

البَابُ الثَّالِثُ

حالات الانحراف

عن النسب الوراثية المندلية

١ - مقدمة :

نبدأ بأن نقول ان كل الأسس التي سبق شرحها في البابين السابقين وكل ما سيلحق بها في الباب الحالي يتعلق بالنباتات الثنائية الكروموزومات بطبيعتها (Normal diploid) - إذ أن المعروف أن هناك نباتات سيجيء ذكرها بعد - تحتوي خلاياها الخضرية على عدد من الكروموزومات يزيد عن العدد الثنائي وتسمى عديدة الكروموزومات (Polyploid) - وهذه الزيادة بطبيعة الحال تتبعها زيادة في العوامل الوراثية مما يغير حتماً في قوانينها الوراثية ونسب الانعزال فيها - وهذه لن تكون مجال حديثنا في هذا الباب إذ أننا سنفرد لها أبواباً خاصة فيما بعد .

وعلى ذلك فجميع الحالات التي سندكرها في هذا الباب - والتي تشذ عما ألفناه تبعاً لقوانين مندل - ليس الشذوذ فيها معزول لتغيير في التكوين الكروموزومي فان تكوينها هو هو ثنائي لم يتغير بمعنى أن كل كروموزوم فيها ممثل مرتين وكل عامل وراثي ممثل مرتين كذلك - وغاية الأمر أن هناك شيئاً جعل سلوك هذه العوامل الوراثية يختلف بعض الشيء عن المألوف مما جعل نتائج توارثها تنحرف هي الأخرى بعض الشيء عن النسب التي استخرجها مندل وشرحناها في الباب السابق .

ويمكننا حصر مسببات هذا الانحراف في قسمين رئيسيين يختلفان عن بعضهما اختلافاً أساسياً وهما : —

القسم الاول :

ويتضمن الحالات التي يتداخل فيها زوجان أو أكثر من العوامل المتضادة في التعبير عن الصفة الوراثية الواحدة — وهذا التداخل أو التفاعل (interaction) له أشكال متباينة يتوقف على كنهها مدى الانحراف وطبيعته وأثره في نسبة الانعزال — على أن المهم أن جميع هذه الحالات ما زالت متمشية مع الأركان الأساسية لقوانين مندل الممثلة في مبدئى الانعزال والتوزيع المستقل أو الحر — ومعنى هذا ان النسب الحاميطية والزيجوتية الوراثية هي لم تتغير وإنما الذى يحصل فقط هو تحوير أو انحراف في النسب المورفولوجية يسببه هذا التداخل بين مختلف العوامل الوراثية .

القسم الثانى :

يتضمن الحالات التي تشذ شذوذاً أساسياً عن أحد الأركان الرئيسية لقوانين مندل وهو مبدأ التوزيع الحر — فهذه الحالات تختص بسلوك العوامل الوراثية المحمولة على نفس الكروموزوم فهى بوضعها هذا تكون مرتبطة مع بعضها البعض في انعزالها أثناء عمليات الانقسام الاختزالى مما يؤدى حتماً إلى انحراف أو تحوير أو تغيير ليس في النسب المورفولوجية فحسب — بل في النسب الحاميطية نفسها وكذلك النسب الزيجوتية الوراثية المترتبة عليها — وهذه الحالات هي ما يطلق عليها حالات الارتباط (linkage)

وفيما يلي سنقدم من الأمثلة والإيضاحات ما يساعدنا على تفهم هذه الحالات المختلفة وتتبع مسببات الانحراف فيها — على أنه يجب أن يكون معلوماً أن كل هذا لا يؤثر مطلقاً في المبادئ الأساسية الوراثية فيما يختص بوحدة العامل الوراثى وموضعه السيتولوجى على الكروموزوم — ومبدئى الانعزال والسيادة .

٢ - تداخل العوامل : Interaction of Factors

يجب أن يكون معلوماً أن الحالات التي سنذكرها ليست مختصرة ولا هي مقصود منها الإطالة أو التعقيد بل هي حقائق ثابتة جاءت وليدة البحث والاستقصاء الذي قام به نفر كبير من العلماء بعد ظهور نظريات مندل - وكان دأب الباحثين وقتئذ التأكيد من مدى انطباق هذه النظريات على توارث الصفات في مختلف الكائنات الحية من نبات أو حيوان - ولقد وجد فعلاً أن تلك النظريات والنسب المتشعبة عنها تنطبق انطباقاً كلياً في بعض الحالات المشابهة والتي تتوفر فيها الشروط الأساسية المدعمة لقوانين مندل - إلا أنه في نفس الوقت انبرت حالات أخرى كان لا بد لتعليقها من افتراضات أخرى .

ولعل النبراس الذي يستدير به الباحث دائماً هو ما يشاهده أمامه من مختلف التشكيلات المورفولوجية التي تنشأ عن مختلف التهجينات - فهذه حقائق ثابتة لا ريب فيها ولا تكهن ولا استنتاج بل هي وليدة الملاحظة ودقة النظر - وإنما يجيء دور التكهن والاستنتاج عند السعي لتفسير هذه المشاهدات بوضع نظرية تتلاءم مع الأوضاع القائمة وتفسر كل الاحتمالات التي تتمخض عنها - وهذا هو الدور الذي يقوم به المرئي والباحث أياً وجداً .

فاذا وجد مثلاً أن نسب الانعزال هي (٣ : ١) لزوج واحد من الصفات المتضادة وإنما (٩ : ٣ : ٣ : ١) لزوجين من الصفات المتضادة استنتج الباحث أن هذه الحالات مطابقة لقوانين مندل أو بمعنى آخر أن جميع الشروط الخاصة بهذه النسب متوفرة فيها - أما إذا شذت النسب المورفولوجية عن النسب الخاضعة لقوانين مندل أو انحرفت عنها فعلى الباحث أن يكتشف الأسباب التي أدت إلى هذا الشذوذ أو ذاك الانحراف .

ولقد وجد أن بعض هذه الأسباب معزوة إلى حالات التداخل بين مختلف العوامل الوراثية وهذا هو موضوع حديثنا فيما يلي من الحالات الوراثية - وسنرى في تحليلنا للمشاهدات المورفولوجية ما يوجهنا إلى الحجج التي توحى بكنه هذه الأسباب وطبيعتها :-

الحالة الأولى - حالة العوامل المكملية (Complementary factors) :

وهي أول ما سذكّر من أنواع الحالات الناشئة عن التداخل بين العوامل الوراثية :-

وقد نشأت هذه الحالة عند دراسة توارث لون الزهرة في نبات بازلاء الزهور (*Lathyrus odoratus*) - فلقد أراد العالمان الوراثةيان المشهوران بيتسون وبانت (Bateson & Punnett) أن يتحققا من كون هذا النبات تنطبق عليه نفس الأسس التي وضعها مندل من دراساته لنبات بازلاء الأكل :

وفيما يلي مضمون تجاربهما واستنتاجاتهما :-

يرجع أصل هذا النوع (species) إلى نبات برى (wild) زهوره بنفسجية اللون - وقد انحدر منه بعضى الزمن عدد من السلالات النقية بعضها احتفظ باللون البنفسجى والبعض الآخر تأصل فيه اللون الأبيض للأزهار .

ولقد وجد هذان العالمان أن اللون البنفسجى سائد على الأبيض وأن نسبة الانعزال بينهما في الجيل الثانى هي النسبة المندلية العادية أى (٣ : ١) - وهذا بطبيعة الحال سلوك عادى لا شذوذ فيه - وقد وجد أيضاً أن صفة بياض اللون صفة مؤصلة ثابتة وانه عند تهجين سلالتين بيضاءى الزهور تكون الأنسال بيضاء الزهور كما هو متوقع وكل هذا أيضاً عادى لا شذوذ فيه .

ولكنهما في حالة خاصة وجدوا شذوذاً أدى بهما إلى وضع النظرية التي نحن بصدددها - وكان ذلك وليد الصدفة المحضة عندما حصل الآتى :-

١ - وقع اختيارهما على نباتين من سلالتين مختلفتين - وكان كلا منهما زهوره بيضاء مؤصلة أى انهما نقيان وراثياً فيما يختص بهذه الصفة .

٢ - قاما بعمل تهجين بين هذين النباتين ثم أخذوا بذور الجيل الأول .

٣ - عندما زرعت هذه البذور وأنبتت ثم أزهرت كان المنتظر أن تكون الأزهار بيضاء كما كان الحال في كل التهجينات السابقة بين مختلف السلالات

البيضاء الزهور — ولكن دهشتها كانت عظيمة عندما وجدنا أن أزهار جميع نباتات الجيل الأول بين هاتين السلالتين بالذات كانت بدون استثناء بنفسجية اللون وليست بيضاء .

٤ — لم يكن باستطاعتهم من نتائج الجيل الأول وحده أن يعطيا التفسير اللازم لهذه الظاهرة ولذلك قررا إنتاج الجيل الثاني بعمل تهجين بين نباتين من نباتات الجيل الأول ذات الزهور البنفسجية .

٥ — عند زرع بذور الجيل الثاني وعندما أخرجت النباتات أزهارها وجدنا شكلين من النباتات بعضها تحمل زهوراً بنفسجية والبعض الآخر تحمل زهوراً بيضاء .

٦ — عندما قاما بحصر النباتات من كل من اللونين وجدنا أن النسبة بينهما هي نسبة (٩ بنفسجية اللون : ٧ بيضاء الزهور) .

هذه هي الحقائق كما وجدناها هذان العلمان — وإذا تجمعت لديهما نتائج الجيلين معاً تقدما بالتفسيرات الآتية لتعليل هذه الظواهر — وهذه كما قلنا سابقاً هي المهمة الملقاة على عاتق الباحث — فكلما تجمعت لديه حقائق وملاحظات سعى لتفسيرها : —

١ — نتيجة الجيل الأول تشير قطعاً إلى وجود حالة وراثية تختلف عن الحالات العادية التي يكون فيها أحد التعميرات سائداً على الآخر لزواج واحد من العوامل المتضادة — إذ قد ظهرت هنا صفة لم تكن موجودة في الأبوين .

٢ — نسبة الانعزال في الجيل الثاني وهي (٩ : ٧) تشير قطعاً إلى وجوب اقتران تخصص زوجين من العوامل المتضادة وليس زوجاً واحداً — إذ أن النسبة (٩ : ٧) ما هي في الحقيقة إلا نسبة (٩ : ٣ : ٣ : ١) مع فرق واحد وهو أن الثلاثة أشكال المورفولوجية الأخيرة (٣ + ٣ + ١) يكون لها نفس المظهر الخارجى فتصير (٧) بخلاف ما يحصل في الحالات المتدلنية العادية إذ تكون كل مجموعة منها مظهراً مورفولوجياً خاصاً بها ولا يمكن ضمها إلى بعضها البعض .

٣ - وجود النباتات البنفسجية الزهور بواقع ٩ من كل ١٦ من نباتات الجيل الثاني يجعلنا نستنتج أن هذا اللون يظهر فقط عند وجود عاملين سائدين مستقلين معاً في نفس الخلية - وأن اللون يبرز نتيجة لتداخل هذين العاملين مع بعضهما البعض بشكل خاص .

٤ - تعزيزاً لهذا الاستنتاج فإن السبعة نباتات الباقية من كل ١٦ من نباتات الجيل الثاني تكون بيضاء الزهور جميعها - وسبب ذلك أنه في تكوينها الوراثي لا يتواجد العاملان السائدان معاً في نفس الخلية بأى حال (فهذا هو الشرط الأساسى لإظهار اللون البنفسجى) - بل نجد أن ثلاثة منها يكون أحد العاملين فيها سائداً والثاني متنحياً وفي ثلاثة أخرى تنعكس الآلية وفي الواحد الأخير يكون العاملان متنحيان - فبياض الزهرة إذن ناشئ إما عن غياب أحد العاملين السائدين أو عن غيابهما معاً .

٥ - لوضع النظرية الوراثية لتفسير كل هذا سنفرض أن أحد العاملين السائدين هو (A) والمتنحى له بطبيعة الحال (a) - والعامل الثانى (B) والمتنحى له (b) - وعلى هذا الأساس يكون التركيب الوراثى للنباتين الأصليين هو (AAbb) لأحدهما ، (BBaa) للآخر - ولكون كل واحد منهما يحمل عاملاً واحداً فقط في حالة سيادة فتكون النباتات بيضاء الزهور كما هو الواقع .

٦ - سيكون التركيب الوراثى لنباتات الجيل الأول (Aa Bb) وحيث أن العاملين السائدين قد وجدا معاً فيتسبب عن ذلك ظهور اللون البنفسجى في أزهارها وهو المشاهد فعلاً .

٧ - هذه النباتات هي خليطة لزوجين من العوامل المتضادة المستقلة وحيث أن هذا هو الحال فإنها عند تكوين خلاياها التناسلية تعطينا الأربعة أشكال الآتية من الجاميطات بنسب متساوية : (ab ، aB ، Ab ، AB)

ويحصل هذا بطبيعة الحال في كلا الجنسين أى في تكوين حبوب اللقاح والبويضات إذ يكون لكل منها هذه الأربعة أشكال بنسب متساوية .

٨ - على هذا الأساس عند تكوين نباتات الجيل الثانى تنتج الـ ١٦ زيجوة كما وضعنا سابقاً في (جدول ١) .

٩ - نرى من هذا أن الأسس المعروفة لقانون مندل الثانى تنطبق هنا تماماً فيما يختص بالنسب الجاميطية والنسب الزيجوتية - فالنسبة الجاميطية لنباتات الجيل الأول هى ٢٥ ٪ لكل من الأربعة أشكال المذكورة سابقاً - والنسبة الوراثية الزيجوتية للـ ١٦ زيجوتة هى (١ : ٢ : ٢ : ٤ : ١ : ٢ : ١ : ٢ : ١ : ٢ : ١ : ٢ : ١ : ٢ : ١ : ٢) (راجع جدول ٣) .

١٠ - الاختلاف الوحيد هو فى التعبير المورفولوجى - أى فى النسبة المورفولوجية - فبدلاً من كون التوزيع الوراثى للست عشرة زيجوتة يتمثل فى النسبة المورفولوجية (٩ : ٣ : ٣ : ١) أى أربعة مجاميع مورفولوجية - فإنها فى حالتنا هذه تتمثل فى النسبة المورفولوجية (٩ : ٧) أى مجموعتين اثنتين فقط - و ترى ذلك مفسراً فى (جدول ٥) .

(جدول ٥)

جدول يبين النسب الوراثية والنسب المورفولوجية فى حالة تداخل زوجين من العوامل المتضادة كما فى حالة البازلاء الزهور (العوامل المكسلة)

نسبة الظهور فى ١٦ وحدة Phenotypic ratio	الشكل الخارجى Phenotype	نسبة الظهور فى ١٦ وحدة Genotypic ratio	التركيب الوراثى Genotype
٩ (AB)	بنفسجية الزهور (A+B)	١	AABB
		٢	AABb
		٢	AaBB
		٤	AaBb
٣ Ab ٣ aB ١ ab	بيضاء الزهور (A+b)	١	AAbb
		٢	Aabb
	بيضاء الزهور (a+B)	١	aaBB
		٢	aaBb
	بيضاء الزهور (a+b)	١	aabb
١٦		١٦	المجموع

نرى من هذا أن اللون البنفسجى لا يمكن أن يتكون إلا عند وجود العاملين السائدين معاً — إذ أن مفعول أحدهما يكمل مفعول الآخر ولذلك تسمى هذه الحالات بالعوامل المكملّة (Complementary factors) — وتتوقف النسبة المورفولوجية على كنه هذا التداخل — على أن المهم أن جميع الحالات تتفق تماماً مع الأسس المنديلية الرئيسية خصوصاً فيما يختص بمبادئ الانعزال والتوزيع الحر بأن تكون العوامل على كروموزومات مختلفة — وهناك حالات لعوامل مكملّة تنشأ عن تداخل أكثر من زوجين من العوامل المتضادة — وعلى المرئى وقد بينا له الطريق أن يستغل ما لديه من المشاهدات فى وضع التفسير اللازم والنظرية الصحيحة التى تفسر هذه المشاهدات.

ويجب علينا قبل أن نترك هذا النوع من التداخل أن نشير إلى ظاهرة وراثية مستخرجة منه — ألا وهى ظاهرة الرجوع إلى الأصل وهى ما تسمى بالإنجليزية (Atavism or Reversion) — فى حالتنا هذه رأينا أن اللون البنفسجى هو اللون الأصلى لهذه النباتات جميعاً كما ظهر فى مبدأ أمره فى الطبيعة فى حالة برية — ثم نشأ عن هذا الأصل عدد من السلالات حصل فيها نوع من التغيير الوراثى نتج عنه اللون الأبيض فى بعض هذه السلالات — وعندما جمع بين اثنتين منها بالتجهين تهيأت الفرصة للعوامل المسببة للون الأصلى فى أن تجتمع مرة أخرى لتتداخل أو تتفاعل مع بعضها البعض فيكمل كل منها مفعول الآخر لإنتاج اللون الأصلى .

وهناك حالات كثيرة من هذا الرجوع إلى الأصل فى مختلف النباتات والحيوانات بل فى الإنسان نفسه كثيراً ما شغلت أذهان المفكرين إلى أن اهتموا إلى هذا التفسير .

الحالة الثانية — حالة العوامل المزدوجة (Duplicate factors) :

فى هذه الحالة ومشاهاها نجد أنه يجب علينا افتراض وجود زوجين مستقلين من العوامل المتضادة يمكن لكل واحد منهما وحده وبمفرده أن يبرز نفس الصفة المورفولوجية .

ولدراسة ذلك نأخذ المثل الآتى :-

وراثة لون الاندوسبيرم فى نبات الذرة :

١ - هناك تركيب وراثى مؤصل للون الأصفر للاندوسبيرم فى الذرة وهو لون سائد على اللون الأبيض ومعنى ذلك أن الجيل الأول بينهما يكون أصفراً ويعطى الجيل الثانى انغزالاً بنسبة (٣ أصفر : ١ أبيض) .

٢ - هناك أيضاً تركيب مؤصل آخر للون الأصفر له نفس السلوك كالسابق من حيث سيادته على اللون الأبيض المستنتجة من الجيلين الأول والثانى .

٣ - عند عمل تهجين بين التركيبين المؤصلين للون الأصفر كانت نباتات الجيل الأول كلها صفراء الاندوسبيرم كما هو متوقع .

٤ - عند استخراج الجيل الثانى اكتشف وجود شكلين من النباتات بعضها صفراء الاندوسبيرم وبعضها بيضاء الاندوسبيرم .

٥ - النسبة بين الشكلين هى (١٥ أصفر : ١ أبيض) .

هذه هى الحقائق والآن ما هو التفسير ؟

١ - النسبة (١٥ : ١) توحى بوجود زوجين من العوامل المستقلة إذ ما هى إلا نسبة (٩ : ٣ : ٣ : ١) مع فرق واحد هو أن الثلاثة مجاميع الأولى (٩ + ٣ + ٣) لها نفس الشكل المورفولوجى ولذلك جمعت مع بعضها البعض .

٢ - كون هذه الثلاثة مجاميع لها نفس الشكل المورفولوجى يوحى بأن الصفة السائدة (وهى هنا الاندوسبيرم الأصفر) تبرز بنفس الكيفية إما نتيجة لوجود العاملين السائدين معاً أو انه يكفى لإبرازها واحد منهما فقط أياً كان .

٣ - أما الصفة المتنحية (وهى الاندوسبيرم الأبيض) فتبرز فقط عند الغياب الكلى للعاملين السائدين معاً - وهذا يحدث فقط تبعاً لقانون مندل الثانى فى فرد واحد من كل ١٦ من أفراد الجيل الثانى - وهذا هو المشاهد هنا .

٤ - لوضع النظرية الوراثية لتفسير كل ذلك نفترض أن العامل السائد في أحد النباتين الأصفرى الاندوسبيرم هو (L) فيكون المتنحى له (l) - وان العامل السائد للنبات الثانى هو (Y) والمتنحى له (y) وعلى هذا الأساس يكون التركيب الوراثى للنبات الأول هو (LL yy) وللنبات الثانى (YY ll)

وكلاهما أصفر الاندوسبيرم بطبيعة الحال - أما النبات الذى يكون أبيض الاندوسبيرم فليس هناك إلا تركيب واحد كفىل يبرز هذه الصفة المتنحية وهذا التركيب هو (ll yy) حيث لا يوجد فيه أى عامل سائد لا من النبات الأول ولا من الثانى .

٥ - بديهى من هذا التفسير أن التركيب الوراثى لنباتات الجيل الأول يكون (Ll Yy) وهذا يكون أصفر الاندوسبيرم لوجود العوامل السائدة فيه .

٦ - وأما نباتات الجيل الثانى على أساس التوزيع المستقل لزوجين من العوامل فإنها تتمثل في مجموعتين فقط بنسبة (١٥ سائد : ١ متنحى) .

والفرق بين هذه الحالة والحالة السابقة واضح جداً - فكلاهما خاضع للأسس المندلية من حيث التوزيع المستقل وما يتبع ذلك من نسب جاميطية ثابتة ونسب زيجوتية ثابتة كذلك .

أما الفرق فهو في التعبير المورفولوجى - ففي حالة العوامل المكاملة نجد أن العاملين السائدين يتداخلان لإيجاد صفة جديدة - ولذلك تكون هذه الصفة موجودة فقط في التركيبات الوراثية التى يتواجد فيها هذان العاملان وعدد هذه ٩ من كل ١٦ فرد - أما السبعة الباقية فتتشابه جميعها مورفولوجيا ولذلك تنتج النسبة (٩ : ٧) .

أما في حالة العوامل المزدوجة فإن التداخل لا ينتج عنه صفة جديدة بل ان العاملين السائدين يبرز كل منهما نفس الصفة فليس هناك تكاملة من أحدهما

للآخر أو تفاعل بينهما لا يتم إلا بوجودهما معا - بل الحالة أنها في الحقيقة تراكم أو إضافة أو تكرار لنفس الصفة بحيث أنها تبرز اما بوجود العاملين السائدين معا أو أحدهما أو الآخر منفردين - وحيث أن عدد التركيبات الوراثية التي ينطبق عليها هذا الوصف هي ١٥ من كل ١٦ من نباتات الجيل الثاني فان الصفة السائدة تظهر في هذه الخمس عشرة زيجوتة - وتبقى الزيجوتة الوحيدة السادسة عشرة وهي التي لا يوجد فيها أى عامل سائد وهي وحدها حينئذ التي تبرز الصفة المتنحية - ولذلك تنتج النسبة (١٥ : ١) .

وكما قلنا عن وجود حالات للعوامل المكتملة لأكثر من زوجين من العوامل فهنا أيضا في العوامل المزدوجة توجد حالات مماثلة - وقد أمكن تفسير هذه وتلك من الظواهر الوراثية التي كانت جد مستعصية - ووظيفة المربي دائما السعي لتفسير ما يجد أمامه من مثل هذه الحالات .

الحالة الثالثة - حالة العوامل المانعة (Inhibiting factors) وظاهرة التفوق الوراثي (Epistasis) :

كان مبدأ السيادة الوراثية (dominance) من المبادئ الأساسية التي نادى بها مندل نتيجة لتجاربه على البازلاء - والسيادة كما فهمها وفهمناها للآن وكما هي في أكثر الحالات الوراثية تكون لأحد فردى الزوج الواحد من العوامل المتضادة بحيث أن وجوده يمنع الفرد الآخر من إبراز صفته فتبقى في حالة متنحية غير ظاهرة للعين - فلقد رأينا مثلا أن صفة الطول في البازلاء صفة سائدة ، أما صفة القصر فهي متنحية أو مسودة .

والحالات التي سندرسها الآن فيها كثير من التشابه بالظاهرة نفسها أي ظاهرة السيادة - ولكن مع فارق كبير هو أنها ليست بين فردى زوج واحد من العوامل المتضادة - فقد يحصل أحيانا أن يكون هناك زوجان من العوامل الوراثية المختلفة لهما نفس التأثير على الصفة الوراثية الواحدة - ولكن أحدهما يمنع الآخر بتاتا من إظهار صفته أي يتغلب عليه - ويسمى بالعامل المانع أو المتغلب أو المتفوق (Epistatic) - أما الآخر الذي منع من إظهار صفته فيسمى بالعامل

المغلوب أو المتفوق عليه (Hypostatic) – والعامل المتغلب تكون له هذه الخاصية فقط في حالة وجوده سائداً حتى ولو كان العامل المغلوب نفسه سائداً – أما هذا الأخير فلا يكون باستطاعته إبراز صفتة إلا في الحالات التي يكون فيها العامل المتغلب متنحياً .

وعلى القارئ ألا يخلط بين هذه الألفاظ فتفسيرها كالاتي :-

١ – العامل السائد بالنسبة للعامل المتنحي هي العلاقة بين زوج واحد من العوامل المتضادة ، فمثلا (طويل T وقصير t) أو (أحمر الزهور R وأبيض الزهور r) وهكذا كما سبق القول .

٢ – العامل المتغلب أو المتفوق بالنسبة للعامل المغلوب أو المتفوق عليه هي العلاقة بين زوجين مختلفين عند وجودهما مع بعضهما البعض إذا كان كلاهما له تأثير خاص على نفس الصفة بإبراز تعبيرات مختلفة منها – مثل لون الزهرة مثلاً – فإذا فرضنا جدلاً أن زوجاً من العوامل المتضادة في نبات ما له هذان التعبيران (R أحمر الزهور سائد ، r أبيض الزهور متنحي) – ثم هناك زوج آخر من العوامل المتضادة في نفس النبات له هذان التعبيران (Y أصفر الزهور سائد ، y أبيض الزهور متنحي) – فعندما يكون التركيب الوراثي لإحدى هذه النباتات يجمع العاملين السائدين معاً (Y+R) فإن العامل (R) يتغلب أو يتفوق على العامل (Y) رغم كون الأخير سائداً وبذلك لا يظهر اللون الأصفر مطلقاً – وهذا اللون يظهر فقط في التركيبات الوراثية التي يتفرد فيها العامل (Y) فقط دون العامل (R) – أي يكون تركيبها (r+Y)

ففي هذه الحالة يسمى العامل (R) متغلب أو متفوق (Epistatic) والعامل (Y) مغلوب أو متفوق عليه (hypostatic) – وتسمى الظاهرة بظاهرة التفوق (Epistasis)

ولعل الفرق قد وضح الآن بين السيادة والتفوق – ولنضرب مثلاً لهذه الظاهرة في حالة التوارث الآتية :-

وراثة لون الثمرة فى القرع العسلى (Summer Squashes) :

١ - فى هذا النبات ثلاثة ألوان للثمر - الأبيض والأصفر والأخضر .

٢ - اللون الأبيض سائد على كل من الأصفر والأخضر - بمعنى أنه إذا عمل تهجين بين نباتين أحدهما أبيض والثانى أصفر الثمار كانت نباتات الجيل الأول بيضاء - والجيل الثانى يعطى انعزالات بنسبة (٣ بيضاء : ١ صفراء) وكذلك الحال فى التهجينات بين الأبيض والأخضر .

٣ - عند عمل تهجين بين الأصفر والأخضر نجد دائماً أن اللون الأصفر سائد على الأخضر كما هو واضح من الجيلين الأول والثانى .

٤ - نرى من هذا أن اللون الأصفر سائد على اللون الأخضر ولكنه فى نفس الوقت متنح بالنسبة للأبيض .

٥ - بهذا السلوك فى نفس النبات يجعلنا مضطرين لافتراض الآتى :

(أ) اللون الأخضر لون متنح فى كل الأحوال فهو على هذا الأساس لا يكون سائداً مطلقاً وتكون العلاقة إذن بينه وبين اللون الأبيض هى : (العامل W للأبيض والعامل w للأخضر) .

(ب) بنفس الكيفية وحيث أن الأصفر سائد على الأخضر فإن العلاقة بينهما هى : - (العامل Y للأصفر والعامل y للأخضر) .

(ج) حيث أن لدينا ثلاثة تعبيرات للصفة الواحدة - وحيث أن إحدى هذه التعبيرات وهى اللون الأبيض سائدة على الجميع فلا بد من افتراض أن العامل (W) يكون متفريقاً (epistatic) على كل من العاملين الآخرين بمعنى أنه ما دام هذا العامل موجوداً فى هيئة سيادة (W) فلا بد أن تصير الثمرة بيضاء حتى ولو وجد معه فى نفس التركيب الوراثى أى عامل من عوامل اللون ونخص بذلك العامل الأصفر (Y) إذ أن العامل الأخضر ليست له سيادة مطلقاً .

(د) أما في الزيجوات الوراثية التي يكون فيها عامل البياض متنحياً أى (w) فان لون الثمرة إما أن يكون أصفر إذا وجد العامل السائد (Y) أو أخضر إذا كان هذا الأخير متنحياً هو الآخر .

٦ - على هذا الأساس يكون التركيب الوراثي للألوان المختلفة كالآتي : -

النباتات خضراء الثمار - (ww yy) - متنحى مزدوج

» صفراء الثمار - (ww YY) - متنحى للبياض وسائد للاصفرار .

وهذان هما التركيبان الوحيدان اللذان يظهر اللون فيهما وذلك لعدم وجود العامل السائد (W) الذي إذا وجد يمنع أى لون آخر من الظهور .

أما النباتات بيضاء الثمار فتكون على شكلين وراثيين هما : -

(أ) (WW YY) - وهنا لا يظهر الاصفرار لتغلب أو تفوق

العامل (W)

(ب) (WW yy) - وهذا طبيعي ولا غرابة في أن يكون أبيض

الثمار .

٧ - رأينا من هذا أن أساس التعليل هو افتراض وجود زوجين من

العوامل المتضادة المستقلة - ولإثبات صحة ذلك نجرى عملية تهجين بين نبات أبيض الثمار تركيبه الوراثي (WW YY) وآخر أخضر الثمار أى تركيبه المفترض الوحيد (ww yy) كما هو مبين فيما قبل .

٨ - من هذا التهجين تنتج نباتات الجيل الأول ويكون تركيبها (Ww Yy)

وهذه بطبيعة الحال تكون بيضاء الثمار كما هو الواقع .

٩ - تعطى نباتات الجيل الأول أربعة أشكال من الجاميطات بنسب

متساوية وهى : - (WY ، Wy ، wY ، wy) كما هو متوقع تبعاً لقانون التوزيع الحر .

وعلى هذا الأساس تكون نباتات الجيل الثاني مكونة من ١٦ تركيباً وراثياً
كما هو مبين في (جدول ٦)

(جدول ٦)

الزيجوتات المتكونة في الجيل الثاني من تلقيح بين نبات نقي سائد لبياض
الثمار في القرع العسلي (WW YY) – وآخر أخضر الثمار تركيبيه (ww yy)
ونسبة الانعزال هي ١٢ : ٣ : ١

حبوب اللقاح				البويضات
wy	wY	Wy	WY	
WY wy أبيض	WY wY أبيض	WY Wy أبيض	WY WY أبيض	WY
Wy wy أبيض	Wy wY أبيض	Wy Wy أبيض	Wy WY أبيض	Wy
wY wy أصفر	wY wY أصفر	wY Wy أبيض	wY WY أبيض	wY
wy wy أخضر	wy wY أصفر	wy Wy أبيض	wy WY أبيض	wy

١٠ - إذا دققنا النظر في هذه الستة عشر زيجوتاً نجد الآتي :-

١٢ منها تحمل العامل W وهذه طبعاً ستكون بيضاء الزهور لأن وجود
هذا العامل يحتم ذلك .

٣ منها خالية من العامل W وتحتوى على العامل Y بشكل من الأشكال وهذه تكون صفراء .

واحدة منها لا تحتوى على أى عامل سائد وعلى ذلك تكون خضراء الثمار .

١١ - النسبة الانعزالية إذن للجيل الثانى هى :-

(١٢ أبيض : ٣ أصفر : ١ أخضر) .

وهى كجميع الحالات السابقة لتداخل العوامل عبارة عن تحويل للنسبة المندلية (٩ : ٣ : ٣ : ١) بحيث انها بدلا من وجودها فى أربعة مجاميع مورفولوجية مختلفة قد تمثلت هنا فى ثلاثة فقط إذ اندمج الاثنان الأولان معاً فى إبراز نفس الشكل الخارجى .

هذه هى حالة من حالات التوارث توضح تفوق عامل على عامل آخر لهما نفس التأثير وكلاهما ليس مضاداً للآخر .

وهناك حالات أخرى للعوامل المانعة يكون فيها هذا العامل المانع موجوداً بحيث أنه لا يسبب أى تعبير مطلقاً — بل هو موجود فقط لمجرد منع عامل ما من إبراز تعبيره الخاص فإذا وجد هذا العامل المانع فى شكل متنح تمكن العامل المغلوب أو المتفوق عليه من إبراز صفته — والعوامل المانعة موجودة فى عدة نباتات وعلى المرئى أن يتنبه لما توجده فى تجاربه من شذوذ .

الحالة الرابعة - العوامل المميتة (Lethal factors) :

هناك عوامل وراثية تحدث تأثيراً شديداً على الكائن الحى الحامل لها لدرجة انها فى أحد أطوار حياته توقف نموه ويتسبب عن ذلك موت الكائن الحى — هذه العوامل تسمى بالعوامل المميتة وهى موجودة بكثرة فى كثير من الحيوانات والنباتات وعادة يكون تأثيرها فقط عندما تكون فى حالة نقاوة وراثية بعضها عندما تكون نقية سائدة — وبعضها نقية متنحية — أما فى حالات الخلط الوراثى (heterozygosity) فان العامل المضاد تكون له الغلبة حتى ولو كان العامل المميت

سائداً — إذ أن هذا لا يظهر مفعوله إلا عندما يتواجد مع قرينه العامل السائد
الثانى — ولنضرب لذلك المثلين الآتين : —

أولاً — العامل المميت المتنحي (Recessive lethal) :

وسندرسه فى وراثة الكلوروفيل فى نبات الذرة : —

عند أخذ بذور ملقحة ذاتياً من نبات خاص أخضر اللون لوجود الكلوروفيل
فيه وزراعتها نجد أن بعض البادرات الناتجة تكون بيضاء وتسمى البينو (Albino) —
وذلك لعدم احتوائها على الكلوروفيل — وهذه تموت لهذا السبب بعد فترة وجيزة
وعند حصر عدد هذه البادرات الالبينو ومقارنة عددها مع عدد البادرات
الخضراء العادية وجدت النسبة الآتية : —

(٣ بادرات خضراء : ١ بادرة البينو)

والاستنتاج إذن أن النبات الأصيل الذى أخذت منه هذه البذور لم يكن
نقياً وراثياً أى انه كان خليطاً من حيث عوامل إنتاج الكلوروفيل — فاذا فرضنا
أن عامل إنتاج الكلوروفيل هو (C) — فيكون العامل المتنحي الذى يمنع
تكوين الكلوروفيل (c) — وهذا هو العامل المميت — وحيث أن النبات الذى
استعملناه كان خليطاً فيكون تركيبه الوراثى (Cc) وهذا عند تلقيحه ذاتياً
يحصل الآتى : —

$$\begin{array}{c} Cc \times Cc \\ \downarrow \\ (1 CC : 2 Cc : 1 cc) \end{array}$$

ان هذا التركيب النقي المتنحي (cc) هو الذى يعطينا البادرات الالبينو
التي تموت — ونرى هنا أن تأثير العامل المميت يتم فقط عند وجود العاملين
المتنحين معاً فيتداخلان مع بعضهما البعض لمنع تكوين الكلوروفيل — أما فى

حالة التركيب الخلطي (Cc) فإن العامل السائد يتغلب على العامل المميت وبذلك يتكون الكلوروفيل في البادرات وبذلك تتم دورة حياتها كالمعتاد .

ثانياً - العامل المميت السائد (Dominant Lethal) :

وسندرسه في وراثه لون الشعر في سلالة خاصة من الفيران الصفراء (yellow mice)

والمعروف عن هذه السلالة انها لا تعطى أنسلا مشابهة لها مطلقاً بل تعطى انحرالات دائماً بنسبة خاصة ثابتة هي :-

(٢ صفراء مثل الأصل : ١ من لون آخر (أسود أو بني أو رمادي) .

وأول ما يجب أن نجزم به هنا أن الفيران الصفراء الأصلية ذات تركيب وراثي خليط (heterozygous) وان اللون الأصفر سائد على أي لون آخر .

فاذا فرضنا أن العامل المسبب للون الأصفر هو (Y) وأن العامل المتنحي المضاد له هو (y) - فيكون التركيب الوراثي للفيران الصفراء هو (Yy)

فاذا أخذنا ذكراً وأنثى من هذه الفيران الخليطة وهجنا بينهما فان المنتظر نظرياً حصول الآتي :-

$$\begin{array}{c}
 Yy \times Yy \\
 \downarrow \\
 1 YY : 2 Yy : 1 yy \\
 \text{أصفر} \quad \text{أصفر} \quad \text{لون آخر} \\
 \text{(تموت)} \quad \quad \text{بني النخ} \\
 \text{ولا تولد مطلقاً}
 \end{array}$$

فاذا قارنا بين هذه النتيجة المنتظرة والواقع عند تهجين فأرين صفراوين وجدنا أننا نحصل فقط على النسبة (٢ : ١) وحيث أن الفيران الصفراء تكون

خليطة دائماً فان هذه النسبة أى (٢ : ١) تتمثل فى التركيبات الوراثية ($2Yy : yy$) والسؤال إذن هو أين ذهب الفيران الصفراء المنتظرة ذات التركيب الوراثى السائد النقى أى (YY) ؟ — ولماذا لم تظهر فى الأنسال ؟ .

ولتعليل هذه الظاهرة اتفق الرأى على اعتبار العامل (Y) عاملاً مميّناً فقط فى حالة وجوده فى شكل نقاوة سائدة وعلى ذلك يكون التركيب الوراثى (YY) مسبباً لموت الزيجوتات حتى قبل ولادتها .

والمشاهد أيضاً أن العامل (Y) رغم كونه مميّناً سائداً فإنه لا يستطيع أن يسبب مفعوله أى الموت أمام العامل المتنحى (y) — بدليل أن الفيران (Yy) تعيش وتتوالد عادياً .

من ذلك نرى أن الفيران الصفراء لكى تحي وتكون طبيعية فإنها يجب أن تكون خليطة وراثياً ولهذا فهي دائماً تعطى انحرالات فى أنسالها ولم يحصل قط أنها أعطت أنسالاً تكون كلها مشابهة لها .

والعوامل المميّنة عموماً منتشرة فى كثير من الكائنات الحية وتختلف تبعاً لطبيعتها ولعلها تفسر النسب العالية للوفيات فى بعض النباتات والحيوانات — بل ان الإنسان نفسه لا يخلو من مفعولها فلقد أمكن الاستدلال على بعض حالات الأمراض الناتجة عن عوامل وراثية مميّنة تسبب الموت فى أعمار مختلفة من حياته .

٣ — الارتباط الوراثى (Linkage) :

لا جدال فى أن عدد العوامل الوراثية فى أى كائن حى أكبر بكثير من العدد الأساسى للكروموزومات فيه — والنظرية الكروموزومية الوراثية تفترض فيما تفترض فرضين — أولهما أن العدد الأساسى هذا هو أصغر وحدة كروموزومية يمكن أن تتمثل فيها مجموعة وراثية كاملة بحيث أن كل عامل وراثى يكون ممثلاً مرة واحدة — وثانيهما أن العوامل الوراثية محمولة على الكروموزومات .

فالنتيجة الحتمية إذن هي أن كل واحد من الكروموزومات الممثلة للعدد الأساسي يجب أن يحمل عدداً من هذه العوامل وليس واحداً فقط .

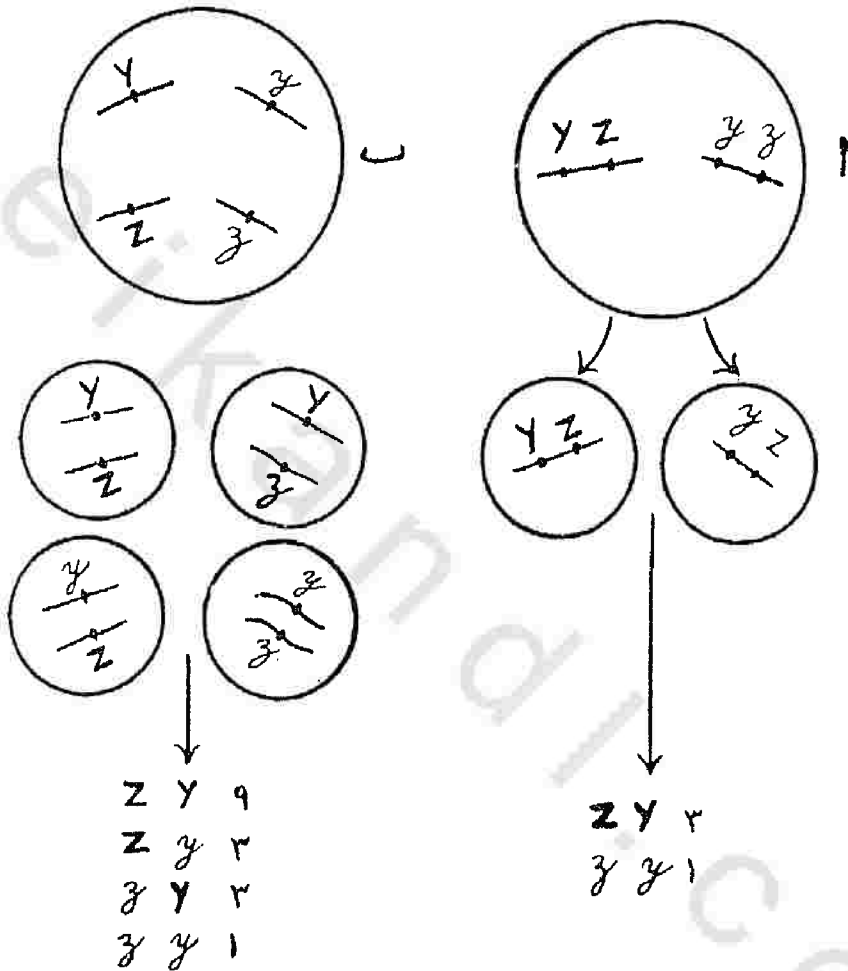
وبدیهی أن سلوك العوامل المحمولة على نفس الكروموزوم يختلف عن سلوك تلك التي تكون محمولة على كروموزومين مختلفين - إذ بينما تكون هذه الأخيرة حرة في سلوكها أثناء عملية الانقسام الاختزالي لا دخل لأى منها بالآخر ولا علاقة ولا تأثير نجد أن الأولى بحكم وجودها على نفس الكروموزوم فإنها تكون مقيدة مع بعضها البعض مرتبط كل منها بسلوك الآخر بحيث يكونون وكأنهم وحدة واحدة لا انفصام بينهما - وتسمى العوامل المحمولة على نفس الكروموزوم بالعوامل المرتبطة (linked genes) - بينما تسمى العوامل المحمولة على كروموزومات مختلفة بالعوامل المستقلة أو الحرة (independent genes)

ويمكن الاستدلال على كون العاملين مرتبطين أو مستقلين من النسب الانعزالية لنبات يكون خليطاً مزدوجاً لهما (double heterozygous) - كأن يكون مثلاً (Yy Zz) - فإذا كانت النسبة (٩ YZ : ٣ Yz : ٣ yZ : ١ yz) أو أى نسبة أخرى محورة عن هذه أو محرفة بشكل مانتيجة تداخل من أى نوع من الأنواع بين العاملين - فإن ذلك يكون دليلاً قاطعاً على أن هذين العاملين مستقلين أى انهما ليسا على كروموزوم واحد .

أما إذا كانت النسبة تشذ عما سبق الاستدلال عليه شذوذاً تاماً بحيث لا يمكن تفسيره بأى شكل من أشكال التداخل الوراثة في هذه الحالة يكون الاستنتاج أن هذين العاملين موجودان على كروموزوم واحد أى ان بينهما ارتباط

والسبب الأكبر لوجود هذا الاختلاف العظيم بين حالتي الاستقلال والارتباط يرجع بلا شك إلى تأثير كل حالة على النسب الجاسيطية المتكونة - ولنضرب لذلك مثلاً لزوجين من العوامل (Yy Zz) وندرس سلوك هذا التركيب

الوراثى عند تكوين الجاميطات فى الحالتين - ونرى فى شكل (١٤٣ ، ب)
تصويراً للتركيب الكروموزومى الوراثى لكل حالة ومعها الجاميطات المتكونة
بالانقسام الاختزالى ثم النسبة المورفولوجية بالتلقيح الذاتى .



(شكل ٤٣)

الاختلاف فى تكوين الجاميطات والنسب الزيجوتية
فى حالة زوجين من العوامل المتضادة لنبتات خليط فيهما معا
فى حالتى الارتباط كما فى (١) - أو الاستقلال كما فى (ب)

فن المعلوم أن حالة الاستقلال ان هى إلا تكرار لقانون مندل الثانى -
فالجاميطات على أربعة أشكال بنسب متساوية أى ٢٥ ٪ لكل واحدة - أما
النسبة المورفولوجية فهى (٩ : ٣ : ٣ : ١) .

أما في حالة الارتباط فيتكون شكلان فقط من الجاميطات كما هو موضح في الشكل ويتبع هذا بالتالي أن تكون النسبة المورفولوجية بالتلقيح الذاتي هي (٣ : ١) - وهذا لأن العاملين لكونهما مرتبطان فأنهما لا ينفصلان عن بعضهما البعض وبذلك لا تتكون الجاميطات التي تجمع عاملاً سائداً مع عامل متنح - بل تبقى مع قرينتها الموجودة معها على نفس الكروموزوم .

ويسمى هذا النوع من الارتباط بالارتباط التام (Complete linkage) وهو نادر جداً إذ أنه في أغلب الأحوال يحصل انفصال فعلي بين العوامل المرتبطة ولكن بنسب مختلفة تتفاوت بين العوامل المختلفة وتتوقف على مدى الارتباط بينهما - ويكون الارتباط حينئذ غير تام (incomplete linkage) وهو الشائع فعلاً .

وسندرس فيما يلي حالة فعالية لارتباط غير تام في نبات الذرة - وقد ظهرت النتيجة عند دراسة العلاقة بين الزوجين المتضادين من العوامل الآتية :-

الزوج الأول : حبة ملونة سائدة (C) - حبة غير ملونة متنحية (c)

الزوج الثاني : حبة ممتلئة سائدة (F) - حبة مجعدة متنحية (f)

وقد اتبعت الخطوات الآتية في دراسة توارث هذين الزوجين من الصفات المتضادة :-

١ - عمل تهجين بين نبات يجمع الصفتين السائدتين وآخر يجمع الصفتين المتنحيتين أى كالاتي :-

(cc ff)	×	(CC FF)
أبيض الحبوب مجعد الحبوب		ملون الحبوب ممتلئ الحبوب
Colourless shrunken grains		Coloured full grains

٢ - كانت نباتات الجيل الأول كما هو منتظر مبرزة للصفتين السائدتين أى حبوبها ملونة وممتلئة ويكون تركيبها الوراثي حتماً (Cc Ff)

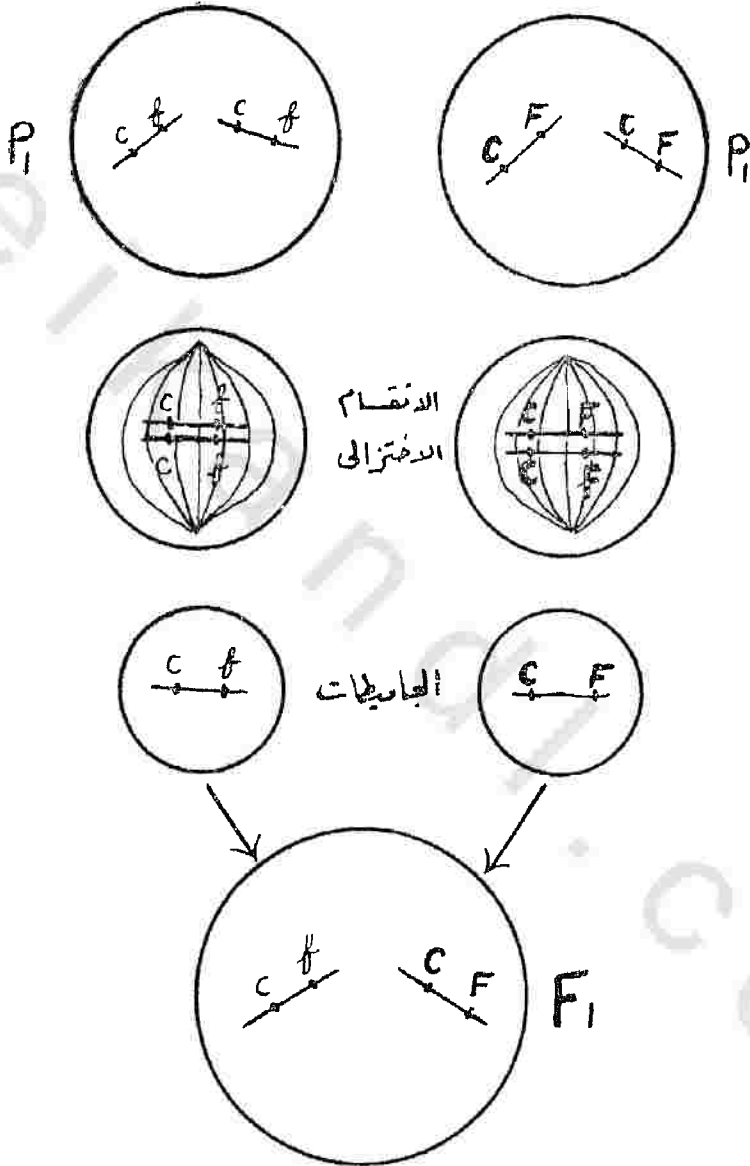
٣ - عند إنتاج الجيل الثانى كان المتوقع أن تكون النسبة المورفولوجية هى: (CF ٩ : Cf ٣ : cF ٣ : cf ١) نتيجة لإنتاج هذه الأربعة أشكال من الحاميطات بنسب متساوية - ولكن الذى حصل فعلا هو أن الأشكال المورفولوجية (CF) ، (cf) أى النباتات التى حبوبها ملونة وممتلئة (CF) وتلك التى حبوبها بيضاء ومجمعة (cf) أى التى تشبه كل منها أحد الأبوين الأصليين ظهرت بنسب عالية جداً - أما الشكلين الحديدين الذين يجمع كل منهما بين صفة سائدة وأخرى متنحية أى (Cf) ، (cf) فقد وجدا بنسب أقل بكثير من المنتظر .

ويلاحظ هنا أن الشكلين الأولين الذين ظهرا بنسب عالية جداً مماثلان للأبوين الأصليين للتهجين وهذا ما جعل الباحثين يرجحون أن العاملين السائدين (C ، F) لا يمكن أن يكونا مستقلين بل يجب أن يكونا مرتبطين أى موجودين على كروموزوم واحد - وكذلك الحال طبعاً فى العاملين المتنحيين (c ، f)

٤ - إذا كان الأمر كذلك فكيف نستطيع أن نعلل وجود بعض أفراد الجيل الثانى من الشكلين المورفولوجين (Cf ، cF) أى تلك التى لكى تظهر يجب أن يكون ذلك نتيجة انفصال العاملين (C ، F) وكذلك العاملين (c ، f) المفروض أنهما مرتبطان على نفس الكروموزوم .

أى أن المفروض الآن أن نعطى تعليلاً للأحداث التى تؤدى إلى كسر هذا الارتباط مما يؤدى إلى فصل العاملين المرتبطين عن بعضهما البعض بحيث يمكن تكوين شكلين جديدين من الحاميطات فى كل منهما عامل سائد مع عامل متنحى - وهذان الشكلان الحديدان هما (Cf ، cF)

ولإجابة هذا الاستفهام نتقدم بالتفسير الآتي موضحاً في (شكل ٤٤)
 مبتدئين بالأبوين الأصليين مفترضين أصلاً اننا بصدد حالة ارتباط وراثي
 لزوجين من العوامل المتضادة - وفيما يلي نقط هذا التفسير :-



(شكل ٤٤)

تكوين الجيل الأول

في حالة ارتباط زوجين من الصفات المتضادة

كما هو الحال في وراثته لون الحبوب وشكلها في الذرة

ويبين الشكل تكوين الجاميطات أولاً ثم اتحادها لتكوين الزيجونات

١ - النباتان الأصليان تركيبهما الوراثي كالآتي كما هو مبين في (شكل ٤٤)
الأول ذو الصفتين السائدتين (CF) (CF) ، والثاني ذو الصفتين المتنحيتين
(cf) (cf) وهذه هي الطريقة المتبعة لكتابة التركيب الوراثي في حالات
الارتباط إذ يوضع بين قوسين العاملان المرتبطان دلالة على وجودهما على نفس
الكروموزوم .

٢ - نباتات الجيل الأول يكون تركيبها الوراثي (CF) (cf) -
وذلك لاحتوائها على كروموزوم من كل من الأبوين فهي إذن خليطة
للصفتين معاً .

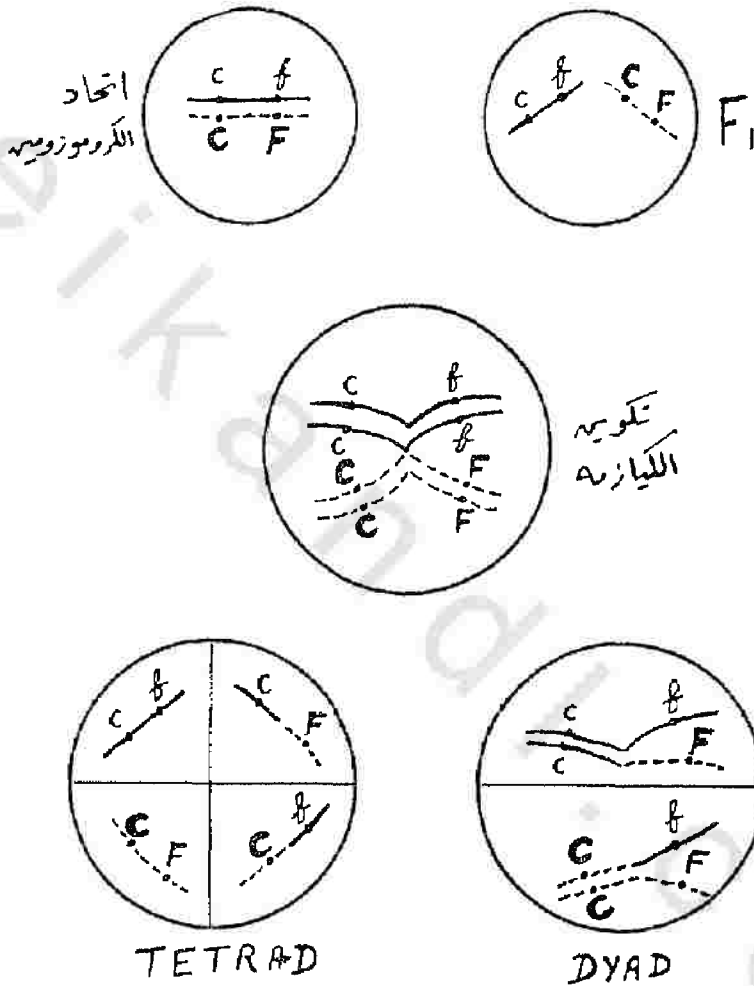
٣ - عندما تشرع نباتات الجيل الأول هذه في تكوين خلاياها
التناسلية يسبق هذا بطبيعة الحال عملية الانقسام الاختزالي بخطواته المعروفة
وفي حالتنا هذه بالذات تتمثل الخطوات فيما يلي من الأطوار موضحة في
(شكل ٤٥) .

(أ) يتحد الكروموزوم (CF) مع شبيهه الكروموزوم (cf) مكونان
زوجاً كروموزومياً (bivalent) - ثم تتتابع التغيرات السيتولوجية حيث يتم
انقسام كل كروموزوم طويلاً إلى كروماتيديه الاثنين - ويتبع هذا انقسام العامل
الوراثي نفسه ثم تبدأ عملية التناثر بين الكروموزومين المتحدتين فتكون قد تكونت
الكيازومات (Chiasmata) لتمنع الانفصال التام بينهما .

(ب) إذا فرضنا أن إحدى هذه الكيازومات قد تكونت في المنطقة الواقعة
بين العاملين المرتبطين كما هو مبين في (الشكل ٤٥) فإنه يحصل في موضع
الكيازومة تبادل بين الكروماتيدين الداخليين بحيث يلتصق جزء من أحدهما بجزء
من الأخرى والعكس بالعكس - أما الكروماتيدان الخارجيان فبقيان من غير
تغيير في تركيبهما الأصلي .

(ح) يتبع ذلك عند دور الانفصال الأول وإتمام عملية الانقسام الأولى
أن يتكون دور (Dyad) ذو الخليتين ويلاحظ في الشكل الفرق الأساسي
في التركيب السيتولوجي الوراثي بين الخليتين المتكونتين - فكلًا منهما تحتوي

على كروماتيدين أحدهما يشبه من حيث التركيب الوراثي الكروموزوم الأصلي قبل بدء عملية الانقسام الاختزالي أما الثاني فمركب من جزئين متبادلين جزء يحمل عاملاً سائداً وجزء يحمل عاملاً متنحياً .



(شكل ٤٥)

العلاقة بين العبور الوراثي (crossing over)

وتكوين الكيازمات (chiasmata) كما هي مثلة

في عملية الانقسام الاختزالي لنبات خليط لزوجين من العوامل المتضادة

وترى الكيازمة وقد تكونت بين العاملين المرتبطين

بما أدى إلى انفصالهما عن بعضهما البعض في نصف الخلايا التناسلية المتكونة

(د) هذه الظاهرة تسمى بظاهرة العبور الوراثى (Crossing over) — بمعنى أن العاملين (C ، F) من ناحية ثم العاملين (c ، f) من ناحية أخرى اللذين كانا مرتبطين على كروموزومين منفصلين — قد انكسر هذا الارتباط بينهما أثناء عملية الانقسام الاختزالي ونتج عن ذلك انفصال الجزء الكروماتيدى الحامل للعامل (C) عن الجزء الحامل للعامل (F) وكذلك انفصل الجزء الحامل للعامل (c) عن الجزء الحامل للعامل (f) — وبذلك تكون كروماتيدان جديداً يحمل كل منهما عاملاً سائداً مع عامل متنحٍ بالتبادل — فالعبور الوراثى حينئذ هو نتيجة التكوين السيتولوجى للكميات .

(هـ) يتبع هذا تكوين طور الـ (Tetrad) ذى الأربع خلايا والذي ينفصل فيه كروماتيد كل كروموزوم عن بعضهما البعض — ويرى فى الشكل التركيب الوراثى لهذه الأربع خلايا وهى الآتى :—

الأولى — بها كروموزوم كالأصل تماماً به العاملان السائدان (CF)

الثانية — » » » » » » المتنحيان (cf)

الثالثة — بها كروموزوم ناشئ عن عبور العامل السائد (C) مع المتنحى (f) وتركيبها إذن (Cf)

الرابعة — بها كروموزوم ناشئ عن عبور العامل السائد (F) مع المتنحى (c) وتركيبها إذن (cF)

(و) هذه كما هو معروف هى الجاميطات التى يكونها نبات الجيل الأول وهى الناشئة من خلية أمية واحدة — وهى كما رأينا تنقسم إلى قسمين أساسيين — قسم ناشئ عن عبور العوامل الوراثية وتسمى الجاميطات من هذا النوع بالجاميطات العبورية (Crossover gametes) — وقسم أصلى لم يحدث به عبور وتسمى الجاميطات من هذا النوع بالجاميطات اللاعبورية (non-crossover gametes)

(ز) ولما كانت الخلية الأمية الواحدة التى تسلك هذا السلوك تعطينا أربع جاميطات مختلفة اثنان منها عبورية واثنان لا عبورية فتكون النسبة بينهما

(١ : ١) أى أن كلا منهما يمثل ٥٠ ٪ من المجموع — وحيث أن هذه النسبة ناشئة عن تكوين كيازمة واحدة — نستنتج أن الكيازمة الواحدة ينشأ عنها عبور بنسبة ٥٠ ٪ بمعنى أن الجاميطات الأربع المتكونة من خلية أمية واحدة تكونت فيها كيازمة واحدة بين زوجين من الصفات المتضادة — هذه الجاميطات الأربع يكون نصفها عبورياً والنصف الآخر لا عبورياً — إذن الكيازمة الواحدة = ٥٠ ٪ عبور .

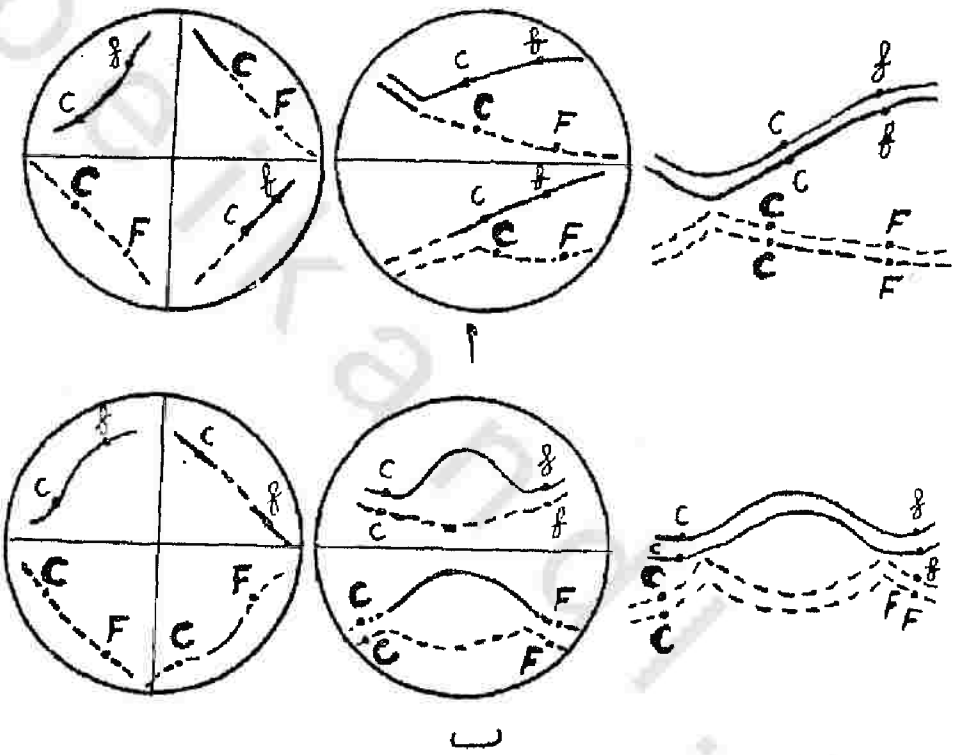
٤ — قد يبدو لأول وهلة أن النتيجة التي وصلنا إليها هنا هي نفس النتيجة في حالة استقلال العوامل — إذ في الحالتين تتكون نفس الأربعة أشكال من الجاميطات هنا بواسطة العبور وهناك عن طريق التوزيع الحر — فكأن الارتباط بين العوامل لا يؤثر في النسبة الجاميطية وبالتالي لا يؤثر في النسبة المورفولوجية وهذا بطبيعة الحال مخالف للواقع فكيف إذن يمكننا أن نفسر أنه في حالات الارتباط الوراثي يحصل هذا الشذوذ الملحوظ ؟

٥ — وللإجابة على هذا نقول انه حقيقة كما شرحنا تعطى الخلية الأمية الواحدة أربعة جاميطات بنسب متساوية نصفها عبورية ونصفها لا عبورية — ولكن هذا مشروط بشروط خاصة أهمها أن تتكون كيازمة واحدة بين العاملين المرتبطين فيحصل نتيجة لذلك عبور بنسبة ٥٠ ٪ — وان يتم ذلك بنفس الكيفية في الآلاف المولفة من الخلايا الأمية التي تبدأ انقسامها الاختزالي لتكوين الجاميطات .

٦ — ان احتمال وقوع هذا في جميع الخلايا نادر جداً بل متعذر — وليس معنى هذا انه لا تتكون كيازومات — كلا — إذ أن الكيازومات من مستلزمات ازدواج الكروموزومات لاستمرار بقائها مزدوجة ولكي لا تنفصل — ولكن هذه الكيازومات قد تتكون في أوضاع أخرى غير التي شرحناها فمثلاً : —

(١) قلنا ان هذه الـ ٥٠ ٪ عبور مشروطة بتكوين كيازمة واحدة بين العاملين المرتبطين — ولكن قد تكون الكيازمة في موضع من الكروموزومين

خارج المنطقة الموجودة بين هذين العاملين كما هو مبين في (شكل ١٤٦) وفي هذه الحالة لا يكون لها أى تأثير في عبور العوامل فتبقى كما كانت قبل الازدواج - وفي مثل هذه الخلية الأمية تكون نسبة الحاميطات اللاعبورية ١٠٠٪ - والعبورية طبعاً صفر ٪ - أى ان الحاميطات فيها تكون على شكلين فقط .



(شكل ١٤٦)

١ - تكوين الكيازمة خارج المنطقة بين العاملين المرتبطين .

ب - تكوين كيازمتين اثنتين في المنطقة بين العاملين المرتبطين

وفي كلتا الحالتين - لا يؤدي تكوين الكيازمات إلى حصول عبور بين العوامل المرتبطة - وبذلك يبقى العاملان المرتبطان معا في نفس الحاميطة - فلا يكون هناك أثر للكيازمات على العبور .

(ب) وقد يحصل في بعض الأحوال أن تتكون بين العاملين المرتبطين كيازمتان بدلا من واحدة كما هو مبين في شكل (١٤٦ ب) - وفي هذه الحالة أيضاً لا يكون لهما أى تأثير في فصل العاملين المرتبطين عن بعضهما البعض -

فالعبور هنا يكون مزدوجاً أى عبورين يحى أحدهما مفعول الآخر — وتسمى هذه الحالات بحالات العبور المزدوج (double crossing over) — وهنا أيضاً فى مثل هذه الخلية الأمية تكون نسبة الحاميطات اللاعبورية ١٠٠ ٪ والعبورية صفر ٪ — وهى نفس النتيجة السابقة .

(وتجب الإشارة هنا إلى أن هناك طرقاً خاصة لتمييز مثل هذه الحالات وراثياً — أى حالات العبور المزدوج — تمييزها من عدم حصول العبور إطلاقاً وذلك لضبط تقدير نسبة العبور بين العوامل المرتبطة) .

٧ — الوضع إذن أن مثل هذه الاحتمالات تقلل قطعاً من تكوين الحاميطات العبورية بالنسبة للجاميطات الأصلية أى اللاعبورية — وغنى عن الذكر أن جميع الخلايا الأمية مهما كانت طرق تكوين الكيازومات فيها تعطى كل منها أربعة جاميطات نصفها لاعبورية — ومعنى ذلك أن نصف الحاميطات التى يكونها النبات يجب ألا تكون عبورية أى يجب أن تكون لا عبورية كالأصل ويبقى النصف الثانى وهذا يقل أو يزيد تبعاً لأوضاع الكيازومات واعدادها — ويتوقف على ذلك وفرة الحاميطات العبورية أى التى تخالف الأصل بالنسبة للجاميطات اللاعبورية المماثلة للأصل .

٤ — تقدير النسبة المئوية للعبور Cross-over Percentage :

فسرنا فيما سبق وجود أربعة أشكال من الحاميطات فى حالات الارتباط عندما يكون النبات خليطاً لزوجين من الصفات المتضادة (double heterozygous) أى تركيبه الوراثى فى حالتنا الراهنة (cf) (CF) — وقلنا ان ذلك ناشىء عن العبور بين العوامل المرتبطة بحيث تتكون كروموزومات جديدة تجمع بين عامل من أحد الكروموزومات مع عامل آخر من الكروموزوم المضاد — وقلنا ان هذا العبور يتم بنسب خاصة — ولما كان من الأهمية تقدير هذه النسبة لمعرفة النسبة المئوية للعبور — فسنشرح فيما يلى الطريقة المتبعة فى ذلك وهى أبسطها وتتلخص فى النقاط الآتية :-

١ - الفكرة الأساسية وراء هذه الطريقة هي تقدير النسبة بين الجاميطات العبورية والجاميطات اللاعبورية في هذا النبات الخليط لزوجين من الصفات المتضادة - وبمعنى آخر نود أن نعرف الأعداد التي تتكون بها هذه الجاميطات المختلفة بالنسبة لبعضها البعض .

٢ - ولما كان تقدير هذا في الجاميطات نفسها غير متيسر بمعنى انه ليس بالإمكان تمييز الجاميطات عن بعضها البعض كجاميطات حتى يمكننا معرفة أيها نتج عن طريق العبور أو عن طريق اللاعبور .

٣ - فلا بد إذن من دراسة ذلك في الزيجوتات التي تتكون عند تلقيح هذه الجاميطات بحيث تتمخض العوامل الوراثية الموجودة فيها عن الأشكال المورفولوجية التي تظهر على النباتات النامية من هذه الزيجوتات .

٤ - والمهم في عملية التلقيح هذه أن نختار الجاميطات الذكرية الملقحة التي لا يكون لها أى تأثير وراثي على الجاميطات المراد اختبار نسب تكوينها - بحيث نمكن هذه الأخيرة من إبراز صفاتها المورفولوجية التي تصور تركيبها الوراثي تمام التصوير .

٥ - لا يتسنى هذا إلا إذا كانت الجاميطات الملقحة تحمل عوامل متنحية فهي بهذه الكيفية تتم عملية التلقيح فالأخصاب فقط من غير أن تؤثر إطلاقاً في التركيب الوراثي للجاميطات المراد اختبارها .

٦ - وبديهي ان النبات الذي يعطى جاميطات ذات عوامل متنحية يسهل اختياره لكونه يبرز الصفات المورفولوجية المتنحية - وهذا بالتالي يؤكّد لنا أن تكوينه الوراثي نقي .

٧ - على هذا الأساس يكون التركيب الوراثي للنبات الذي نستعمله كمتنح هو (cf) (cf) أي نقي متنح للصفتين معاً (double recessive)

وأينا الآن ان طريقة تقدير النسبة المئوية للعبور تتلخص في عمل تهجين بين النبات الخليط المزدوج أي لزوجين من الصفات مع نبات يكون نقياً متنحياً لكلا الزوجين من الصفات أي التهجين (cf) (cf) × (CF) (CF)

ويسمى مثل هذا التهجين بالتهجين الرجعي (Back-cross) الذي هو تهجين بين نباتات الحليل الأول ونباتات نقية متنحية أى (double recessive x FI)

وقد عمل هذا التهجين فعلا في حالة الذرة السابق الكلام عنها ونتج عنه أنسال أمكن تمييزها في أربعة أشكال مورفولوجية كانت أعداد كل منها كالآتي: -

حبوب ملونة ممتلئة - وعدد نباتاتها ٤٠٣٢ نباتاً

» » مجلدة » » ١٤٩ نباتاً

حبوب بيضاء ممتلئة وعدد نباتاتها ١٥٢ نباتاً

» » محملة » » ٣٥ + ٤ نباتاً

قبل أن نفسر هذه النتائج نبدأ بأن نقول إنها تعزز تعزيزاً كبيراً ما سبق إثباته من وجود حالة الارتباط بين العوامل التي نحن بصددھا - إذ أنها لو كانت مستقلة أو حرة أو غير مرتبطة فان نتيجة هذا التهجين الرجعي لزوجين من الصفات المتضادة لا بد وأن تكون تكوين نفس هذه الأربعة أشكال بنسب متساوية أي ١ : ١ : ١ : ١ (راجع جدول ٢) - ويرجع ذلك إلى أنه في حالات الاستقلال يكون النبات المجهين للزوجين من الصفات (أي نبات الجليل الأول) أربع جاميطات بنسب متساوية وحيث أن النبات النقي المتنحي لهاتين الصفتين يعطى نوعاً واحداً فقط من الجاميطات يحتوى على عوامل متنحية - لذلك نجد أن النسبة الجاميطية لنباتات الجليل الأول هي التي تتمثل في النسبة المورفولوجية للتجهين الناتج .

ولا جدال في أن النسبة المورفولوجية التي ظهرت في حالة الارتباط التي ندرسها الآن بعيدة كل البعد عن أن تكون نسبة (١ : ١ : ١ : ١) — فالمشاهد هو الآتي :—

١ - الشكلاان الأول والأخير (حبوب ملونة ممثلةة - وحبوب بيضاء مجمعة) موجودان بنسبة أعلى بكثير عن المنتظر - وهذان هما الشكلاان المماثلان للأبوين الأصليين .

٢ - الشكلاان الثاني والثالث (حبوب ملونة مجمعة - وحبوب بيضاء ممثلةة) - موجودان بنسبة أقل بكثير من المنتظر - وهذان هما الشكلاان الجديدان

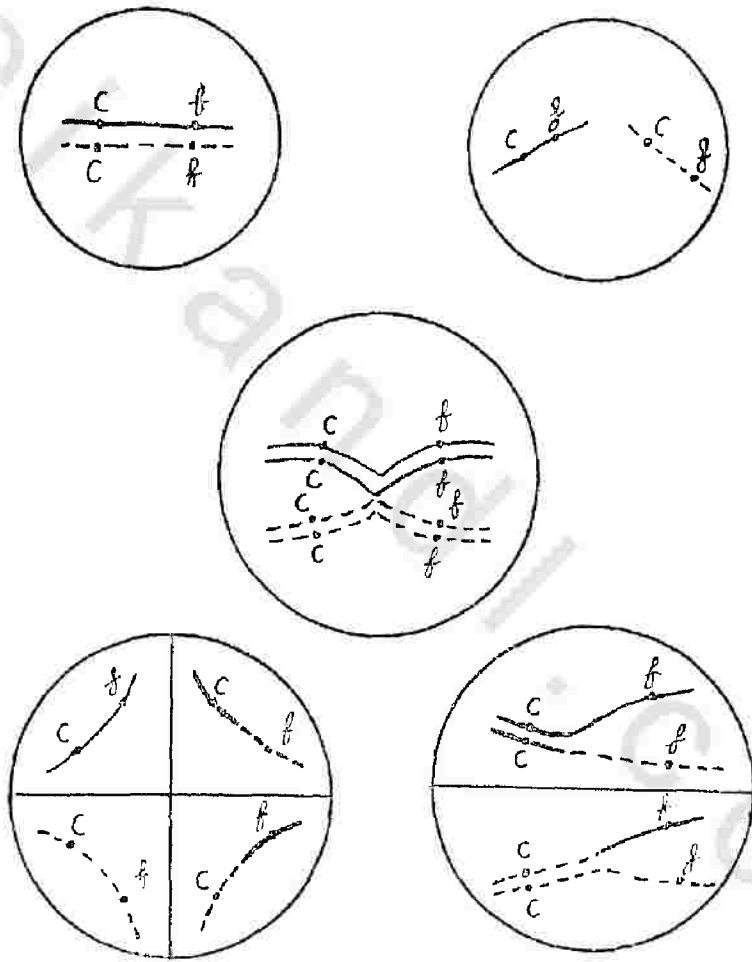
٣ - هذا يؤكد أن العساملين السائدين (C : F) موجودان على نفس الكروموزوم أى مرتبطان وأنهما كانا كذلك فى الأب الذى يحملهما - وكذلك العاملان المتنحيان (c ، f) مرتبطان وأنهما دخلا كذلك فى الأب الثانى الذى يحملهما - أى ان تركيب الأبوين لا بد وأن يكون (CF) (CF) ثم (cf) (cf)

والآن وقد قدمنا هذه النقط المبدئية سنشرع فى تفسير نتائج التهجين الرجعى الذى نحن بصدده ومنها نستخلص النسبة المثوية للعبور وفيما يلى تسلسل هذه التفسيرات :

١ - نباتات الجيل الأول فى حالات الارتباط بين زوجين من الصفات المتضادة تعطينا أربعة أشكال من الجاميطات بنسب تتوقف على مدى العبور بينهما كما سبق الشرح - وهذه الأربع جاميطات هنا هى (CF) ، (CF) ، (cf) ، (cf)

٢ - النباتات النقية المتنحية تعطى نوعاً واحداً فقط من الجاميطات تركيبه الوراثى (cf) سواء كانت الجاميطات ناتجة عن عبور أو لا عبور - لأنه بديهى أن العبور فى حالات النقاوة التامة سواء كانت سائدة أو متنحية

لا يؤثر مطلقاً في التركيب الوراثي للجاميطات الناشئة عنه وذلك لأن كلا من الكروموزومين المتزاوجين يحمل عوامل متشابهة (homozygous) وعلى ذلك فإننا نجد أن الكروماتيدين الداخليين الذين يحصل بينهما العبور يكون تركيبهما مماثلاً تماماً للكروماتيدين الخارجيين الذين لم يحصل فيهما عبور - وتبعاً لذلك تكون جميع الجاميطات متشابهة وراثياً كما هو مبين في (شكل ٤٧) .



(شكل ٤٧)

في حالات التقاء لزوجين من العوامل المتضادة (سائدان أو متنحيان) لا يكون للعبور أي تأثير على التركيب الوراثي للجاميطات فتكون جميع الجاميطات المتكونة متشابهة سواء منها الناتج عن العبور أو عن اللاحقور وموضح هنا حالة فقية متنحية - وبديهي أن نفس الشيء يحصل في حالة التقاء السائدة للعاملين معا

٣ - على هذا الأساس يكون التركيب الوراثي للأربعة أشكال الرجولية
الناجمة من التهجين كالتالي :-

حبوب ملونة مثلثة (الشكل الأول) (cf) (CF)

» » مجعدة (الشكل الثاني) (cf) (CF)

» بيضاء مثلثة (الشكل الثالث) (cf) (cF)

» » مجعدة (الشكل الرابع) (cf) (cF)

٤ - يمكننا الآن أن نؤكد أن الشكاين الأول والرابع لكونهما يشبهان
الأبوين الأصليين لا بد أن يكونا نتجا عن جاميطات لا عبورية ويعزز هذا أن
عنددهما أكبر بكثير من المنتظر - إذ هو :

$$٤٠٣٢ + ٤٠٣٥ = ٨٠٦٧ \text{ نباتاً .}$$

٥ - وبذلك نؤكد أيضاً أن الشكاين الثاني والثالث وهما الحديدان
لا بد أن يكونا نتجا عن جاميطات عبورية إذ مجموعهما :

$$١٤٩ + ١٥٢ = ٣٠١ \text{ نباتاً .}$$

٦ - المجموع الكلي للأنسال جميعها عبورية ولا عبورية هو :

$$٨٦٠٧ + ٣٠١ = ٨٩٠٨ \text{ نباتاً .}$$

٧ - من هذه الأرقام يمكننا الآن استخراج النسبة المئوية للعبور - فحيث
أنه في مجموع ٨٩٠٨ تكون الأشكال العبورية ٣٠١ - فحينئذ تكون النسبة
المئوية للعبور هي ٣٦ %.

٨ - معنى هذا أنه في كل مائة جاميطة تتكون في النبات الخليط لزوجين
من الصفات أى الذى تركيبه الوراثي (cf) (CF) فى حالتنا الراهنة - تكون
نسبة وجود الأربع جاميطات المتكونة كالتالي :-

$$(CF) + (cf) = ٩٦٤ \% \text{ بالنصف بينهما وهى الجاميطات}$$

اللاعبورية أى الأصلية .

العبورية (أى الجديدة) .
 $(cF) + (CF) = 36\%$ بالنصف بينهما وهى الخاميطات

بهذه الطريقة يمكن الاستدلال على النسبة المئوية للعبور - وهى تعبر هنا
تماماً عن الحاصل فعلاً فى تكوين الخاميطات نفسها أثناء عملية الانقسام الاختزالى
وتكوين الكيازومات وحصول العبور الوراثى .

وهناك طرق أخرى لتقدير النسبة المئوية للعبور من نتائج التحليل الثانى
ولكنها أكثر تعقيداً عن هذه - ويتطلب استخراج النسبة المئوية كثيراً من العمليات
الحسابية .

٥ - مجاميع الارتباط والخرائط الكروموزومية Linkage groups
: and Chromosome Maps.

(١) المجاميع الارتباطية والعدد الاساسى للكروموزومات :

لعل من أهم الأسس المدعمة للنظرية الكروموزومية الوراثة كون العوامل
الوراثية محمولة على الكروموزومات - ليس هذا فقط - بل ان وضعها على
الكروموزومات ليس وضعاً منظماً لكل عامل فحسب بل ان النظام يعم المجموعة
الوراثية كلها بحيث نجد العوامل المختلفة مرتبة على الكروموزومات ترتيباً خاصاً
فى مواقع محددة تبعد عن بعضها البعض أبعاداً ثابتة .

ولما كانت المجموعة الكروموزومية الأحادية (haploid) الممثلة للعدد
الأساسى أو القاعدى للجنس (basic number) تحمل مجموعة وراثية كاملة
موزعة على أفراد كروموزوماتها الغير متشابهة بحيث يحمل كل كروموزوم منها
عدداً خاصاً من هذه العوامل الوراثية .

وحيث ان مجموعة العوامل الوراثية المحمولة على كروموزوم واحد
تكون مرتبطة مع بعضها البعض فى سلوكها الوراثى بحيث تنطبق عليها

قوانين الوراثة الارتباطية وتتشكل في انعزالاتها وفقاً للنسبة المتوية للعبور بين كل اثنين منها .

وحيث ان كل مجموعة من هذه الجاميع الارتباطية المحمولة على كروموزوم واحد تكون مستقلة في سلوكها الوراثي ونسب انعزالاتها عن الجاميع الارتباطية الأخرى المحمولة على بقية كروموزومات المجموعة الأحادية .

إزاء كل هذا نستنتج أن عدد الجاميع الارتباطية في أى كائن حتى يجب أن يساوى العدد الأساسى للكروموزومات فيه بحيث لا يزيد عنه مطلقاً .

هذا مبدأ من أهم المبادئ التى بنيت عليها النظرية الكروموزومية الوراثة بل هو الكيان الذى لا تقوم لهذه النظرية قائمة بدونه — وهو من البداهة بمكان — إذ انه إذا كانت كل القرائن الوراثة تدل على حمل الكروموزومات للعوامل الوراثة موزعة على جاميع يختص كل كروموزوم بمجموعة منها بحيث تسعها جميعاً فلا بد إذن من أن يكون عدد هذه الجاميع الارتباطية مساوياً لعدد الكروموزومات التى تحملها .

ولقد ثبتت صحة هذا الافتراض في جميع النباتات والحيوانات التى درست طرق توارث الصفات فيها — وانه وإن كان في بعض الحالات قد وجد أن عدد الجاميع الارتباطية أقل من العدد الأساسى للكروموزومات فان هذا لا يتعارض إطلاقاً مع النظرية القائمة بل هو في الحقيقة والأمر الواقع متمش معها والتعيس ينصب في عدم اكتمال البحث في بقية الصفات الوراثة بمعنى أن بعضاً من الصفات لم يكتشف طرق توارثها للآن — وبانتالي لم يكن بالاستطاعة وضعها في أماكنها على الكروموزومات .

أما إذا حصل وثبت بالبحث في كائن ما وجود عدد من الجاميع الارتباطية أكثر من العدد الأساسى للكروموزومات فان هذا هو الذى يتعارض تعارضاً

تماماً مع النظرية القائمة بل انه يقوض دعائها بحيث لا تقوم لها قائمة — ونحمد الله ان هذا لم يحصل قط ولا ينتظر حصوله .

(ب) المجاميع الارتباطية والابعاد على الكروموزومات :

ان العوامل الوراثية المكونة لمجموعة الارتباط الواحدة تنتظم على الكروموزومات في ترتيب ثابت وعلى أبعاد ثابتة تفصلها عن بعضها البعض — وهذه الأبعاد كما سبق القول تمثل نسب العبور بين عامل وآخر — وزيادة على ذلك فقد ثبت أن المسافات أو الأبعاد بين العوامل تنطبق انطباقاً حسابياً مع نسب العبور بينها — فاذا فرضنا مثلاً أن الثلاثة عوامل A ، B ، C متراصة على الكروموزوم بهذا الترتيب وكانت نسبة العبور بين A ، B = ٥ وبين B ، C = ٧ فاننا نجد أن هذه النسبة بين A ، C = ١٢ وهكذا .

(ج) المجاميع الارتباطية وخرائط الكروموزومات :

إذا أخذنا جميع هذه الحقائق في الاعتبار فانه من الممكن عمل خرائط كروموزومية لجميع أفراد المجموعة الأحادية — بحيث نضع كل العوامل المرتبطة في مواضعها الثابتة بمجرد معرفة نسبة العبور بين كل اثنين منها على حدة — ويمكن تتبع الخطوات اللازم اتخاذها لرسم الخريطة الكروموزومية لكائن حي في النقاط الآتية : —

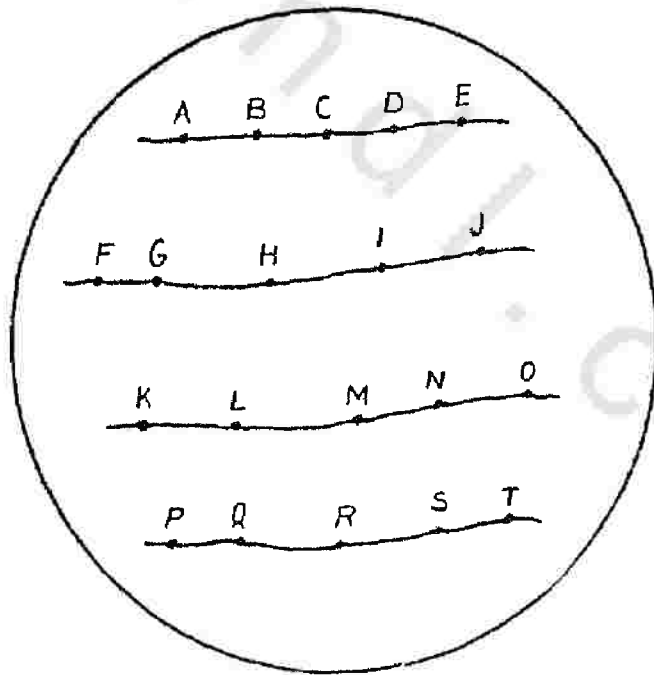
١ — نبدأ أولاً في التعرف على العوامل الوراثية واحداً واحداً تبعاً لقانون مندل الأول لنستدل على السيادة والتنحي للتعبيرات المختلفة .

٢ — نشرع في دراسة العلاقة بين كل اثنين من العوامل تبعاً لقانون مندل الثاني وهنا نستطيع أن نعرف إذا كان العاملان مستقلين أو مرتبطين — فاذا

وجدنا أن النسبة الانعزالية في الجيل الثاني هي (٩ : ٣ : ٣ : ١) نستنتج أن العاملين مستقلان — أما إذا كانت النسبة توحي بوجود ارتباط فعني هذا أن العاملين مرتبطان أي محمولان على كروموزوم واحد .

٣ — بهذه الطريقة وبتكرارها لكل عاملين على حدة نستطيع أن نضع جميع العوامل المرتبطة في الكروموزومات الخاصة بها — أما تلك التي ثبت استقلالها فلا نضعها في كروموزوم واحد بطبيعة الحال .

٤ — لنفرض أن العدد الأساسي أي ($n = ٤$) وأن العوامل الوراثية المدروسة هي ٢٠ عاملاً — وأن البحوث السابقة أثبتت لنا أن كل خمسة منها تكون مجموعة ارتباطية خاصة — وبذلك استطعنا أن نضعها على الأربعة كروموزومات كما هو مبين في (شكل ٤٨) .



(شكل ٤٨)

ترتيب العشرين عاملاً على الكروموزومات الأربعة
مكونين أربعة مجاميع ارتباطية وهو العدد الأساسي للكروموزومات

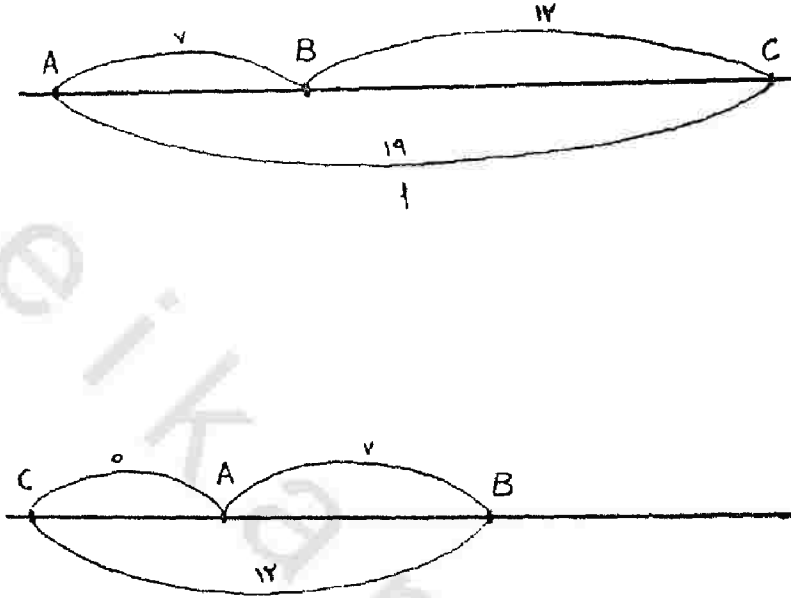
ومعنى هذا الشكل أن العامل (A) مثلاً مرتبط مع العامل (B) وقد ثبت لنا ذلك من أن التلقيح الذاتي للتركيب الوراثى (Aa Bb) لم يعطنا النسبة (٩ : ٣ : ٣ : ١) بل أعطانا نسبة توحى بالارتباط — وهذا هو نفس ما حصل عند دراسة نتائج التلقيح الذاتى للتركيب الوراثية (Aa Cc) ، (Aa Dd) ، (Bb Ee) ، (Ff Gg) ، (Kk Ll) ، (Rr Ss) وهكذا دواليك .

وفى نفس الوقت كان لابد من أن نضع العاملين (F ، A) على كروموزومين مستقلين وذلك لأن التلقيح الذاتى للتركيب (Aa Ff) أعطانا نسبة (٩ : ٣ : ٣ : ١) وهى نسبة الانعزال المستقل تبعاً لقانون مندل الثانى — وهذا هو نفس ما حصل عند دراسة نتائج التلقيحات الذاتية للتركيب (Bb Gg) ، (Ll Ss) ، (Bb Pp) ، (Dd Nn) وهكذا دواليك .

٥ — الآن وقد أمكننا تحديد المجاميع الارتباطية ومكونات كل مجموعة — فواجبنا التالى هو تحديد مواقع العوامل بالنسبة لبعضها البعض فى كل مجموعة على حدة — وبمعنى آخر علمنا أن العوامل A ، B ، C ، D ، E محمولة على كروموزوم واحد — فما هو ترتيبها على الكروموزوم ؟ — هل هو (A B C D E) ١ ، (D E C B A) ٢ ، (C A E B D) أو أى ترتيب آخر ؟ ثم ما هى الأبعاد بينها ومواقعها بالضبط ؟

٦ — لتحديد ذلك تطبق مبادئ نسب العبور وعلاقتها بالأبعاد — فنبدأ بتحديد نسبة العبور بين A ، B مثلاً ولنفرض أنها γ ثم بين B ، C ولنفرض أنها ١٢ — وهنا لا زلنا غير قادرين على تحديد ترتيب هذه العوامل الثلاثة بالضبط ويتم هذا عندما نعرف نسبة العبور بين A ، C —

فإذا كانت ١٩ يكون الترتيب كما هو موضح في (شكل ٤٩ أ) - أما إذا كانت ٥ - فيكون الترتيب كما هو موضح في (شكل ٤٩ ب) .



(شكل ٤٩)

تحديد مواقع العوامل الوراثية المرتبطة

بالنسبة لبعضها البعض على نفس الكروموزوم تبعاً لنسب العبور بين كل اثنين منها

- ١ - إذا كانت النسبة المئوية للعبور بين (C ، A) = ١٩ فإن (B) يكون بين (C ، A)
- ب - إذا كانت النسبة المئوية للعبور بين (C ، A) = ٥ فإن (A) يكون بين (C ، B)

٧ - يكرر هذا بالنسبة للعاملين الآخرين D ، E على نفس الكروموزوم إلى أن يتم تحديد مواقع كل منها بالنسبة للآخر .

٨ - يجب أن يكون معلوماً أن هذه الأسس لها حدود خاصة في مدى تطبيقها - إذ هناك بعض الظواهر السيتولوجية التي تتعارض مع التطبيق لأقصى الحدود - وقد وضعت أسس علمية لتفادي ذلك وتصحيح ما يمكن أن ينشأ من أخطاء في التطبيق .

٩ - وبطبيعة الحال يكرر نفس الشيء في كل مجموعة ارتباطية إلى أن يتم تحديد مواقع جميع العوامل بالضبط .

١٠ - وعندما يتم ذلك يكون قد رسم للكائن الحي ما يسمى بالخريطة الكروموزومية - وهذه الخرائط أهميتها عند المربي إذ أنه بواسطتها يستطيع أن يستدل على العوامل الوراثية التي تهتمه وخصوصاً الاقتصادية منها - وهذا ما يسهل مأموريته في التحكم في مدى استفادته منها .