الباب العاشر

الارتباط والعبور والخريطة الكروموسومية

Linkage, Crossing Over and Chromosome Mapping.

يعتبر قانون التوزيع الحر Independent assortment لأزواج الجينات المختلفة عن بعضها عند تكوين الجاميطات هو حجر الأساس الذى بنيت أو شيدت عليه نظم توارث الصفات المختلفة . ولقد كررنا مناقشة وفهم هذا الأساس تفصيليا فى الأبواب السابقة . وقد نحتاج الآن إلى التساؤل : هل يعتبر هذا القانون هو القاعدة والتى ليس لها أية استثناءات وخاصة إذا كانت دراستنا منصبة على سلوك عدة أزواج من الجينات المختلفة والمتحكمة بالتالى فى توارث عدة صفات مختلفة فى الهجن المختلفة ؟.

فكما هو معروف لدينا أن لكل قاعدة عدة استثناءات . وعليه فإنه من المتوقع أن نجد بعض الاستثناءات لقانون التوزيع الحر أيضا . ومن جهة أخرى فلقد أضافت دراسة أسس هذه الاستثناءات الكثير من المعرفة حول تركيب المادة الوراثية تحت الدراسة .

ولقد ناقشنا فى الباب السابق تبلور نظرية الكروموسوم فى التوارث The chromosome theory of inheritance والتى كان فضل تقديمها أو الاعتقاد فيها وبلورتها يرجع إلى Sutton وفضل تعضيدها وإثباتها تجريبيا يرجع إلى مورجان Morgan وتلاميذه . فمن مناقشتنا فى الباب السابق وضح لنا بكل جلاء أن هناك جينات معينة موجودة ومحمولة على كروموسومات معينة ــ كروموسومات الجنس ــ فى حشرة الدروسفيلا ميلانو جستر . وحيث أنه وجدت فيما بعد عدة مئات من الصفات المظهرية التى يتحكم فى توارثها عديد من الجينات المختلفة . ووجد أن عدد هذه الجينات أكثر بكثير جدا من

عدد الكروموسومات سواء الجسمية أو الجنسية فى الكائن نفسه . فعليه فانه من المتوقع على أساس قبول أن الجينات محمولة على الكروموسومات ـــ نظرية الكروموسوم ـــ أن توجد عدة جينات مختلفة محمولة على كل كروموسوم مفرد فى هذه الحالة يعتبر الكروموسوم المفرد بما يحمل عليه من جينات مختلفة مرتبه عليه ترتيبا طوليا ، ماهو إلا مجموعة ارتباطية واحدة Linkage group . من هذه النقطة أيضا يمكننا أن نتوقع أن تكون عدد المجاميع الأرتباطية لأى كائن حى يساوى العدد الأحادى من الكروموسومات ذلك لأن كروموسومات الكائن الحى موجودة فى أزواج متماثلة وكل زوج من هذه الأزواج المتماثلة يكون مجموعة ارتباطية واحدة ـــ الكروموسوم المفرد يحمل جينات معينة والكروموسوم المماثل له يحمل نفس الجينات أو اليلاتها .

نعلم أيضا من دراستنا العملية أن هناك بعض الظواهر المميزة للانقسام الميوزى اللازم لتكوين الجاميطات . من ضمن هذه الظواهر ظاهرة تسمى بظاهرة العبور الستيولوجى Crossing over . وبما أننا توقعنا أن توجد عدة جينات مختلفة معينة على كروموسوم معين . وبما أن العبور السيتولوجى هذا يحدث بين كروموسومى كل زوج من أزواج الكروموسومات المتماثلة . إذاً فلابد وأن يتبع العبور الستيولوجى تبادلا للجينات واليلاتها داخل كل مجموعة ارتباطية واحدة . وبالرغم من وضوح هذه المعلومات الآن إلا أن هذا الوضع لم يكن مفهوما ومعلوما تماما حتى عام ١٩٠٨ عند بداية تبلور نظرية الكروموسوم .

الارتباط Linkage

تحور نسب التلقيح الرجعى المشاهد عن قانون التوزيع الحر ـــ

من الأمثلة الأساسية لتوضيح تحورات نسب التلقيح الرجعى المشاهدة عن قانون التوزيع الحر هو ذلك المثال من تجربة أجراها Hutt على الدجاج . حيث لقح Hutt أناث دجاج أصيلة لصفتى تلوين الريش والريش البريمى بذكور

ضيفة ذات ريش أبيض وشكل طبيعى للريش . كان التركيب الوراثى للإناث فى تلك الحالة ii FF والذكور II ff نجد هنا أن الجين I هو جين سائد مانع لتكوين صبغة الميلانين مما يؤدى إلى ظهور اللون الأبيض فى الريش للأفراد الحاملة له فى تركيبها الوراثى . الجين F أيضا هو جين سائد يتحكم فى توارث صفة الريش البريمى .

لقحت أناث الجيل الأول الناتجة من هذا التهجين رجعيا إلى ذكور ملونة وطبيعية الريش . حيث كان نسل هذا التلقيح الرجعى مكوناً أربعة أشكال مظهرية وباعداد مختلفة غير متساوية . وتوضيح هذا التهجين من بدايته هو كما يلى :—

الآباء	ذكور بيضاء طبيعية الريش	×	إناث ملونة ذات ريش بريمى
	II ff		ii FF
الجاميطات	I f		iF
الجيل الأول	Ii Ff		

ذكور وإناث بيضاء ذات ريش بريمى

التلقيح الرجعى :

ذكور متنحية فى الصفتين		**أناث من F_1 بيضاء ذات ريش بريمى**
ii ff	×	Ii Ff
الجاميطات if		I F i F, I f, i f

نسل التلقيح الرجعى :

١٨ فردا	بيضاء ذات ريش بريمى
٦٣ فردا	ملونة ذات ريش بريمى
٦٣ فردا	بيضاء طبيعية الريش
١٣ فردا	ملونة طبيعية الريش
١٥٧ المجموع	

وبمقارنة أعداد الأفراد لكل مجموعة شكل مظهرى من الجاميع الأربعة نجد أن هذه النسبة المتحصل عليها بعيدة كل البعد عن النسبة المتوقعة للتلقيح الرجعى للهجين الثنائى إلا وهى النسبة ١ : ١ : ١ : ١ . فإذا ما أخذنا كل صفة على حدة أى بمعنى إذا ما قارنا عدد الأفراد البريمية الريش مع صفتها الأليلومورفية ذات الريش الطبيعى على حدة نجد أن عدد الأفراد البريمية = ١٨ + ٦٣ = ٨١ فردا وأن عدد الأفراد الطبيعية الريش = ٦٣ + ١٣ = ٧٦ فردا . وإذا ما قارنا أيضا الأفراد الملونة مع صفتها الأليلومورفية على حدة نجد أن عدد الأفراد الملونة = ٦٢ + ١٣ = ٧٦ فردا والأفراد البيضاء = ١٨ + ٦٣ = ٨١ فردا . فنجد من نتيجة هذه المقارنة لكل زوج من الصفات الاليلومورفية على حدة أن النسبة المتوقعة تماما لمثل هذا التلقيح وهى النسبة ١ : ١ . لكن بالرغم من توافق النسبة ١ : ١ الخاصة بالهجين الأحادى تمام الموافقة مع النسبة المتوقعة إلا أن النسبة المتوقعة للهجين الثنائى فى نسل التلقيح الرجعى تبعا لقانون التوزيع الحر لم تتوافق مع النسبة المشاهدة فى هذه التجربة . وعلى هذا فإن الاختلاف المشاهد عن النسبة المتوقعة لنسل الهجين الثنائى من التلقيح الرجعى يرجع إلى الاختلاف فى عدم استقلالية كل زوج من زوجى هذه الجينات عن بعضها البعض . والدليل على ذلك من بيانات التجربة نفسها حيث نجد أن الشكلين المظهرين فى نسل التلقيح الرجعى المشابهين لتركيب الأبوين (تراكيب أبوية parantal combination) إلا وهما ملونة ذات ريش بريمى وبيضاء ذات ريش طبيعى يظهران بنسبة أكبر بكثير من ٥٠٪ على أساس قانون التوزيع الحر وظهرا فعلا بنسبة = $\frac{٧٣ + ٦٣}{١٥٧} = \frac{١٢٦}{١٥٧} = ٨٠,٣٪$. مما يدل على أن الأفراد الخليطة (الجيل الأول) لم تنتج أربعة أنواع من الجاميطات المختلفة بنسبة متساوية . فهنا نجد أن فعلا أفراد الجيل الأول الخليطة فى زوجى الجينات أنتجت أربعة أنواع من الجاميطات لكن نوعى الجاميطات المشابهة لجاميطات الأبوين (If ، iF) كانت نسبتها المشاهدة هى ٨٠,٣٪ . أما بالنسبة لنوعى الجاميطات الجديدة أو التراكيب الجديدة new recombination (if ، IF)

فكانت أقل بكثير من النسبة المتوقعة ٥٠٪ وظهرت فعلا بنسبة ١٩,٧٪ .

هذه الظاهرة الملاحظة والتى تميل فيها التراكيب الجاميطية الأبوية بأن تبقى معا بنسبة أكبر مما هو متوقع على أساس قانون التوزيع الحر وتسلك معا كوحدة واحدة هى ما تسمى بظاهرة الارتباط Linkage . وتظهر هذه الجينات ظاهرة الأرتباط لأنها فعلا محمولة على كروموسوم واحد .

والآن بعد أن أوضحنا الخطوة الأولى لظاهرة الارتباط Linkage سوف نجد أن تلك الظاهرة الجديدة تعطينا الاجابة الكافية على بعض ما يدور فى أذهاننا من أسئلة محيرة حول عدم موافقة النسب المشاهدة للنسب المتوقعة على أساس التوزيع الحر للجينات . فكما أوضحنا سابقا أن قانون التوزيع الحر للجينات يعتمد أساساً على التوزيع الحر أيضاً للكروموسومات فى الانقسام الميوزى . وحيث أنه توجد أعداد كبيرة من أزواج الجينات يفوق عددها عدد أزواج الكروموسومات المتماثلة الموجودة فى الكائن فعليه فاننا نتوقع أن يحمل كل كروموسوم مفرد عديد من الجينات . ومن تلك النقطة الأخيرة نصل إلى أن نقول بكل ثقة أن ليس للسؤال التالى أى معنى :ـــ هل تتوزع جميع أزواج الجينات المختلفة لكائن معين توزيعا حرا ؟. ذلك لأنه ليس من الضرورى أن تتوزع جميع الجينات توزيعا مستقلا عن بعضها البعض . فالجينات المحمولة على كروموسوم واحد لن تتوزع توزيعا حرا ولكن الجينات الموجودة على الكروموسومات المختلفة سوف تتوزع توزيعا حرا .

للآن مازلنا لم نوضح إلا مثالا واحدا فقط عن ظاهرة الارتباط . لكن فى الحقيقة سوف تتركز مناقشتنا فى بقية هذا الباب على جميع الجوانب المتعلقة بظاهرة الارتباط وسوف نجد فى النهاية أن الجينات المرتبطة معا ما هى إلا جينات محمولة على نفس الكروموسوم .

الأرتباط التام والغير تام Complete Versus Incomplete Linkage

يعتبر العالمان باتسون وبانيت W. Bateson and R. C. Punnett عام ١٩٠٦

أول من لاحظا أن زوجين من أزواج الجينات المختلفة ليس من الضرورى أن يتوزعا توزيعا حرا مستقلا عن بعضهما البعض . لكن للأسف لم تكن تفسيراتهما لهذه الظاهرة واقعية وبالتالى لم يوفقا إلى معرفة ظاهرة الارتباط ذلك لأنهما كانا معتقدان بعدم حمل الكروموسومات للجينات المختلفة . أو بمعنى آخر لم يعتقدا بتوازى كل من سلوك الكروموسومات والجينات . وتتلخص تجربتهما التى أقاماها على بسلة الزهور Lathyrus odoratus فى أنهما قاما بتلقيح نباتات أصيلة قرمزية الأزهار (R) ذات حبوب لقاح طويلة (L) بأخرى حمراء الأزهار (r) مستديرة حبوب اللقاح (l) وبحصولهما على أفراد الجيل الأول التى كانت جميعها قرمزية الأزهار طويلة حبوب اللقاح وبأجراء التلقيح الذاتى للجيل الأول لانتاج مجاميع الشكل المظهرى الخاصة بالجيل الثانى وجدا أن نسل الجيل الثانى أظهر اختلافات كبيرة عن النسبة المتوقعة على أساس قانون التوزيع الحر إلا وهى النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١ فى هذه الحالة . وتتلخص بيانات هذه التجربة فى الجيل الثانى فيما يلى :ـــ

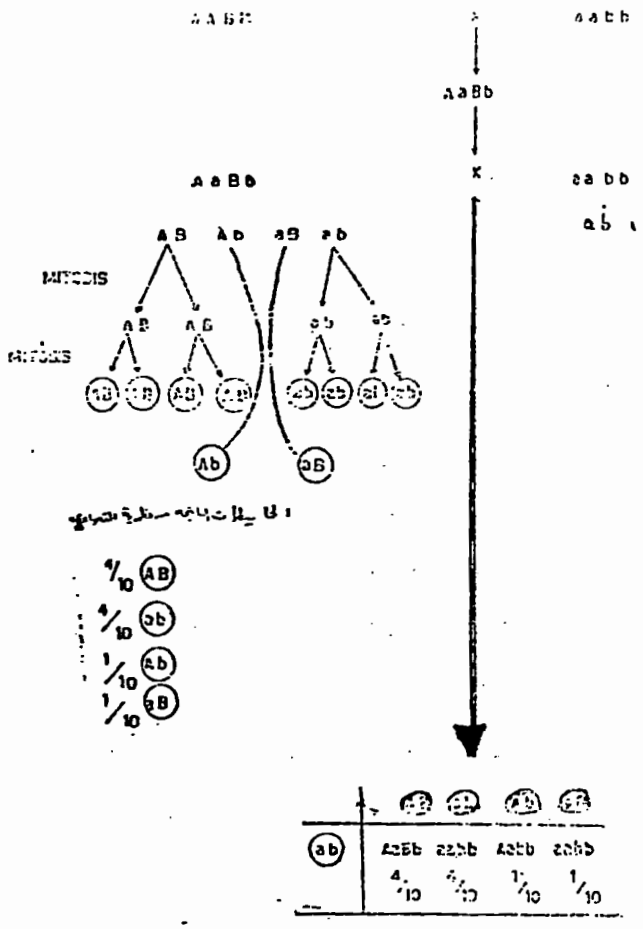
الشكل المظهرى	الأعداد المشاهدة	الأعداد المتوقعة على أساس النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١
قرمزية ـــ طويلة حبوب اللقاح	٢٩٦	٢٤٢
قرمزية ـــ مستديرة حبوب اللقاح	١٩	٨٠
حمراء طويلة حبوب اللقاح	٢٧	٨٠
حمراء مستديرة حبوب اللقاح	٨٧	٢٧
المجموع	٤٢٩	٤٢٩

بنى هذان العالمان تفسيرهما لنتائج هذه التجربة التى لم تتوافق مع النسبة

المتوقعة على أساس رفضهما وعدم قبولهما فكرة أن الجينات محمولة على الكروموسومات . أو بمعنى آخر لعدم قبولهما نظرية تلازم وتوازى سلوك كل من الكروموسومات والجينات . حيث كان يعتقدان بالرغم من نتائج تجربتهما هذه فى أن التوزيع الحر مازال قائما بين زوجى الجينات المسؤولة عن هاتين الصفتين وان هذا التوزيع الحر يتبعه بالتالى اختلاف فى نواتج الخلايا الجنسية نتيجة حدوث عدة انقسامات ميتوزية كثيرة بعد الانقسام الميوزى للخلايا المحتوية على الجينين rl, RL وعدم حدوث هذه الانقسامات الميتوزية أو حدوثها بدرجة أقل فى حالة الخلايا الأخرى المحتوية على الجينين rL, Rl خلال عملية تكوين الجاميطات . وهذه الانقسامات الميتوزية العديدة التى تحدث لخلايا معينة دون الأخرى ــ نظرية التضاعف reduplication hypothesis ــ تؤدى بالتالى إلى اعطاء النسبة المشاهدة كما هو موضح فى الشكل التالى (شكل رقم ١٧) :ــ

ولم يستطع هذان العالمان تفسير لماذا يحدث الانقسام الميتوزى بعد تكوين الجاميطات ويزيد من عدد بعض الخلايا دون الأخرى ، حيث أننا نعلم الآن جيدا من العديد من الأدلة التجريبية أن هذا السلوك غير واقعى وغير طبيعى بالنسبة للانقسامات وأنه يوجد انقسام واحد قبل تكوين الجاميطات .

فى الوقت الذى تحصل باتسون وبانيت على نتائجهما تمكن مورجان وتلاميذه من الحصول على العديد من الطفرات فى حشرة الدروسفيلا ميلانوجستر والتى أعطت نتائج الجيل الثانى من تهجينات معينة منها انحرافات عن النسبة المتوقعة ٩ : ٣ : ٣ : ١ مثلما شوهد فى تجارب باتسون وبانيت . ولقد قدم مورجان وتلاميذه تفسيرا لهذه التحورات مختلف عن تفسير باتسون وبانيت . يعتمد تفسير مورجان على أساس اعتقاده فى نظرية الكروموسوم التى أقترحها ساتون Sutton عام ١٩٠٣ . حيث افترض مورجان أن مثل هذه النتائج تنتج فى حالة الهجين الثنائى عندما يكون زوجا الجينات المسؤولة عن وراثة هاتين الصفتين موجودان فى مجموعة ارتباطية واحدة أى أنهما محمولان

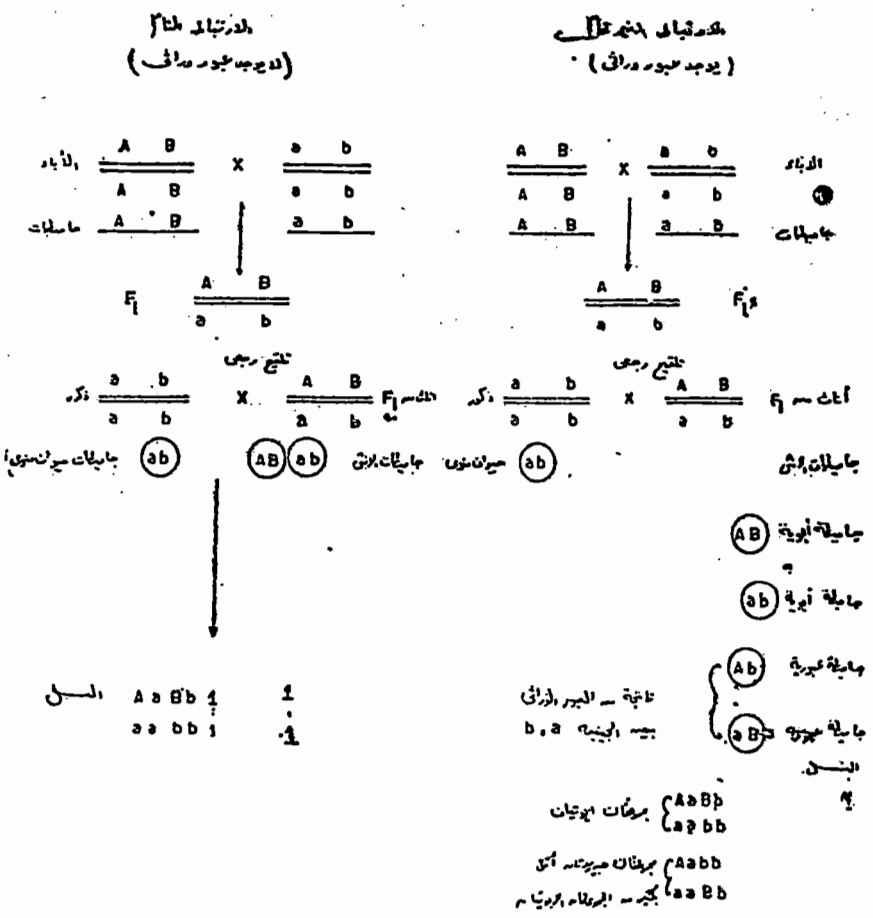


شكل رقم (١٧) : رسم توضيحى يبين تفسير نظرية التضاعف تبعا لباتسون وبانيت

على زوج واحد من الكروموسومات المتماثلة . فى هذه الحالة فانه يوجد احتمالان للتراكيب الوراثية الناتجة عن ارتباط الجينات معا . فإما أن يسلك جينا الصفتين معا كوحدة واحدة باستمرار ولا يوجد أى تبادل بينهما وفى هذه الحالة يكون الارتباط تاما complete linkage أو أن يتبادل هذا الجينان فيما بينهما وبين اليليهما فى بعض الخلايا الميوزية ويسلكان معا كوحدة واحدة فى غالبية الخلايا الأخرى مما يؤدى إلى تكوين تراكيب جديدة new recombinations خلاف التركيبين الأبويين وفى هذه الحالة يكون الارتباط غير

تام incomplete Linkage . والأمثلة التالية توضح لنا تفسير مورجان لظاهرة الارتباط التام والغير تام من وجهتى النظر النظرية والتجريبية :ـــ

ا ـــ تفسير مورجان النظرى :



نسبة الأشكال المظهرية لهذه التراكيب الوراثية فى النسل الناتج تتوقف على المسافة ما بين b, a أو على نسبة العبور بينهما

ب ــ اثبات تفسير مورجان تجريبيا :

١ ــ الارتباط التام complete linkage

لون العين القرمزى purple (pr) وصفة الجناح المختزل vestigial (vg) فى حشرة الدروسفيلا ميلانوجستر صفتان متنحيتان وتقع جيناتها على الكروموسوم الثانى مرتبطين معا . قام بريدجز Bridges بتلقيح أنثى برية $\frac{+\ +}{+\ +}$ مع ذكر قرمزى العينين مختزل الجناحين $\frac{pr\ \ vg}{pr\ \ vg}$. ثم قام باجراء التلقيح الاختبارى بين ذكور ناتجة من الجيل الأول $\frac{+\ \ +}{pr\ \ vg}$ مع أناث متنحية أصيلة فى الجينين $\frac{pr\ \ vg}{pr\ \ vg}$ ووجد أن نسل التلقيح الرجعى يقع فى مجموعتى شكل مظهرى فقط كما هو موضح فيما يلى :ــ

الآباء ذكر قرمزى العينين مختزل الجناح $\frac{pr\ \ vg}{pr\ \ vg}$ × أنثى برية $\frac{+\ \ +}{+\ \ +}$

ذكور وأناث الجيل الأول $\frac{+\ \ +}{pr\ \ vg}$

التلقيح الرجعى أناث متنحية أصيلة $\frac{pr\ \ vg}{pr\ \ vg}$ × ذكور من الجيل الأول $\frac{+\ \ +}{pr\ \ vg}$

نسل التلقيح الرجعى حشرات برية $\frac{+\ \ +}{pr\ \ vg}$ ٥١٩

مجموعتان أبويتان

قرمزى مختزل $\frac{pr\ \ gv}{pr\ \ vg}$ ٥٥٢

مختزل طبيعى $\frac{+\quad vg}{pr\quad vg}$ صفر لا توجد

قرمزى طبيعى $\frac{pr\quad +}{pr\quad vg}$ صفر مجموعتان جديدتان

أى أن هذه التجربة أظهرت فقط شكلين مظهرين متماثلين للتركيبين الأبويين أو بمعنى آخر أن التركيبين لابوين قد بقيا معا بدون حدوث أى انعزال فى الأجيال المتتالية وهذا بالتالى يؤيد وجود الأرتباط التام .

لاحظ هنا أيضا أنه لم يتم تبادل بين جينى الصفتين فى ذكور الجيل الأول الخليطة ذلك لأن ذكور حشرة الدروسفيلا هى أحد الكائنات التى تظهر جيناتها ارتباطا تاما فى الجاميطات المذكرة .

٢ ــ الأرتباط الغير تام incomplete linkage

إذا ما أخذنا نفس التلقيح السابق وبدأنا بالأبوين الاناث البرية الملقحة بالذكور القرمزية المختزلة الجناح ثم أخذنا اناث من الجيل الأول بدلا من الذكور التى أخذناها فى التجربة السابقة ولقحناها رجعيا إلى ذكور متنحية فى الصفتين . نجد أن النتيجة النهائية لهذه التجربة الحالية سوف تختلف عن السابقة فى وجود تركيبين جديدين علاوة على التركيبين الأبويين لكن نسبة التراكيب الجديدة هنا سوف تكون أقل بكثير من التراكيب الأبوية يتوقف ذلك على نسبة حدوث العبور بين الجينين pr, vg . وهذا هو فعلا ما تحصل عليه بريدجز من التجربة التالية :ــ

الأبوان أناث برية × ذكور قرمزية مختزلة

$$\frac{+\quad +}{+\quad +} \qquad \frac{pr\quad vg}{pr\quad vg}$$

الجيل الأول ذكور وأناث $\frac{+\quad +}{pr\quad vg}$

التلقيح الرجعى ذكور متنحية × أناث من F_1

$$\frac{pr\quad vg}{pr\quad vg} \qquad \frac{+\quad +}{pr\quad vg}$$

نسل التلقيح الرجعى :

	عدد الأفراد
أفراد برية $\frac{+\quad +}{pr\quad vg}$	١٣٣٩
قرمزى مختزل $\frac{pr\quad vg}{pr\quad vg}$	١١٩٥
مختزل طبيعى $\frac{+\quad vg}{pr\quad vg}$	١٥١
قرمزى طبيعى $\frac{pr\quad +}{pr\quad vg}$	١٥٤
	٢٨٣٩

يجب أن نذكر هنا أنه من المفضل فى حالة تحليل تجارب الأرتباط تبعا للجينات أن تتبع إحدى الطرق التالية وذلك لتفرقتها عما هو متبع فى حالة قانون التوزيع الحر . فإما أن نتبع الطريقة الأولى أو الثانية أو الثالثة التاليين :ـــ

١ ـــ يوضع خط أفقى للدلالة على الكروموسوم ثم يكتب التركيب الجينى فوقه وأسفله للرمز للاليلات المرتبطة معا على هذا الكروموسوم فيدل التركيب الجينى الموجود فى أعلى الخط على أن هذا التركيب الجينى موجود على

كروموسوم مفرد . أما التركيب الجينى الموجود أسفل الخط فهو للاليلات الموجودة أو لنفس الجينات الموجودة على الكروموسوم المماثل من نفس الزوج .

٢ ــ يفضل بعض البحاث رسم خطين أفقيين . كل منهما يدل على الكروموسوم المماثل من زوج الكروموسومات المماثلة وتكتب الرموز للتركيب الجينى أعلى الخط الأول وأسفل الخط الثانى كما سبق .

٣ ــ وقد يفضل البعض كتابة التركيب الجينى للجينات المرتبطة بين أقواس فالتركيب الثنائى تؤخذ الجينات المرتبطة معا على كروموسوم واحد وتكتب داخل قوس واليلاتها المرتبطة معا على الكروموسوم المماثل تكتب داخل قوس ثانى أى مثلا (pr vg) (+ +) أو (+ +) (+ +) أو (pr vg) (pr vg) من التجربة السابقة .

بعد أن اقترح مورجان أنه يمكن التعبير عن الارتباط التام والغير تام بواسطة المسافة النسبية ما بين جينين مرتبطين معاً أى موجودين على نفس الكروموسوم فى مجموعة كروموسومية ارتباطية واحدة . فإذا ما كان هذان الجينان قريبان جداً من بعضهما البعض فان حدوث العبور بينهما ما يكون نادراً أو قد لا يحدث اطلاقا ففى هذه الحالة تكون التراكيب الوراثية المنتظر الحصول عليها فى الأجيال المتتالية هى التراكيب الأبوية فقط أى يوجد ارتباط تام بين هذين الجينين . أما فى حالة ما إذا كان هذان الجينان بعيدين عن بعضهما نوعا ما فان هناك فرصة لحدوث عبور فيما بينهما وبالتالى تنتج تراكيب جديدة علاوة على التراكيب الأبوية . وعليه فإنه يمكننا ملاحظة الارتباط الغير تام نتيجة لوجود هذه التراكيب الجديدة فى النسل الناتج .

مما سبق نجد أن الأدلة التى قدمها مورجان وتلاميذه من تجاربهم قد عضدت نظرية الكروموسوم والتي تنص على أن :ــ

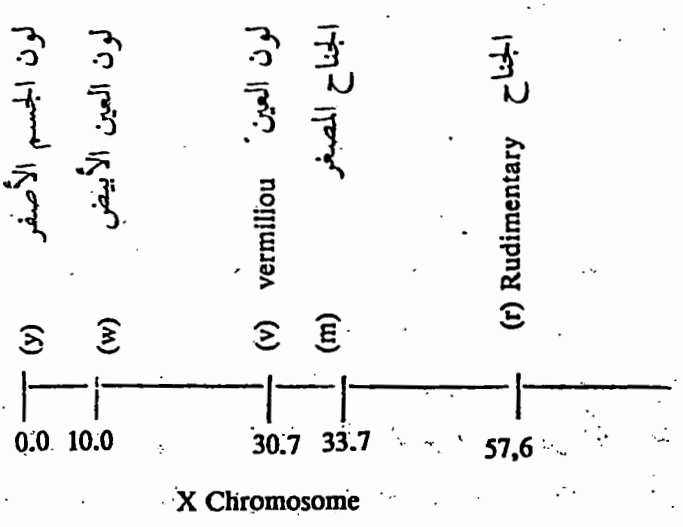
« الجهاز المادى للوراثة هو الكروموسومات وهذه تحمل الجينات وهذه

بدورها مرتبة ترتيبا طوليا على الكروموسوم . ويشغل كل حين مكانا ثابتا ومعينا على الكروموسوم » . نفس هذه الأدلة نجدها أيضا قد فندت نظرية التضاعف Reduplication hypothesis التى كان يعتقد فيها باتسون وبانيت . من ضمن هذه الأدلة أيضا أنه لم يكتشف حتى الآن إلا أربعة مجاميع ارتباطية فى حشرة الدروسفيلا حيث لا يوجد إلا أربعة أزواج من الكروموسومات المتماثلة فى هذه الحشرة . كذلك أيضا لم يكتشف إلا سبعة مجاميع ارتباطية فقط فى بازلاء الأكل ونحن نعلم الآن أن هناك سبعة أزواج من الكروموسومات المتماثلة فى هذا النبات . ويوجد فى الذرة عشرة أزواج من الكروموسومات المتماثلة ولهذا فإنه لم يكتشف حتى الآن إلا عشرة مجاميع ارتباطية .

ويجب الإشارة هنا أن مندل كان محظوظا جدا . حيث أنه كان يدرس كما سبق أن أوضحنا سبعة أزواج من الصفات المتفارقة فى بازلاء الأكل — ومن حسن حظه أن كل جين من هذه الجينات السبعة كان موجودا على كروموسوم مختلف دون أن يعلم حقيقة دور الكروموسومات فى التوارث . أى أن السبع أزواج من الصفات المتفارقة كانت موزعة على السبع أزواج من الكروموسومات المتماثلة أى لا يوجد ارتباط بين أى جينين منهم . لهذا فان نتائج مندل أدت إلى اكتشاف قانون التوزيع الحر ولم تؤدى إلى اكتشاف ظاهرة الأرتباط .

ذكرنا أن مورجان قد اقترح أنه كلما كان الجينان المرتبطان معا قريبين جدا من بعضهما فهذا بالتالى يؤدى إلى خفض نسبة العبور بينهما . وفى عام ١٩١٢ سترتفانت Sturtevant — أحد تلاميذ مورجان — بلور هذا الاقتراح إلى نموذج عملى تطبيقى للمساعدة على رسم الخرائط الكروموسومية . حيث افترض أن النسبة المئوية للعبور بين أى جينين ماهو إلا دالة للمسافة بينهما . فإذا ما كان هذان الجينان بعيدان عن بعضهما فهذا يؤدى إلى زيادة نسبة العبور والعكس صحيح أيضا . وعليه فلقد اقترح أخذ كل ١٪ من نسبة العبور لتساوى وحدة مسافة على الخريطة الكروموسومية I map unit حيث استخدم

سترتفانت هذه الطريقة وطبقها فى تجاربه التى اشتملت على ستة جينات مرتبطة فى حشرة الدروسفيلا محمولة على كروموسوم X وكانت هذه هى أول خريطة وراثية رسمت لحشرة الدروسفيلا . هذه الستة جينات والمسافة بينهما موضحة فى الخريطة الوراثية الآتية :



ويجب أن نشير هنا إلى أنه ليس من الضرورى أن توجد الجينات السائدة جميعها مرتبطة مع بعضها فى أب معين وأن توجد الجينات المتنحية جميعها مرتبطة معا فى أب آخر . فقد نجد بالنسبة مثلا لزوجين من الصفات الاليلومورفيه أن قد تكون الصفة الأولى سائدة مرتبطة مع الصفة الثانية متنحية فى أب معين ويكون العكس موجوداً فى الأب الآخر كما وجدنا فى مثال لون الريش الأبيض والريش الطبيعى أو الريش الملون والريش البريمى فى الدجاج .

وقد تكون الصفتان السائدتان مرتبطتان معا موجودتان فى أب والصفتان المتنحيتان مرتبطتان معا وموجودتان فى الأب الآخر كما فى مثال بسلة الزهور ولون العين القرمزى والجناح المختزل فى حشرة الدروسفيلا .

يطلق الاصطلاح النظام التنافرى Repulsion فى حالة ما إذا كانت صفة

سائدة مرتبطة مع صفة متنحية (مثال الدجاج) . ويطلق الاصطلاح النظام الأزدواجي Coupling فى حالة ما إذا كانت الصفتان المرتبطتان معا سائدتان أو متنحيتان كما فى مثال بسلة الزهور وحشرة الدروسفيلا ، وكلا الظاهرتان النظام التنافرى والنظام الازدواجى ما هما إلا صورتان لظاهرة الأرتباط linkage .

الأرتباط ونسب الجيل الثانى Linkage and F_2 ratios

نعلم أن النسبة المندلية فى الجيل الثانى للهجين الثنائى ٩ : ٣ : ٣ : ١ تنتج نتيجة لأن أفراد الجيل الأول الخليطة فى زوجى الجينات Aa Bb تكون أربعة أنواع مختلفة من الجاميطات بنسبة متساوية . وهذا هو الحال فى حالة تطبيق قانون التوزيع الحر . بينما إذا ما وجد الأرتباط ما بين زوجى الجينات هذه فان هذا الأرتباط يؤدى إلى تحوير نسبة الأشكال المظهرية فى الجيل الثانى مثلما حدث من تحوير لنسبة التلقيح الرجعى المتوقعة على أساس التوزيع الحر . سوف نجد أن تحور نسبة الجيل الثانى فى حالة وجود الأرتباط بين زوجى الجينات يعتمد على نسبة العبور بين هذين الجينين أو بمعنى آخر يعتمد على قوة الارتباط ما بين هذين الجينين .

وجد بالنسبة لكل زوجين من أزواج الجينات المرتبطة أن نسبة العبور بينهما هى نسبة ثابته . فإذا ما أستطعنا تقدير هذه النسبة لأى زوجين مرتبطين معا فى تجربة ما فان هذه النسبة من الممكن استخدامها فيما بعد ذلك فى التجارب التالية للتكهن بنسب الأشكال المظهرية والتراكيب الوراثية التى سوف نحصل عليها من تهجينات مختلفة لتجارب أخرى مشتمله على هذين الزوجين من الجينات ــ ولكى نتفهم هذه الخطوة الأخيرة دعنا نناقش المثال التالى لكى نرى أن نسبة العبور بين زوجين من الجينات من تلقيح رجعى معين سوف تستخدم للتكهن بنسب الجيل الثانى لتجربة أخرى لنفس الزوجين .

فى الطماطم الجين O يتحكم فى صفة استدارة الثمار وهو سائد على الاليل o

المتحكم فى صفة الثمار الغير مستديرة . بينما الجين S مسئول عن صفة النورة البسيطة وهو سائد على اليله s المسئول عن صفة النورة المركبة . أجرى التهجين بين سلالتين من الطماطم أحداهما تتميز بالثمار الغير مستديرة والنورة البسيطة (oo SS) والأخرى تمتاز بالثمار المستديرة والنورة المركبة (OO ss) . ظهرت أفراد الجيل الأول مستديرة الثمار ذات نورات بسيطة . وأعطى التلقيح الرجعى لأفراد الجيل الأول إلى أب متنحى فى الصفتين النتائج التالية :ـــ

ثمار غير مستديرة ـــ		ثمار مستديرة ـــ
نورات مركبة		نورات بسيطة
أب متنحى فى $\frac{o\ s}{o\ s}$	×	$F_1\ \frac{O\ s}{o\ S}$ التلقيح الرجعى

الصفتين .

نسل التلقيح الرجعى :ـــ

عدد النباتات	
٢٣	(OS) مستديرة الثمار نورات بسيطة
٨٣	(oS) غير مستديرة الثمار نورات بسيطة
٨٥	(Os) مستديرة الثمار نورات مركبة
١٩	(os) غير مستديرة الثمار مركبة النورة .
٢١٠ نباتاً	المجموع

وبفحص هذه النتائج نجد أنه من السهل الاستنتاج بوجود الأرتباط بين هذين الزوجين نتيجة لانحراف نسب الأشكال المظهرية الأربعة عن النسبة ١ : ١ : ١ : ١ . وباحصاء مجموعتى الشكل المظهرى الجديدتان new recombinalions وهما مستديرة الثمار ـــ ذات النورات البسيطة والمجموعة الغير مستديرة ذات النورات المركبة نجد أن عدد أفرادها ٢٣ + ١٩ = ٤٢ نباتا .

من المجموع الكلى = ٢١٠ نبات أى بنسبة ٢٠٪ من المجموع الكلى . هذه النتيجة تدل على أن أنواع الجاميطات المتكونة من أفراد الجيل الأول الخليطة $\frac{O\ s}{o\ S}$ منها ٨٠٪ ستكون من النوعين Os , oS . بينما ٢٠٪ من مجموع

الجاميطات الناتجة سوف تكون من النوعين os, OS . وحيث أن كل من نوعى الجاميطات الجديدة ستكون بنسبة متساوية مع الأخرى . وكذلك الحالة بالنسبة لمجموعتى الجاميطات الأبوية ستكون كل منها بنسبة متساوية مع الأخرى . فعليه سوف تكون أنواع الجاميطات المتكونة من أفراد الجيل الأول الخليطة فى الزوجين ونسبة كل منها لكل مائة جاميطة هى :ـــ

٤٠٪ للجاميطات من النوع oS
٤٠٪ للجاميطات من النوع Os
المجموع ٨٠٪ جاميطات أبوية

١٠٪ للجاميطات من النوع OS
١٠٪ للجاميطات من النوع os
المجموع ٢٠٪ للاتحادات الجديدة

وبأخذ نسب هذه الأنواع المختلفة من الجاميطات فى الاعتبار فانه سوف يمكننا من التكهن بنسب الأشكال المظهرية والتراكيب الوراثية للجيل الثانى الناتج من التلقيح الذاتى للجيل الأول الخليط فى هذين الزوجين من الجينات $\frac{O\ s}{o\ S}$ وفى الحقيقة لا تحتاج هذه العملية إلى عمليات حسابية معقدة ولكن

تحتاج إلى عمليات حسابية بسيطة ويمكن الوصول إلى ذلك عن طريق رقعة الشطرنج حيث نسجل فى أعلى الرقعة أنواع الجاميطات المذكرة ونسبة كل منها المتحصل عليها من التلقيح الرجعى ثم تسجل نفس الأنواع المختلفة من الجاميطات المؤنثة ونسبة كل منها المتحصلة أيضا من التلقيح الرجعى . أما بقية المربعات داخل رقعة الشطرنج فيمكن الوصول إليها من ناحية التركيب الوراثى كما سبق لنا معرفته من الأبواب السابقة . أما نسبة كل تركيب وراثى معين

فينتج عن طريق حاصل ضرب نسبة الجاميطة المذكرة X نسبة الجاميطة المؤنثة كما هو موضح بالشكل التالى :ـــ

	أنواع حبوب اللقاح ونسبتها			
	OS	Os	oS	os
	0.1	0.4	0.4	0.1

أنواع البويضات ونسبتها	OS	O S / O S	O s / O S	o S / O S	o s / o
	0.1	0.01	0.04	0.04	0.01

O s	O S / O s	O s / O s	o S / O s	o s / O s
0.4	0.04	0.16	0.16	0.04

o S	O S / o S	O s / o S	o S / o S	o s / o S
0.4	0.04	0.16	0.16	0.04

o s	O S / o s	O s / o s	o S / o s	o s / o s
0.1	0.01	0.04	0.04	0.01

فإذا ما جمعنا نسب الأشكال المظهرية المتماثلة من هذه الرقعة نجد أن الأربعة الأشكال المظهرية الناتجة فى الجيل الثانى سوف تكون بالنسب التالية :

0.51 أو 51٪	للمجموعة مستديرة الثمار ـــ نورات بسيطة
0.24 أو 24٪	للمجموعة غير مستديرة ـــ نورات بسيطة
0.24 أو 24٪	للمجموعة مستديرة ـــ نورات مركبة
0.01 أو ١٪	للمجموعة غير مستديرة ـــ نورات مركبة

لاحظ هنا أنه إذا ما كان هذان الجينان مستقلان عن بعضهما البعض أى يتوزعان توزيعا حرا فتبعا لذلك سوف نجد أن نسبة هذه الأشكال المظهرية على التوالى تبعا لقانون التوزيع الحر ستكون 0.56, 0.19, 0.19, 0.06 (أى النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١) . ونتيجة لوجود الارتباط فان نسب الجيل الثانى انحرفت كما هو واضح عن النسبة المندلية .

والآن دعنا نقارن تلك النتائج الحسابية التى توصلنا إليها من نسب الاتحادات الجديدة عن طريق التلقيح الرجعى لنسب الجيل الثانى من بيانات تجربة صممت فعلا وأعطت أعداداً مشاهدة لمجاميع الشكل المظهرى فى الجيل الثانى . فى التجربة نفسها كان عدد أفراد الجيل الثانى ٢٥٩ نباتاً . ومن رقعة الشطرنج السابقة نحن نتوقع أن تكون النسبة ٥١٪ للمجموعة المستديرة ـــ نورات بسيطة و٢٤٪ للمجموعة غير مستديرة نورات بسيطة و٢٤٪ للمجموعة المستديرة نورات مركبة و١٪ للمجموعة غير المستديرة نورات مركبة وتسهيلا لعملية المقارنة فلقد صمم الجدول التالى ليشمل عدد الأفراد المتحصل عليها فعلا لكل مجموعة فى الجيل الثانى مقارنة بعدد الأفراد لكل مجموعة من المجاميع الأربعة فى الجيل الثانى تبعا لعملية التكهن لنسب الجيل الثانى عن طريق نسب الاتحادات الجديدة المتوقعة من التلقيح الرجعى السابق :ـــ

مجاميع الشكل المظهرى	عدد الأفراد المشاهدة من التجربة للجيل الثانى	عدد الأفراد المتوقعة للجيل الثانى
مستديرة ـــ نورة بسيطة	١٢٦	١٣٢
غير مستديرة نورة بسيطة	٦٦	٦٢
مستديرة ـــ نورة مركبة	٦٣	٦٢
غير مستديرة نورة مركبة	٤	٣
المجموع	٢٥٩	٢٥٩

ومن هذه النتيجة نجد أن عملية التكهن هذه لنسب الجيل الثانى المتوقعة على أساس نسب التلقيح الرجعى تتوافق تماما مع ما تحصل عليه تجريبيا .

والآن دعنا نفترض أن التركيب الوراثى للجيل الأول من هذا التهجين على الصورة الأزدواجية Coupling بدلا من الصورة التنافرية repulsion السابق شرحها فى هذا المثال . أى أننا سوف نفترض أن التركيب الوراثى للجيل الأول سوف يكون $\frac{O\ S}{O\ s}$. وكذلك دعنا نفترض أيضا أن نسبة العبور أو التراكيب أو الاتحادات الجديدة هى أيضا ٢٠٪ والسؤال الآن هل نسب الجيل الثانى فى حالة التركيب الازدواجى هى نفسها نسب الجيل الثانى فى حالة التركيب التنافرى ؟. سوف نترك الاجابة للطالب نفسه ليصل إلى النتيجة النهائية وإلى الاستنتاج الصحيح من هذه المقارنة .

العبور Crossing over

قلنا أن الجينات تظهر ارتباطا فيما بينها لأنها تحمل على كروموسوم واحد .

كما ناقشنا أيضا السبب فى انتاج الاتحادات الجديدة وعلمنا أن هذه الاتحادات الجديدة تنتج بين جينات المرتبطة نتيجة لتبادل أجزاء كروماتيدية ما بين الكروماتيدات الغير شقيقة فى الوحدة ثنائية الكروموسوم فى الانقسام الاختزالى . هذه العملية (عملية التبادل) تسمى العبور Crossing over . وفيما يلى ملخصا لنقاط هامة لتوضيح عملية العبور :ـــ

١ ـــ تقع الجينات المرتبطة فى ترتيب طولى على الكروموسوم .

٢ ـــ إذا ما كان الجين A واليله a يقعان على زوج معين من الكروموسومات المتماثلة فان هذا الجين واليلة يحتلان مكانا ثابتا على هذا الزوج من الكروموسومات .

٣ ـــ لكى نتمكن من انتاج اتحادات جديدة ما بين أى زوجين من الجينات المرتبطة المحمولة على زوج من الكروموسومات المتماثلة فلا بد وأن يحدث العبور ما بين الموقعين الجينين لهذين الجينين على الكروموسوم .

٤ ـــ يحدث العبور فى الانقسام الميوزى الأول وهذا العبور بالذات هو الذى نعطيه اهتمامنا من الوجهة الوراثية بالرغم من امكانية حدوث العبور فى الانقسام الميتوزى .

٥ ـــ يحدث عبور فى الانقسام الميوزى عندما يتم تكوين الأربعة كروماتيدات المكونة للوحدة ثنائية الكروموسوم bivalents . بين كل كروماتيدتين غير شقيقتين .

الخريطة الكروموسومية Chromosome mapping

دلت الدراسات الوراثية على حشرة الدروسفيلا ميلانوجستر على أن جينات طفرات العين البيضاء والجسم الأصفر والجناح الصغير هى جينات مرتبطة بالجنس أى محمولة على كروموسوم الجنس . ودلت نتائج التهجينات المختلفة لهذه الطفرات على أن نسبة العبور بين طفرة العين البيضاء والجسم الأصفر هى ١٪ . بين نسبة العبور بين طفرة العين البيضاء والجناح الصغير هى

حوالى ٢٠٪ .هذه النتائج تعتبر نتائج ثابتة بالنسبة لحشرة الدروسفيلا والكائنات الأخرى والتى درست فيها ظاهرة الارتباط دراسة وافية . فلقد رأينا مما سبق أن العبور بين الجينات المرتبطة معا يحدث بنسب ثابتة بين كل جينين معينين . وقد تختلف نسبة العبور من موقع إلى آخر متوقفا ذلك على بعد المسافة مابين الجينين . وهذه المميزات تؤدى بالتالى إلى الاستنتاج بأن لكل جين معين موقعا معينا ثابتا على الكروموسوم . ولقد عضد هذا الاستنتاج بالحقيقة التى تقول أن قيم العبور تدل على مواقع جينيه معينة على الكروموسوم وبالتالى فان الجينات مرتبة ترتيبا طوليا على الكروموسوم . وعليه فان قيم العبور تعطى العلاقة الخطية للمسافة ما بين الجينات المرتبطة .

من هذا نجد أنه يمكننا رسم الكروموسومات بدقة وذلك عن طريق تطبيق النسب المئوية للعبور من التجارب الوراثية . حيث أننا علمنا أنه قد اتفق على أن تعتبر كل وحدة مئوية عبارة عن وحدة مسافة ما بين الجينين . وعلى ذلك فان نسبة عبور ٥٪ ما بين جينين معينين إلا وهما الجينات A, B فمعنى ذلك أن هذين الجينين يبعدان عن بعضهما البعض بواسطة ٥ وحدات مسافة على الخريطة الكروموسومية .

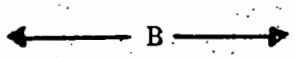
فإذا فرض وكانت نسبة العبور بين الجين A وجين ثالث وهو C = ٧٪ وأن نسبة العبور ما بين الجينين C, B هى عبارة عن ١٢٪ . فعليه نجد أن الخريطة الكروموسومية لهذه الثلاث جينات يمكن تمثيلها كما يلى .

C ← ٧ وحدات → A ← ٥ وحدات → B

١٢ وحدة

أما إذا ما كانت نسبة العبورين C, B هى ٢٪ فقط فمن هذه البيانات نجد أن الجين B هو الذى يقع ما بين الجينين C, A كما يلى :

C → ٧ وحدات ← A



٢ وحدة ٥ وحدات

العبور المزدوج Double crossing over

تحديد الخريطة الكروموسومية فى حالة ثلاثة نقط (جينات) :

A three Point testcross

إذا ما بدأنا بنتائج التجربة التالية فى نبات الذرة والتى تشمل ثلاث جينات مرتبطة معا فان ذلك سوف يساعدنا على تتبع أساسيات رسم الخريطة الكروموسومية لهذه المواقع الثلاثة معا .

فعلى سبيل المثال وجد أن الثلاث جينات التالية فى الذرة مرتبطة على الكروموسوم الثالث هذه الجينات هى :

b	نبات غير طبيعى التلوين	nonbooster
lg	بدون اذينات	liguleless
v	بادرات مصفرة	Virescent

كل من هذه الجينات الثلاثة متنحى أمام اليله الطبيعى + .

ثم نتج عن التلقيح الرجعى ما بين أب متنحى فى الثلاث جينات مع نباتات من الجيل الأول الخليطة فى هذه الجينات الثلاثة الثمانية أشكال المظهرية التالية :ـــ

(لاحظ هنا أن أفراد الجيل الأول نتجت عن التهجين بين أبوين متماثلين فى التركيب الوراثى وسوف نحدد تركيب كل منهما بعد التحليل الوراثى وكذلك ترتيب هذه الجينات معا) .

الأشكال المظهرية	عدد الأفراد	التركيب الجينى المقترح
بادرات مصفرة ـــ عديم الأذنيات	٣٠٥	+ v lg
بدون اذنيات ـــ لون غير طبيعى	١٢٨	b + lg
بادرات مصفرة ـــ لون غير طبيعى عديم الاذنيات	١٨	b v lg
عديم الأذنيات	٧٤	+ + lg
بادرات مصفرة ـــ لون غير طبيعى	٦٦	b v +
طبيعى	٢٢	+ + +
بادرات مصفرة	١١٢	+ v +
لون غير طبيعى	٢٧٥	b + +
	١٠٠٠	المجموع

نفترض أولا أن ترتيب هذه الجينات فى الجيل الأول هو :

$$\frac{+^{II}\quad +^{I}\quad +}{b\quad v\quad lg}$$

مع ملاحظة أن هذا الترتيب ما هو إلا ترتيبا افتراضيا . فقد يكون هو الترتيب الحقيقى أو أن يثبت فيما بعد أن هذا الترتيب غير حقيقى نتيجة للتحليل الوراثى التالى .

ويتلخص التحليل الوراثى لمثل هذه البيانات فى أننا نفحص بدقة عدد الأفراد لكل مجموعة شكل مظهرى من الأشكال المظهرية الثمانية الناتجة من التلقيح الرجعى . فنجد أن هناك مجموعتان لهما أقل عدد من الأفراد الناتجة . فهاتان المجموعتان هنا هما المجموعتان الناتجتان عن العبور المزدوج ذلك لأن المجموعتان الناتجتان عن العبور المزدوج تحدثان بنسبة أقل من أفراد المجاميع الأخرى . وعليه نجد أن المجموعتان اللتان تظهران بأقل نسبة فى مثالنا الحالى هما المجموعتان :

١ ــ بادرت مصفرة ــ لونه غير طبيعى ــ عديم الأذينات وعدد أفرادها ١٨ نباتاً .

٢ ــ نباتات طبيعية فى الثلاث مواقع وعدد أفرادها ٢٢ نباتاً .

أما لماذا يحدث العبور المزدوج بنسبة أقل من المجاميع الأخرى أو بمعنى آخر لماذا تكون عدد أفراد مجموعتى الشكل المظهرى الناتجتان من العبور المزدوج أقل من عدد أفراد أية مجموعة أخرى ذلك لأننا نعلم تبعا لقاعدة ضرب الاحتمالات أن العبور المزدوج عبارة عن حدث مركب يتكون من حدثين بسيطين وهما العبور فى المنطقة الأولى وعبور فى المنطقة الثانية فإذا ماكان العبور فى المنطقة الأولى يحدث بنسبة ٥٪ مثلا والعبور فى المنطقة الثانية يحدث بنسبة ١٠٪ مثلا فإن احتمال العبور فى المنطقتين (العبور المزدوج) يساوى ٠,٥ × ٠,١٠ = ٠,٠٥ وهذه بالطبع نسبة أقل من نسبة العبور فى المنطقة الأولى ومن نسبة العبور فى المنطقة الثانية .

التراكيب الأبوية Parental types

حيث أننا فى هذا المثال لا نعرف التركيب الوراثى لكل من الأبوين . وبالرغم من ذلك فانه يمكننا تحديد مجموعتى الشكل المظهرى الأبويتين من نسل التلقيح الرجعى ، ويتم ذلك بمنتهى السهولة فبالقاء نظرة على اعداد الأفراد لكل مجموعة شكل مظهرى من الثمانية الموجودة فى الجدول السابق نجد أن مجموعتى الشكل المظهرى الأبويتين تظهران باعداد أكبر من أية مجموعة شكل مظهرى أخرى . ومن هذه النقطة نجد أن :

١ ــ مجموعة الشكل المظهرى بادرات مصفرة ــ عديم الأذينات ــ طبيعية اللون تظهر فى أفراد عددها ٣٠٥ نباتا .

٢ ــ مجموعة الشكل المظهرى طبيعية البادرات ــ وجود أذينات ــ لون غير طبيعى تظهر فى أفراد عددها ٢٧٥ نباتاً .

ومن النقطتين السابقتين بعد أن حددنا مجموعتى العبور المزدوج ومجموعتى الأبوين يمكننا بكل سهولة الآن أن نحدد ترتيب هذه الجينات فى أفراد الجيل الأول وبالتالى نحدد أيضا التركيب الوراثى لكل من الأبوين الداخلين فى النهجين .

فأولا عملية تحديد الترتيب الصحيح للثلاث جينات معا يعتمد على العبور المزدوج . وحيث أننا علمنا أن المجموعتان الناتجتان من العبور المزدوج هما المجموعتين vb lg ، + + + اللذين يظهران بعدد ١٨ ، ٢٢ على التوالى .

وبمقارنة هذين التركيبين الآخيرين بالترتيب الافتراضى الذى فرضناه فى أول المثال نجد أن الترتيب الافتراضى غير حقيقى لأنه لن ينتج لنا التركيبين الآخيرين نتيجة لحدوث العبور المزدوج . لكن الترتيب الصحيح لهذه الجينات الثلاثة معا هى vb lg على الترتيب . أى أن الجين b هو الذى فى الوسط مابين v, lg .

أما بالنسبة للتركب الوراثى الثنائى للجيل الأول الخليط فى الثلاثة أزواج من الجينات فهو على الصورة .

$$\frac{+\ \overset{II}{\ }\ b\ \overset{I}{\ }\ +}{v\ +\ lg}$$

ذلك لأنه هو الترتيب الصحيح الذى إذا ما حدث عبور مزدوج فى المنطقة I ، II يعطى لنا المجموعتان العبوريتان المزدوجتان v b lg ، + + + السابق تحديدهما من الجدول .

ومن هذه النقطة أيضا يمكننا تحديد التركيب الوراثى لكل من الأبوين المتماثلين فأحد هذين الأبوين سوف يكون تركيبه الوراثى هو $\frac{+\ b\ +}{+\ b\ +}$ وسيكون التركيب الوراثى للأب الآخر هو $\frac{v + lg}{v + lg}$.

أما إذا ما حدث عبور مفرد فى المنطقة رقم I فقط فسيكون نتيجة ذلك تكوين مجموعتين عبوريتين كل منهما مفردة العبور فى المنطقة I هما + b lg ، + + v أما إذا ما حدث عبور مفرد فى المنطقة رقم II فقط فسيكون نتيجة ذلك تكوين مجموعتين عبوريتين كل منهما مفردة العبور فى المنطقة II هما + + lg ، v b + ومن هذه النقاط جميعا يمكن أن نلخص تلك النتائج فى الجدول التالى :ـ

مجموعتان أبويتان (غير عبورية)	+ b +	٢٧٥
	v + lg	٣٠٥
مجموعتان ناتجتان عن عبور مفرد فى المنطقة I	+ b lg	١٢٨
	v + +	١١٢

مجموعتان ناتجتان عن عبور مفرد	+ + lg	٧٤
فى المنطقة II	v b +	٦٦
مجموعتان ناتجتان عن عبور مزدوج	v b lg	١٨
فى المنطقة I ، II	+ + +	٢٢

رسم الخريطة الكروموسومية للثلاث نقط :ـ

علمنا أنه قد اصطلح على اعتبار أن المسافة الكروموسومية هى نسبة العبور بين أى جنيين محولة إلى وحدات مسافة . وعلى ذلك فلتحديد المسافة بين الجينين b lg ، vb ، vlg لابد أولا من حساب نسبة العبور المفرد فى المنطقة I ، المنطقة II كل على حدة ثم حساب نسبة العبور المزدوج وتحويل هذه النسب إلى وحدات مسافة .

فلايجاد نسبة العبور فى المنطقة I يجمع عدد أفراد المجموعتان الناتجتان من العبور المفرد فى هذه المنطقة واضافة عدد أفراد المجموعتان العبوريتان المزدوجتان حيث أن العبور المزدوج يشمل فى الحقيقة العبور فى المنطقة I . وعليه فان :ـ

مجموع عدد الأفراد للعبور فى المنطقة I تساوى :ـ

+ b lg	١٢٨
v + +	١١٢
v b lg	١٨
+ + +	٢٢
المجموع	٢٨٠

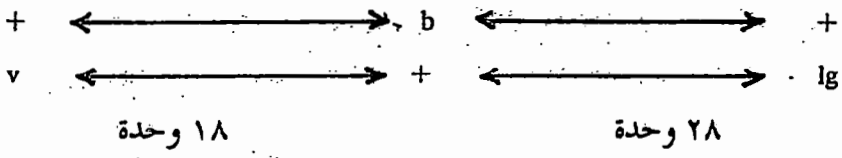
وحيث أن المجموع الكلى لعدد الأفراد الناتجة = ١٠٠٠ نبات . إذن نسبة العبور المئوية المفرد فى المنطقة I = $\frac{٢٨٠}{١٠٠٠} \times ١٠٠ = ٢٨٪$ أى ٢٨ وحدة

مسافة بين الجنيين blg .

مجموع عدد الأفراد للعبور فى المنطقة II تساوى :ـــ

+ + lg	١٢٨
v b +	١١٢
v n lg	١٨
+ + +	٢٢
المجموع	١٨٠

وحيث أن المجموع الكلى للنباتات = ١٠٠٠ نبات . إذن فان نسبة العبور المئوية فى المنطقة II تساوى = $\frac{١٨٠}{١٠٠٠} \times ١٠٠ = ١٨٪$ أى ١٨ وحدة مسافة ما بين الجينين vb . وعليه فان الخريطة الكروموسومية مابين الثلاث جينات فى F_1 هى :ـــ



التوافق والتعارض Coincidence and interference

من نتائج التجربة السابقة أمكننا حساب نسبة العبور فى المنطقة I وكانت هذه النسبة ٢٨٪ وكذلك كانت نسبة العبور فى المنطقة II = ١٨٪ . وتبعا لقانون ضرب الاحتمالات لاستخراج نسبة الحدث المركب أى نسبة العبور المزدوج المتوقع حدوثه فى المنطقتين معا فهذه النسبة سوف تساوى حاصل ضرب نسبة العبور فى المنطقة I فى نسبة العبور فى المنطقة II أى = ٠,٢٨ × ٠,١٨ = ٠,٠٥٠٤ = ٥٪ . أى أنه من المحتمل باحتمال مقداره ٥٪ أن يحدث عبور مزدوج فى كل من المنطقتين I ، II . وهذا الاحتمال الرياضى هو الاحتمال

المتوقع لحدوث العبور المزدوج مالم تتدخل عوامل أخرى لمنع أو اقلال نسبة العبور فى المنطقة I أو لمنع أو اقلال نسبة العبور فى المنطقة II . فإذا كانت نسبة العبور المزدوج المشاهدة تساوى نسبة العبور المزدوج المتوقعة نتيجة لنظرية الاحتمال فهذا يدل على أنه لم تحدث أو تتسبب أية عوامل من الاقلال أو منع حدوث العبور فى المنطقة I أو المنطقة II أى لا يوجد تعارض interference لكن وفى كثير من الأحوال نجد أنه عندما يحدث عبور فى منطقة معينة بين جينين معينين على كروموسوم معين أن يمنع حدوث هذا العبور حدوث عبور آخر فى منطقة ثانية . أى يوجد تعارض بين العبور فى المنطقة I والمنطقة II مثلا . وعليه فانه من المنتظر أن يكون نسبة العبور المزدوج المشاهد بين هذين الموقعين أقل من نسبة العبور المزدوج المتوقع بناء على نظرية ضرب الاحتمالات فى حالة وجود تعارض interference .

هذا التعارض قد يختلف من منطقة إلى أخرى بالنسبة للكروموسوم الواحد وكذلك ما بين الكروموسومات المختلفة كذلك يتوقف التعارض على المسافة بين الجينات تحت الدراسة . ولقد اصطلح بالنسبة لتعيين قوة التعارض استعمال قيمة معينة أطلق عليها اسم معامل التوافق أو التوافق coefficient of coincidence ويعرف معامل التوافق بأنه يساوى $\frac{\text{نسبة العبور المزدوج المشاهدة}}{\text{نسبة العبور المزدوج المتوقعة}}$

وبتطبيق هذه المعادلة لاستخراج معامل التوافق للمثال السابق نجد أن نسبة العبور المزدوج المشاهدة من بيانات التجربة نفسها .

$$= \frac{١٨ + ٢٢}{١٠٠٠} \times ١٠٠٠ = \frac{٤٠}{١٠٠٠} \times ١٠٠ = ٤٪$$

$$\therefore \text{معامل التوافق} = \frac{٠,٠٤}{٠,٠٥} = ٠,٨$$

أو بمعنى آخر أن ٠,٨ فقط من العبور المزدوج المتوقع هو الذى حدث فعلا فى التجربة . لاحظ أنه توجد علاقة عكسية بين التوافق والتعارض . فكلما

كان التعارض تاما أى لا يحدث عبور مزدوج اطلاقا فان قيمة التوافق فى تلك الحالة تساوى صفرا . أما إذا لم يوجد أى تعارض فانه فى تلك الحالة تكون قيمة التوافق واحد . وعليه فانه من المنتظر أن تكون نسبة التوافق تتراوح بين الصفر ــ واحد صحيح .

الأساس السيتولوجى للعبور الوراثى

The cytological basis of crossing over.

أنه لمن المفيد حقا لكى نقتنع وتقبل نظرية الكروموسوم فى التوارث فانه من الضرورى أن نقدم الأدلة التى توضح أن حدوث التراكيب الوراثية الجديدة recombinational events المشاهدة نتيجة تجارب التربية لابد وأن تتلازم مع حدوث مظاهر سيتولوجية cytological events يمكننا الاستدلال عليها بالفحص الميكروسكوبى .

ومن مناقشتنا السابقة وجدنا أنه حتى عام ١٩٢٩ كانت أهم اكتشافات المجاميع الارتباطية هى فقط تلك الخاصة بالارتباط بالجنس والتى كان فضل اكتشافها يرجع إلى مورجان وبريدجز .

حدث بعد ذلك وخاصة فى الفترة من ١٩٢٩ ــ ١٩٣١ أن نشرت عدة دراسات توضح لنا التلازم ما بين العبور الوراثى والعبور السيتولوجى . أو بمعنى آخر توضح لنا وتقدم الأدلة على أن حدوث العبور الوراثى لابد وأن يكون مصحوبا بتبادل أجزاء متساوية من الكروموسومات المتماثلة . ولقد أمكن الوصول إلى هذه النقطة عن طريق امكان التمييز المورفولوجى بين كروموسومى زوج معين من الكروموسومات ووجود جينات معينة مرتبطة على هذا الزوج المعين من الكروموسومات .

ومن أوائل هذه الدراسات هى تلك الدراسة التى قام بها دوبزها نسكى Dobzhansky عام ١٩٢٩ . ذلك بأن أمكنه باستعمال أشعة أكس من انتاج كسورا كروموسومية لكروموسومات مميزة ومعلمة لحشرة الدروسفيلا

marked Drorosophila chromosomes . وتنصب أهمية هذه الطريقة فى أنها تعطى الفرصة للأجزاء الكروموسومية المنكسرة من هذه الكروموسومات والتى تمثل كل واحدة منها بعضا من الجينات المرتبطة معا فى أن تتحد مع مجموعة ارتباطية ثانية وهكذا . فعلى سبيل المثال وجد دوبزهاتسكى اتحادا ما بين قطعة كروموسومية من الكروموسوم الثالث لحشرة الدروسفيلا وبين الكروموسوم الثانى لنفس الحشرة أو العكس . مثل هذه الظاهرة تسمى الأنتقال الكروموسومى Translocations (سوف نتناول هذه الظاهرة بالتفصيل فيما بعد) . وبمثل هذه الطريقة فلقد أمكن لدوبزهانسكى من أن يتتبع التغيرات الحادثة للمجاميع الارتباطية علاوة على أنه يستطيع من الناحية السيتولوجية تحديد هذه الانتقالات الكروموسومية المتلازمة معها وراثيا . وبالتالى يستطيع أن يحدد أى كروموسوم حدث له تغير فى المقاطع الكروموسومية الخاصة به سيتولوجيا . وبهذا نجد أن هذه الطريقة أفادت فى تقديم الدليل القوى لتلازم سلوك كل من العبور الوراثى مع التغيرات الكروموسومية السيتولوجية (الانتقالات الكروموسومية فى حشرة الدروسفيلا) .

أوضحت دراستان مهمتان أخريتان فى عام ١٩٣١ على أن حدوث العبور الوراثى يكون مصحوبا بحدوث عبور سيتولوجى . الدراسة الأولى منهما قاما بها كريتون وماك كلنتوك Creighton and Mc Clintok على نبات الذرة . حيث وجد أن سلالة من سلالات الذرة تمتاز بأن أحد كروموسومى الزوج التاسع من الكروموسومات لهذا النبات يمتاز بوجود عقدة بكتونيه فى نهاية أحد طرفية وفى الطرف الآخر لهذا الكروموسوم يوجد أيضا انتقال كروموسومى من الكروموسوم رقم ٨ . فمن الناحية السيتولوجية يمكن أن نميز بين الكروموسوم المحتوى على العقدة اليكتونية والانتقال الكروموسومى والكروموسوم الآخر المماثل من نفس الزوج والغير محتوى لا على العقدة البكتونية أو الانتقال الكروموسومى .

علاوة على انتاجهما لهذه الظاهرة السيتولوجية لزوج الكروموسومات التاسع فى الذرة والتى من الممكن مشاهدتها وتتبعها عن طريق الفحص الميكروسكوبى فلقد أمكنهما أيضا من أستخدام الجينات التالية وهى جينات مرتبطة أى محمولة على زوج الكروموسومات رقم ٩ فى الذرة هذه الجينات هى :ـــ

اليرون ملون C^+ = colored aleurone جين سائد

اليرون غير ملون c = colorless aleurone جين متنحى

اندسبرم نشوى WX^+ = starchy endosperm جين سائد

اندسبرم شمعى wx = waxy eudosperm جين متنحى

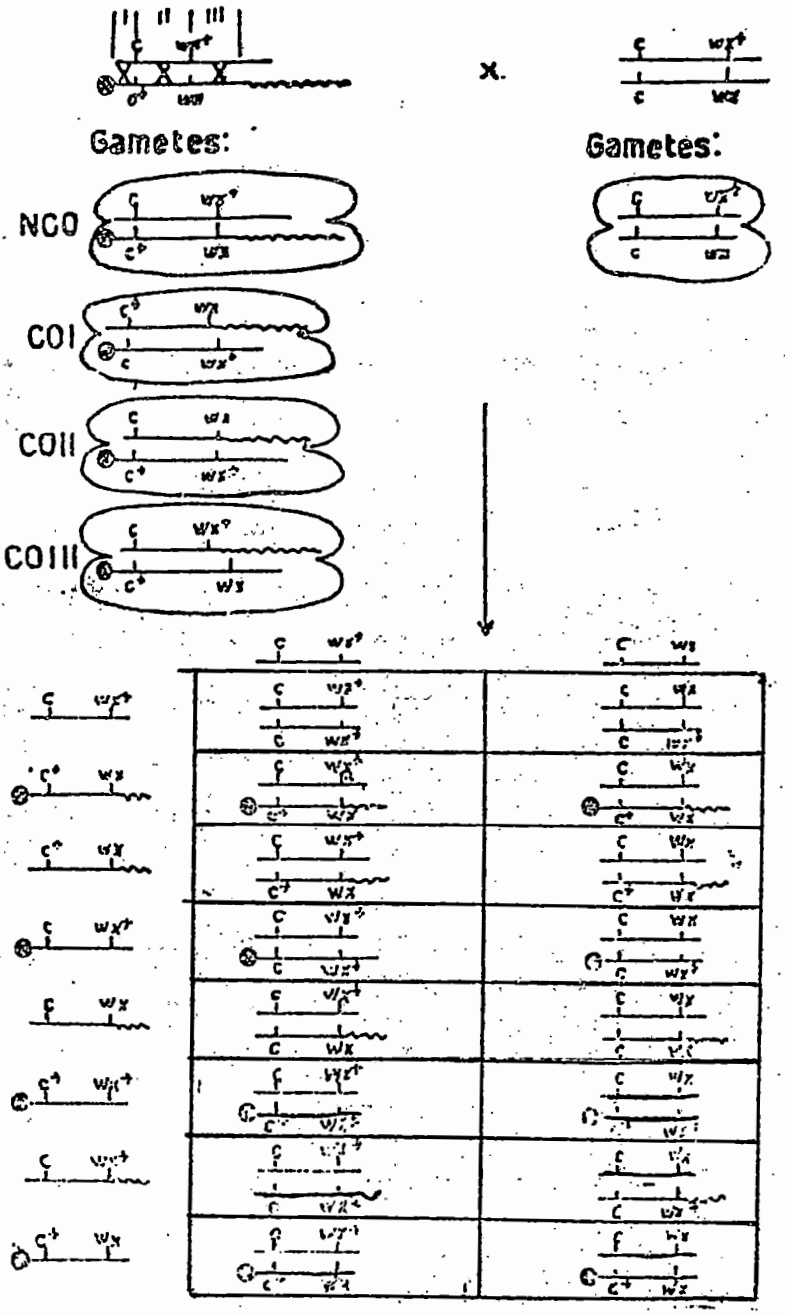
وتتلخص تجربتهما فى أنهما قاما بتهجين نبات خليط (أستخدم كأم) فى كل من زوج الكروموسومات رقم ٩ وفى زوجى الجينات المتحكمة فى صفتى الاليرون والاندوسبرم . وكون هذا النبات خليط فى زوج الكروموسومات رقم ٩ ذلك لأن أحد كروموسومات هذا الزوج يحمل العقدة البكتونية فى نهاية طرف الكروموسوم والانتقال الكروموسومى فى نهاية الطرف الآخر من الكروموسوم . أما الكروموسوم الآخر لنفس الزوج فهو طبيعى لا يحمل العقدة البكتونية أو الانتقال الكروموسومى . هذا النبات خليط فى زوجى الجينات Wx^+ wx, C^+ c . بتهجين هذا النبات الخليط المستخدم كأم بحبوب لقاح مأخوذة من أب مذكر تركيبه الوراثى متماثل فى زوج الجينات cc أى ذو اليرون عديم اللون وخليط فى زوج الجينات الآخر Wx^+ wx (اندوسبرم نشوى) . وكان هذا الأب المذكر أيضا يحمل زوج الكروموسومات رقم ٩ الطبيعى . أى أن كل من كروموسومى هذا الزوج فى الأب المذكر خالى من العقدة البكتونية والانتقال الكروموسومى .

والشكل رقم ١٨ التالى يوضح لنا التحليل الوراثى والستيولوجى متوقفا ذلك على افتراض حدوث الكيازمات فى المنطقة رقم I أ ، II أو III . ونتيجة لحدوث الكيازمات (العبور السيتولوجى) للأب المؤنث الخليط فى زوجى الجينات وكروموسومى زوج الكروموسومات رقم ٩ فانه من المحتمل أن ينتج ثمانية أنواع من الجاميطات المؤنثة المختلفة عن بعضها من ناحية التركيب الوراثى والتركيب الكروموسومى معا .

أما الأب المذكر فينتج فقط نوعين من الجاميطات المذكرة (حبوب اللقاح) حتى بصرف النظر عن حدوث عبور سيتولوجى فى المسافة ما بين زوجى الجينات . وعلى هذا الأساس فانه يكون من المحتمل انتاج ١٦ تركيبا وراثيا وكروموسوميا لأفراد النسل الناتج من هذا التهجين الموضحة فى هذا الشكل . وفعلا بمطابقة نتائج هذا التحليل من نتائج التجربة نفسها وجد أن حدوث العبور الوراثى يتلازم مع حدوث العبور السيتولوجى . ذلك لأن هذا التلازم يأتى نتيجة لأن الشكل المظهرى للتركيب الوراثى الناتج من نسل هذه التجربة يكون مصحوبا بمظاهر سيتولوجية معينة مثل وجود العقدة البكتونية أو الانتقال الكروموسومى أو كليهما معا أو عدم وجودهما فى التركيب الكروموسومى لأفراد النسل الناتجة .

الدراسة المهمة الثانية والتى قدمت الدليل القاطع الثانى من تجارب التربية والسيتولوجى لاثبات أن العبور الوراثى يصحبه عبور سيتولوجى ما بين زوج الكروموسومات المتماثلة هى تلك الدراسة التى قام بها ستيرن Stern عام ١٩٣١ على حشرة الدروسفيلا ميلانوجستر .

تعتبر تجربة ستيرن من أبسط وأكمل التجارب الوراثية حيث أمكنه فيها أن يميز سيتولوجيا ما بين كروموسومى زوج معين من أزواج الكروموسومات الجنسية فى حشرة الدروسفيلا ليس فقط من طرف واحد بل أمكنه التمييز السيتولوجى لطرفى كروموسومى هذا الزوج من الكروموسومات .



شكل رقم (١٨) : تلازم التراكيب الوراثية الجديدة recombinations
مع العبور السيتولوجى فى نبات الذرة (تجربة كريتون وماك كلنتوك)

وفيما يلى ملخص لتجربة ستيرن والنتائج المتحصل عليها :ـــ

علمنا سابقا أن حشرة الدروسفيلا ميلانو جستر تحتوى نواة الخلية فيها على أربعة أزواج من الكروموسومات الزوج الأول منها هو زوج الكروموسومات الجنسية XX . وأن أنثى هذه الحشرة تركيبها الكروموسومى من ناحية كروموسومى الجنس هو XX . أما تركيب الذكر فهو XY . كروموسوم الجنس X هو كروموسوم عصوى يقع السنترومير قريب جدا من أحد طرفيه .

عرض ستيرن ذكر برى من هذه الحشرة لأشعة أكس التى أدت إلى انتقال جزء من كروموسوم Y إلى طرف كروموسوم X (القريب من السنترومير) . وبذا أصبح شكل هذا الكروموسوم مميزا سيتولوجيا من ناحية الطرف القريب من السنترومير عن الكروموسوم الطبيعى العصوى .

أمكن أيضا لستيرن أن يحصل على كروموسوم X الثانى لزوج الكروموسومات الجنسية مميزا سيتولوجيا عن الكروموسوم الطبيعى العصوى وذلك بحصوله على أنثى من هذه الحشرة حدث لهذا الكروموسوم كسر فى الطرف الآخر البعيد عن السنترومير ثم التصق بهذا الكسر الكروموسوم الرابع وأصبح الشكل السيتولوجى لهذا الكروموسوم الجديد الجنسى عبارة عن شظيتين من هذا نجد أنه يمكننا التفرقه سيتولوجيا بين كروموسومى الجنس الجديدين وذلك بمقارنة الطرف القريب من السنترومير وأيضا الطرف البعيد عنه بعضهما البعض وأيضا بمقارنتهما بكروموسوم الجنس الطبيعى . فإذا ما كون كروموسومى الجنس الجديدين هذين وحدة ثنائية الكروموسوم معا وحدث عبور بينهما فانه يمكن بتتبع التحليل الوراثى والفحص السيتولوجى الإجابة عما إذا كان يصاحب العبور عبور سيتولوجى أم لا ؟.

لم يكتفى ستيرن بتعليم كروموسومى زوج الكروموسومات الجنسية فى حشرة الدروسفيلا سيتولوجيا فقط بل استعمل أيضا زوجين من العوامل الوراثية المرتبطان مع هذا الزوج من الكروموسومات ليمكنه من تتبع تلازم

السلوك الوراثى لهما مع العبور السيتولوجى لكروموسومى الجنس فى هذه الحشرة . هذا الزوجان من الجينات هما :ـــ

١ ـــ زوج الجينات car^+, car

ا ـــ car جين متنحى يتسبب عنه تلوين العين باللون القرنفلى .

ب ـــ car^+ جين سائد يتسبب عنه تلوين العين باللون الأحمر (البرى) .

٢ ـــ زوج الجينات B , B^+

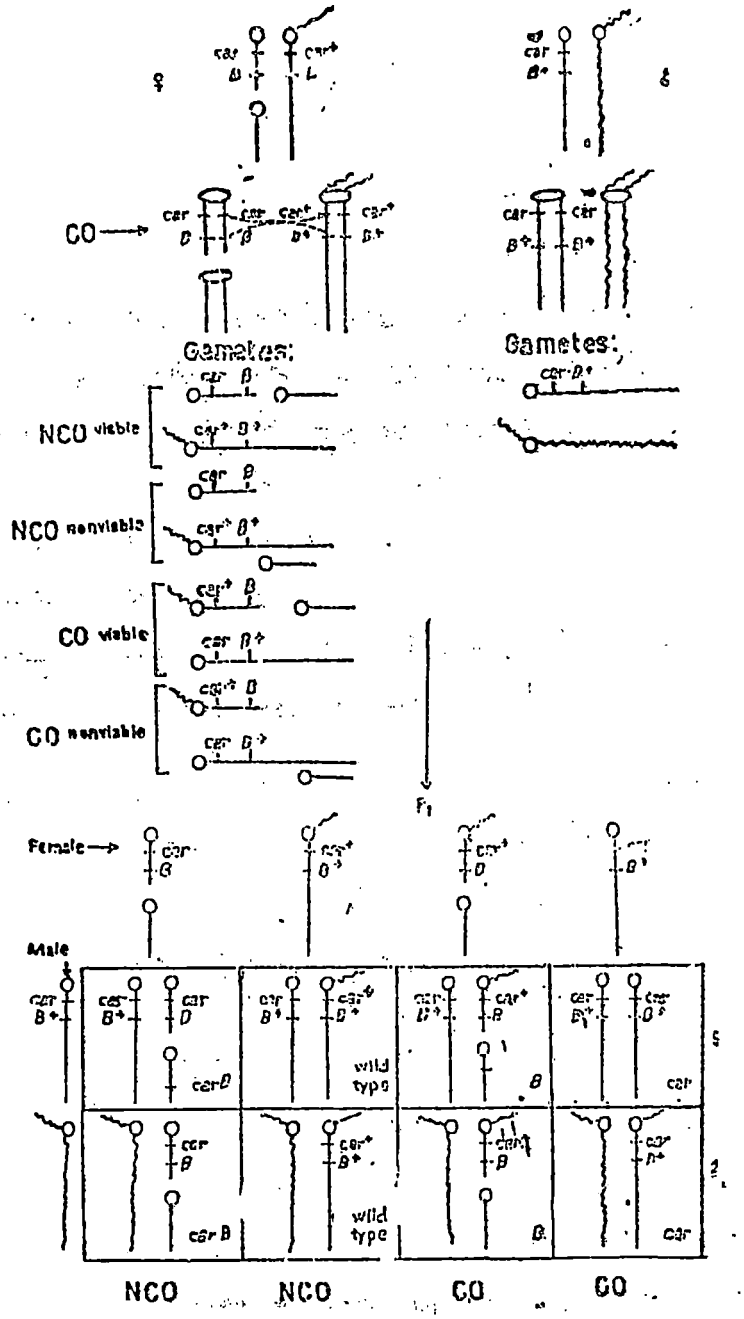
ا ـــ B جين سائد يتسبب عنه أن يكون شكل العين قضيبيا .

ب ـــ B^+ جين متنحى يتسبب عنه أن يكون شكل العين مستديرا (برى) .

تمكن ستيرن من انتاج أنثى من هذه الحشرة خليطة بالنسبة لزوج الكروموسومات الجنسية سواء كان هذا الخلط سيتولوجيا أو وراثيا بمعنى أن التركيب الكروموسومى لزوج الكروموسومات الجنسية هو أن أحدهما يتصل بطرفه القريب من السنترومير جزء من كروموسوم Y وفى نفس الوقت يحمل الاليلان البريان car^+ ، B^+ . أما الكروموسوم الجنسى الآخر فيتصل بطرفه البعيد عن السنترومير كروموسوم من الزوج الرابع وفى نفس الوقت يحمل الاليلان car ، B .

قام ستيرن بتلقيح هذه الأنثى رجعيا بذكر طبيعى من حيث التركيب الكروموسومى لزوج الكروموسومات الجنسية XY . كروموسوم X فى هذا الذكر الطبيعى كان طبيعيا من الناحية السيتولوجية أى أنه لم يتصل بأى من طرفيه أية أجزاء كروموسومية أخرى سواء من كروموسوم Y أو الكروموسوم الرابع وكان يحمل فى نفس الوقت العاملان المتنحيات car ، B^+ أى أن شكله المظهرى بالنسبة للعين هو الشكل المستدير ولونها هو اللون القرنفلى .

وعلى هذا فانه يمكننا بالفحص الدقيق لشكل رقم (١٩) من تتبع الاختلافات بين كروموسومات X الثلاثة سيتولوجيا .



شكل رقم (١٩) التحليل الوراثى والسيتولوجى لتجربة ستيرن فى حشرة الدروسفيلا والتى تثبت أن العبور الوراثى مصحوب بعبور سيتولوجى

يوضح لنا الشكل رقم (١٩) أن الذكر ينتج نوعين من الحيوانات المنوية إحدهما يحتوى على كروموسوم X الطبيعى الحامل للعاملين المتنحين car ، B^+ . والنوع الآخر يحتوى على كروموسوم Y والذى لا يحمل بدوره أية جينات من هذين الزوجين من الجينات تحت الدراسة فى هذه التجربة .

أما الأنثى فانها تنتج أربعة أنواع من الجاميطات (البيضات) نتيجة لحدوث العبور الوراثى والسيتولوجى بين زوج الكروموسومات الجنسية المميزة . نوعان من الأربعة أنواع ناتجة نتيجة لعدم حدوث العبور . أما النوعان الأخران فينتجان نتيجة لحدوث العبور فى المسافة بين الجينين تحت الدراسة . ونتيجة لاخصاب نوعى الحيوانات المنوية للأربعة أنواع من البيضات الناتجة من الأنثى فانه يمكن التكهن بالتركيب الكروموسومى والوراثى لأفراد النسل الناتجة كما هو موضح فى أسفل شكل رقم (١٩) والذى بالتالى يمكن أن نقسم أفراد النسل هذه إلى أربعة أشكال مظهرية ووراثية موزعة كما يلى :ـــ

١ ـــ مجموعة لون العين بها قرنفلى وشكلها قضيبى car B

٢ ـــ مجموعة لون العين بها أحمر وشكلها طبيعى (مستدير) $car^+ B^+$ وهاتان المجموعتان السابقتان ناتجتان عن عدم حدوث العبور NCO .

٣ ـــ مجموعة لون العين بها قرنفلى وشكلها طبيعى (مستدير) $car B^+$

٤ ـــ مجموعة لون العين بها أحمر وشكلها قضيبى $car^+ B$.

وهاتان المجموعتان الأخيرتان ناتجتان نتيجة لحدوث العبور CO .

وللربط مابين هذه النتائج وراثيا وسيتولوجيا قام ستيرن بفحص كروموسوم الجنس X الموجود فى جميع اناث النسل السابق مع ملاحظة أن هذه الاناث يصلها كروموسوم X الطبيعى من أبيها الذكر أما الكروموسوم X الآخر فيصلها من أمها وبالطبع شكل هذا الكروموسوم الأخير يتوقف على ما اذا كان قد اشترك فى العبور السيتولوجى أم لا .

ومن نتائج الفحص السيتولوجى وجد ستيرن أنه فى أناث نسل المجموعتين

الغير عبوريتين كان شكل كروموسوم الجنس بها يشابه ما كان موجودا فى أمهاتها سواء كان متصلا به جزء من كروموسوم Y أو متصلا بالكروموسوم الرابع . بينما وجد ستيرن أنه فى أناث نسل المجموعتين العبوريتين كان شكل كروموسوم X الموجود بها يختلف عن ذلك كما هو موضح فى شكل (١٩) . وهذه الأشكال الأخيرة لكروموسوم X لا يمكن الحصول عليها إلا إذا حدث عبور سيتولوجى وتبادل أجزاء بين كروموسومى الجنس الموجودان فى الأم فى المسافة ما بين الجينين تحت الدراسة . وبذلك فانه قد أمكن لستيرن أن يثبت تجريبيا أن العبور الوراثى يصاحبه عبور سيتولوجى فى حشرة الدروسفيلا .

من المهم هنا القول بأنه قد عرف أن العبور يحدث فى جميع أنواع الكائنات الحية بداية من الفيروس حتى الانسان . وعليه فانه ظاهرة مهمة ذات مميزات تطورية للكائن نفسه التى تمتاز بها جميع أنواع النباتات والحيوانات والكائنات الدقيقة حيث أن العبور يعمل على زيادة التباين الوراثى الناتج عن تفنيط المجاميع الارتباطية مع بعضها البعض . وهذا بالتالى يؤدى إلى زيادة التباين فى الأشكال المظهرية للكائن والذى بالتالى يؤدى إلى المرونة الوراثية له . هذه المرونة الوراثية تسمح للنوع نفسه فى أن يتأقلم طبيعيا على مدى واسع من الأختلافات البيئية المتباينة والتى تعمل على تطور الكائن نفسه .

أثبات أن العبور يحدث والكروموسومات منشقة

تجربة قطر النيورسبورا :

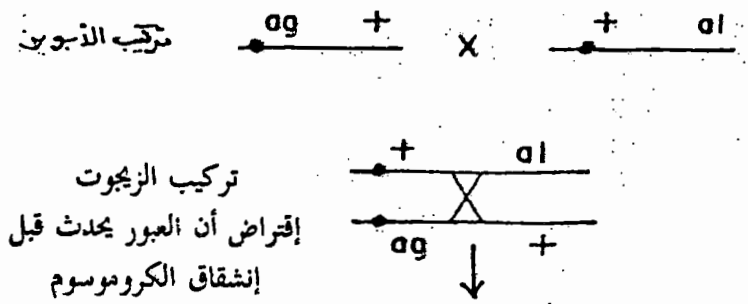
من الاثباتات الواضحة أن العبور يحدث والكروموسومات منشقة التجربة التى أجريت على قطر النيوروسبورا هذا النوع من الفطريات يحتفظ بنواتج الانقسام الميوزى التى تتكون من ٨ أنوية حيث يحدث انقسام ميتوزى بعد الانقسام الميوزى وبالتالى تكون ٨ أنوية تظل فى داخل الكيس الأسكى وبنفس ترتيب الانقسام هذا النوع من الفطريات ذات أهمية فى الفترة الأخيرة ويعمل عليه العالمان Beadle and Tatum

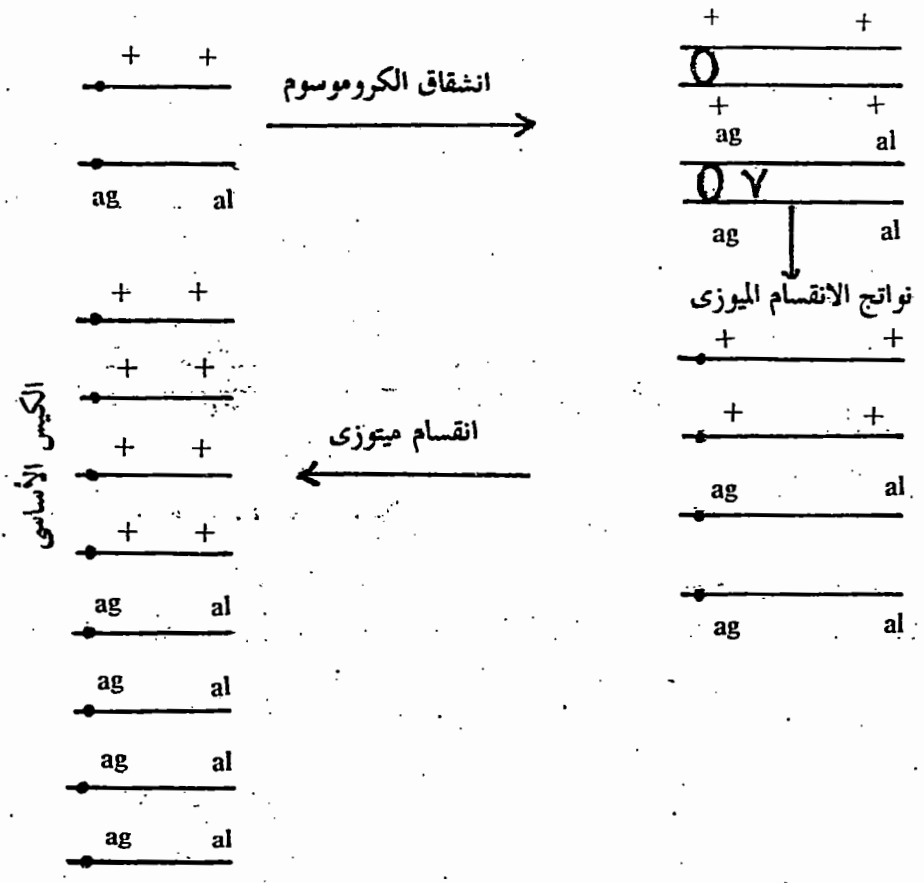
وجد فى النيوروسبورا عاملان وراثيان :

١ ــ العامل al يؤدى إلى ظهور صفة الالبينو وهو متنحى أمام (+) العادى (لون برتقالى) .

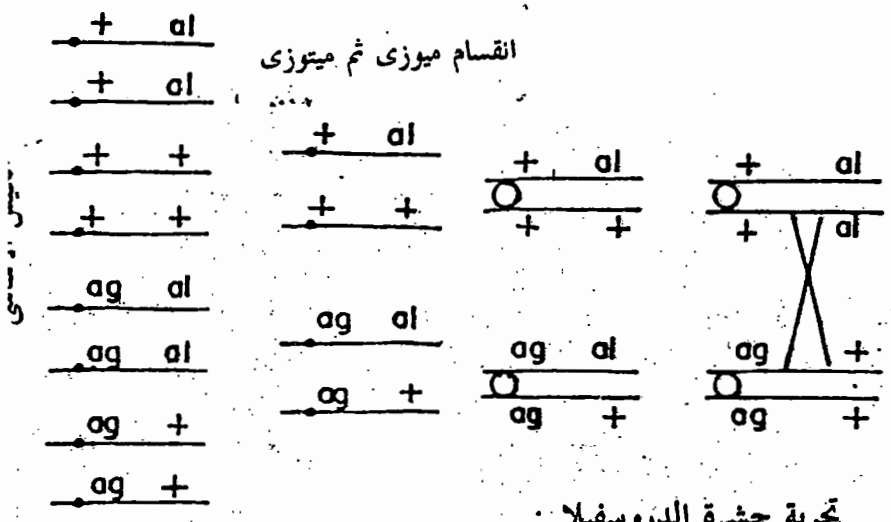
٢ ــ العامل ag يؤدى إلى عدم القدرة على تكوين حمض الأرجنين وهو متنحى أمام (+) ويقع هذان العاملان على نفس الكروموسوم والعامل ag يقع بجوار السنترومير .

(المعروف أن النيوروسبورا حادية لكن عند اتحاد نواتى الأبوين يتكون الزيجوت وهو الذى يحدث فيه الانقسام) وجد بتهجين سلالتين ذات تركيب وراثى .





فلو فرض وأن العبور يحدث قبل انشقاق الكروموسومات تعطى أفراد كلها أما (++) أو (ag al) وهذه بالتالى يتوقع عند فحص ٨ نوايا نجد أن ٤ منها بها التركيب الأول و٤ منها بها التركيب الثانى ولكن الوضع الحقيقى كان عكس ذلك حيث حصلوا على ٨ نوايا مرتبة كما يلى :



تجربة حشرة الدروسفيلا :

الاثبات الآخر كان عن طريق استخدام نوع من حشرة الدروسفيلا فى الـ Attachedx Chromosome ويرمز لها بالرمز ẍx وتحتوى الاناث من هذا النوع على كروموسومى xx متصلين وكذلك كروموسوم Y وهى تنشأ نتيجة عدم انفصال كروموسومى X عن بعضها عند تكوين الجاميطات فتعطى نوعين من الجاميطات هما A + XX و A + Y والبيضة ذات التركيب الكروموسومى A + XX إذا لقحت بحيوان منوى به A + Y تعطى AA + XXY وهى ما تسمى بالـ Attochedx chromosome .

فى هذا النوع من الحشرات يظل كروموسومى XX متصلين ويورثان كوحدة واحدة وجد أن هناك صفة العين الأقحوانى vermelion ويرمز لها بالرمز (v) وهى صفة منتحية أمام لون العين الأحمر (العادى) (+) .

وجدت أناث كانت خليطة فى هذه الصفة وكروموسومى X فيها كانا متصلين .

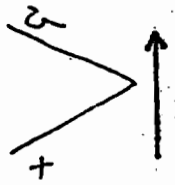
إناث متصلة كروموسومى XX
خليط

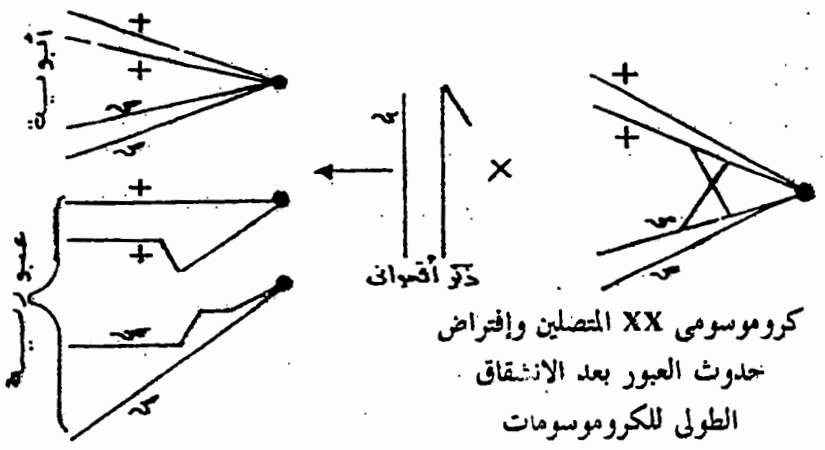
ذكور أقحوانية العين
(عادية XY)

بإفتراض أن العبور يحدث قبل إنشقاق الكروموسومات طولياً :

باجرا تلقيح بين هذه الحشرات وذكور أقحوانية العين تركيبها XY فلو كان العبور يحدث قبل الانشقاق فالمتوقع بناء على هذا الافتراض الحصول على جميع الأناث الخصبة ذات التركيب (XXY) أن تكون عادية العين ولكن نتيجة هذا التهجين الفعلية أن وجدت حشرات أناث (متصلة كروموسومى XX) كانت العين فيها أقحوانية مما يدل على أن العبور يحدث بعد الانشقاق الطولى للكروموسومات كما هو موضح بالرسم.

النسل أناث





كروموسومى XX المتصلين وإفتراض
حدوث العبور بعد الانشقاق
الطولى للكروموسومات