كلية العلوم

القسم : **علم الحياة**

السنة : **الثانية**

المادة : وراثة نباتية

المحاضرة : الثانية/ن+ع/د.ياسمين

{{ مكتبة A to Z }}

Facebook Group : مكتبة A to Z

يمكنكم طلب المحاضرات برسالة نصية (SMS) أو عبر (What's app-Telegram) على الرقم 0931497960

وراثة نباتية — 20 علامة
المحاضرة الثانية + الحلبة العملية الثانية

الفصل الثاني

الانقسام الخلوي *Cellular division*

يعتمد التشكل الجنيني للمتعضيات كثيرات الخلايا بشكل أساسي على ثلاث حوادث خلوية هي: الانقسام الخلوي، النمو والتمايز. إذ تحقق هذه الكائنات زيادة في عدد الخلايا بالانقسام الخيطي، فيزداد حجم النسج والجنين بنمو هذه الخلايا، كما يتحقق التخصص الوظيفي بعملية التمايز الخلوي.

أولاً-الدارة الخلوية Cell cycle:

يطلق اسم الدارة الانقسامية الخلوية على الفترة الزمنية الفاصلة بين نهاية انقسام خلوي أول وإكمال الخلية لانقسام خلوي ثاني، أو بمعنى آخر هي تتالي الحوادث بين خلية ما وانقسامها إلى خليتين بنتين (الشكل 8)، وتقسم إلى ثلاث مراحل رئيسة وهي: الطور البيني، الانقسام الخيطي أو النووي والانقسام السيتوبلاسمي.

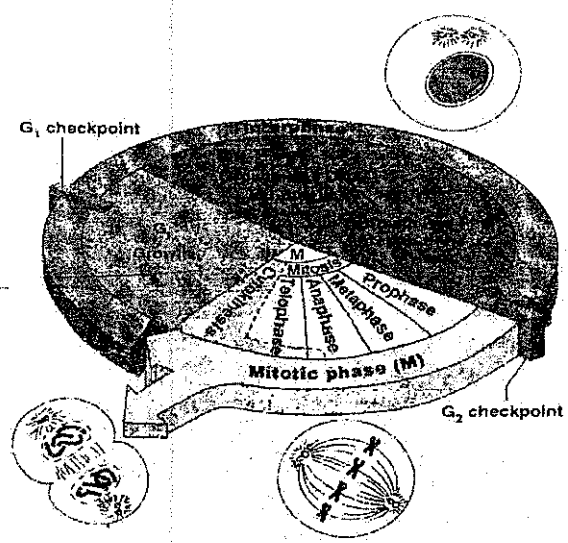
1. **الطور البيني Interphase**: يوجد بين كل انقسامين خلويين فترة زمنية فاصلة، تعرف باسم الطور البيني أو طور الراحة، إلا أنّ المعطيات الحديثة تدل على عكس ذلك. يتم خلال هذه الفترة نمو الخلية، إذ أنّ الخلية توفر جميع المواد البروتينية والحموض النووية اللازمة لحادثة الانقسام استعداداً لدخولها في انقسام خلوي ثانٍ. تتميز الخلية في هذا الطور بوجود نواة كبيرة، وواضحة، وشديدة الاصطباغ، وذات غشاء نووي، في داخلها نويات لا تتعشق الصبغة. أما المادة الوراثية فتكون موزعة في شبكة ناتجة عن التفاف الصبغيات الطويلة الدقيقة وتشابكها، بحيث لا يمكن تمييزها بالمجهر العادي، علماً أنّه يمكن مشاهدتها بالمجهر الإلكتروني بشكلها المضاعف. أما أهمية امتداد الصبغيات وتوسعها خلال الطور البيني فتكمن في تسهيل عملية نسخ الـ RNA لنقل المعلومات الوراثية من

DNA إلى السيتوبلازما حيث يتم تركيب البروتينات: يشتمل الطور البيني على حوادث كثيرة تمتاز بحوادث اصطناع مركبات مهمة، ويقسم هذا الطور إلى:

a. مرحلة G1: يحصل في هذه المرحلة حوادث اصطناع خلوية مكثفة، حيث ينشط انشطار الصانعات، والمصورات الحيوية، والشبكة البلاسمية الداخلية، وجهاز غولجي، وتشكيل طلائع الفجوات. وتعمل النوية على إنتاج كميات كبيرة من الـ tRNA و mRNA والجسيمات الريبية. وتصنع الخلية بروتينات بنائية متعددة، ويرتفع النشاط الإنزيمي في هذه المرحلة.

b. مرحلة التركيب S: تتضاعف خلاله المادة الوراثية DNA وكذلك الهستونات (أحد أنواع البروتينات النووية) التي تبدأ بالالتصاق بشريط الـ DNA المتضاعف، ويصبح كل صبغي مؤلفاً من صُبيغيين أو كروماتيدين Chromatides.

c. مرحلة G2: تمتاز هذه المرحلة باصطناع خلوي كثيف، وتنشطر الصانعات والمصورات الحيوية، وتبدأ مكونات ألياف مغزل الانقسام بالتكون والتجمع.



الشكل (8): أطوار الدارة الانقسامية الخلوية Cell cycle

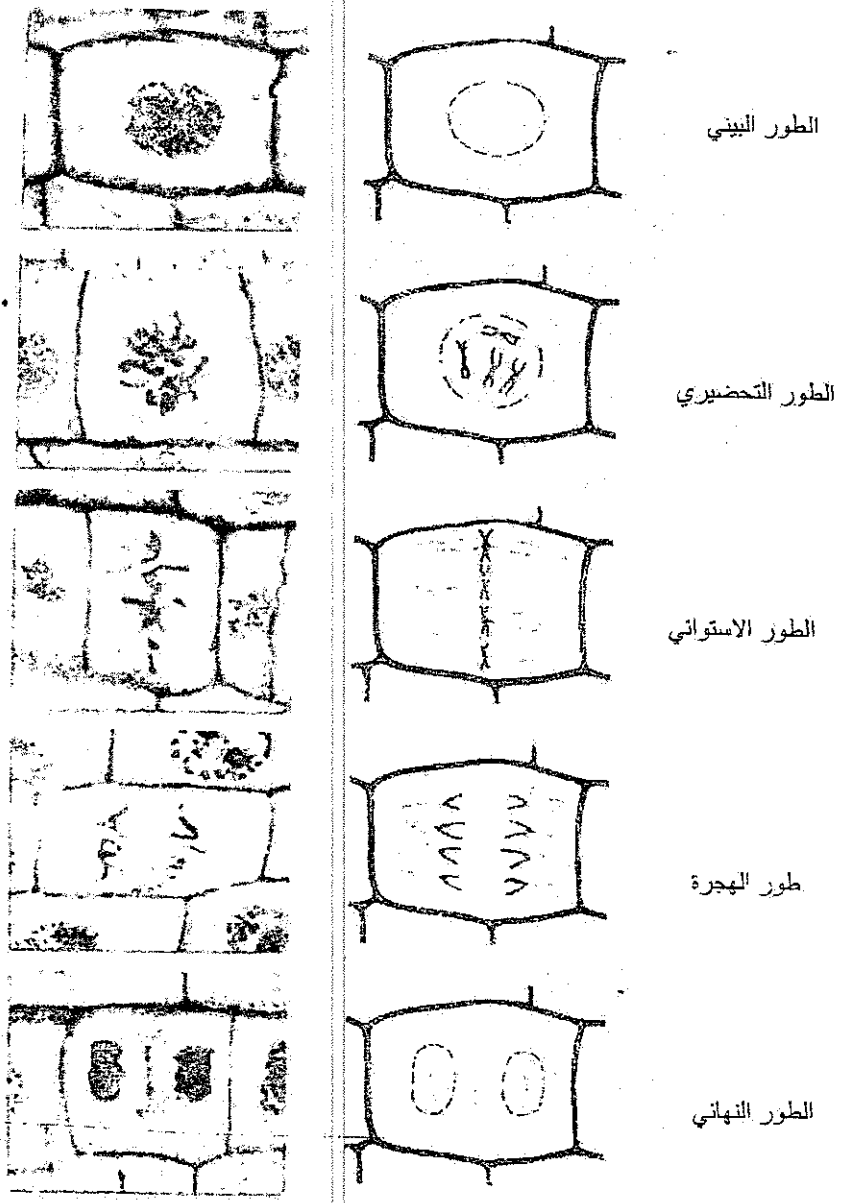
2. **الانقسام الخيطي Mitosis أو النووي:**

تنشأ جميع الكائنات الحية متعددة الخلايا من خلية أصلية 2n تتعرض لمجموعة من الانقسامات الخيطية لتعطي في النهاية مجموعة من الخلايا ثنائية الصيغة الصبغية 2n، مشابهة للخلية الأم من حيث المحتوى الوراثي. الانقسام الخيطي هو مرحلة مهمة من مراحل الدارة الانقسامية الخلوية Cell cycle، ويعرّف **الانقسام الخيطي:** بأنه مجموعة الحوادث المرئية بالمجهر والتي تشمل على تغيرات في شكل النواة، وحجمها ومحتواها ومن ثم اختفاؤها وظهور الصبغيات Chromosomes، فتشكل نواتين في خلية مرستيمية، ويتبعها انقسام سيتوبلاسمي. فالانقسام الخيطي حادثة ضرورية لتشكل خلايا جديدة، وحدوث النمو ومن ثمّ التمايز. لقد تمّت مشاهدات الانقسام الخيطي وفهمه أول مرة من قبل العالم Flemming عام 1882 والعالم Van Beneden عام 1883. إنّ عملية انتقال الصبغيات من الخلية الأم إلى الخلايا البنات عن طريق الانقسام الخيطي هي عملية لاجنسية، ويعد الانقسام الخيطي الآلية الوحيدة المتوفرة عند الكائنات حقيقيات النوى التي تتكاثر لاجنسياً لنقل المعلومات الوراثية من جيل لآخر. أما مهمة الانقسام الخيطي في الأنواع التي تتكاثر جنسياً، فهي توصيل المورثات بدقة بالغة إلى كل خلية جسمية منذ تكوين البيضة الملقحة حتى تشكل المتعضي بالكامل. وعلى الرغم من أنّ الانقسام الخيطي عملية متواصلة، إلا أنه يمكن تقسيمه إلى أربعة أطوار رئيسة، لتسهيل دراسته كما هو موضح في الشكل(9)، وهي:

a. **الطور التحضيري** Prophase: يلي مباشرةً الطور البيني، وهو أطول أطوار الانقسام الخيطي. تبدو الخيوط الصبغية أكثر وضوحاً بالمجهر الضوئي، ومرئية، بسبب الالتفاف الذاتي الناتج عن التفاف الـ DNA على البروتينات الهيستونية. يؤدي التحلزن إلى ثخن الصبغيات وقصرها. لقد أظهر التلوين وجود كروماتيدين متماثلين لكل صبغي نتيجة التضاعف الحاصل للصبغيات في المرحلة البينية، ويرتبط الكروماتيدين معاً بوساطة الجزء المركزي Centromere، علماً أنّ الجزء المركزي يكون غير مرئي بالمجهر في هذا الطور. يلاحظ أيضاً في هذا الطور صغر النوية حتى إنه لا يمكن تمييزها عن الكروماتيدة. تبدأ ألياف

المغزل Spindle fibers بالتشكل من الأنابيب الدقيقة، خارج غلاف النواة، التي تأخذ اتجاهاً معيناً محددة قطبية الخلية. أما الجسمان الكوكبيان فيتشكلان من المريكزين اللذين يستقران مع بدء الدور التحضيري قرب النواة بشكل مضاعف، وتتكثف حولهما السيتوبلاسما، يدعى المجموع المكون من المريكز والمادة المحيطة به بالمعقد المركزي. وحالما يتشكل المعقدان المركزيان يحاط كل منهما بالنبيبات الدقيقة، التي تنشأ من المادة حول المريكزية، بصورة شعاعية، فيتشكل الجسمان الكوكبيان اللذان يهاجران تدريجياً باتجاهين متعاكسين، وتنمو النبيبات الدقيقة حولهما، وبينهما باستمرار ابتعادهما (نمط الانقسام الكوكبي). أما الخلايا التي لا تحوي جسيماً مركزياً فيتشكل في قطبي الخلية المنقسمة قلنسوتان من البلاسما الشفيفة، يربط بينهما خيوط المغزل (نمط الانقسام اللاكوكبي). ينتهي هذا الطور بتجزئة الغلاف النووي إلى حويصلات صغيرة، ومن ثم اختفاء الغلاف النووي فالنوية.

b. **الطور الاستوائي** Metaphase: تصل الصبغيات إلى أقصى درجة من التحلزن والقصر والوضوح، وتمتد خيوط المغزل والخيوط المحركة بين القطبين، وتبدو الصبغيات متحدة بألياف المغزل بوساطة أجزائها المركزية في المنطقة المسماة الصفيحة الاستوائية Equatorial plate، وتواجه كل كروماتيدة أخوية قطباً خلوياً معاكساً. إنّ ألياف المغزل تقوم بتسهيل التوزع المنظم للصبغيات لكي تتسلّم الخليتان البنتان مجموعتين متشابهتين من الصبغيات، وبهذه الطريقة يضمن الانقسام الخيطي استلام كل خلية من خلايا الكائن الحي على نفس المعلومات الوراثية. يمكن في هذا الطور إحصاء العدد الصبغي، ودراسة أشكال الصبغيات.



الشكل (9): مراحل الانقسام الخيطي عند نبات ذو عدد صبغي (2n= 4)

c. **طور الهجرة (الانفصالي)** Anaphase: هذا الطور سريع جداً، ويبدأ بانقسام الأجزاء المركزية المتضاعفة أصلاً، ومن ثمّ تتباعد الكروماتيدات المتقابلة الأخوية عن بعضها، وتنسحب باتجاه قطبي الخلية المتعاكسين بفعل قوى جر ألياف المغزل المحركة، وتتابع الكروماتيدات هجرتها باتجاه القطبين. وهكذا يتلقى كل من قطبي الخلية عدداً متساوياً من الكروماتيدات. نطلق اسم صبغي على كل كروماتيدة بعد انفصال الأجزاء المركزية. يشاهد هنا بدء تراخي أذرع الصبغيات خلف النقاط المركزية، وبدء فقدان الالتفاف الذاتي للصبغيات نسبياً.

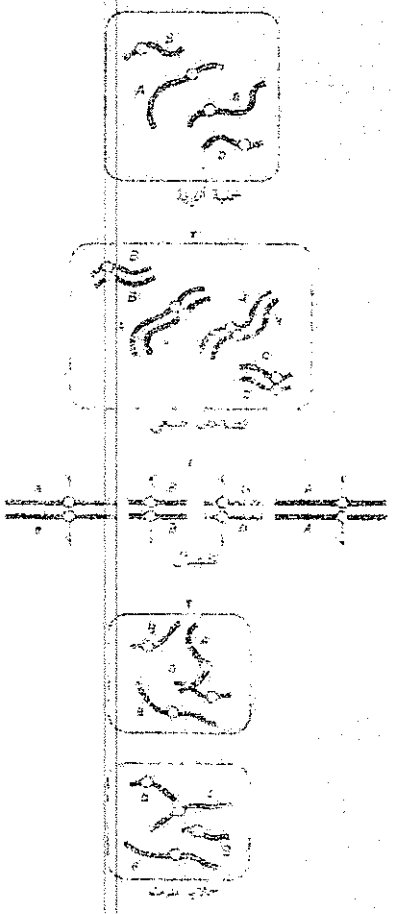
d. **الطور النهائي** Telophase: بعد وصول الكروماتيدات المهاجرة إلى قطبي الخلية المتعاكسين، تحصل عمليات معاكسة لما حدث في الطور التحضيري. تستمر الصبغيات بفقدان التفافها الذاتي، وتزداد طولاً، فيصعب مشاهدة بنيتها الخيطية، وتبدأ ألياف المغزل بالتحلل والاختفاء، ثم يبدأ تشكل الغلاف النووي حول الصبغيات في كل من قطبي الخلية، وتعود النوية للظهور مرة أخرى. وتتشكل نواتان بنتان في خلية واحدة، وهاتان الخليتان البنتان متماثلتان كماً ونوعاً فيما بينهما. يلي ذلك مباشرةً انقسام السيتوبلاسما Cytokines إلى قسمين وتتشكل خليتين بنتين تحتويان على نفس العدد الصبغي للخلية الأم.

3. **الانقسام الخلوي أو السيتوبلاسمي:** يلي مباشرةً الانقسام الخيطي النووي، وهو جملة الحوادث المؤدية إلى فصل سيتوبلاسما الخلية إلى قسمين متساويين بين الخليتين البنتين.

يمكن تلخيص أهمية الانقسام الخيطي بما يأتي:

1. الإستقرار المورثي: ينتج عن الانقسام الخيطي لخلية أم، خليتين بنتين لكل منهما نواة تحوي نفس العدد الصبغي للخلية الأم، وبالتالي فإنّ هذه الخلايا تحمل المعلومات الوراثية ذاتها الموجودة في الخلية الأم (الشكل 10)، وذلك نتيجة تضاعف المادة الوراثية DNA في الطور البيني الذي يسبق مراحل الانقسام.

2. توفير الزيادة في عدد الخلايا اللازمة للنمو.
3. تعويض الخلايا التالفة، وترميم الجروح.



الشكل(10): السلوكية الوراثية لخلية جسمية 2n طابعها الوراثي AaBb خلال الانقسام الخيطي. (لاحظ أنّ الخلايا البنات الناتجة قد حصلت على الطابع الوراثي نفسه للخلية الأم)

ثانياً – الانقسام المنصف Meiosis:

تطلق اسم الانقسام المنصف على الانقسامين المتتاليين للنواة الذي يسبق تشكل الأعراس Gametogenesis، أو تشكل الأبواغ Spermatogenesis عند حقيقيات النوى. فالانقسام المنصف يمثل الطريقة التي يتم بوساطتها تشكل الأعراس الذكرية والأنثوية أحادية الصيغة الصبغية بدءاً بخلايا ثنائية الصيغة الصبغية في مناسل هذه الكائنات. إذاً يحصل الانقسام المنصف في الخلايا المولدة للأعراس (الأعضاء المنشئة) للكائنات الحية التي تتكاثر جنسياً كالأزهار والخصى والمبايض ثنائية الصيغة الصبغية 2n، ونتيجة ذلك تتكون خلايا تؤدي وظيفة تكاثرية تحافظ على استمرارية النوع مع المحافظة على عدد صبغي ثابت بين الأجيال المتتالية. ومع انتهاء الانقسام المنصف في النباتات الراقية تتولد حبات الطلع (النبات العروسي المذكر) والأكياس الجنينية (النبات العروسي المؤنث) أحادية الصيغة الصبغية 1n. يلاحظ انخفاض العدد الصبغي للنصف في الخلايا العروسية، ليعود العدد الصبغي مضاعفاً بعد حصول الإخصاب Fertilization وتشكل البيضة الملقحة Zygote التي تتعرض لانقسامات خيطية ومن ثم تتمايز وتتطور لنبات بالغ. وقد بينت الدراسات الخلوية أنّ الانقسام المنصف يمر بدارتين خلويتين مختلفتين، الأولى اختزالية تتشكل في نهايتها خليتان بنتان في كل منهما نصف العدد الصبغي للخلية الأم الأصلية، والثانية تشبه الانقسام الخيطي تتوزع فيه الصبغيات بشكل متساوٍ في الخلايا الناتجة. وهكذا فإنّ الدارة الخلوية الأولى هي التي تؤدي إلى اختزال العدد الصبغي في الخلايا العروسية الناتجة. يشار للدارة الخلوية الأولى بـ I، وللدارة الخلوية الثانية بـ II. وفيما يأتي نستعرض أطوار الانقسام المنصف على شكل دارتين خلويتين متتابعتين (الشكل 11).

1. **الانقسام المنصف الأول Meiosis I:** يلقب بالانقسام غير المباشر المتباين النمط، كما يلقب أيضاً بالانقسام الاختزالي، لأنّ وظيفته الأساسية اختزال العدد الصبغي إلى النصف في الخلايا الناتجة. ويتميز هذا الانقسام بأهمية كبيرة؛ لأنه يحافظ على العدد الصبغي المميز للنوع الواحد، ومن خلاله يتم الحصول على تراكيب وراثية

جديدة عن طريق التصالب والعبور؛ بسبب الانعزال الدقيق المنظم للمورثات النظيرة Alleles المختلفة. وتمر هذه الدارة الانقسامية بمراحل عدة سوف نستعرضها بالترتيب، وهي:

a. **الطور التحضيري الأول** Prophase I: وهو طور غاية في التعقيد ويستغرق أياماً عدة في معظم الكائنات الحية الراقية. ولقد استطاع الباحثون تمييز خمسة أطوار متباينة، هي:

- الطور القلادي أو الخيوط الرفيعة Leptotene stage: تظهر فيه الصبغيات على شكل خيوط رفيعة تبدو وكأنها مفردة، غير أن المجهر الإلكتروني يظهر طبيعتها المضاعفة. تتوزع على طول الصبغيات عقد داكنة تدعى بالجسيمات النووية Chromomeres تعطيها الشكل القلادي أو شكل العقد، وهي سمة مميزة للنوع، وتكون هذه العقد متجانسة في شكلها بين زوج الصبغيات الشقيقة، ومتقابلة عادةً (الشكل A-11). يلاحظ في هذا الطور ازدياد حجم النواة والنوية، وتبدأ الصبغيات بالقصر بفعل الالتفاف الذاتي. تبدو الصبغيات وكأنها موجهة بشكل استقطابي استعداداً لحالة التزاوج اللاحقة، وتشاهد إحدى نهاية كل صبغي على اتصال وثيق ومباشر مع الغلاف النووي من الداخل، وذلك يعطي الصبغيات توزعاً فراغياً ثبت أنه يميز النوع.
- الطور التزاوجي Zygotene stage: من الصعب تمييز هذه المرحلة مجهرياً غير أنّ الصبغيات تبدي ثخانة واضحة قياساً بالمرحلة السابقة. ويلاحظ انجذاب الصبغيات الشقيقة Homologous chromosomes الآتية من الأب والأم لتقترن ببعضها، ويتم اقتراب ثم انطباق Synapsis الصبغيات الشقيقة بين كل زوج صبغي، وتدعى هذه العملية بالاقتران (الشكل B-11). يبدأ الاقتران في نقاط محددة تماماً، تدعى بنقاط الاتصال أو الجزيئات الثنائية Zygomeres، ويتشكل ما يدعى بالثنائيات الصبغية Bivalentes. يحدث الاقتران عادةً بين جميع الأجزاء المتماثلة على طول الصبغيات الشقيقة، ولكن يمكن أن يحدث بين أجزاء من صبغيات غير قرينة وخصوصاً في الخلايا ذات الصبغيات الطافرة التي حدث فيها انتقال صبغي أو انقلاب، وفي هذه الحال يتم الاقتران بين المناطق المتماثلة من الصبغيات.

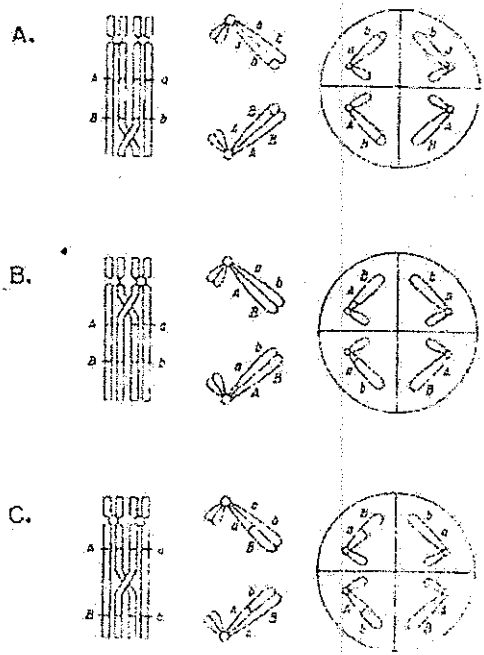
ويلاحظ تطابق الأحجام المختلفة للعقد الداكنة على طول الزوج الصبغي الشقيق، وتماس بين العقد الداكنة المتقابلة وتبدو المسافة البينية بينها على شكل عرى. يبدأ التزاوج في نقطة أو أكثر على طول الزوج الصبغي، ثم يستمر على شاكلة سحاب Zip. ومع انتهاء انطباق الصبغيات تبدو النقاط المركزية منطبقة ضمن الزوج الصبغي الواحد، ويلاحظ استمرار قصر الصبغيات، ويصعب تمييز هذه المرحلة تحت المجهر العادي.

حذف

- الطور الضام أو الثخن Pachytene stage: تستمر الصبغيات الشقيقة المنطبقة بالقصر بفعل الالتفاف الذاتي، وتصبح أكثر ثخانة، وهذا يؤدي إلى عدم القدرة على تمييز العقد الداكنة. تنتهي في هذا الطور عملية الاقتران الصبغي، ويكون عدد الاقترانات الصبغية (الثنائيات) عند المتعضيات ثنائية الصيغة الصبغية مساوياً لنصف العدد الصبغي الثنائي.

يحصل في هذا الطور الانقطاع والالتحام بين الصبغيات الشقيقة أو ما يسمى بالتصالبات الصبغية Chiasmata. ولكن الحدث المميز لهذا الطور هو تشكل المعقد التزاوجي Synaptonemal complex ذي البنية المعقدة، وتظهر فقط على الوجه المتقابل للزوج الصبغي المتجانس المنطبق. ويتألف المعقد التزاوجي من البروتينات الليفية، ويعتقد بأن دوره تسهيل الانطباق الصبغي، وتوجيه، وربما تهيئة مبكرة لعملية التصالبات الصبغية. يلاحظ في نهاية هذا الطور حدوث انشطار طولي Clivage للصبغيات، حيث يبدو كل صبغي في الثنائي الصبغي مكوناً من صُبيغيين Chromatides.

- الطور الثنائي أو التضاعف Diplotene stage: وهو استمرار للطور الضام وتستمر الصبغيات بالقصر والثخن، ويتحلل المعقد التزاوجي، ومن ثم يختفي. تبدأ الصبغيات المتزاوجة والمنطبقة بالتنافر عن بعضها وخاصةً في منطقة الجزء المركزي، ويحصل انفصال صبغي كامل باستثناء مناطق التصالبات الصبغية التي سيحدث فيها العبور، وتبقى الأزواج الصبغية في هذه المناطق مشدودة إلى بعضها حتى مرحلة الطور الاستوائي الأول. تنتهي عملية الانشطار الطولي، ويعطي كل ثنائي صبغي أربعة صُبيغيات (كروماتيدات) مشكلاً بذلك الرباعيات الصبغية Tetrads التي تبدو أشبه بجدائل الشعر. يحدث في هذه المرحلة العبور عندما تتقطع كروماتيدة من كل صبغي متماثل عند النقطة التي تقاطع فيها الصبغيان المقترنان ثم تلتحم الأطراف المنقطعة بصورة متبادلة، فيحدث تبادل قطع الصُبيغيات غير الشقيقة في الزوج المرتبط (الشكل D-11). تعتبر التصالبات الصبغية Chiasmata الحدث الخلوي (الستولوجي) الأهم المؤدي إلى حدوث العبور Crossing-over، وتبادل المادة الوراثية، ومن ثمّ ظهور تراكيب وراثية جديدة، وذلك يؤدي إلى حدوث تباينات كبيرة على مستوى النوع الواحد. لقد بين العالم Johnssen من خلال نظريته التصالبية أنّ التصالبات تؤكد حدوث العبور وتبادل المادة الوراثية ومن ثمّ الحصول على تراكيب وراثية جديدة Recombination (الشكل 12). لذلك فالانقسام المنصف الذي يحدث في الجنس الواحد دون تصالب كما عند ذكور ذبابة الخل سوف تغيب فيها التراكيب الوراثية الجديدة، وذلك يؤدي إلى انعدام التباين في النوع.



الشكل (12): الحصول على تراكيب جديدة نتيجة حدوث العبور.

- الطور التشنتي (المفرغ) Dikinesis: يصل التنافر ضمن الأزواج الصبغية المتزاوجة أقصاه، لكن ما تزال مناطق التصالب الصبغي واضحة تماماً. وتبدو الصبغيات مبطنة للغلاف النووي من الداخل، ولا تزال النوية مرئية بشكل جيد. ويلاحظ استمرار قصر الصبغيات وثخنها. ينتهي هذا الطور مع بدء اختفاء النوية، وتحلل الغلاف النووي، وبداية تشكل ألياف المغزل، وتلتصق الثنائيات الصبغية بألياف المغزل. ويتميز هذا الطور بإمكانية إحصاء عدد التصالبات، ولذا يمكن معرفة العدد الصبغي للنوع المدروس. يتهيأ كل صبغي للابتعاد عن الصبغي المقابل له، وإعطاء شكل يشبه الرقم خمسة 0.

b. **الطور الاستوائي الأول** Metaphase I: تلاحظ حركة الصبغيات باتجاه خط استواء الخلية بفعل قوى جر ألياف المغزل المتصلة بالأجزاء المركزية للأزواج الصبغية. تستقر الصبغيات المتزاوجة على اللوحة الاستوائية، ويكون أحد صبغيات الزوج الصبغي في مستوى أعلى قليلاً من خط استواء الخلية والآخر أسفل قليلاً من هذا الخط بحيث يواجه كل صبغي قطباً معاكساً (الشكل 11-E). إنّ ترتيب أفراد الأزواج الصبغية الشقيقة على خط استواء الخلية يكون عشوائياً، وهذا هو أساس قانون التوزع الحر الذي ينص على أنه تنعزل المورثات الموجودة على صبغيات مختلفة عن بعضها، وبصورة مستقلة عند تكوين الأعراس. تبقى الأزواج الصبغية القرينة مرتبطة ببعضها من النهايات الطرفية، الأمر الذي يمنع انفصال الصبغيات الشقيقة عن بعضها، وتبقى مرتبطة على جوانب الصفيحة الاستوائية بوساطة أجزائها المركزية المتجهة كل منها باتجاه قطب مخالف من أقطاب الخلية. في هذه الحال يسهل إحصاء الصبغيات وعدها.

حذف

c. **طور الهجرة (الانفصالي) الأول** Anaphase I: يتميز هذا الطور بانفصال الصبغيات المتقابلة عن بعضها، ويبقى كل صبغي محافظاً على صُبيغييه الشقيقين لارتباطهما معاً بالجزء المركزي. يتجه الصبغي الأول المؤلف من صُبيغيين شقيقين باتجاه أحد قطبي الخلية ويتجه الصبغي القرين الآخر المؤلف أيضاً من صُبيغيين شقيقين باتجاه القطب المقابل للخلية (الشكل F – 11). إذاً تنسحب الصبغيات المتزاوجة إلى قطبين متعاكسين دون انفصال الأجزاء المركزية، وهذا هو السبب في تنصيف العدد الصبغي. إنّ انفصال صُبغيي كل زوج صبغي متماثل عن بعضهما وتحركهما إلى قطبي الخلية المتعاكسين هو أساس قانون الانعزال Law of segregation الذي ينص على أنه تنعزل مورثتا أي زوج مورثي (المورثتان المتقابلتان Allele) عن بعضهما في أثناء تشكل الأعراس.

d. **الطور النهائي الأول** Telophase I: يبدأ هذا الطور عند وصول كل مجموعة صبغية إلى القطب الخاص بها من قطبي الخلية، وتفقد الصبغيات شكلها نتيجة فقدان الالتفاف الحلزوني لها، وتتحلل ألياف المغزل، ويتشكل غلاف نووي حول كل مجموعة صبغية وتعود النوية للظهور (الشكل G – 11). يلي ذلك انفصال السيتوبلاسما، وتشكل خليتين كل منهما تحتوي على نصف العدد الصبغي المُوجود في الخلية الأم (تذكّر أن كل صبغي في هذا الطور لا يزال مؤلفاً من زوج صُبيغي أومن كروماتيدين ملتصقين بوساطة الأجزاء المركزية). إن مرور كل خلية من الخليتين البنتين (الناتجتين عن الانقسام المنصف الأول) بمرحلة بينية قصيرة جداً، لا تتضمن تضاعفاً للمادة الوراثية الموجودة في الخلية. يلاحظ عند بعض الكائنات تداخل بين الطور النهائي الأول والطور التحضيري الثاني، أي لا توجد مرحلة بينية Interphase بين الانقسام المنصف الأول والانقسام الثاني، بسبب سرعة حدوث التطورات عبر هذه المرحلة كما هو الحال عند نباتات إطرليون أو الزهرة الثلاثية Trillium من الفصيلة الزنبقة، حيث تدخل الخلايا مباشرةً بعد طور الهجرة الأول في المرحلة الثانية من الانقسام المنصف (أي يغيب الطور النهائي الأول والمرحلة البينية). لكن إن وجدت المرحلة البينية كانت متباينة بين الأنواع النباتية من ناحية المدة الزمنية، وكذلك تؤدي العوامل البيئية، كالحرارة وطول النهار .....، دوراً فاعلاً في هذا المجال وبشكل عام تكون قصيرة جداً، ونادراً ما يحصل انقسام سيتوبلاسمي Cytokinese، وإن حصل يتشكل غشاء خلوي بين النواتين الجديدتين (الشكل H – 11).

2. **الانقسام الثاني Meiosis II**: يلي الانقسام المنصف الأول الاختزالي، ويلقب بالانقسام غير المباشر المتشابه النمط لأنه يماثل الانقسام الخيطي. ويتألف من أربعة أطوار، هي:

a. **الطور التحضيري الثاني** Prophase II: يلاحظ في بداية هذا الطور عودة ظهور الصبغيات على شكل بنى خيطية، ويتكون كل صبغي من صُبيغيين ملتصقين معاً بوساطة الجزء المركزي، وتكون النوية نشيطة، وذات حجم كبير، ثم تبدأ الصبغيات بالقصر والثخانة، وتختفي النوية في نهاية هذا الطور، ويتحلل الغلاف النووي، وأخيراً تبدأ خيوط مغزل الانقسام بالظهور.

b. **الطور الاستوائي الثاني** Metaphase II: تتحرك الصبغيات بفعل جر ألياف المغزل باتجاه خط استواء الخلية (الصفيحة الاستوائية) بحيث يمر الخط بين الكروماتيدات الأخوية للصبغيات كلها، وتتثبت الصبغيات على خيوط المغزل بوساطة الجزيئة المركزية (الشكل J -11). تتعرض الصبغيات هنا لتوتر شديد كمؤشر لبدء طور الهجرة.

c. **طور الهجرة الثاني** Anaphase II: يبدأ هذا الطور بانفصال كل صُبيغي عن شقيقه نتيجة انقسام الجزيئات المركزية أول مرّة في الانقسام المنصف، ويتجه أحدهما إلى أحد قطبي الخلية ويتجه الآخر إلى القطب المقابل (الشكل K – 11).

d. **الطور النهائي الثاني** Telophase II: يبدأ هذا الطور عند وصول كل مجموعة من الصبغيات إلى القطب الخاص بها. وتبدأ الصبغيات بفقدان شكلها وتعود النوية للظهور ويتشكل الغلاف النووي، بعدها يتشكل جدار خلوي يشطر السيتوبلاسما بين الخليتين، وبذلك ينتج أربع خلايا أحادية الصيغة الصبغية أو ما يسمى الرباعيات Tetrads والتي يطلق عليها اسم الأبواغ الدقيقة Microspores (الشكل L – 11). تتطور هذه الأخيرة إلى حبات الطلع Pollen grains.

أما بالنسبة **لأهمية الانقسام المنصف** فهي تكمن في:

- الحفاظ على العدد الصبغي المميز للنوع عن طريق خفض العدد الصبغي في الأعراس الناتجة، حيث ينتج عن الإلقاح بيضة ملقحة ثنائية الصيغة الصبغية 2n لها نفس العدد الصبغي للنوع الواحد.
- الانعزال الدقيق المنظم للمورثات المتقابلة المختلفة.

- الحصول على تراكيب وراثية جديدة، وإحداث التباينات الوراثية نتيجة التوزع غير الاعتباطي للصبغيات الأبوية على الأقطاب، وكذلك نتيجة حصول التصالب والعبور.

وأخيراً لا بدّ من ذكر أهم ميزات كل من الانقسامين الخيطي والمنصف:

- يحدث الانقسام الخيطي في الخلايا الجسمية أحادية أو ثنائية الصيغة الصبغية، على حين يحدث الانقسام المنصف في الخلايا المولدة للأعراس (الخلايا الجنسية)، وهذه الخلايا تكون ثنائية الصيغة الصبغية على الأقل.
- يحصل في الانقسام الخيطي انقسام نووي واحد يؤدي إلى تكوين خليتين بنتين متماثلتين وراثياً ومماثلتين للخلية الأم، حيث تحوي كل منهما نفس العدد الصبغي للخلية الأم، على حين يحصل في الانقسام المنصف انقسامان نوويان يؤديان إلى تكوين أربع خلايا بنات غير متماثلة وراثياً؛ بسبب التوزع الحر للصبغيات؛ وبسبب حدوث العبور، ويحوي كل منها نصف العدد الصبغي للخلية الأم.
- يحدث في أثناء الانقسام الخيطي تضاعف واحد للمادة الوراثية في المرحلة البينية الواقعة بين انقسامين خيطيين متتاليين، على حين يحدث في أثناء الانقسام المنصف تضاعف واحد للمادة الوراثية في المرحلة البينية التي تسبق الانقسام المنصف الأول.
- لا يحصل في أثناء الانقسام الخيطي اقتران بين الصبغيات الشقيقة (التابعة لنفس الزوج من الصبغيات)، على حين يحصل في أثناء الانقسام المنصف اقتران بين الصبغيات الشقيقة خلال الطور التحضيري الأول.
- يحصل انقسام الأجزاء المركزية للصبغيات خلال طور الهجرة للانقسام الخيطي، على حين لا يحصل انقسام الأجزاء المركزية للصبغيات خلال طور الهجرة الأول للانقسام المنصف، وإنما تنقسم خلال طور الهجرة الثاني من الانقسام المنصف.

ثالثاً - تشكل حبات الطلع والأكياس الجنينية:

ينتهي الانقسام المنصف إلى تشكيل خلايا أحادية الصيغة الصبغية n، تتطور هذه الخلايا لتشكل حبات الطلع الناضجة في النبات المذكر (تشكل الأبواغ)، والكيس الجنيني الناضج الذي يحتوي البويضة في النبات المؤنث (تشكل الأعراس).

1. **تشكل الخلايا الجنسية المذكرة:** يتم تشكل الخلايا الجنسية المذكرة على مرحلتين هما:

a. تشكل الأبواغ الدقيقة Microsporogenesis (حتى المرحلة النهائية لتشكل الرباعيات Tetrads). إن مرحلة تشكل الأبواغ الدقيقة في النباتات الزهرية تحصل في المآبر الموجودة داخل البراعم الزهرية التي لم تتفتح بعد، حيث تنقسم الخلية الأم 2n المولدة لحبة الطلع الموجودة في المئبر الفتي انقساماً منصفاً معطية أربع حبات طلع فتية كل منها 1n تمثل الأبواغ الرباعية الصغيرة. يمكن تمييز نمطين مختلفين في أثناء تشكل الأبواغ في مغلفات البذور هما: النمط المتتابع الذي يلاحظ في وحيدات الفلقة كالقمح والذرة، فيظهر حاجز يفصل الخلايا عن بعضها. النمط الثاني لا تظهر فيه حواجز فاصلة بين الخلايا المنقسمة، لأن تشكل الأبواغ يحصل بوقت واحد ويلاحظ هذا النمط في النباتات ثنائية الفلقة كالبازلاء والقطن، كما هو موضح في الشكل (13).

b. تشكل الأعراس الدقيقة Microgametogenesis (حتى نضج حبات الطلع). كما هو مبين في الشكل (14). تحوي حبة الطلع غير الناضجة (البوغة)، في البداية، نواة واحدة، وعندما تبدأ بمرحلة تشكل الأعراس الدقيقة، تنقسم نواة حبة الطلع الفتية انقساماً خيطياً مشكلة نواتين هما: النواة التوالدية التي تنقسم أيضاً انقساماً خيطياً لتعطي نطفتي الإلقاح كل منهما 1n. والنواة الاعاشية التي تحتوي المدخرات الغذائية اللازمة لنمو الأنبوب الطلعي.

1- **تشكل الخلايا الجنسية المؤنثة:** يتم تشكل الخلايا الجنسية المؤنثة على مرحلتين أيضاً، هما:

a. تشكل الأبواغ الكبيرة المؤنثة Megasporogenesis: وهي الناتج النهائي للانقسام المنصف في خلايا النبات المؤنث. تتحقق مرحلة تشكل الأبواغ الكبيرة في الجهاز التكاثري الأنثوي (مدقة النباتات زهرية)، حيث يطرأ انقسام منصف على الخلية الأم للكيس الرشيمي، وتتشكل في نهايته أربع خلايا هي الأبواغ الكبيرة Megaspores الأحادية الصيغة الصبغية 1n كما هو مبين في الشكل (15). في معظم النباتات الراقية تتطور خلية واحدة فقط وتكوّن خلية (نواة) الكيس الرشيمي، أما الخلايا الثلاث الباقية فتضمحل وتموت (نمط التطور الأحادي البوغة الكبيرة).

b. تشكل الأعراس الكبيرة Megagametogenesis (ظهور الكيس الجنيني Embryo sac الناضج الذي يحتوي البويضة). بعد تشكل الأبواغ الكبيرة الأحادية الصيغة الصبغية تمر البوغة بثلاثة انقسامات خيطية لتعطي في النهاية الكيس الجنيني الذي يضم ثماني نوى 1n تشكل محتوى الكيس الرشيمي، وتتوزع كالآتي:

- تستقر البويضة والنواتان المساعدتان قرب الكوّة (تؤدي النواتان المساعدتان دوراً مساعداً في عملية الإلقاح ومن ثم تزول).
- تستقر نواتان قطبيتان كل منهما 1n في وسط الكيس الرشيمي (تعطيان بعد الإلقاح الاندوسبروم)
- تستقر ثلاث نوى قطبية مقابل الكوّة، كما هو موضّح بالشكل (16).

عند سقوط حبات الطلع على ميسم الزهرة فإنها تنتش بتحريض كيميائي من الميسم، فينمو لها الأنبوب الطلعي، حيث يحصل انقسام خيطي للنواة التوالدية، فتتشكل خليتان عروسيتان تلقح إحداهما البيضة، وتتشكل البويضة الملقحة Zygote التي تتطور إلى جنين. وتلقح العروس المذكرة الأخرى الخلية القطبية Polar cell، وتتشكل السويداء Endosperm، وهذا ما يعرف بالإلقاح المضاعف عند مغلفات البذور وفق الآتي:

البيضة الكروية

عروس ذكرية 1n+ النواة التوالدية 1n ⟵ بيضة ملقحة أصلية 2n

عروس ذكرية 1n+ النواتان القطبيتان (1n+1n) ⟵ السويداء (الاندوسبرم) 3n

رابعاً- الصبغيات حوامل المادة الوراثية:

لقد تبين من خلال دراسة الانقسامين الخيطي والمنصف ومن مصير الصبغيات بعد كل انقسام، **أنّ الصبغيات هي الحوامل الأساسية للمادة الوراثية المتناقلة عبر الأجيال**، وذلك للأسباب الآتية:

1. تتضاعف الصبغيات بدقة وانتظام قبل الانقسام الخيطي، لتحصل كل خلية من الخليتين البنتين الناتجتين على عدد متساوٍ من الصبغيات، ومماثلة للخلية الأم.
2. تتطابق الصبغيات بسلوكها في أثناء الانقسام المنصف مع التوقعات حول ظاهرة التوريث، وهو أن توريث الصفات يتم بمساهمة كل من الأبوين، وتنتقل عبر الأجيال القادمة.
3. إن الانقسام المنصف هو مصدر التباين والاختلاف الوراثي بين الأفراد، وذلك من جراء الاختلاط الاعتباطي للصبغيات، وتصالبها، وحدوث العبور بينها.
4. إذا تعرضت الصبغيات لشذوذ ما، يمكن أن يترافق ذلك مع توريث صفات خاصة ومميزة.