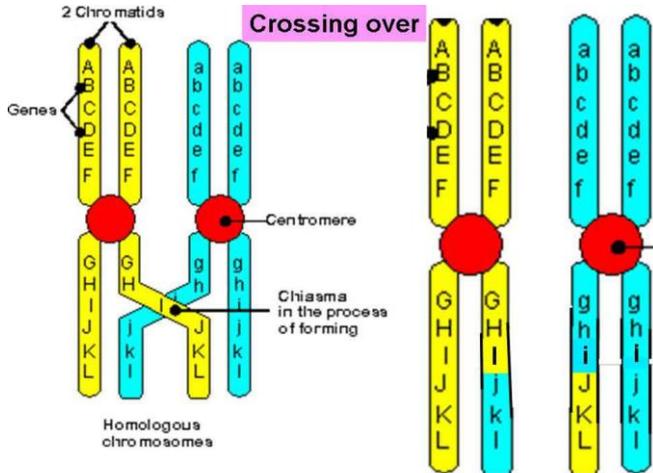


الارتباط والعبور - الخرائط الوراثية

Crossing Over and Genetic Maps Linkage

وجد بونت Punnett وباتسون Bateson عام 1906م بأن زوجين مختلفين من الأليلات لا تتعزل بصورة مستقلة في نبات البازلا الحلو ، أي أنها لا تخضع لمبدأ الانعزال الحر لمندل . وكذلك أوضحت الدراسات على ذبابة الفاكهة من قبل مورجان Morgan للفترة 1910-1915م بأنه لا يمكن تطبيق مبدأ الانعزال الحر كلياً بسبب وجود بعض التحديدات لبعض التزاوجات لزوجين أو أكثر من الجينات . وفي هذه التزاوجات كان هناك دليل واضح للتراكيب الأبوية لتبقى مرتبطة بنسبة عالية ولكنها تنتج تراكيب جديدة بنسبة قليلة . وأسست جماعة مورجان نظرية الارتباط Linkage والعبور Crossing over على أسس خلوية ثابتة ومباشرة بعد تأسيس نظرية الارتباط والعبور في ذبابة الفاكهة ، وجد إن كائنات حية أخرى تتبع نفس النظرية . ودعمت هذه الدراسات نظرية الكروموسوم الوراثية وأدت إلى إعداد الخرائط الوراثية التي صورت العلاقات بين الجينات في الكروموسومات . وأول ما عُرف الارتباط بأنه ميل الجينات الغير أليلية الواقعة على نفس الكروموسوم أو في نفس زمرة الارتباط الدخول معاً (أي بتراكيب أبوية) بنسبة أعلى مما يتوقع من الانعزال الحر . تكون الجينات الغير أليلية مرتبطة بسبب وقوعها على نفس الكروموسوم ولذا تحاول أن تبقى معاً أثناء الانقسام الميوزي وتدخل نفس المشيج . وتكون دراسة الارتباط سهلة وبسيطة في حالة بقاء الجينات معاً على الدوام وعلى نفس الكروموسوم وبذا يحدث الارتباط التام Complete linkage . ولكن لا يحدث ذلك اعتيادياً ، بل يحدث تبادل أو تعابر Crossing over بين أزواج الكروموسومات المماثلة في أكثر النباتات والحيوانات وبذلك يحدث الارتباط غير التام Incomplete linkage وقد أصبح من المعلوم الآن أن جينات الكائن الحي تتوزع على عدد كروموسوماته وسميت مجموعة الجينات المرتبطة في كروموسوم واحد المجموعة (الزمرة) الارتباطية (Linkage group) ولذا فإن عدد المجاميع الارتباطية لحشرة ذبابة الفاكهة يساوي أربعة وللإنسان

يساوي ثلاث وعشرين وهكذا .

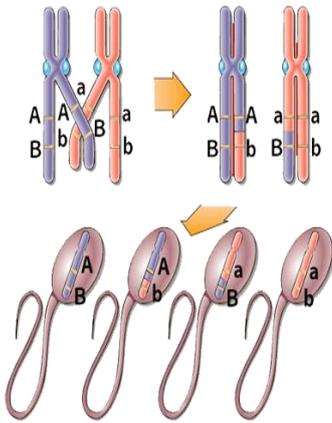


العبور Crossing over

- استطاع توماس مورجان أن يضع التفسير الصحيح لنتائج باتيسون و بانيت و نتائج أخرى مشابهة شملت عددا من أزواج الصفات المتفارقة في حشرة الدروسوفيللا.

- كان مورجان يعتقد في صحة نظرية الكروموسومات في الوراثة وأن الانحرافات عن قاعدة التوزيع الحر للجينات يرجع إلى وجود أزواج الجينات على نفس الكروموسوم.
- لتفسير نتائج باتيسون وبانيت كان لابد من افتراض أن الجينات يمكنها الانتقال من كروموسوم إلى مثيله فلو كانت الكروموسومات تنتقل من جين لأخر سليمة كما هي تماما لكان الارتباط بين الجينات التي تحملها تاما ولما ظهرت الاتحادات الجديدة.
- أي أن ظهور اتحادات جديدة أي صفات مع بعضها بتوليفات غير أبوية يدل على انفصال الجينات المرتبطة عن بعضها عند توارثها، أي انتقالها من كروموسوم إلى مثيله.
- يرجع تكوين اتحادات جديدة بين الجينات المرتبطة إلى حدوث تبادل بين أجزاء متساوية من الكروموسومات المتماثلة ويتضح ذلك من تتبع سلوك الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزي حيث يلاحظ حدوث ظاهرة تفسر انفصال الجينات المرتبطة، فأثناء الطور الضام (في الانقسام الميوزي Meiotic Division) نجد أن كل كروموسوم ينشق طوليا إلى كروماتيدين ويتلاصق كل كروموسومين متماثلين لتكوين الثنائيات الكروموسومية المكونة من أربعة كروماتيدات.
- في عملية العبور يمكن أن ينتقل أحد الجينين من كروموسوم إلى الكروموسوم المماثل.
- أن ظهور اتحادات جديدة أي صفات مع بعضها بتوليفات غير أبوية يدل على انفصال الجينات المرتبطة عن بعضها عند توارثها، أي انتقالها من كروموسوم إلى مثيله.
- يرجع تكوين اتحادات جديدة بين الجينات المرتبطة إلى حدوث تبادل بين أجزاء متساوية من الكروموسومات المتماثلة ويتضح ذلك من تتبع سلوك الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزي حيث يلاحظ حدوث ظاهرة تفسر انفصال الجينات المرتبطة، فأثناء الطور الضام (في الانقسام الميوزي Meiotic Division) نجد أن كل كروموسوم ينشق طوليا إلى كروماتيدين ويتلاصق كل كروموسومين متماثلين لتكوين الثنائيات الكروموسومية المكونة من أربعة كروماتيدات.

Effects of Crossing Over



نسبة العبور = عدد الأفراد التي تظهر بها اتحادات جديدة / المجموع الكلي للأفراد.

ويطلق على الأفراد الناتجة عن الاتحادات الجديدة فئات عبورية بينما يطلق على الأفراد التي تظهر بهم الاتحادات الأبوية فئات غير عبورية أو ارتباطية.

- وفي نفس الوقت تحدث عملية تبادل لأجزاء بين كروماتيدين غير شقيقتين من الكروموسومين المتماثلين عند نقطة أو أكثر فتتكون بذلك الكيازومات التي تشاهد بوضوح عند الطور التشتتي من الطور الابتدائي الأول وبذلك يحدث انتقال جينات من كروموسوم إلى مثيله.

- ونتيجة للعبور لا تنتقل الكروموسومات المستقلة من الأب والكروموسومات المستقلة من الأم كما هي إلى الأبناء حيث تكون الكروموسومات الجديدة أحادية العدد الناتج من الانقسام الميوزي حاملة لجينات كانت في الأصل موجودة على الكروموسومات المثيلة.
- في حالة مثال بسلة الزهور نجد أن أحد الكروموسومين المتماثلين في الأفراد الخليطة يحمل جين لون الزهرة البنفسجي R وجين حبوب اللقاح المستطيلة P بينما يحمل مثيله جين لون الزهرة الأحمر r وشكل حبوب اللقاح المستدير p كما سبق الإشارة إلى ذلك.

الارتباط التام Complete Linkage

يعتبر الارتباط تاماً عندما تكون الجينات متقاربة جداً وتنتقل معاً على الدوام من جيل لآخر . فمثلاً كل طفرات الكروموسوم الرابع في ذبابة الفاكهة من نوع *D. melanogaster* تتعزل قليلاً أو لا تتعزل كل واحدة عن الأخرى أثناء الانتقال .

تجربة قام بها العالم مورجان Morgan 1866-1945 م لدراسة توارث صفتي لون الجسم وحجم الأجنحة في ذبابة الفاكهة *D. melanogaster*، كانت الأنواع البرية منها ذات لون رمادي وأجنحة طويلة، والأنواع التي نتجت عن طفرة كانت سوداء اللون ضامرة الأجنحة . فعند إجراء تزاوج بين ذكر أسود اللون ضامر الأجنحة وأنثى رمادية طويلة الأجنحة (نقية)، كانت جميع أفراد الجيل الأول رمادية اللون طويلة الأجنحة،

وعند إجراء التلقيح الاختباري، وذلك بتزاوج ذكر رمادي اللون طويل الأجنحة مع أنثى سوداء ضامرة الأجنحة، وكانت النتائج الفعلية 50% من أفراد الجيل الناتج رمادية اللون طويلة الأجنحة: و 50% من أفراد الجيل سوداء ضامرة الأجنحة، أي بنسبة 1:1 وهذه النتائج تختلف عما كان يتوقع تبعاً لقانون التوزيع الحر لمندل وهي : 1 رمادي طويل الأجنحة: 1 رمادي ضامر الأجنحة: 1 أسود ضامر الأجنحة: 1 أسود طويل الأجنحة.

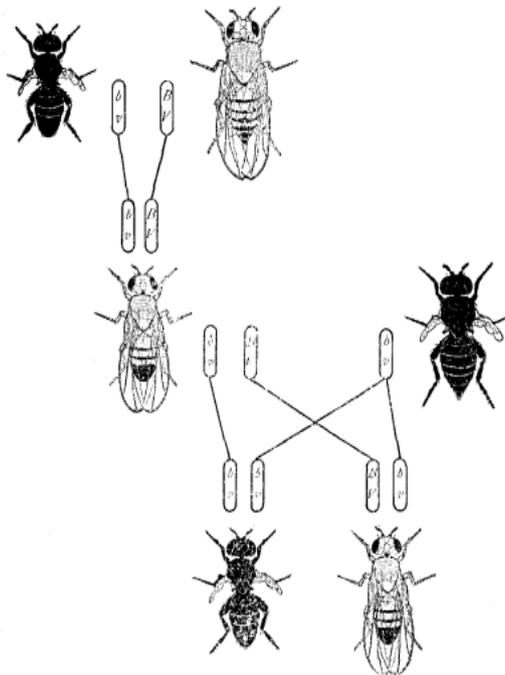
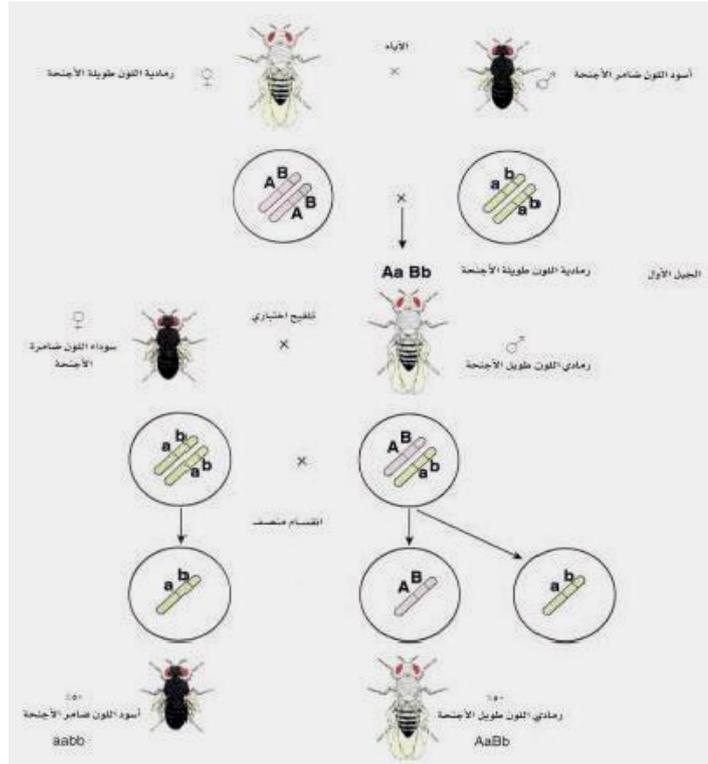


Fig. 33.—Back-cross of F_1 male (out of black vestigial by wild), to black vestigial.



تفسير النتيجة

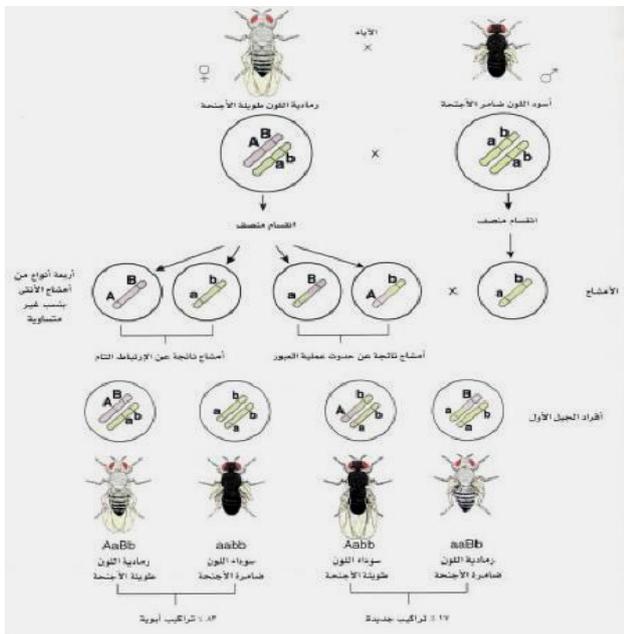
علل مورجان تلك النتائج بوجود كل من جين لون الجسم الرمادي والأجنحة الطويلة على كروموسوم واحد، ولون الجسم الأسود والأجنحة الضامرة على الكروموسوم الآخر، وانتقل الجينين معاً، ولم يحدث بينهما عبور نتيجة تقاربهما. بمعنى أن عدم وجود أي درجة من الانعزال الحر بين هذين الزوجين من الجينات يكون دليلاً على الارتباط الشديد بينهما.

كذلك لوحظ الارتباط التام الناتج من عدم وجود العبور لكل أزواج الجينات في كل من زمر الارتباط الأخرى عندما تستعمل ذكور ذبابة الفاكهة كأب بحالة متباينة الجاميتات heterozygous ، فمثلاً يقع جين العيون الأرجوانية وجين الأجنحة الأثرية في زمرة الارتباط الثانية وهما متحيان إلى جين العيون الحمراء وجين الأجنحة الطويلة الطبيعيين . فمن تزاوج ذبابة (متماثلة الجاميتات homozygous) للأرجوانية والأثرية على ذبابة طبيعية (العيون الحمراء والأجنحة الطويلة) ، ينتج كل ذرية F_1 متباينة الجاميتات heterozygous وطبيعية . ومن التلقيح الرجعي لذكر F_1 على أنثى متماثلة الجاميتات homozygous للأرجوانية والأثرية ، ينتج نمطان ظاهران فقط : أرجوانية وأثرية (متماثلة الجاميتات) وطبيعية للصفاتين (متباينة الجاميتات) . ويظهر الارتباط التام كخاصية في ذكور ذبابة الفاكهة وفي الجنس المتباين المشيخ Heterogametic sex لأنواع قليلة أخرى (كإناث دودة الحرير) .

الارتباط غير التام Incomplete Linkage

أضح لدينا بأن الارتباط التام بين الجينات على نفس الكروموسوم نادر في معظم الأنواع التي تتكاثر جنسياً . وكقاعدة يكون الارتباط غير تام ، ويكون الانعزال الحر جزئياً بين أزواج الجينات في أكثر زمر الارتباط ، وكان مورجان أول من لاحظ ذلك بوضوح في التزاوجات بين السلالة ذات العيون البيضاء والأجنحة المصغرة والسلالة الطبيعية في ذبابة الفاكهة.

حيث كرر العالم مورجان التلقيح الاختباري بتزاوج ذكر أسود اللون ضامر الجناحين مع أنثى هجينة رمادية اللون طويلة الأجنحة ، وكانت النتائج الفعلية تختلف عن النسب المتوقعة على أساس قانون التوزيع الحر فكان عدد الأفراد ذات اللون الرمادي والأجنحة الضامرة ، والأفراد ذات اللون الأسود والأجنحة الطويلة أقل من المتوقع في حالة حدوث توزيع حر للكروموسومات ، فكانت نسبة الأفراد التي تماثل الأبوين 83% بينما الأفراد الناتجة عن الاتحادات الجديدة 17%.



عندما زواج مورجان ذكر ذو عيون بيضاء وأجنحة صغيرة على أنثى طبيعية ذات النمط البري كانت ذكور وإناث F_1 من النمط البري . فإذا كان الانعزال بين جين البيضاء وجين الصغيرة على كروموسوم X انعزالاً حراً ، فيجب أن تظهر ذكور F_2 بأربعة أنماط ظاهرية : نمط بري $w^+ m^+$ ، بيضاء العين جناح وصغيرة $w m$ ، بيضاء العين جناح بري $w m^+$ ، عيون بري اجنحة صغيرة $w^+ m$ وبتردد متساوي . أما إذا كان الارتباط بين جين البيضاء وجين الصغيرة ارتباطاً تاماً ، فيجب أن تظهر الأنماط الأبوية الأصلية فقط بين ذكور F_2 .

وبالحقيقة لاحظ مورجان بأن نتائج F_2 تقع بين الارتباط التام والانعزال الحر لهذين الزوجين من الجينات حيث نتج 1190م ذكر في F_2 ، كان منها 37,6% بيضاء أو صغيرة والتي تمثل الأنماط الأبوية

التفسير للنتائج

علل مورجان هذه النسبة بحدوث عملية العبور بين الجينات رغم ارتباطها على كروموسوم واحد في أثناء عملية الانقسام المنصف عند تكوين الأمشاج. وتوصل كذلك إلى أن العبور في ذكر ذبابة الفاكهة نادر الحدوث بالنسبة للصفات المذكورتين ولذلك يكون الارتباط تاماً تقريباً بين الجينات في الذكر

أفترض مورجان بأن الجينات توجد بترتيب خطي على طول الكروموسوم ، وعليه يكون الارتباط علاقة فيزيائية بين الجينات التي يمكن تحويلها بواسطة التعابر الفيزيائي بين أزواج الجينات على الكروموسومات

المتماثلة ، ونظرية التعابر هذه تتفق جيداً مع النظرية التي قدمت من قبل جانسن Janssen في عام 1909م والتي تنص على إن التصالبات Chiasmata الملحوظة خلويّاً تمثل نقاط تعابر بين الكروموسومات المتماثلة.

يحدث العبور بين الجينات في كل من الجنسين

باستثناء حالات قليلة لا يحدث فيها في جنس معين (مثل الذكور في ذبابة الفاكهة). وإذا

كان الارتباط بين جينات واقعة على اكرموسوم (X) فيدعى مرتبطاً بالجنس sex-linked.

أثبتت الدراسات الوراثية أن نسبة العبور بين أي جينين مرتبطين هي نسبة ثابتة، سواء كان التركيب الوراثي لهما في الوضع الازدواجي أو في الوضع التنافري، وقد وصف مورجان الحالات التي تحمل فيها الجاميطة جينين سائدين أو جينين متنحيين على نفس الكروموسوم بالوضع الازدواجي بينما الحالات التي تحمل فيها الجاميطة جينا سائدا وآخر متنحيا بالوضع التنافري.