفرات العكوس His⁺ ← His⁻ مقارنة بالمعدل الطبيعي التلقائي.

يمثل معدل الجراثيم الراجعة درجة قوة المادة الكيميائية كمادة مطفرة. ولقد وجد أن أكثر من 90% من المواد المطفرة، هي مواد مسرطنة أيضا. و الجدير بالذكر أن جميع المواد المسرطنة هي مواد مطفرة ولكن العكس غير صحيح أي ليست كل مادة مطفرة مسرطنة.

لقد قام المؤلفان في السنة الأخيرة بدراسات تجريبية حول الأثر المطفر لبعض المركبات الكيميائية و المبيدات العشبية في نباتات متنوعة، وبخاصة القمح والشعير، كما تمت دراسة أثر المركبات الضارة بالصحة والناجمة عن التدخين. وهكذا تمت دراسة أثر المحلول المائي لقطران السجائر على الانقسام الخلوي والمادة الوراثية وعلى التشوهات الصبغية في نهايات جذور البصل. لقد تبين من هذه الدراسات بشكل واضح الأثر المطفر على الصبغيات في الخلايا المدروسة، وكذلك على المادة الوراثية، وعلى الانقسام الخيطي، وأظهرت النتائج بوضوح حالات عديدة من الزيوغ الصبغية مثل: الكسرات والجسور والحلقات، وتعدد النوى وتحطم المادة الوراثية في التراكيز المرتفعة من المواد الكيميائية وغيرها.. (شكل 14 - 8)



الشكل (8-14)

- تشوهات صبغية مختلفة بتأثير محلول (النيكوتين) وذلك بعد التخليص بالماء.
- A. كسرة صبغية مزدوجة تتوضع فوق أحد قطبي الخلية في الطور الرابع.
- B. هجرة الصبغيات إلى القطبين وتبدل توجيه خيوط المغزل لإعطاء قطبين قائلين للإحصاء (لاحظ بعض الصبغيات وقد تعثرت حركتها أثناء الهجرة).
- C. تأخر حركة الكثير من الصبغيات بعد انشطارها عن الهجرة إلى القطبين بسبب خلل المغزل الانقسامى.
- D. الصبغيات في وضع هجرة غير نظامية وتبدو زيادة تلويب صبغيات أحد القطبين.
- E. تجمع الصبغيات إفرادياً أو مثنى أو ثلاث أو أكثر بسبب خلل الهجرة.



تابع الشكل (8-14)

الباب السادس

التوريث السيتوبلازمي في النباتات

الفصل الخامس عشر: الدور الوراثي للسيتوبلازما.

الفصل السادس عشر: التوريث الصانعي.

الفصل السابع عشر: وراثة الجسيمات الكوندرية في الفطريات والنباتات الراقية.

الفصل الثامن عشر: الطفرات السيتوبلازمية.



الفصل الخامس عشر

الدور الوراثي للسيتوبلازما

لقد أجمعت المعطيات الأخيرة وجود أدوار حساسة للسيتوبلازما في العملية التوريثية، وكان الاشتباه بوجود أنظمة سيتوبلازمية موجودة منذ زمن طويل حتى اكتشاف التكاثر الذاتي للصانعات، ثم الميتوكوندريا والبلازميدات والسنتروسومات، والذي أسهم في الكشف عن أهمية هذه الجسيمات في الوراثة. لقد دلت الدراسات الوراثية على الأهمية الكبيرة لهذه الأنظمة خارج النواة، على الرغم من أن بعضها لا يمكن الاستغناء عنه، كما هي الحال في السنتروسومات التي تختفي في خلايا النباتات المنقسمة، والتي لا يعرف عن دورها الوراثي (ظهور الصفات) كثيراً.

إن الدلائل التي وفرتها الوراثة الجزيئية على الأنظمة الوراثية خارج النواة تبين بوضوح احتواء هذه الأنظمة على العديد من المورثات المستقلة، بل إنها تمتلك جينومات Genomes خاصة بها تتألف من ترددات تتراوح ما بين 2000-50000 شفع أساسي، يكفي لأن يشفر عدداً من المورثات تتراوح ما بين 3-60 مورثاً و تدعى بالبلازموجينات، كما تبين أن لهذه الجينومات القدرة الذاتية على التضاعف وبشكل متزامن مع انقسام الخلايا.

كما تبين للباحثين من خلال تجاربهم التهجينية بين مختلف الأنواع، أن الأعراس المذكرة والمؤنثة لا تسهم بقدر واحد في تشكل البيضة الملقحة، وأول من قدم وصفاً لمراحل الوراثة خارج النواة كورنس وبور Correns and Bour عام 1909 في نبات شب الليل *Mirabilis jalapa* وفم السمكة *Antirrhinum majus*.

15-1 خصائص الوراثة السيتوبلاسمية :

تتصف الوراثة السيتوبلاسمية بمجموعة من الخصائص أهمها:

- يشير التهجين العكسي إلى نتائج مختلفة في حالة ارتباط الصفة المدروسة بالسيتوبلازما. وهذا مخالف لما أثبتته مندل من تشابه نتائج التهجين والتهجين العكسي بسبب ارتباط الصفة بالنواة (aa ذكر × AA إناث و aa إناث × AA ذكر).
- لم يكشف النقاب في دراسة الوراثة السيتوبلاسمية عن وجود مجموعات ارتباطية متمثلة بعدد محدد من الأشعاع الصبغية كما هي الحال في الوراثة النووية.
- تنعدم مظاهر الانفصال الكمي القانونية في الوراثة السيتوبلاسمية نتيجة لانعدام التوزيع العادل لمكونات السيتوبلازمي المعنية بالتوريث إلى قطبي الخلية المنقسمة وبالمقابل يلاحظ (انفصال جسدي) يعبر عنه في النباتات بظهور أشربة أو بقع أو أصبغة متبدلة على الأوراق أو السوق أو الثمار وغيرها.
- تشير عمليات الإلقاح التحليلي المتكررة إلى ثبات ظهور الصفة المدروسة حتى وإن جرى استبدال كامل لنواة الأم بنواة الأب في النبات المحلّ وهذا يدل على ارتباط هذه الصفة بسيتوبلازمي الأم.

15-2 مواصفات العضيات السيتوبلاسمية :

إن اكتشاف الـ (DNA) و الـ (RNA) في بعض المكونات السيتوبلاسمية، وبخاصة في الصانعات الخضراء والميتوكوندري أعطى المظاهر اللانوية مفاهيم جديدة، وبشكل عام تتميز السيتوبلازما بوجود منظومة System خاصة للعناصر الوراثية تعرف باسم البلازمون Plasmon وعناصر هذه المنظومة

(المكونات السيتوبلاسمية) تعرف باسم البلاسماجينات Plasmagenes (المورثات السيتوبلاسمية إن صح التعبير).

من المهم جداً دراسة طبيعة البلاسماجينات وأوزانها الجزيئية وآثارها النوعية على وراثة الخلية بالكامل وتفاعلاتها الوظيفية مع المنظومة الوراثية الصبغية. إن البلاسماجينات عبارة عن مجموعة مختارة تضم البلاسميدات والاييسومات والسيمبيونات. ولتحديد مدى ارتباط الصفة بالنواة أو بالسيتوبلازما، يمكننا اللجوء إلى مجموعة من الطرق أهمها تبديل أو تحطيم النواة، وإجراء الهجونات العكوسة والإرجاعية، والحصول على الطفرات السيتوبلاسمية ومن ثم متابعة سلوكها خلال الأجيال.

ولتوضيح أهمية كل متضمن من مكونات الستوبلازما في العملية التوريثية خلال التكاثر الجنسي لا بد من تحديد الخواص والميزات التي تتصف بها تلك المتضمنات، والتي تؤمن نقل المعلومات الوراثية عبر الأجيال، ويجب أن يشترط فيها المواصفات الآتية:

- أن يكون لها القدرة الكاملة على التناسخ.
- أن تتوزع على الخلايا النبات خلال الانقسام الخلوي.
- أن يكون لها القدرة على التبدل أو الاطفرار وعلى توريث هذا التبدل بشكل ثابت.

ومع ذلك فإن دراسة مظاهر الوراثة اللانوية من خلال بعض المتضمنات السيتوبلاسمية تلاقى عدداً من الصعوبات أهمها:

- تعذر تحديد الاستقلال المورفولوجي لهذه المتضمنات في الخلية بسبب تبدلها المستمر تبعاً للعوامل المختلفة.
- عدم وجود رسم أو علامة Marker واضحة تحدد بواسطتها المتضمنات على غرار الصبغيات التي تعلم بالمورثات.

لقد خضعت مشاكل الوراثة السيتوبلاسمية في الأعوام الأخيرة إلى إعادة تقدير المقدرات بشكل جدي. وفعلاً فإن التوريث السيتوبلاسمي لم يتبوأ مقعده المناسب في صرح الوراثة خلال السنوات العشر الأولى التي تلت طرح هذا السؤال. ولكن بعد اكتشاف البلاسميدات والايبيسومات والسيمبيونات تبدل تقويم حجم ودور الوراثة اللاصبغية بشكل ملحوظ. وبمرور الزمن أصبحت الطرق الحديثة (الهندسة الوراثية) تتناول بشكل مكثف جزيئات الـ (DNA) الموجودة خارج النواة (في السيتوبلازما) وتبين أن البلاسميدات قادرة على ضم مادة الصبغي الوراثة إليها ومن ثم نقلها إلى خلية الآخذ.

15-3 منشأ الأنظمة اللانوية :

لقد درست عدة فرضيات لتفسير نشوء الأنظمة الوراثة اللانوية، ومن أهمها تلك التي وضعها (التمان وماهler وراف 1890) والتي تعتقد بأن البلاسميدات والميتوكوندريات والصانعات وربما غيرها ما هي إلا نسل لكائنات حية دقيقة غزت الخلايا مراراً حتى استقرت أخيراً فيها كطفيليات متعايشة تتبادل المنفعة مع الخلايا المصابة. كما تقترح هذه الفرضيات بأن مثل هذه الكائنات الدقيقة تطورت خلال الحقبة الطويلة التي أمضتها، بحيث أن بعضها تمكن من ضم بعض مورثات الخلايا، وهذا ساعدها على بناء الأغلفة حولها وامتلاك أنظمة أنزيمية مكنتها من تطوير نظامها الوراثي.

لقد أسهمت هذه الفرضيات في البحث عن وقائع علمية لفهم دور هذه الأنظمة. فقد وجد حديثاً بأن الخلايا المختلفة تبقى عرضة للغزو الفيروسي والجرثومي من وقت إلى آخر، وإن هذه الأحياء الغازية لها القدرة الذاتية على التضاعف داخل الخلايا المصابة، وهذا مماثل لما قدمته الفرضيات السابقة.

و لفهم أهمية انتقال الصفات و دور البلاسميدات والميتوكوندري والصناعات في الوراثة، فإنه من المهم الخوض في تفاصيل جنوماتها لتكوين صورة أكثر وضوحاً عنها، على الرغم من احتمالات وجود نظم وراثية ثانية في الجسيمات أو في عضيات سيتوبلاسمية أخرى.

15-4 نظام توريث البلاسميدات :

البلاسميدات هي جزئيات (DNA) مزدوج حلقي الشكل صغير الحجم لم يسجل وجودها في الخلايا الحيوانية أو النباتية، وتوجد بأعداد مختلفة في الجراثيم كما شاهدنا. كما تختلف البلاسميدات في عدد ونوع المورثات التي تحملها، والتي تشفر لمقاومة المضادات الحيوية ذات الأهمية الكبيرة من الناحية الطبية. إن أكثر هذه المورثات أهمية ودراسة وبحثاً هي بلاسميدات المقاومة (أو الثبات) للستربتومايسين والأمبسلين والنتراسكلين.

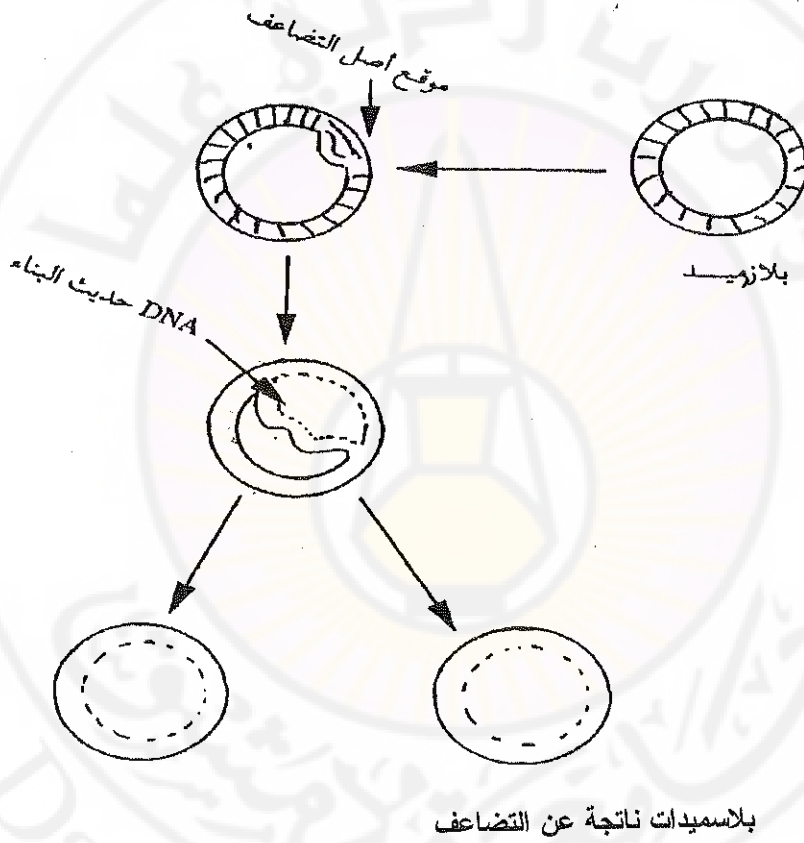
إن ظهور صفة المقاومة ضد المضادات الحيوية لا يعود لاحتواء الجراثيم على مورثة صبغية خاصة بذلك، بل هذه الصفة تتبع كلياً لنظام التوريث اللانووي المتمثل بالبلاسميد في هذه الحالة. بالإضافة إلى صفة المقاومة هذه توجد بلاسميدات تشفر لصفات متعددة أخرى.

تتكاثر البلاسميدات ذاتياً دون التأثير بطور الانقسامات الخلوية، وغالباً ما يتزامن تكاثرها مع انقسام الجرثوم حيث يتضاعف البلاسميد بشكل مماثل لطريقة تضاعف الصبغي، وتتفصل حلقتي البلاسميد من موقع أصل واحد لإنتاج منطقة مفردة الأشرطة، ثم تبدأ عملية بناء الأشرطة الجديدة حتى اكتمال حلقات جديدة تتفصل بعدها أشفاع الأشرطة مؤدية إلى إنتاج بلاسميدين (شكل 15-1).

لا تملك جميع أنواع الجراثيم بلاسميدات، ولكن يمكن انتقال البلاسميدات من خلية جرثومية إلى أخرى بعملية تدعى الاقتران أو التزاوج Conjugation

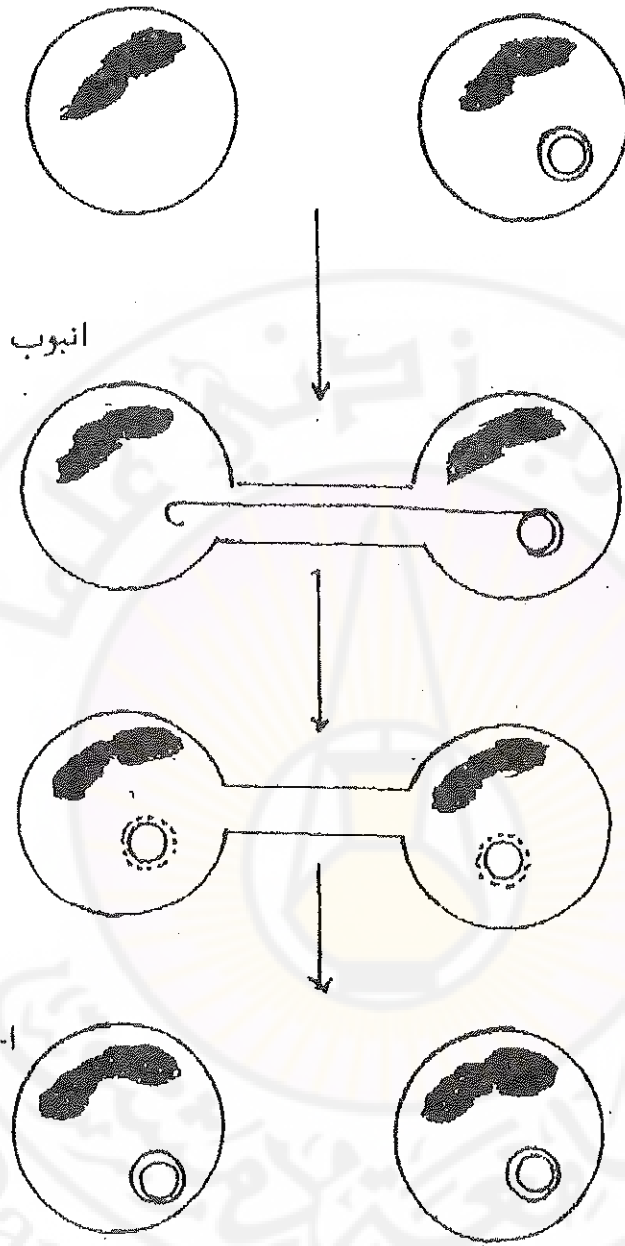
حيث يتكون أنبوب إخصاب بين الخليتين لا يلبث أن ينتقل أحد أشرطة البلاسميد إلى الخلية الفاقدة له ثم تتضاعف حلقات البلاسميدات لإنتاج مزدوجات حلقيّة (شكل 15-2).

لا تتمكن جميع أنواع الجراثيم من الاقتران وتبادل البلاسميدات لأن ذلك يعود لوجود المورثة tra في البلاسميد التزاوجي.



الشكل (15-1)

التضاعف شبه المحافظ في (DNA) البلاسميدات



الشكل (2-15)

انتقال البلازميدات من خلية إلى أخرى بعملية الاقتران.

إن وجود هذه المورثة في بلاسميد الجرثوم قادرة على بناء أنبوب الإخصاب، وذلك لأن هذه المورثة مسؤولة عن بناء مواد بروتينية محفزة للجراثيم لبناء أنبوب الإخصاب. وإذا كان البلاسميد خالياً من هذه المورثة، فإن هذه الجراثيم تفقد قدرتها الاقترانية (راجع مواضيع الفصل العاشر).

استناداً لذلك فإن العديد من الصفات الوراثية مثل إنتاج الأنزيمات المعيقة للمضادات الحيوية أو الأنزيمات الصناعية، أو القابلة للتزاوج تقتصر جميعها بنظام الوراثة اللانوية المعتمد في هذه الحالة على البلاسميدات .

وخارج عالم النبات نزدحم الأمثلة كذلك عن الوراثة اللانوية مثل:

- دور الميتوكوندريا الحاسم في توريث بعض الصفات مثل مقاومة الأريثرومايسين في البراميسيوم، وكذلك توارث الصفة القاتلة في البراميسيوم، وتوارث سرطان عامل اللبن في الفئران، وتوارث الحساسية لثاني أكسيد الكربون في ذبابة الخل، وتوارث اتجاه الحلزنة في الحلزون ليمينيا.

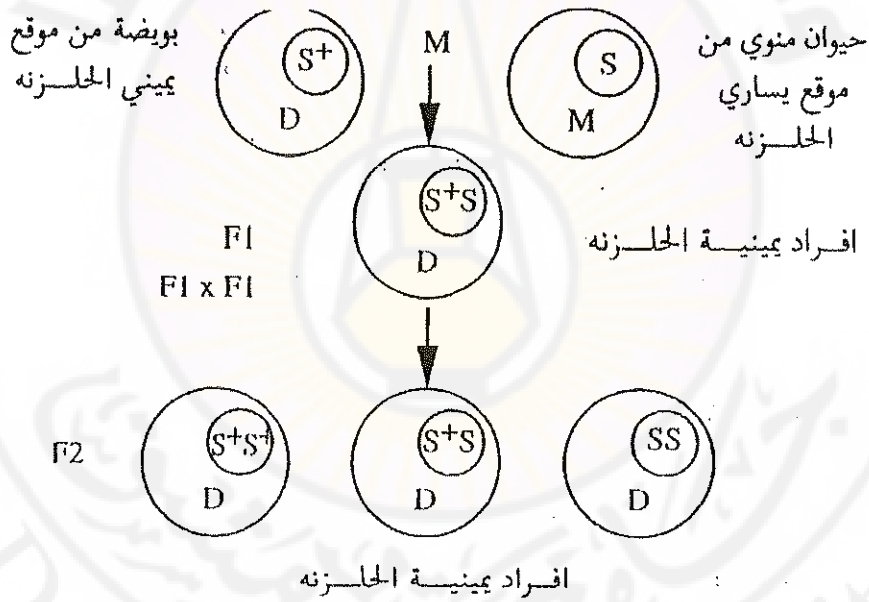
- في المثال الأخير (الحلزون ليمينيا) وجد بأنه ليس من الضروري وجود عناصر وراثية في السيتوبلازما لتفسير حالات الشذوذ الناتج عن تأثير الوراثة اللانوية، بل قد يعود لتأثير مورثات نووية أمية على سيتوبلازما البويضة، حيث إنه في الحلزون المائي ليمينيا من النوع *Limnace peregra* تسبب صفة الحلزنة مورثات نووية ويسود صنوي الحلزنة اليمينية على صنوي الحلزنة اليسارية.

وقد وجد أن اتجاه الحلزنة يخضع لتأثير الأم بغض النظر عن السيطرة، وهكذا تعطي الأم اليسارية الحلزنة نسلاً ذا صدفة يسارية الحلزنة حتى وإن كان الأب مسيطراً في صنوي الحلزنة وهذا يدل على أن صفة الحلزنة لا بد إلا وأن

يكون قد تم تحديدها مسبقاً في البويضة قبل الإخصاب (شكل 3-15)، وقد أطلق على مثل هذا التأثير (بسبق التعيين).

إن الدراسات السيتولوجية التي أجريت على مراحل الانقسام الجنينية في الحلزون لمينيا بينت، أن اتجاه الحلزونة يعتمد على ميل المغزل في الانقسام الجنيني الثاني.

فإذا كان اتجاه المغزل نحو اليسار كانت الحلزونة يسارية، أما إذا كان اتجاه المغزل نحو اليمين كانت الحلزونة يمينية وهذا بدوره يتعين عن طريق الأم وقبل الإخصاب.



الشكل (3-15)

تأثير السيتوبلازما (D) من اتجاه الحلزونة في القوقع ليمينيا بغض النظر عن النمط المورثي SS أو S^+S أو S^+S^+ .



الفصل السادس عشر

التوريث الصناعي (الصناعات الخضراء)

دلت الدراسات الجزيئية للصناعات بأن هناك مادة وراثية مؤلفة من (DNA) حلقي الشكل يكفي لتشفير أكثر من 120 بروتيناً مما يحمل على الظن بأن جنوم الصناعات أكبر من جنوم الميتوكوندري. كما وجد أن الصناعات تحمل أكثر من نسخة واحدة في جنومها مما يحمل على الظن على امكانية احتمال استمرارية انقسام الصناعات.

يتضاعف (DNA) الصناعات تضاعفاً مماثلاً لما يحدث عند تضاعف الميتوكوندري أو البلاسميدات أو (DNA) الصبغي. تحمل الصناعات ريبوسومات صغيرة الحجم مؤلفة من حمض نووي ريبوزي، تحتوي على أنزيمات بلمرة (RNA) وحمض نووي ناقل (t.RNA) خاصة بها، وتختلف عن مثيلاتها في النواة أو السيتوبلاسما.

لقد دلت الدراسات على امتلاك الصناعات لنظام متكامل خاص بصناعة البروتينات وتشفر معظم أنزيماته لجنومها، وتحتوي على ال (DNA) الذي تضم مورثات خاصة بالتركيب الضوئي، وكذلك مورثات مشفرة للحامض النووي الريبوزومي (r.RNA) الذي يدخل في بناء ريبوزوماتها، ومورثات مشفرة للحمض النووي الناقل (t.RNA) الخاصة بها.

1-16 اكتشاف حالات البرقشة :

1-1-16 البرقشة في نبات شب الليل:

من أهم الصفات الوراثية التي تعتمد في توريثها على نظام التوارث الصناعي هي صفة البرقشة في نبات شب الليل *Mirabilis Jalapa* حيث وجد طراز

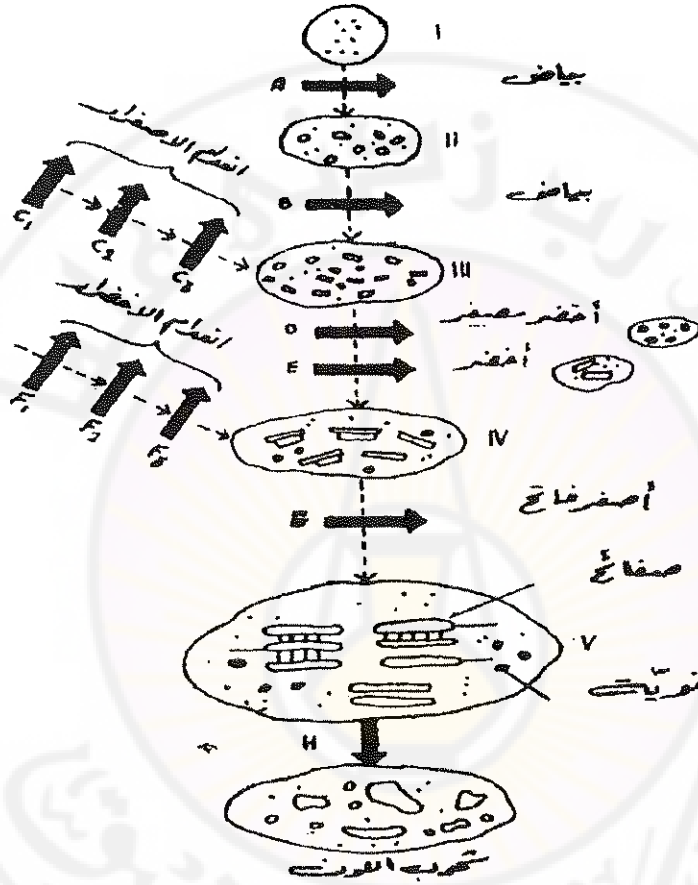
يكون مبرقش الأوراق تتوزع فيه الأوراق الخضراء والباهتة والبيضاء بصورة غير منتظمة وقد يشمل هذا التبرقش أفرعاً كاملة.

وعلى ما يبدو فإن الصانعات الخضراء تصاب بتبدلات وراثية مرتبطة بفقدان قدرتها على تشكل اليخضور، ومن ثم تنتقل هذه الصانعات الطافرة إلى الخلايا النباتية عن طريق الأم (السينوبلازما).

ومن المعروف أن كل خلية من خلايا أوراق النباتات الراقية تضم عشرات الصانعات الخضراء المختلفة الأشكال، حيث تكتسب يخضورها بفضل الضوء. ومع ذلك أثبتت الدراسات (خاصة في نبات الذرة) أن اليخضور وبالاتي نمو الصانعة، يخضع لإشراف مجموعة من المورثات النووية التي تعمل ضمن سلسلة متتالية (حوالي مائة مورثة)، حيث يؤثر كل منها على مرحلة معينة من مراحل تشكل اليخضور (شكل 1-16)، ويمكن اكتشاف معظم مورثات هذه السلسلة من خلال آثارها الطافرة. وبذلك فإن فقدان القدرة على تشكل اليخضور (بإشراف نووي) سيؤدي إلى ظهور الصانعات البيضاء (حتى وإن وجد الضوء) ضمن العديد من الصانعات الخضراء في الخلية الواحدة. وبانقسام مثل هذه الخلية ستتوزع الصانعات بنمطها إلى الخلايا النباتية الناتجة وبشكل عشوائي وهذا بدوره يقود إلى تشكيل أجزاء بيضاء وثائية خضراء وثالثة مبرقشة حسب مرور حازم الانقسام (شكل 16-2).

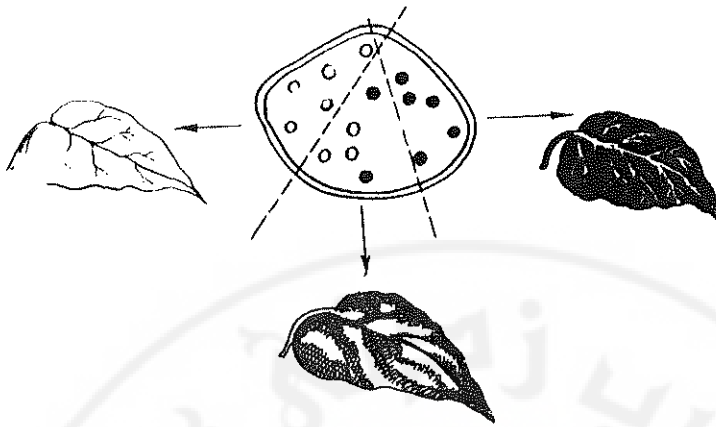
لقد تبين أن الأزهار الموجودة على الأفرع الخضراء تعطي بذوراً تنمو إلى نباتات خضراء، وتعطي الأزهار الموجودة على الأفرع البيضاء نباتات بيضاء، بينما تعطي الأزهار الموجودة على الأفرع المبرقشة ثلاثة طرازات من النباتات: خضراء وبيضاء ومبرقشة بنسب متغيرة (شكل 16-3).

إن وراثة هذه الألوان تتبع نوع الفرع الذي يعطي البذور دون أن يكون لحبوب اللقاح أهمية أو دور في توريث هذه الألوان، وتعد هذه النتائج دليلاً قاطعاً على دور التوريث اللانووي في إظهار و توريث بعض الصفات.



الشكل (1-16)

مخطط يوضح التوجيه الوراثي لتركيب اليخضور: من (V-I) مراحل تطور الصانعة الخضراء الطبيعية. من (G-A) سلاسل المورثات التي تؤدي إلى تطور الصانعة الخضراء. تشير الأسهم إلى وقف تفاعل التطور، H- هي المورثة اللازمة لوجود الصانعات الخضراء الطبيعية.



الشكل (2-16)

توزيع الخلايا الحاملة أو غير الحاملة للصانعات الخضراء لدى انقسام الخلية النباتية.

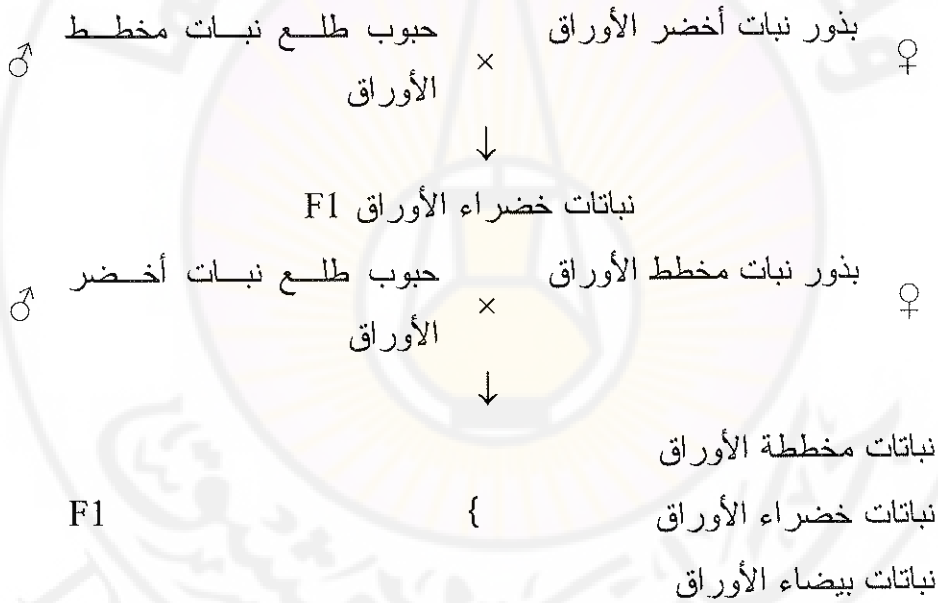


الشكل (3-16)

توريث البرقشة عن طريق الأم في شب الليل *Mirabilis jalapa* في عداد النباتات المؤنثة (الأم) أخذت : 1- ذات أوراق خضراء، 2- ذات أوراق مبرقشة، 3- ذات أوراق بيضاء.

16-1-2 وراثة الأوراق المخططة في الذرة :

توجد في الذرة سلالة ذات أوراق تتميز بخطوط صفراء و بيضاء، وقد تبين أنه بتلقيح نباتات من سلالة خضراء الأوراق بحبات طلع من سلالة مخططة الأوراق، فإن أفراد الجيل الأول تكون جميعها خضراء تبعاً للون النبات الأم. ولكن بتلقيح نبات مخطط الأوراق بحبات طلع من نبات أخضر الأوراق، فإن أفراد الجيل الأول الناتجة كانت من ثلاثة طرازات: خضراء الأوراق، ومخططة، وبيضاء (تموت خلال فترة قصيرة)، ويلاحظ بأن نظام التخطيط يتبع النبات الأم كما في المخطط الآتي:



16-2 العلاقة النووية السيتوبلاسمية في توريث البرقشة :

لقد تبين أن خصائص الصانعات تقع تحت إشراف مورثات نووية تؤثر بشكل أو بآخر عليها. ومن الإثباتات المباشرة لهذه العلاقة تلك التي لوحظت لدى

التهجينات المتبادلة بين الأنواع المختلفة لجنس الأوثيرا *Oenothera*، وخاصة *Oe. hookeri* و *Oe. Iamarchiana*. فقد أشارت الدراسات إلى أن النوع *Oe. Iamarchiana* يتمثل بوجود ظاهرة عدم تجانس الجنوم Genome المورثي، وبشكل آخر تحوي خلاياه جنومين مورثيين مختلفين الأول يسمى *Velans* والثاني *gaudens*.

إن تلاقي حبة طلع تحمل أحد الجنومين المذكورين مع بويضة تحمل نفس هذا الجنوم سيؤدي إلى انعدام تشكل البويضة الملقحة لوجود مورثات متتحية مميتة تؤثر في حالة عدم التجانس، وبالعكس ستنمو البويضة الملقحة لدى تلاقي حبات طلع مع بويضات من جنومين مختلفين كما هو واضح في الجدول الآتي :

نتائج التهجين الذاتي أو بين أفراد من النوع *Oe. Iamarchiana* مع احتمالات تشكل وعدم تشكل البيوض الملقحة

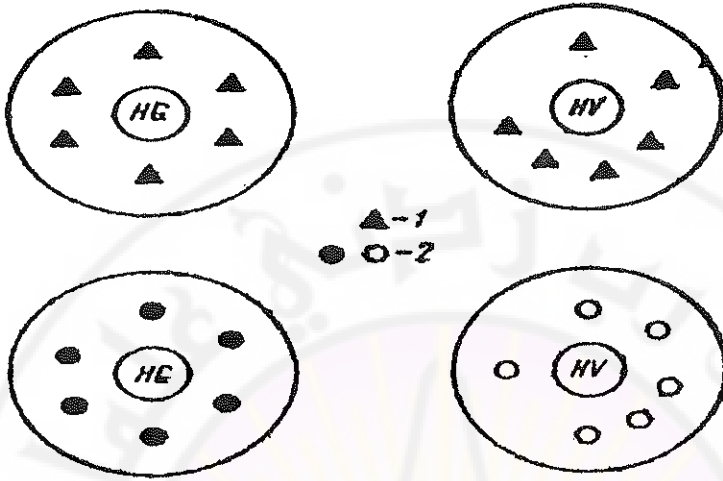
→ حب طلع / بويضات ↓	الجنوم المورثي Gaudens	الجنوم المورثي Velans
Gaudens	يموت G + G	يعيش V + G
Velans	يعيش V + G	يموت V+V

إذا علمنا أن النوع *Oe. hookeri* لا يحوي سوى جنوم مورثي واحد وهو *hookeri*، فإن نتائج التهجين العكوس بين النوعين *Oe. Iamarchiana* و *Oe. hookeri* من جهة، وظهور الصانعات وأنماطها الشكلية من جهة أخرى توضحه معطيات الجدول الآتي :

طبيعة التهجين (الآباء)	الأنسال الناتجة		
	الجنوم المورثي (Genome)	مصدر الصانعات	النمط الشكلي للصانعات وللنبات
o.l. ذكور × o.h. إناث (1)	Hook+gau	معظمها من o.h.	خضراء
o.l. ذكور × o.h. إناث (2)	Hook+vel	معظمها من o.h.	خضراء
o.h. ذكور × o.l. إناث (3)	Hook+gau	معظمها من o.l.	خضراء
o.h. ذكور × o.l. إناث (4)	Hook+vel	معظمها من o.l.	صفراء

من الجدول السابق يبدو واضحاً أن الصانعات الواردة إلى الأنسال من سيتوبلازما الأم المؤنثة والمتمثلة بالنوع *oe. hookeri* (الهجنتان 1,2) ستكون خضراء دوماً، أما الصانعات الواردة إلى الأنسال من سيتوبلازما الأم المتمثلة بالنوع *Oe. lamarchiana* (الهجنتان 3,4) فستكون خضراء بوجود الجنوم المورثي *gaudens* وصفراء بوجود الجنوم المورثي *velans*، وهذا

دليل واضح على تأثير مورثات النواة (الجنوم) على طبيعة توريث الصانعات (شكل 4-16).



الشكل (4-16)

تأثير الجنوم النووي على لون الصانعات لدى تهجين الأنواع المختلفة من الأنثريا:

G- جنوم نووي *gaudens*

1- صانعات *Oe.hookeri*

V- جنوم نووي *velans*

2- صانعات *Oe.lamarchiana*

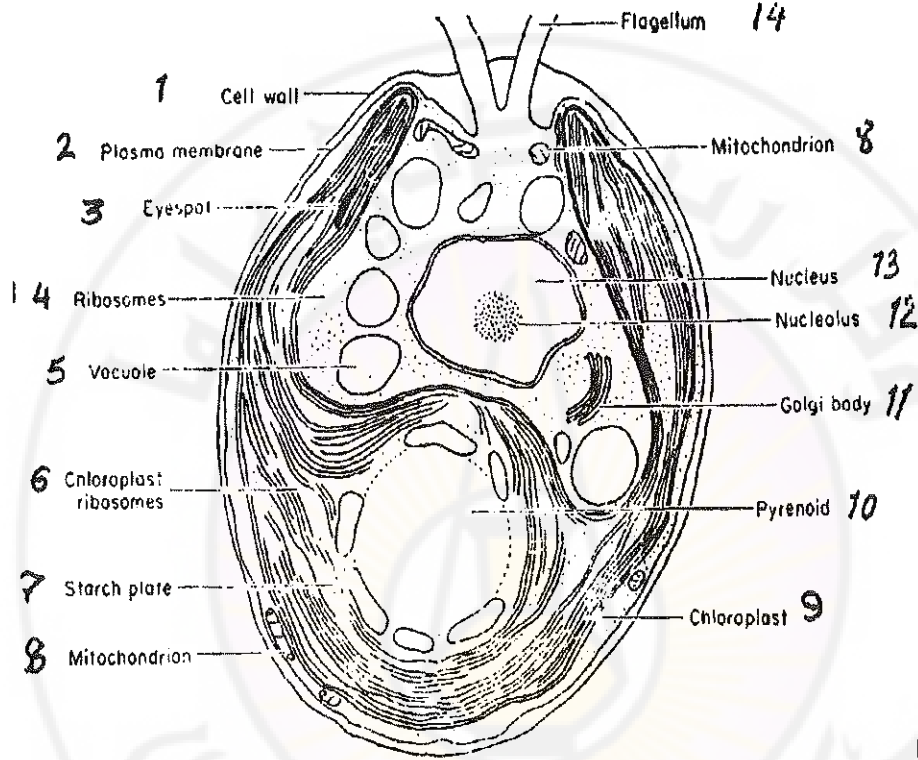
H- جنوم نووي *hookeri*

3-16 التوريث الصناعي في الكلاميدوموناس :

لقد حققت الدراسات المنجزة في الأعوام الأخيرة على طحالب كلاميدوموناس *chlamydomonas* الخضراء نتائج مثيرة في مجال الوراثة خارج النووية، وشكلت أساس التصورات الحديثة عن الجهاز الوراثي للصانعات الخضراء، وتوجت برسم خارطة صبغي الصانعة الخضراء الموجودة في هذا الطحلب.

16-3-1 حلقة حياة الطحلب :

يبدو طحلب الكلاميدوموناس كنبات وحيد الخلية يتحرك بسوطين رأسيين ويضم صانعة خضراء ونواة وفجوات (شكل 5-16).



الشكل (5-16)

مرتسم تخطيطي لطحلب الكلاميدوموناس: 1- غلاف الخلية، 2- الغشاء السيتوبلازمي، 3- بؤرة البصر، 4- الجسيمات الريبية، 5- فجوة، 6- جسيمات ريبية داخل الصانعات الخضراء، 7- نشاء، 8- جسم كوندري، 9- صانعة خضراء، 10- بيرينويد، 11- جسيم غولجي، 12- نوية، 13- نواة، 14- سوط.

وتعرف فيه سلسلة من المورثات الصبغية المدروسة جيداً. يتكاثر الطحلب لا جنسياً بالانقسام وجنسياً باتحاد نمطين من الخلايا (+، -) يختلفان فيزيولوجياً ويتشابهان مورفولوجياً ، بينما لا يتحقق التزاوج (+،+) أو (-،-). أما البيضة الملقحة فتدخل بالانقسام المنصف لتعطي أربع خلايا اثنتان منها من النمط المؤنث (+) واثنتان من النمط المذكر (-)، وهذا يسمح بالافتراض بأن البيضة الملقحة تحمل شفعاً من المورثات المسؤولة عن تحديد الجنس يمكن أن يرمز له بـ met^+ ، met^- وبذلك يبدو الجنس كصفة محددة بصنوين مختلفين لمورثة واحدة.

16-3-2 الطحلب والستربتومايسين :

لدى التأثير على طحلب كلاميدوموناس بمحلول المضاد الحيوي المعروف بالستربتومايسين Streptomycin لوحظ ظهور سلالات طافرة غير حساسة تجاه التراكيز المختلفة لهذا المحلول. وأشارت الدراسات التفصيلية إلى أن صفة عدم التحسس أو الثبات تجاه التراكيز المنخفضة (100 ميكروغرام/مل) تقع تحت إشراف المورثات الصبغية وتخضع للقوانين المندلية، أما صفة الثبات تجاه التراكيز المرتفعة (500 ميكروغرام/مل) فإنها تخضع لمراقبة العوامل خارج النواة وتتوارث عن طريق السلالة المؤنثة فقط. ويرمز عادة إلى السلالة الحساسة أو غير الطافرة للستربتومايسين بـ (sst) وإلى الطفرة الصبغية التي تبدو غير حساسة بـ (sr-100) وللطفرة اللاصبغية غير الحساسة أيضاً بـ (sr-500).

ولإثبات مدى ارتباط الطفرة (sr-500) بالعوامل السيتوبلاسمية من جهة وانتقالها عن طريق السلالة المؤنثة من جهة أخرى أجريت هجونتان متعاكستان:

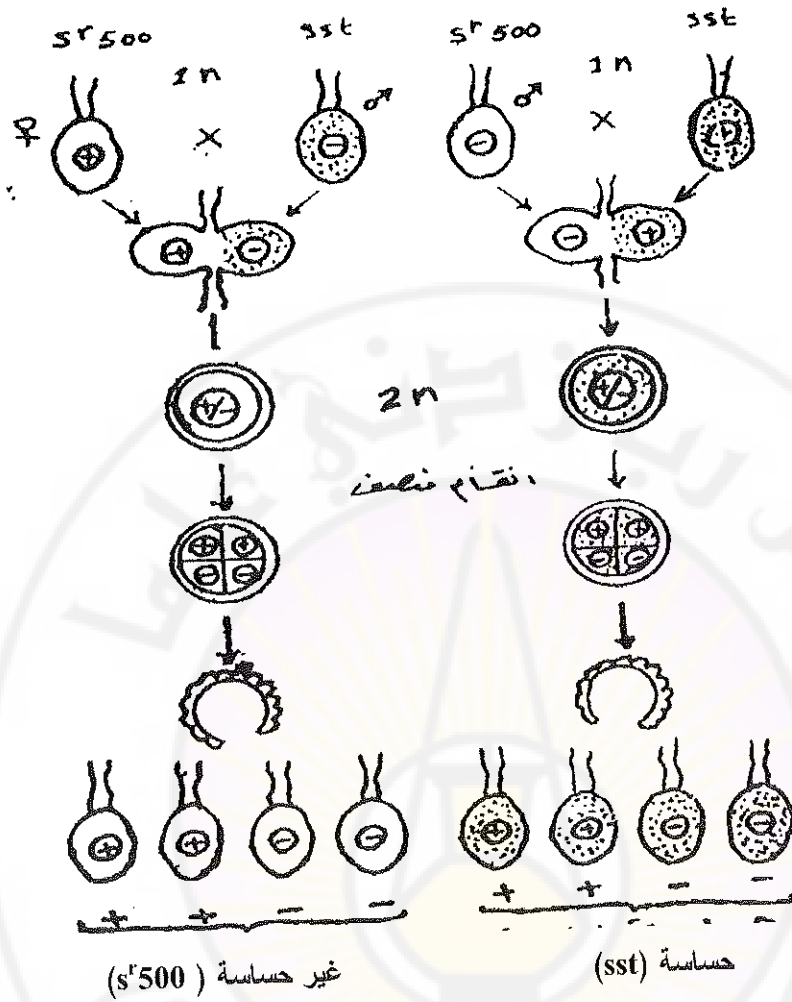
الأولى بين خلايا مؤنثة (^{+}met) من النمط الطافر (sr-500) مع خلايا مذكورة (^{-}met) من النمط البري (sst) فأعطت خلايا من النمط (sr-500) فقط أي جميعها غير حساسة تجاه الستربتومايسين. والهجونة الثانية تحققت بين خلايا مؤنثة من النمط البري (sst) مع خلايا مذكورة من النمط الطافر (^{-}sr -500) فأعطت خلايا من النمط (sst) فقط أي أن جميعها حساسة للستربتومايسين (شكل 16-6).

هذه التجارب تثبت بشكل قاطع أن توريث صفة عدم التحسس (sr-500) يتحقق عن طريق الأم (توريث وحيد الجانب) وأن الشفع المورثي المسؤول عن تحديد الجنس يعطي في كلتا الهجونتين انفصلاً مندلياً بنسبة ($met2^{-} : met2^{+}$) أي أن هذا الشفع يخضع لإشراف المورثات الصبغية.

وقد أظهرت الباحثة ساجر Sager عام 1962 أن الستربتومايسين يؤدي إلى ظهور طفرات لا نووية تحصل باتجاهات مختلفة تماماً إلى جانب طفرة عدم التحسس تجاه هذه المادة ومنها مثلاً الثبات نحو الحرارة المرتفعة، فقدان القدرة على التركيب الضوئي، التطلب إلى حمض الخل وغيرها من الطفرات التي تنتمي إلى الأكسوتروف. وتعرف في طحلب الكلاميدوموناس حوالي (40) طفرة لا نووية.

16-3-3 الوراثة ثنائية الجانب :

يمكن تفسير انتقال المورثات الصانعية إلى الأجيال عن طريق الخلية المؤنثة من النمط (+) فقط، حيث إن جميع المورثات الصانعية الواردة إلى البيضة الملقحة عن طريق الخلية المذكورة من النمط (-) تضمحل وتزول بداخلها بطريقة ما، وبالتالي لا تلاحظ هذه المورثات الأبوية في الخلايا البنات الأربع المتشكلة إثر الانقسام المنصف.



الشكل (6-16)

توريث صفة عدم التحسس أو الثبات (الطافرة) تجاه الستربتومييسين في طحلب
كلاميدوموناس.

ومع ذلك فقد حصل في حالات نادرة (أقل من 1%) أن تلقت البيضة الملقحة
في الكلاميدوموناس مورثات صانعية من كلا الأبوين (تورث ثنائي الجانب)

حيث أعطي لها اسم الببيضة الملقحة الاستثنائية Exceptional zygote كما سميت أيضاً بالببيضة غير المتجانسة سيتوبلاسمياً Cytoheterozygote واختصاراً Cytohetes، أي أن مصدر العناصر السيتوبلاسمية عندها من الأم والأب معاً.

إن الحصول على طفرات المورثات اللانوية تجريبياً بمساعدة الستربتومايسين، ووجود حالة التوريث ثنائي الجانب أو الجنس لمثل هذه المورثات بفضل تشكيل البيوض الملقحة الاستثنائية، وسعت إمكانيات دراسة الوراثة اللانوية بشكل معمق، وأسهمت في إلقاء الضوء على كثير من التساؤلات المطروحة حول طبيعة هذا التوريث وماهيته.

وعلى ما يبدو فإن الأعراس المؤنثة تحوي مواد خاصة تحول دون إظهار عمل حاملات الوراثة اللانوية الواردة عن طريق سيتوبلاسما الأعراس المذكرة إلى الببيضة الملقحة، وهذا هو سبب حدوث التوريث وحيد الجانب عن طريق الأم فقط.

وقد أوضحت الباحثة ساجر Sager عام 1968 أن حاملات الوراثة اللانوية الواردة من سيتوبلاسما الأعراس تحد من نشاط المواد الأنثوية في الببيضة الملقحة الاستثنائية لدى الوراثة ثنائية الجانب. إضافة إلى ذلك فقد أكدت التجارب أن تعريض الأعراس المؤنثة قبل إلحاقها للأشعة فوق البنفسجية يؤدي إلى تحطيم المواد الخاصة، وبالتالي يحفز تكاثر حاملات الوراثة اللانوية المذكرة والمؤنثة على حد سواء في الببيضة الملقحة. والأكثر من ذلك فإن زيادة الجرعة الإشعاعية عن الكمية المحددة لا يقود إلى تثبيط المواد المعرقة فحسب، وإنما يحد من نشاط حاملات الوراثة اللانوية المؤنثة نفسها، الأمر الذي يقود إلى وراثة لا نوية أحادية الجانب المذكر فقط.

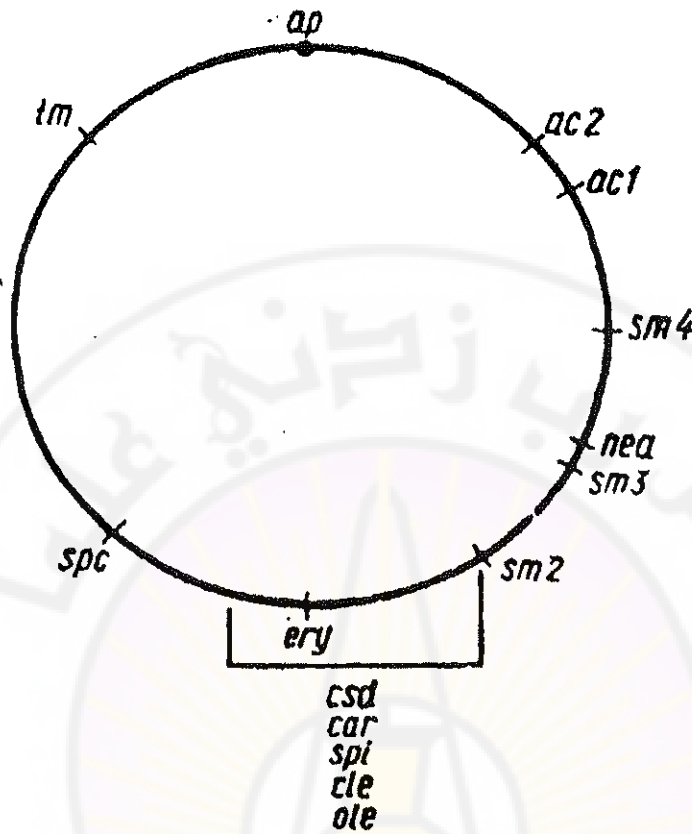
16-3-4 الخارطة الصبغية للصناعات الخضراء في الطحلب :

لقد أشارت دراسات أنسال البيوض الملقحة الاستثنائية Cytohete إلى أن جميع المورثات الصناعية للكلاميدوموناس تؤلف مجموعة ارتباطية واحدة تبدو بحالة مضاعفة (Diploid)(2n).

ويتحقق انفصال المورثات الأبوية بواسطة العبور الميتوزي وذلك في مرحلة "الصبغيات" chromatids الأربعة التي يرتبط فيها كل صبيغين بالجزء المركزي.

ومثل هذا العبور يشبه إلى حد كبير ذاك الذي يحصل في ذبابة الخل والذرة والأسبرجيلوس وغيرها.

إن تواتر Frequency العبور بين كل مورثتين صانعتين يبدو مميزاً لهما، ويتحقق بشكل ثابت دوماً، لكنه يبدو مختلفاً بالنسبة للأشفاغ المورثية الأخرى. وبتحديد تواتر عودة الالتقاء أو التآشيب Recombination للمورثات الصناعية بين الجزئ المركزي وبعضها بعضاً، تمكن الباحثون من رسم الخارطة العبورية للمجموعة الارتباطية العائدة للصناعة الخضراء في الكلاميدوموناس والموضحة في (شكل 16-7).



الشكل (7-16)

الخارطة الوراثية لصبغي الصانعة الخضراء في طحلب الكلاميدوموناس (حسب ساجر).
المورثات الموضوعة تحت الدائرة بالقرب من المورثة ery غير معروفة الترتيب.

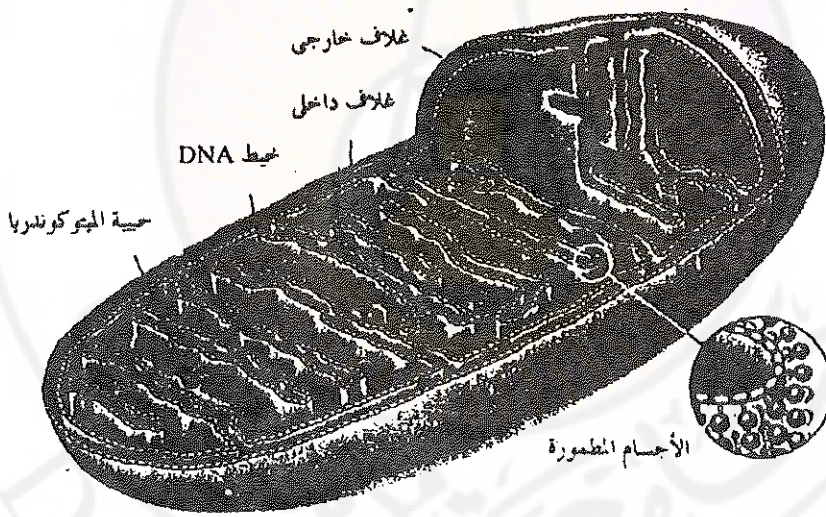
من الشكل السابق يبدو واضحاً أن للخارطة الصبغية في الكلاميدوموناس شكلاً حلقياً يذكرنا إلى حد كبير بصبغيات الجراثيم. وهذه النتائج التي تحققت بالطرق الوراثية تسمح بالافتراض بوجود شفع واحد من الصبغيات المتقابلة ضمن الصانعة الخضراء الوحيدة الموجودة في الكلاميدوموناس، ومن المحتمل أن كل صبغي مكون من جزيئة حلقية واحدة من الـ (DNA) كما هو في الجراثيم. ومع

ذلك لم يتمكن الباحثون حتى الآن من مشاهدة وتمييز هذا الصبغي بشكل ملموس تحت المجهر، على الرغم من اكتشاف جسيمين ضمن الصانعة الخضراء يتلونان بالأحمر المميز لتفاعل فولكن الخاص بكشف الـ (DNA). كما تمكن فريق من العلماء من عزل جزيئة الـ (DNA) الحلزونية بالطرق البيوكيميائية من صانعة الكلاميدوموناس، وبدأت مشابهة من حيث بنيتها وتركيبها الكيميائي للصبغي الجرثومي

الفصل السابع عشر

وراثة الجسيمات الكوندرية في الفطريات والنباتات الراقية

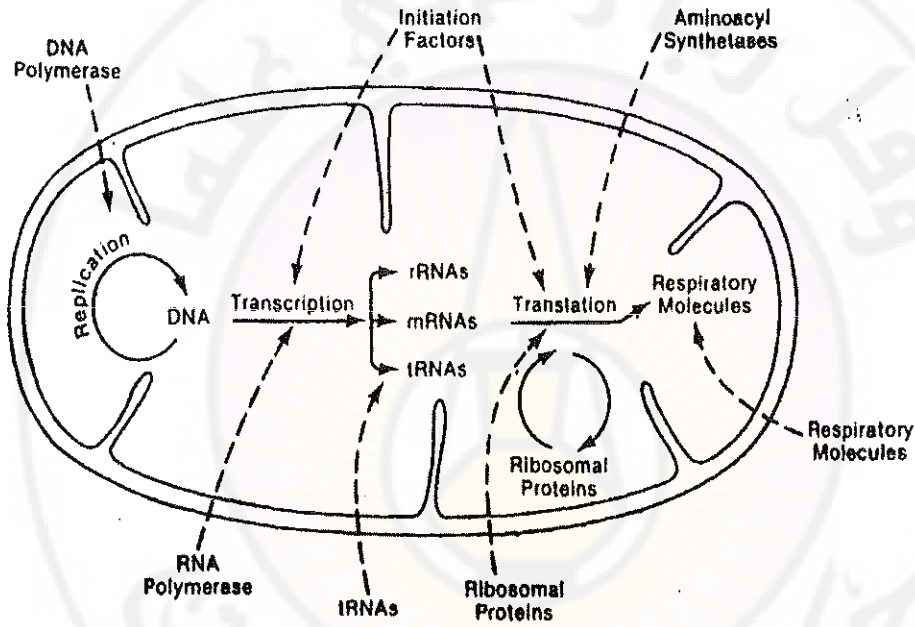
يبدو الكونديريوم كمتعضية سيتوبلاسمية ذات أشكال مختلفة ومكونة من غشاء خارجي متواصل أملس، ومن غشاء داخلي يعطي ثنيات إصبعية الشكل باتجاه المركز (1-17). وعلى ما يبدو فإن الغشاء الخارجي يشرف على النفوذية، أما الغشاء الداخلي مع ثنياته والجزئيات العنصرية المحمولة عليه، فإنه يحوي كمية كبيرة من الأنزيمات التنفسية غير المنحلة التي تقدم القدرة اللازمة للفاعليات المختلفة للخلية. وتشير الأبحاث إلى أن الجسيمات الكوندرية تتكاثر بطريقة الانقسام في كثير من الحالات (D. Luck 1963).



الشكل (1-17)

ميتوكوندريا فردية يظهر فيه الغلاف الخارجي المستمر الأملس والغلاف الداخلي غير المستمر والملفّف مكوناً غلاف مزدوج يسمى كريستا cristae.

كما كشف النقاب عن وجود الـ (DNA) في الميتوكوندري (M. Cheveremont 1963, Schats 1964) حيث يبدو مكوناً من جزيئات ثنائية الخيط وحلقية الشكل كما هي الحال في صبغيات الجراثيم والفيروسات (1957 Westerholme)، وفيه تجرى العمليات الوراثية المختلفة (الشكل 2-17).



الشكل (2-17)

التفاعلات الوراثية التي تجري داخل الميتوكوندريا وعلاقتها مع عمل المورثات النووية من خارجه.

وتمتلك الميتوكوندري نظام توريث مؤلف من (DNA) حلقي حجمه بين (17000-50000) شفع نيكليوتيدي يختلف في كثافته عن المادة الوراثية

الصبغية. كما يحتوي جنوم الميتوكوندريا على نسبة عالية من الأشفاق G-C تصل إلى 40%.

يتضاعف (DNA) الميتوكوندري بشكل مستقل تماماً عن الـ (DNA) الصبغي، إذ قد تتضاعف الميتوكوندري في الخلايا غير المنقسمة، مما يعطي انطباعاً بأنها تمتلك نظاماً إنزيمياً خاصاً بها للتضاعف.

وعلى الرغم من الحجم الكبير لجنوم الميتوكوندري إلا أنه لا يعرف من مورثاته إلا القليل. كما أنه لا يشفر إلا لعدد قليل من البروتينات لا تتضمن أنزيمات تضاعف الميتوكوندري والتي يعتقد أنها تشفر أصلاً من مورثات صبغية.

إن عدم وجود مورثات وظيفية كثيرة في جنوم الميتوكوندري يجعل من المحير تفسير الحجم الكبير لنظامه الوراثي. أما حجم الميتوكوندري نفسه، فإنه يساوي تقريباً حجم الجرثوم ويوجد في الخلايا ذات النوى الحقيقية.

17-1 الوراثة في خميرة البيرة :

لقد تمت معظم الأبحاث التفصيلية للمورثات السيتوبلاسمية المتوضعة في الميتوكوندري على خميرة الخبز أو خميرة البيرة *Saccharomyces cervisiae* من الفطريات الزقية العارية *Gymnoascomycete*.

يقع في خلايا الخميرة من 10-20% من (DNA) الخلوي في ميتوكوندريا فردية. هذا الـ (DNA) له خصائص تختلف عن (DNA) النواة في الكثافة، وفي نسبة أشفاق الأسس GC, AT. وقد أظهرت إحدى الدراسات على الخميرة أن كثافة (DNA) الموجود في الميتوكوندري تصل إلى 1.683 جرام/مل، ويحتوي على نسبة 21% من أسس (GC) بينما تصل كثافة (DNA) النواة

إلى 10699 جرام/مل ويحتوي على أسس (GC)، بنسبة 40%.

17-1-1 حلقة حياة الخميرة :

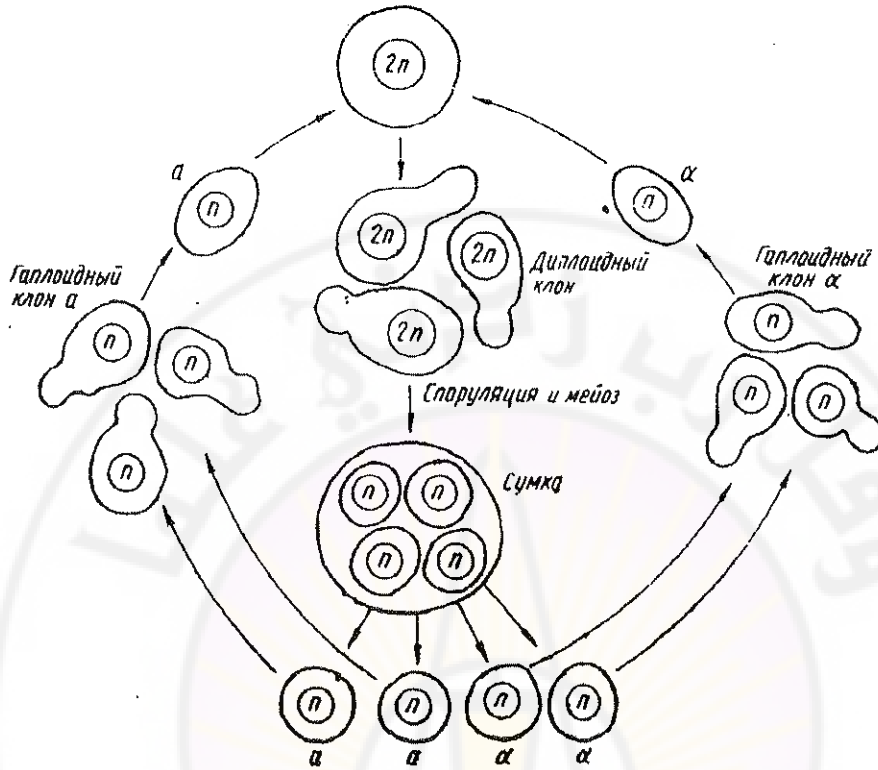
نميز نمطين من الخلايا الجنسية أحادية الصيغة الصبغية، وهما (a و α) يعطيان باندماجهما البيضة الملقحة ($2n$) التي تدخل بانقسامات خيطية لتشكل سلالة من الخلايا المضاعفة الصيغة الصبغية. وبوجود مؤثرات خارجية محددة تدخل هذه الخلايا بالانقسام المنصف لتعطي رباعيات الأبواغ الأحادية من الشكل، $a : 2\alpha$.

إن كل بوغة هي بداية لسلالة منصفة جديدة تعيد حلقة الحياة إلى أولها (شكل 17-3).

17-1-2 المستعمرات الصغيرة وتوارثها :

لقد عرفت في خميرة الخبز العديد من المورثات الصبغية النووية التي تتوارث وفقاً للمبادئ المنديلية حسب النسبة ($2:2$) وذلك بطريقة مماثلة لما هو معروف في الكلاميدوموناس و النيروسبورا. إضافة إلى ذلك اكتشفت بعض الصفات التي لا تتوارث بمثل هذه الآلية التقليدية. وهكذا فإنه بزراعة الخميرة على الأغار تتشكل بعض المستعمرات بصورة طوعية وبنسبة قليلة لا تتجاوز 1%.

وقد انتشر اسم Petite (أي صغيرة بالفرنسية) على هذه المستعمرات الطافرة مقارنة مع المستعمرات العادية للنمط البري. وبالمقابل تمكن الباحثون بالطرق الصناعية من زيادة نسبة ظهور هذه المستعمرات بمعالجة الخلايا العادية بالأشعة فوق البنفسجية أو ببعض المواد الكيميائية وبخاصة الصبغ الأكرديني المسمى أوفلافين Eufavin،



الشكل (3-17)

حلقة حياة خميرة الخبز.

وعلى ما يبدو فإن صغر هذه المستعمرات يرجع إلى عدم تمكن خلاياها من النمو (مقارنة مع خلايا المستعمرات العادية غير الطافرة) لأنها خالية من بعض الأنزيمات التنفسية مثل سوكسين ديهيدروجيناز، سيتوكروموكسيداز، ايندوفينول كسيداز وغيرها.. ونظراً لتواجد هذه الأنزيمات بكثرة في الميتوكوندريوم فقد افترض في البداية أن خلايا المستعمرات الصغيرة Petite لا تحتوي الجسيمات الكوندرية مطلقاً، لكنه تبين فيما بعد أن هذه الخلايا تضم ميتوكوندريات مشوهة أو خاملة وراثياً.

لقد أجرى افروسي Ephrussi تهجيناً لخلية من مستعمرة صغيرة مع خلية من مستعمرة عادية، واتبعها بسلسلة تهجينات تحليلية (اختبارية) غير محدودة العدد فكانت النتائج كما يلي:

خلية من مستعمرة عادية	×	خلية مستعمرة صغيرة
↪	↓	
خلايا عادية فقط	×	صغيرة
↪	↓	
عادية فقط	×	صغيرة
↪	↓	
عادية فقط	×	صغيرة
↪	↓	
عادية فقط		

و كما هو واضح فان جميع نتائج التهجينات هي مستعمرات عادية أي لم يتحقق الانفصال المنديلي المعروف في الهجونة التحليلية حسب النسبة (1 : 1)، وبذلك يمكن التفكير بوجود جانب سيتو بلاسمي، وبشكل أدق وحسب أفروسي وجود عامل وراثي في الصبغيات النووية للخلايا من المستعمرة الصغيرة يشترط غياب الأنزيمات التنفسية من الميتوكوندري في السيتوبلازما.

لقد جاء دعم هذه النتيجة بالدراسة التجريبية الآتية: جرى تهجين أبوين الأول يتميز بخلية أحادية الصيغة من المستعمرة الصغيرة معلّمة (موسومة) marked بمورثة نووية T، والثاني يتميز بخلية عادية معلّمة بالمورثة t.

بعد ذلك عرضت البيضة الملقحة إلى (جراحة) دقيقة بالوسائل التشريحية تحت المجهرية إلى درجة انفصلت فيها النوى الأبوية ضمن السيتوبلاسما المختلطة. إن هذه البيضة أعطت أربعة أنماط من السلالات وهي:

- سلالة تتميز بخصائص المستعمرة الصغيرة وتحمل المورثة t .
- سلالة تتميز بخصائص المستعمرة العادية وتحمل المورثة t .
- سلالة تتميز بخصائص المستعمرة العادية وتحمل المورثة T .
- سلالة تتميز بخصائص المستعمرة الصغيرة وتحمل المورثة T .

من هذه النتائج يبدو واضحاً أن المورثة t التي علمت بها نواة خلية الأب الأول الفاقدة للأنزيمات التنفسية قد دخلت بالطرق الصناعية إلى خلية صغيرة فاقدة للأنزيمات وإلى خلية عادية محتوية على الأنزيمات بآن واحد (السلالتان 1,2)، وكذلك الحال بالنسبة للمورثة T التي علمت بها نواة الأب الثاني العادية الحاملة للأنزيمات التنفسية دخلت بآن واحد أيضاً إلى خلية صغيرة وأخرى عادية (السلالتان 3,4). وهذا يدل على أن صفة فقدان ووجود الأنزيمات التنفسية يرتبط بالسيتوبلاسما ولا علاقة له بالنواة (شكل 17-4).

وبما أن الأنزيمات التنفسية تخنفي من خلايا المستعمرات الصغيرة وتوجد ضمن ميتوكوندريات خلايا المستعمرات العادية، فقد افترض (وبشكل مؤكد) أن خلايا المستعمرات الصغيرة تورث ميتوكوندري مشوه يحمل (DNA) غير طبيعي، ويتمثل بزيادة ملموسة في كمية أشفاح أدينين - ثيمين (A-T)، والذي يقود إلى صعوبة تحديد شفرة وراثية معلومة خلافاً لخلايا المستعمرات العادية. من ذلك يبدو أن العامل الوراثي المسؤول عن ظهور المستعمرات الصغيرة موجود فعلاً في الميتوكوندري أي في السيتوبلاسما. وعلى ضوء هذا الافتراض نوضح فيما يأتي الملاحظتين الآتيتين بخصوص الملابسات حول توريث المستعمرات:

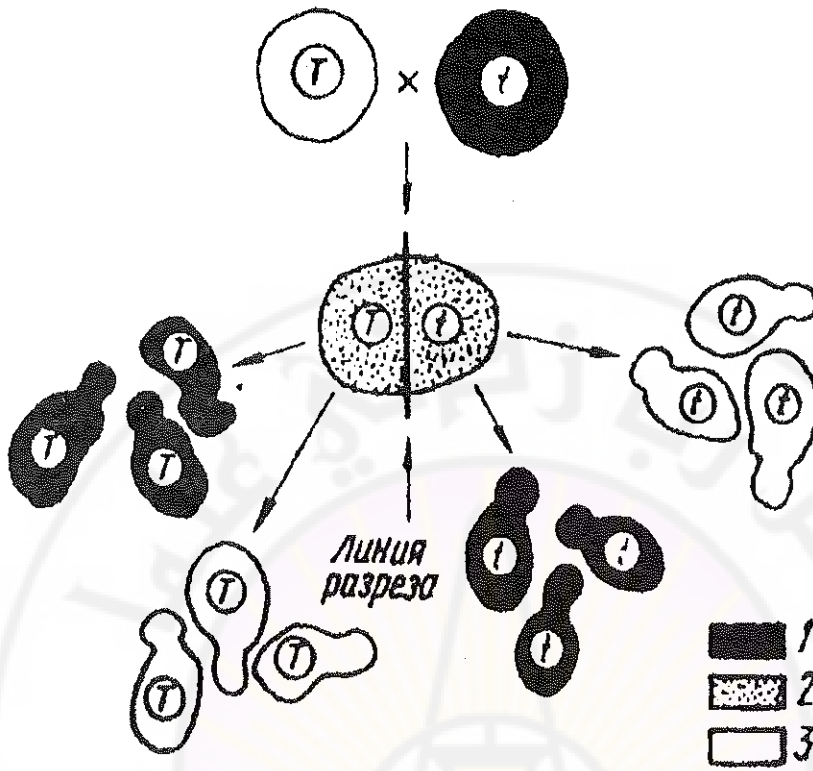
- إن استمرارية ظهور المستعمرات العادية خلال سلسلة تهجينات أفروسي التحليلية الواردة في المخطط السابق، واختفاء المستعمرات الصغيرة يفسر بوجود ميتوكوندريات عادية ومشوهة في البيضة الملقحة، وبالتالي ستتكاثر الميتوكوندريات العادية بشكل أسرع من المشوهة التي تميل تدريجياً إلى الزوال.

- فيما يخص تجارب (جراحة) البيضة الملقحة يمكن تفسيرها بالوجود الصدفي للميتوكوندريات الطبيعية أو المشوهة كل على حدة، أو بوجود مزيج الاثنين معاً في أحد جزئي البيضة الملقحة المجروحة، وهكذا تظهر المستعمرات الصغيرة بوجود الميتوكوندريات المشوهة، في حين تظهر المستعمرات العادية بوجود الميتوكوندريات الطبيعية أو بوجود النمطين معاً.

17-1-3 الصبغي الحلقي في الميتوكوندريوم :

لقد تبين من الدراسات المتنوعة وجود عدة أنماط من الطفرة Petite تنشأ نتيجة فقدان كامل (DNA) الميتوكوندري، أو فقدان قطع كبيرة منه بسبب النقص أو التكرار. إلى جانب ذلك فقد وصف الباحثون مؤخراً طفرات نقطية أو مورثية عرفت باسم (mit^-) تحث على تحقيق تبدلات نوعية في بروتينات الغشاء، وتؤدي إلى تثبيط نشاط بعض المكونات داخله مثل السيتوكرومات a و b (شكل 17-5).

وقد رسمت مثل هذه الطفرات النقطية في أماكن متخصصة من (DNA) الميتوكوندري.



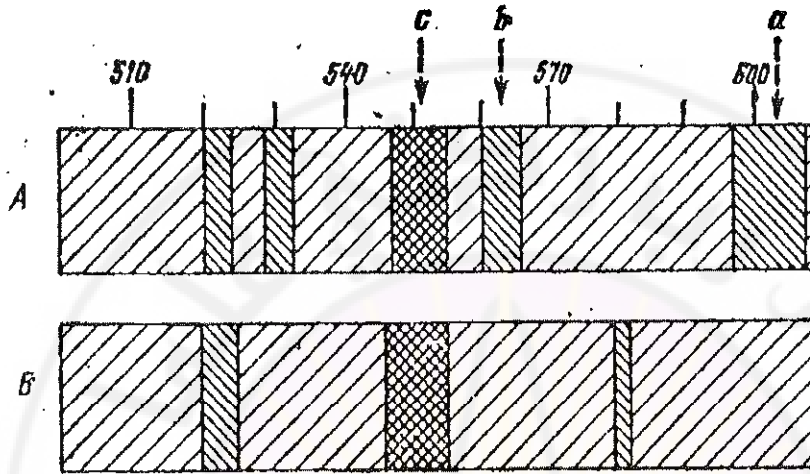
الشكل (4-17)

جرح البيضة الملقحة بهدف الحصول على خلايا الخميرة التي تكون سيتوبلازماها من كلا الأبوين ونواتها من أحدهما فقط (أفروسي) t, T مورثات صبغية معلمة.

1- سيتوبلازما مع أنزيمات تنفسية، 2- سيتوبلازما هجينة، 3- سيتوبلازما بدون أنزيمات تنفسية.

لقد اكتشفت في (DNA) الميتوكوندري إضافة إلى $Petite$ و mit^- بضع مورثات تحدد صفة تحسس وعدم تحسس الخلايا تجاه المضادات الحيوية، مثل الكلورامفينيكول وايرتيرومايسين وغيرها من المورثات التي تتربط وتحقق عودة النقاء أو تأشيب $Recombination$ ، وتنتقل بالطريق السيتوبلازمي، وقد

تبين بشكل قاطع أن التأشيب بين هذه المورثات غير مرتبط مع انقسام نواة الخلية.



الشكل (5-17)

طيف البروتينات السيتوكرومية في الخميرة الطبيعية (A) والصغيرة (B). في الخميرة الصغيرة تختفي العصابات الموافقة للسيتوكروم a و b. تشير الأرقام العليا إلى طول الموجات (نانو متر) والتي جرى القياس بواسطتها.

ومن دراسة تواتر التأشيب جرت محاولات جادة لتصميم خارطة وراثية لـ (DNA) الميتوكوندري، وتبين فعلاً أن المورثات تتوضع ضمن حلقة جزيئية واحدة من الـ (DNA) تشكل بحق صبغي الميتوكوندري (شكل 6-17).

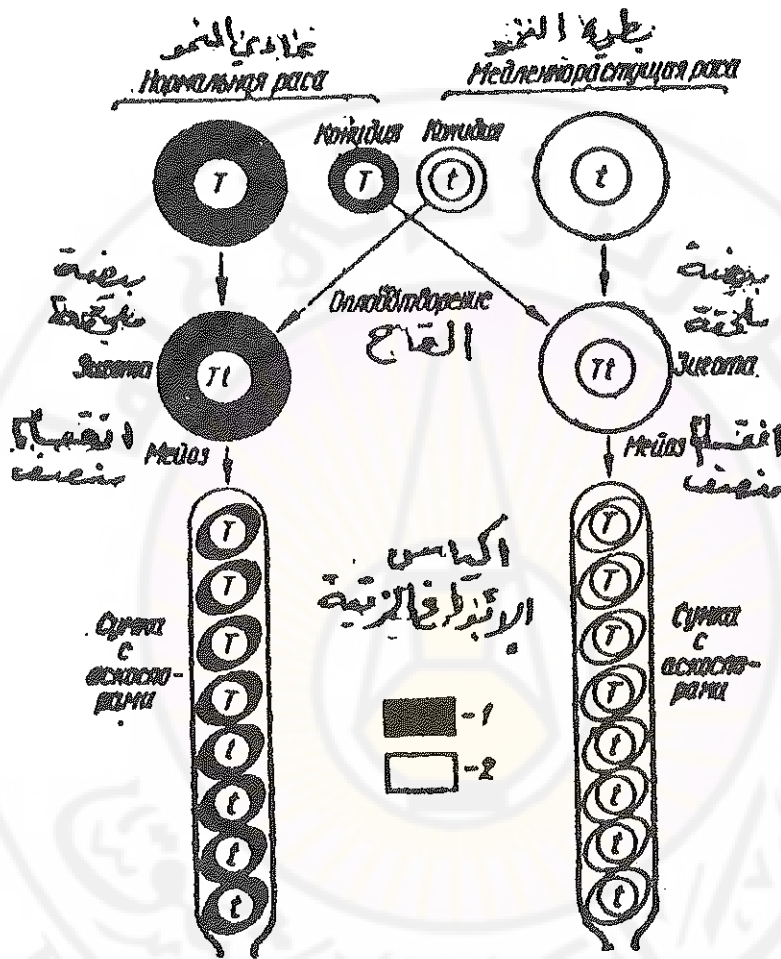
17-2 وراثية الميتوكوندريا في فطر النيروسبورا :

لقد تبين أن الطفرات في الفطر الزقي نيروسبورا *Neurospora crassa* تثبط من الأنزيمات المرتبطة بالميتوكوندري ومنها مثلاً المورثة المعروفة بالانكليزية

خارطة الـ (DNA) الميتوكوندري لخميرة الخبز: الطول العام (24) ألف شفع نيكلوتيدي.

381

ويلاحظ أن جميع الأبواغ الزقية Ascospores المتشكلة ستعطي مشيجة بطيئة النمو (شكل 7-17):



الشكل (7-17)

توريث صفة poky في النيروسبورا: (t,T) المورثات الصبغية التي علمت بهما نواة الأبوين.

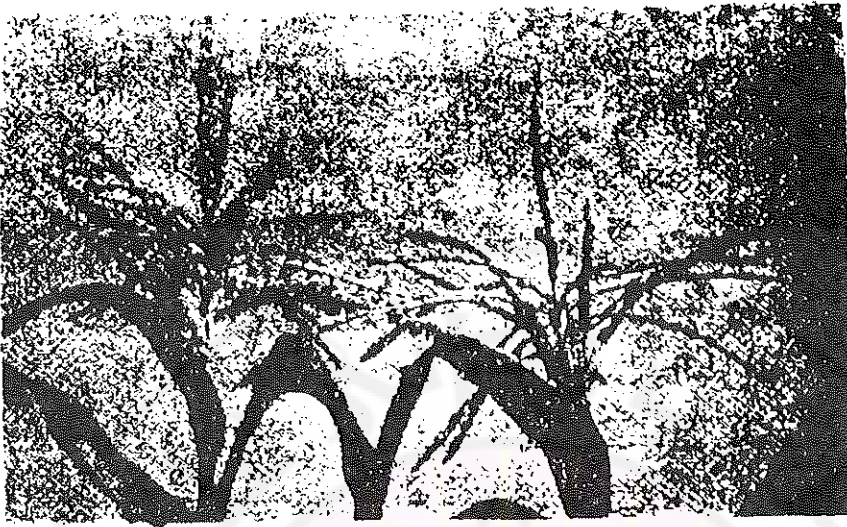
1- سيتوبلازما عادية النمو. 2- سيتوبلازما بطيئة النمو.

وبالتالي لا ترتبط هذه الصفة بالنواة والدليل على ذلك انعدام الانفصال المنديلي لدى تكرار عمليات الهجونة التحليلية. إن السلالة ذات النمو البطيء والحاملة للمورثة Poky تتصف بانخفاض محتوى بعض الأنزيمات وكمية الريبوزومات في الميتوكوندري، وهذه الحقيقة تزيد من دعم الاحتمال القائل بأن المورثة Poky تتوضع في الميتوكوندري وفي حلقة الـ (DNA) العائدة له بالذات.

وأخيراً لوحظت علاقات مشتركة وثيقة بين المورثات الميتوكوندرية والمورثات النووية. فمثلاً يمكن أن تكون العيوب الوراثية للأنزيمات التنفسية في ميتوكوندري الخميرة ناجمة عن تبدل المورثات المتوضعة في الصبغيات، وهذا يؤكد دوماً على دور الوراثة النووية في التأثير المباشر أو غير المباشر على الوراثة اللانوية.

17-3 العقم السيتوبلازمي المذكر والميتوكوندري :

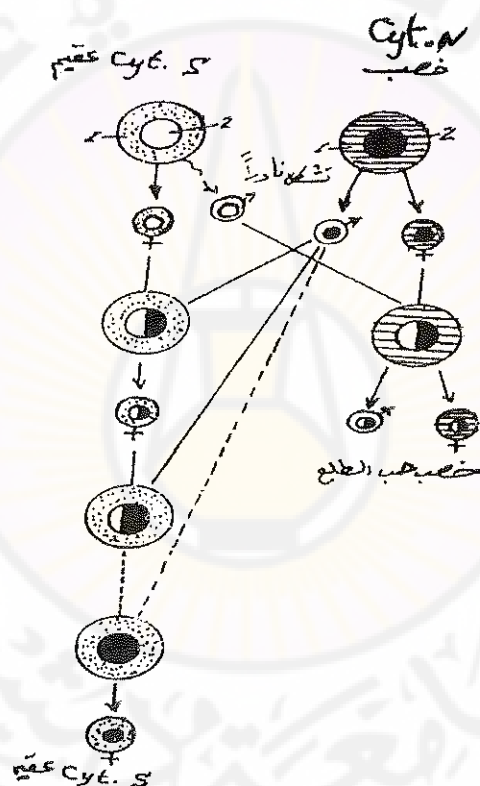
لقد اكتشف ظاهرة العقم السيتوبلازمي المذكر في بعض النباتات المزروعة المستعملة بشكل واسع في مجالات الانتخاب وتحسين الأنواع، مثل الذرة والبصل والخوخ والكتان وغيرها. وتشير الدراسات إلى ارتباط وراثية هذه الظاهرة بشكل أو بآخر مع الميتوكوندري أي بمظاهر الوراثة اللانوية. قد اكتشف الباحث السوفيتي كادجينو Khadgino والأمريكي رودس Rhoades ظاهرة العقم السيتوبلازمي المذكر في نبات الذرة بداية هذا القرن. واعتمد الباحثون على نبات الذرة لدراسة مميزات هذه الظاهرة لأنه نبات أحادي المسكن، ومن السهل ملاحظة أعضاء التذكير المملوءة بحب الطلع غير الناضج في بعض الأصناف، أو حتى خالية من هذه الحبات (شكل 17-8).



الشكل (8-17)

شراية ذرة طبيعية (إلى اليسار) وعقيمة (إلى اليمين) بسبب العقم السيتوبلازمي المذكر.
في الأعلى صورة فوتوغرافية وفي الأسفل مخطط توضيحي.

وتشير الدراسات المختلفة في هذا المجال إلى أن صفة العقم المذكر ترتبط بالخواص العائدة للسيتوبلازما (الميتوكوندري). وهكذا فإن تأبير النباتات ذات العقم السيتوبلازمي المذكر بحب طلع النباتات الخصبة يؤدي إلى نباتات عقيمة بحب الطلع. وبإعادة مثل هذا التأبير خلال أجيال عديدة فإن صفة العقم ستبقى واضحة، وتنتقل عن طريق الأم حتى ولو استبدلت صبغيات من نباتات خصبة بالأشعاع الصبغية العشرة لنباتات الذرة العقيمة (شكل 9-17).



الشكل (9-17)

وراثة العقم السيتوبلازمي المذكر كمثال على الوراثة السيتوبلازمية:

1- سيتوبلازما. 2- نواة.

وهذا يؤكد أن توريث الصفة المذكورة يتحقق فعلاً عن طريق السيتوبلازما، ولذلك يطلق على هذه الظاهرة اسم العقم السيتوبلازمي المذكر. وعادة يرمز للسيتوبلازما التي تشترط عقم حبات الطلع بـ Cyt.S في حين تعطى لسيتوبلازما النبات الذي يشكل حبات الطلع الخصبة الرمز Cyt.N (سيتوبلازما عادية).

17-3-1 أثر النمط المورثي على العقم السيتوبلازمي المذكر :

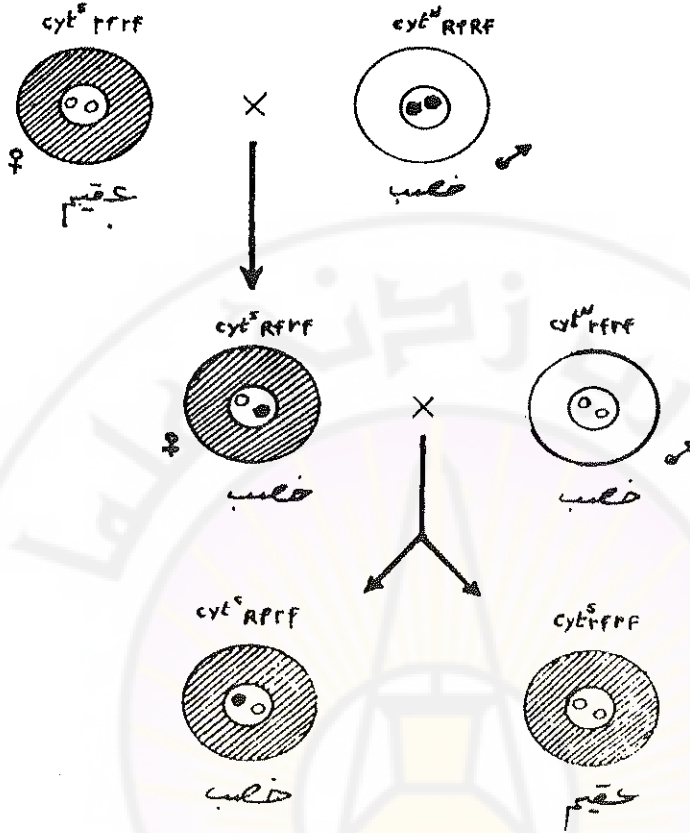
من الواضح أن ظهور العقم السيتوبلازمي المذكر يرتبط بطبيعة المورثات (البلازمية) البلازماجينات Plasmagenes، بالإضافة إلى ذلك فقد تبين أن النمط المورثي يؤثر بشكل ما على عمل السيتوبلازما العقيمة. وهكذا تؤدي السيتوبلازما Cyt.S إلى عقم حبات الطلع فيما إذا كانت النواة تحوي المورثة المتنحية rf بالحالة المتجانسة أي Cyt.S.rf rf. أما إذا وجدت هذه المورثة بشكلها المسيطر فإنها تتعش الإخصاب سواء أكانت بالحالة المتجانسة أم غير المتجانسة أي (Cyt.S.Rrf أو Cyt.S.rf rf)، وهذا يشير إلى أن تأثير مورثات النواة أقوى من تأثير البلازماجينات السيتوبلازمية.

والجدول الآتي يوضح العلاقات الموجودة بين المورثات النووية و البلازماجينات وعلاقتها في خصوبة وعقم النباتات:

الصفة النبات	البلاسماجين في السييتوبلازما	النمط المورثي	الصنف
عقيم حب الطلع	Cyt.S (عقيم)	rfrf	A
عادي حب الطلع	Cyt.N (خصب)	rfrf	B
عادي حب الطلع	Cyt.N (خصب)	RfRf أو Rfrf	C
عادي حب الطلع	Cyt.S (عقيم)	RfRf أو Rfrf	D

وإذا أردنا المحافظة على استمرارية صفة العقم السييتوبلازمي المذكور خلال الأجيال المتتالية فإننا نلجأ إلى تأبير نباتات من الصنف A بحب طلع نباتات الصنف B.

في هذه الحالة ستنقل عوامل العقم المذكور إلى جميع الأجيال لأن الصنف A ما هو إلا نبات أحادي الجنس يحوي أعراساً مؤنثة طبيعية تماماً وحب طلع عقيم. أما تأبير نباتات من الصنف A بحب الطلع من الصنف Cyt.S RfRf أو من الصنف Cyt.N RfRf، فإن جميع النباتات الناتجة ستكون عادية أو خصبة حبات الطلع لوجود المورثة المنعشة للإخصاب وهي Rf (شكل 17-10).



الشكل (10-17)

مخطط العقم السيتوبلازمي المذكر: Cyt.S - سيتوبلازما عقيمة.

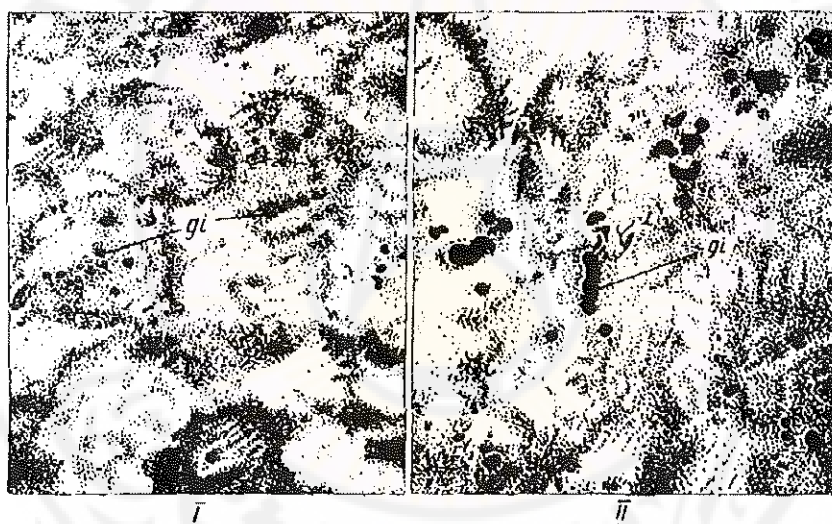
Cyt.N - سيتوبلازما خصبة. Rf - مورثة انعاش الاخصاب في حب الطلع.

17-3-2 العقم السيتوبلازمي المذكر والدراسة الخلوية :

لم يتمكن الباحثون لدى دراستهم الخلوية بالمجهر الضوئي من ملاحظة أية اختلافات ملموسة في خلايا الذرة التي تتمثل بظاهرة العقم السيتوبلازمي المذكر بمقارنتها مع خلايا الذرة الخصبة. ولكن باستعمال المجهر الالكتروني أصبح

من الممكن التحدث عن وجود جسيمات Corpuscles تحت مجهرية (تحتوي على الـ DNA)) وذلك في خلايا النباتات ذات العقم السيتوبلازمي المذكر من النمط التكاثري الذي تحوي مآبره حب طلع غير ناضج ومجدد وسريع التناثر من الأزهار. إن هذه الجسيمات أكبر حجماً في النباتات العقيمة بالمقارنة مع النباتات التي ينتعش فيها إخصاب حب الطلع.

وتتراوح أقطار الجسيمات المذكورة في النباتات الخصبة من $46-52^\circ A$ بينما تتراوح أقطارها في النباتات ذات العقم السيتوبلازمي المذكر من $58-64^\circ A$ (شكل 11-17).



الشكل (11-17)

صورة بالمجهر الإلكتروني توضح أجزاء خلوية تحوي جسيمات Corpuscles في نبات ذرة خصب (I)، وفي نبات ذرة ذو عقم سيتوبلازمي مذكر (II) - جسيمة تحت مجهرية (تكبير 33000 مرة) (حسب ادوارسون).

بالإضافة إلى ذلك فقد لوحظ أن هذه الجسيمات في النباتات ذات العقم المذكر تبدو بمناطق من السيتوبلازما ذات عتامة متزايدة بشدة.

إن ظاهرة العقم السيتوبلازمي المذكر في الذرة ترتبط بشكل كبير مع أثر العوامل الخارجية. ومن العوامل التي تؤثر على إنعاش الإخصاب المذكر في الذرة نجد: الحرارة الباردة، والرطوبة الكافية للهواء، والتربة في طور قذف الخيوط، واليوم القصير، وعدم كفاية الآزوت في التربة وغيرها.

وأخيراً يدخل في بنية الميتوكوندري لجميع خلايا حقيقيات النوى جزيئات حلقيّة من الـ (DNA) بوزن جزيئي حوالي 10×8 . أما الجسيمات الريبية الموجودة في الميتوكوندري فإن مقدار ثابت التسديم Sedimentation عندها هو S70، أي يساوي قيمة الثابت التي تميز أوليات النوى. وكذلك الحال بالنسبة للصانعات فهي تحوي الـ (DNA) والجسيمات الريبية من النمط الجرثومي.

بالإضافة إلى ما سبق يرى بعض العلماء أشكالاً أخرى من الوراثة اللانوية إلى جانب وراثة الصانعات و الميتوكوندري. وكمثال عليها الاختلافات الملحوظة لدى الهجونات العكوس لبعض أنواع الطحالب Funaria، وسلسلة جنس الـ Epilobium، وبعض مظاهر الوراثة اللانوية في البارامسيوم Paramecium والديدينوم Didinium (من النقايات) وغيرها. ومع ذلك فإن جميع المعطيات المقدمة في مجال الوراثة اللانوية والمحددة بمتضمنات سيتوبلازمية ما عدا الصانعات والميتوكوندريات ما زالت بحاجة ماسة إلى العديد من الأبحاث والدراسات وما زالت الأمثلة المعروضة في مجال الوراثة اللانوية قليلة التعداد نظراً للتأخر الشديد الذي طرأ على مثل هذه الدراسات بالمقارنة مع الدراسات الجارية على الوراثة النووية (المندلية). ولعل الانعطاف الحقيقي في دراسة الوراثة اللانوية (وبخاصة في الصانعات والميتوكوندريوم) حصل بشكل جدي في الأعوام الأخيرة.

الفصل الثامن عشر

الطفرات السيتوبلاسمية

تعد طريقة الحصول على الطفرات السيتوبلاسمية غير المرتبطة ومتابعة توارثها عبر الأجيال من أشهر الطرق العلمية في مجال دراسة التوريث السيتوبلاسمي.

وقد تشمل هذه الطفرات مجموعة من الصفات المرتبطة ببعض المتضمنات السيتوبلاسمية، كالصانعات والميتوكوندري، وأحياناً الجسيمات الريبية وغيرها، وقد تعرضنا فيما سبق إلى بعض الطفرات السيتوبلاسمية كما هي الحال في حالات تبرقش الأوراق في النباتات الراقية التي ترتبط بالصانعات الخضراء، والطفرات المتشكلة في بعض الخمائر والفطريات.

1-18 طفرات بطء النمو في النيروسبورا :

من أشهر الطفرات المدروسة في فطر النيروسبورا *Neurospora sitophla* تلك التي تتميز عن النمط البري ببطء النمو. وهكذا فقد أظهرت هذه النماذج في البداية ثباتاً في صفة النمو، وبعد ذلك تشكلت منها بعض السلالات التي تتميز ببطء النمو (الطفرات sg)، أي البطء في انتاش الأبواغ الكونيدية، وتتميز هذه السلالات الطافرة بانتقالها عن طريق الأم. و بإجراء الهجونات العكوسة المتكررة أي $N \times (N \text{ مذكر} \times sg \text{ مؤنث})$ فستبقى الصفة الطافرة (sg) محافظة على وجودها مهما بلغ عدد الهجونات وهذا يشير إلى ارتباط هذه الطفرة بسيتوبلازما الأم، ولا علاقة لها بأي من المورثات المحمولة على الصبغيات السبعة العائدة لفطر النيروسبورا.

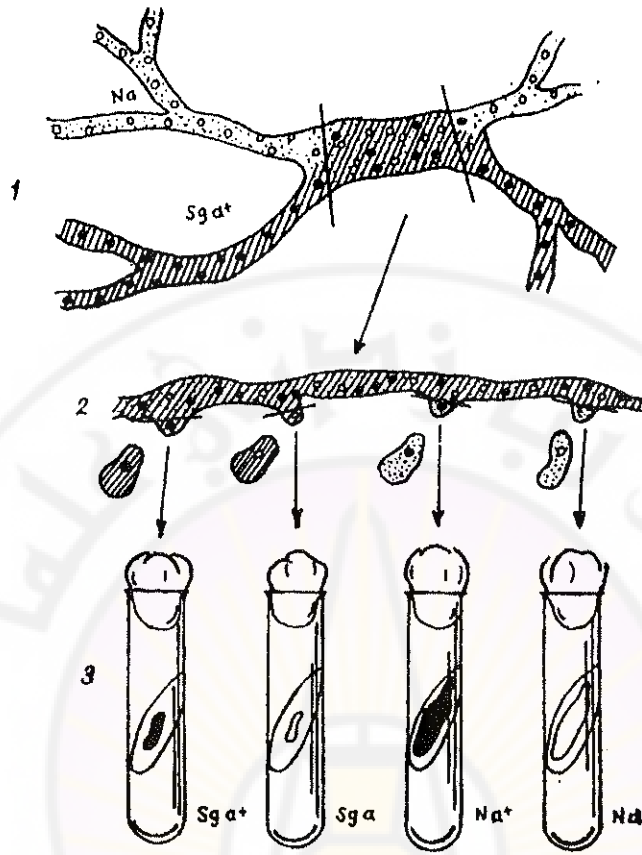
ومن التجارب المثيرة التي وضحت العلاقة القائمة بين العامل السيتوبلازمي والعامل النووي في الوراثة، تجربة مزج السيتوبلازما عن طريق توحيد خيطين من خيوط فطر النيروسبورا: الأول تحوي خلاياه سيتوبلازما عادية (N) وفي صبغياته المورثة a (Albino) المسؤولة عن انعدام لون المشيجة، والثاني تحوي خلاياه سيتوبلازما غير عادية (sg) والمورثة الصبغية (a^+) المسؤولة عن صفة المشيجة الملونة.

وهكذا بعد اندماج الخيطين المذكورين (يلاحظ الاندماج مجهرياً) يمكننا قطع جميع الفروع النامية التي تحوي على النوى، وذلك من منطقة الاندماج، ومن ثم نقلها إلى أنابيب اختبار مستقلة ودراسة الأبوغ الكونيدية الناتجة عنها. وتشير دراسة نواتج الأبوغ المنتشة إلى تشكل النماذج الجديدة أي Sg a و ($N a^+$) (شكل 18-1). وهذه النتائج تؤكد بشكل قاطع أن انفصال Segregation العوامل (البلازماجينات) السيتوبلازمية لا يرتبط مطلقاً بتوزيع المورثات النووية (الصبغية).

18-2 طفرات البلازماجينات :

إن ظهور البلازماجينات (المورثات البلازمية) الجديدة في الخلية يتحقق بطريقتين: الأولى بتشكل الطفرات التي تبدل من خواص البلازماجين، والثاني بواسطة العدوى Infection وذلك حينما ينجس البلازماجين في الخلايا التي تفنقذ إليه.

وقد تبين أن استعمال العوامل الحادثة على الطفرات (حتى بالنسبة لطفرات المورثات الصبغية) ينشط من ظهور طفرات البلازماجينات. وقد اكتشفت اختلافات ملحوظة في ظواهر الطفرات. فقد لوحظ أن تواتر ظهور الطفرات في البلازماجينات ومدى نوعية تأثير عامل الطفرة عليها أشد بالمقارنة مع ما هو معروف في مجال المورثات على الصبغيات.



الشكل (1-18)

الاتصال في فطر النيروسبورا *Neurospora sitophila* بالعامل السيتوبلازمي Sg (بطء النمو) وبالعامل النووي a (مشيجة بيضاء) بعد الاندماج (الحاصل بطرق صناعية) لخيطوط فطرية من الأنماط (a+Sg) و (Na).

1- هيتروكاريون، 2- قطعة من مشيجة الهيتروكاريون تحوي نوع من أنماط مورثية مختلفة، 3- نتائج الاستنبات. N- نمط بري، Sg بطء في النمو +a- ملون، -a- مشيجة غير ملونة.

إن المستوى الطوعي لطفرات المستعمرات الناعمة في الخمائر (كما أوضحنا سابقاً) لا يزيد عادة عن 1%، ولكن نسبة ظهور طفرات البلاسماجينات ترتفع إلى 100% تقريباً لدى تعرض خلايا التخمر لتأثير (الأكريفالين) أو لتأثير (الكلورنترازول)، وهذه الطفرات تنتمي من الناحية النوعية إلى شكل واحد. أما تأثير (الأوفلافين) على خلايا الخمائر، فإنه يزيد من نسبة ظهور المستعمرات الناعمة في حدود 50%. في هذه الحالة تكتسب البلاسماجينات تلك الميزة المعروفة في مجال المورثات الصبغية، والتي تبدو بصورة انعدام الثبات تجاه التناسخ. وهكذا يؤدي عامل إحداث الطفرة إلى عدم ثبات البلاسماجين حيث يعطي تارة أشكالاً طافرة وتارة أشكالاً طبيعية.

إن العوامل الفيزيائية المحرصة على الطفرات تبدل أيضاً من خواص البلاسماجينات، ولكنها لا تؤدي إلى تلك النسبة المرتفعة من الطفرات، كما لا تبدي نوعية مميزة في تأثيرها.

وهكذا يصل تواتر طفرات الصناعات الطوعية في جنس *Epilobium* إلى حوالي 0,08%. وترتفع هذه النسبة لدى التعريض لأشعة رونتجن، أو بإدخال النظائر المشعة إلى خلايا النبات المذكور. وهكذا بمساعدة الكبريت والفوسفور المشعین (^{32}P ، ^{35}S) ترتفع نسبة طفرة الصناعات في هذا الجنس حتى 0,77%، أما تأثير الحرارة فيبيدي فاعلية أكبر على تحريض الطفرات. فمثلاً بتحريض خلايا الخمائر للدرجة 40° تشكلت طفرات المستعمرات الناعمة بحدود 95%.

كما توجد سلسلة كاملة من الشروط والعوامل التي تزيد من نسبة ظهور الطفرات. ومما يميز الاطرار في البلاسماجينات نوعية *Specific* الاطرار لدى التأثير بسلسلة من العوامل على الخلايا.

18-3 المورثات والبلاسماجينات :

لوصف أثر المورثات و البلاسماجينات على النمط الشكلي للمتعضية يجب الإشارة إلى أنه في بعض الحالات تتحدد الصفة الواحدة تارة بالمورثة وتارة أخرى بالبلاسماجين، وهذا ما لوحظ بالنسبة لطفرات المستعمرات الناعمة في الخمائر حيث تشرف عليها البلاسماجينات أو المورثات الصبغية الطافرة، وكذلك الحال بالنسبة لمورثات العقم في النباتات التي تنشأ من البلاسماجينات ومن الطفرات المورثية. أما في طحلب الكلاميدوموناس *Chlamydomonas* فقد شاهدنا أن الثبات المرتفع للستربتومييسين يتحدد بالبلاسماجينات، والثبات المنخفض يتحدد بالمورثات الصبغية.

من الواضح أن مبادئ التأثير على تركيب البروتينات تتصف بها المورثات و البلاسماجينات بطريقة واحدة. وبالنسبة للميتوكوندري فقد تبين أن الـ (DNA) الموجود فيها يشرف على تركيب بروتينات نوعية. وفي المستنبتات النسيجية النامية بسرعة في الثدييات أشير إلى أن قسماً من جزيئة الـ (RNA) الرسول (m-RNA) يتميز بمنشأ غير نووي.

ومنذ أعوام مضت أشار همرلينغ Hamerling بتجاربه على الطحلب العملاق وحيد الخلية وهو الاسيتابولاريا *Acetabularia* إلى أن القطع المنتزعة منها، والمعدومة النواة تنمو وعدد الصانعات الخضراء يزداد فيها. وقد تبين أن تركيب الـ (RNA) الرسول والبروتينات يتحقق في هذه القطع الخالية من النواة بمرور أسبوعين، وجميع هذه الحقائق تشير إلى إسهام البلاسماجينات في مراحل تركيب البروتينات.

وعلى ضوء هذه المعطيات يبدو واضحاً أن الطفرات المورثية بوجود الطرق العامة للتأثير على تطور الصفة يمكنها أن تبدل من أثر النمط الشكلي

للبلاسماجينات، وقد عرضنا فيما سبق أمثلة من هذا التأثير في مجال دراسة العقم السيتوبلازمي المذكر وغيرها.

لقد أشارت الدراسات على طحلب الاسيتابولاريا *A.nidulans* وغيره إلى العلاقات بين تناسخ البلاسماجينات ووجود طفرات المورثات الصبغية في الخلية، وهذا يخص أيضاً درجة ثبات البلاسماجينات. وبالنتيجة تتراءى أمامنا لوحة واضحة تظهر التفاعل المشترك بين المورثات والبلاسماجينات، حيث يرتبط من خلاله الوجود الطبيعي والوظيفي للبلاسماجينات. وقد أنجز ميكائيلس دراسات واسعة على أنواع وأصناف جنس الـ *Ebilobium*، وهكذا تمكن الباحث بطرق التهجين العكسي من ضم جنوم *Genome* لنوع ما في بلاسمون النوع الآخر. فقد استعمل الشكل المؤنث للنوع *E.hirsutum* في عداد حامل البلاسمون والشكل المذكر (الأبوي) للنوع *E.luteum* في عداد مصدر الصبغي وبالعكس. وعلى ما يبدو فإن تمازج صبغيات النوع *hirsutum* مع بلاسمون النوع *luteum* يؤدي إلى ظهور العقم المذكر. أما دخول صبغيات النوع *luteum* إلى بلاسمون النوع *hirsutum* فيؤدي إلى الموت. وهكذا تعرض في هذه الحالة وفي حالات عديدة من هجائن الـ *Epilobium* الأمثلة التي تشير إلى أن نوعية البلاسمون تبدل بوضوح من تأثير المورثات الصبغية في الهجائن بين النوعية. وفي فطر النيروسبورا *N.sitophyla* نصادف الشكل الطافر الذي يتمثل بعدم تشكل الأبواغ الكونيدية. فإذا أدخلنا بطريقة التهجين الطفرة المذكورة في بلاسمون النوع *N.crassa* فإن مراحل تشكل الأبواغ الكونيدية ستسير بشكل طبيعي.

في هذه الحالة نجد أن أثر المورثة الطافرة تتعرقل كلياً بالبلاسمون الغريب. وقد لوحظ أن غرس نواة أحد الأنواع في الخلية البيضية المنزوعة النواة لنوع آخر، يؤدي إلى تمازج مجموعة المورثات الصبغية للنوع الأول مع البلاسمون

الغريب. وهكذا لدى غرس نواة الضفدع *Rana pipiens* في الخلية البيضية المنزوعة النواة للضفدع *R. sylvaticum* لوحظ بدء تطور البيضة في المراحل الأولى فقط. وقد تبين أن نوى الأجنة المينة تتعرض لسلسلة كاملة من التبدلات. تشير جميع هذه الحقائق إلى أن الجنوم لا يؤدي وظائفه بشكل طبيعي إلا إذا توافق مع بلاسمون النوع الذي ينشأ معه خلال التطور الفردي (التنامي)، ولا يجوز النسيان بأن طفرة الـ (DNA) في الميتوكوندري تبدل تركيب الأنزيمات التنفسية وهي السيتوكروموكسيداز والسيتوكرومات A ، B وطفرات الـ (DNA) في الصانعات تبدل التركيب الضوئي. وعدم توافق البلاسمون مع الجنوم في الأنواع المختلفة يشير إلى أن تطور البلاسمون يمكنه أن يبدو في عداد الآلية العازلة التي تؤمن العزل الفيزيولوجي لدى نشوء الأنواع الجديدة. ولدى دراسة الأنواع *Culex* ، *Oenothera* ، *Streptocarpus* ، *Epilobium* تبين أن التكيف المشترك للجنوم مع البلاسمون أدى بأجناس هذه النباتات إلى العودة للأنواع المستقلة. إن دراسة الوراثة اللاصبغية، واكتشاف الارتباط العميق بين البلاسمون ومجموعة المورثات الصبغية تغني الأفكار الحقيقية لدى دراسة الخلية أو المتعضية بكاملها. وتوجد بعض الحقائق التي تشير إلى أن جزءاً من المعلومات اللازمة لتشكيل المتعضية وفعاليتها الحيوية لا تتسجل في الـ (DNA)، وإنما تحفظ في الأنظمة الاستقلابية وفي المدخرات العائدة للجزيئات العملاقة. وأخيراً فإن الوراثة اللانوية تبدو قليلة الأهمية بالمقارنة مع الوراثة الصبغية ، وتظهر الأهمية الأولى للبلاسميد في إقامة التجارب التي كشفت النقاب عن طبيعته الجزيئية، وعن أساليب تصميم بلاسميدات ضرورية وجديدة وذلك بطرق الوراثة الجزيئية.



المصطلحات العلمية وترجمتها

-A-	
Albinism	البرص (المهق)
Abortive transduction	تحول انتقالي مجهض
Adcorption	ادمصاص
Adherence	التحام
Alkaloid	قلويد
Allele	صنوي
Allelomorphyc characters	صفات متضادة
Allopolyploidy	التعدد الصبغي الخلطي
Allosyndosis	تزاوج غير ذاتي (خلطي)
Amino acids	الحموض الأمينية
Anaphase	طور الصعود
Anastomy	تزاوج أنبوبي
Ancestor	سلف (جد عام)
Aneucntrec configuration	شكل عديم الجزيء المركزي
Aneucentric chromosome	صبغي عديم الجزيء المركزي
Aneuploidy	تناذرات صبغية
Antibiotics	مضادات حيوية
Apogamy	الالاقاح
Apospory	اللاتبوغ
Applied genedics	الوراثة التطبيقية

Ascocarp	ثمرة زقية
Ascogonium	اسكوغونيوم (عضو التانيث)
Ascomycetes	فطور زقية
Ascospore	بوغة زقية
Atavism	الارتداد (التأسل)
Autbreeding	إكثار مفتوح (خارجي)
Autopolyploidy	التعدد الصبغي الذاتي
Autoreproduction	تناسخ ذاتي
Autosomes	صبغيات جسمية
Autosyndosis	تزاوج ذاتي
Auxotrophe	أوكستروف (ناقص التغذية)
-B-	
Bacterial canjugation	تزاوج جرثومي
Bacterial lawn	المعشبة الجرثومية
Bacteriophages	آكلات الجراثيم
Basidiomycetes	فطريات دعامية
Biochemistry	الكيمياء الحيوية
Bivalent	ثنائي التكافؤ (بيغالنت)
Breakages	انقطاعات
Breeding	إكثار (تربية)
Bridge	جسر
Bryophyta	البرويات

-C-	
Capsid	غلاف الفيروس (كابسيد)
Capsomer	وحدة الغلاف الفيروسي (كابسويد)
Capsule	علبية
Changelabilityty	تبلل
Chiasma(Chiasmata)	كيزاما (أشكال متقاطعة)
Chlorophyll	يخضور
Chromatids	صبغيات
Chromatophore	حامل الصبغة
Chromosomal aberration	زيغ صبغي
Chromosome	صبغي
Chromosome mapping	الخرائط الصبغية
Colchicine	كولشيسين
Colony	مستعمرة
Combination	ضم
Complementary genes	مورثات متتامة
Complete lin kage	الارتباط الكامل
Concatemer	كونكاتيمر (دنا فيروسي عملاق)
Conidiospore	الأبواغ الكونيدية
Corpuscule	جسيمة
Crossing over	عبور
Cytogenetics	وراثة خلوية

Cytoheterozygote(Cytohetes)	بيضة ملقحة غير متجانسة
Cytology	علم الخلية (سيتولوجيا)
-D-	
DNA – (ligase)	أنزيم الربط
Deficiency (Deletion)	نقص
Depression	كساد
Diakinesis	مرحلة التشنت (النهاية)
Dicentric chromosome	ثنائي الجزيء المركزي
Dihybrid cross	هجونة ثنائية
Dioecious	ثنائي السكن
Diploid	ثنائي الصيغة الصبغية
Diplotene	مرحلة التضاعف
DN P (Deoxyribonucleic protein)	كروماتين
DNA-polymerase	أنزيم تكثيف ال DNA
Dominance	سيطرة
Dominant epistasis	التفوق السائد
Donor	معطي
Duplicate genes	المورثات المتضاعفة
Duplication	تكرار
-E-	
Endonuclease	أنزيم القطع (أيندونيكلياز)

Endosperm	ابندوسيوم
Episome	جسم اضافي
Epistasis	التفوق
Esherichia coli (E.coli)	العصيات المعوية
Eucetric configuration	شكل أحادي الجزيء المركزي
Euchromatin	كروماتين حقيقي
Eukaryotes	حقيقيات النوى
Evolution	تطور
Exceptional zygote	بيضة ملقحة استثنائية
Extranuclear inheritance	وراثة لا نووية
-F-	
Factor	عامل
Fertilization	اخصاب
Fragment	كرة
Frequency	تواتر (تكرار)
-G-	
Gametophyte	نبات عروسي
Gene interaction	تفاعل مورثي
Generic mutation	طفرة جنسية (مولدة)
Genes	مورثات
Genetics	علم الوراثة
Genome	مجموع مورثي

Genotype	نمط مورثي
Giant chromosomes	صبغيات عماليق
Gymnoascomycete	فطريات زقية عارية (خميرة)
-H-	
Haploid	فردى الصيغة الصبغية
Hemophilia	الناعور
Hepatcae	كبديات
Heredity	توريث
Hermaphrodite	خنثى
Heterocaryon	هيتروكاريون (خلايا غير متجانسة النوى)
Heterochromatin	كروماتين غير متجانس (مغاير)
Heterodouplex	ثنية غير متجانسة
Heteromorphe	عدم توافق شكلي
Heteroploidy	تعدد غير متجانس
Heteropolyploid (Aneuploid)	متعدد الصيغة الصبغية (غير متجانس)
Heteropyknotic knobs	عقدة شديدة الاصطباغ
Heterosis	قوة التهجين
Heterosomal changes	تغيرات صبغية مشتركة
Heterothallic	متخالف المشرة
Hfr High frequency of	تواتر عالي من التأسيس (جراثيم)

recombination	
Histogram	رسم بياني نسيجي (هستوغرام)
Homosomal changes	تغيرات صبغية داخلية
-I-	
Inbreeding	إكثار مغلق (داخلي)
Incompatibility	عدم توافق
Incomplete linkage	الارتباط غير الكامل
Independent assortment	توزع مستقل
Induced mutation	طفرة محرضة
Infection	عدوى
Inhibitor	قأمع
Inocomplete dominance	سيطرة غير كاملة
Insertional transtocation	انتقال داخلي
Intergrate	متكامل
Interphase	طور بيني
Interspecific hybrid	هجين بين نوعين
Inversion	انقلاب
In-Vitro	في الاناء (في أنبوب الاختبار)
-K-	
Karyokinesis	الانقسام الخلوي
-L-	
Lethal factor	عامل مميت

Lethal mutation	طفرة مميتة
Leucoplast	صانعة بيضاء
Linkag group	مجموعة ارتباطية
Locus	موقع (مطرح)
Lysogenic bacteria	جرثوم متعايش (مع الأكل)
Lysogenic phage	أكل متعايش (مع الجرثوم)
-M-	
Macroconidie	بوغة كونيدية كبيرة
Manipulation	منابله (تلاعب بالمورثات)
Mapunits(m.u)	وحدة خارطية
Marked	معلم
Matrix	المادة الأساسية (القالب الأم)
Matrixin	بروتينات الماتريكس (ماتريكسينات)
Meiosis	انقسام منصف
Meristem	مرستيم
Merozygote	بيضة ملقحة جزيئية (غير كامل)
Metaphase	طور تالي
Microbiology	علم الأحياء الدقيقة
Microconidie	أبواغ كونيدية صغيرة
Microorganism	الأحياء الدقيقة
Mitochondria	ميتوكوندري

Mitosis	انقسام خيطي
Mitotic cycle	حلقة (دائرة) انقسامية
Monoecious	أحادي السكن
Monohybrid cross	هجونة أحادية
Monosomy	موتوسومي
Mottle	مبرقش
Mustard gas	غاز الخردل
Mutant	طافرة
Mutants	طوافر
Mutation	طفرة
Mycelium (Mycelia)	مشيجة
-N-	
Nonlysogenic cycle	حلقة تفجيرية (غير تعايشية) للجراثيم
Nonparental	ثنائية النمط غير الأبوي
Nucleoid	صبغي الجراثيم (نيكليوتيد)
Nucleolus	نوية
Nucleotide	نوتيدة
Nullisomy	نوليسومي
-O-	
Obortive transduction	تحول انتقالي مجهض
Organism	متعضية

-P-	
Pachytene	مرحلة الثخن
Pantothenic	البانتوتينيك (فيتامين)
Paracentric inversion	انقلاب غير شامل للجزيء المركزي
Paracexual cycle	حلقة قرب (شبه) جنسية
Parental ditype (PD)	ثنائية النمط الأبوي
Perintrinsic inversion	انقلاب شامل للجزيء المركزي
Phenotype	نمط شكلي
Plasmagenes	بلازماجينات (مورثات سيتوبلاسمية)
Plasmids	بلازميد
Plasmone	بلاسمون (منظومة العناصر الوراثية في السيتوبلاسمي)
Pleiotropism	الأثر المتعدد للمورثة الواحدة
Point (gene) mutation	طفرة نقطية مورثية
Polyvalents	متعددات التكافؤ
Population	وراثة الجماعات
Position effect	عامل التوضع
Prokaryotes	أوليات النوى
Prophage	بروفاج (طليعة الآكل)
Prophase	طور أول

Prototrophe	بروتوتروف (كامل التغذية)
-Q-	
Quadrivalents	رباعيات التكافؤ
Quantitative	كمي
-R-	
Radiation genetics	وراثة إشعاعية
Raphanobrassica	فجل ملفوفي
Recevice	منكفي
Receptor site	موقع مستقبل للجراثيم
Recipente	آخذ
Reciprocal croos	تهجين عكسي
Reciprocal translocation	انتقال تبادلي
Recombination	تأشيب
Repetition	تكرار
Replica plating techinque	نقانة الطباعة على المخمل
Replication	تضاعف الـ ((DNA))
Resistance	مقاومة
Reverse	عكسي
Ribosomes	جسيمات ريبية
-S-	
Sedimentation	ثابت التسديم
Seedlings	مستنبطات

Segregation	انفصال
Selection	انتخاب
Selectionist	مصطفي (محسن الأنواع)
Sex chromosomes	الصبغيات الجنسية
Silkless	لا شعيري
Slou growth (sg)	بطء النمو (طفرة)
Somatic cells	خلايا جسمية
Somatic crossing over	عبور جسيمي
Somatic mutation	طفرة جسمية
Spontanus mutation	طفرة طوعية (تلقائية)
Sporophyte	نبات بوغي
Status albomaculatus	تبقع أبيض
Sterility	عقم
Sterilization	عقم (تعقيم)
Sublethals	نصف مينة
Synapsis	تشابك
-T-	
Tabaco mosaic virus (T.M.V)	فيروس فسيفساء التبغ
Tandem	ترادفي
Target theorie	نظرية الهدف
Tassel seed	شراية بذرية

Telophase	طور نهائي
Temperate	معتدلة (آكلات)
Tetraploid	رباعي الصيغة الصبغية
Tetrasomy	تتراسومي
Tetratype (TT)	رباعية النمط
Three-point hybrid	تهجين النقاط الثلاث
Transcreption	نسخ الـ ((RNA))
Transcription	نسخ
Transduction	تحول انتقالي
Transfer	تحول
Transloctuion	انتقال
Triploid	ثلاثي الصيغة الصبغية
Trisomy	تريبسومي (الصبغي الثلاثي)
Triticale	القمح الجوداري
Trivalent	ثلاثي التكافؤ
-U-	
Univalent	أحادي التكافؤ
-V-	
Variation	التغير
Vegetative reproduction	تكاثر إعاشي
Verulent	وبيلة (آكلات)
Viability	قابلية الحياة

Viron	جزيئة فيروسية
-Z-	
Zygote	بيضة ملقحة
Zygotene	مرحلة التزاوج



المراجع

1- المراجع العربية:

1	عياش غسان	الوراثة النباتية - الجزء النظري	1980	جامعة دمشق
2	عياش غسان ، سليمان محمد	الوراثة النباتية - الجزء النظري	1991	جامعة دمشق
3	المسلم عبد الباسط، السعيد وليد	علم الوراثة النباتية	2000	جامعة حلب
4	يوسف ابراهيم عزيزة	علم الوراثة النباتية (الجزء النظري)	1995	جامعة تشرين
5	معارض محمد عبد المحسن	مقدمة في الهندسة الوراثية	1999	كلية الطب جامعة دمشق
6	نصرت جمال الدين، سليم عبد الرؤوف	مقدمة في علم الوراثة	2001	القاهرة

2- المراجع الأجنبية:

1	A.Mountsint: Genetics, 1967, Moscow.
2	Anthony J.F.Griffiths Modern Genetics analysis (1999).
3	Aurbach,C,1969:Genrtics.New York
4	Aurbach,C,1976:Mutation research- London
5	Ayala.J.:Modern Genetics,,1980,London.
6	Boroevitsh. Prinsipals and Methods of Plant Selection, 1984,Moscow.
7	Breslavets,L.P.1963:Polyploidy in nature and in experiment.
8	C.E. Alichanian :General Genetics, 1985, Moscow.
9	C.M.Gerchenzon: New Fundamentals of Genetics, 1983, Kiev.
10	C.T.Enge- Vegtomov : An Introduction to molecular Genetics, 1983;Moscow.
11	Carl P.Swanson : Cytogenetics 1982, ..New Delhi.
12	Carl P.Swanson : Cytology and Cytogenetics,1966, ..New Delhi.
13	Constantinov,A.V.1971:Cytogenetics.Minsk (USSR).
14	Dobinin,N,P.1970:General Genetics. Moscow.
15	Dobinin,N,P.1970:Horizons Genetics, Moscow.
16	Extension to Mendel for Multifactorial inheritance
17	G.A Levetskin :Plant Cytogenetics, 1978,Moscow.
18	G.A Levetskin :Plant Cytology, 1967,Moscow.
19	G.V.Gulaev :Genetics,1987, Moscow.
20	Hartwell, Genetics(2000).
21	Hayes,W.1964:The Genetics of bacteria and thrir viruses (Bacteriophages) Oxford.
22	Herskowitz, I.1965:Genetics.NewYork.
23	King,R.C.1965:Genetics.NewYork.Oxford University.
24	Klug and Cummings, Concepts of Genetics (inte(RNA)tional student Edition (1984), Chicago
25	Levitisky,G.A.1978:Cytogenetic plant. Moscow.
26	Lobachev,M.E.1969:Genetics, University of Leningrad.

- 27 | Lobachev, M.E. and Vatti, K.V. and
Tikhomirova, M.M. 1979: Genetics and principles
selection, Moscow.
- 28 | Miller, J.H. 1972: Experiments in molecular genetics,
Harvard university.
- 29 | Muntzing, A. 1967: Genetics. Stockholm, Sweden.
- 30 | Petrov, D.V., 1976: Genetics principles of selection.
Moscow.
- 31 | R. Muller Emery's Elements of medical Genetics (2001).
- 32 | Researches in Genetics, Series 8, 1979: Leningrad
university.
- 33 | Robert H. Tomarin, Principles of Genetics (2002).
- 34 | Singleton, W.R. 1967: Elementary Genetics, van Nostrand
Co. Princeton.
- 35 | Speren, A.S. and
Gavarelova, L.P. 1971: Ribosome. Moscow.
- 36 | The Classical Russian Geneticists 1920-1940: Leningrad
1968.
- 37 | Vakhtin, B. 1974: Genetics of somatic cells. Leningrad.
- 38 | Watson, J.D. 1965: Molecular biology of the gene. New
York, Amsterdam.
- 39 | Williams, W. 1964: Genetics principles and plant breeding
New York, Oxford.

المدقق اللغوي:

الدكتور عبد الرحمن عبد الرحيم

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات