كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الثانية

المادة : وراثة نباتية

المحاضرة : ٧+٨/نظري/د. ياسمين

{{ مكتبة A to Z }}

Facebook Group : مكتبة A to Z

2025

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

الفصل العاشر

ارتباط المورثات والعبور

Genetic Linkage and Crossing Over

درس مندل في تجاربه على نبات بازلاء الأزهار (2n=14) فقط سبعة أزواج من الصفات المتباينة (الوصفية أو النوعية)، ومن حسن الحظ كانت هذه الأزواج السبعة، من الصفات المختلفة، مستقلة في وراثتها عن بعضها، أي أن انتقالها من جيل لآخر كان يسير وفق قاعدة عامة لاحظها مندل، وبناءً على ذلك استطاع التوصل إلى تفسير نتائج تجاربه وتحليلها. وتلخص ذلك في قانون نقاوة الأعراس (قانون مندل الأول، هجونة أحادية)، أي انفصال المورثتين المتقابلتين كل عن الأخرى، فحصول كل عروس على إحدى المورثتين المتقابلتين.

وكذلك القانون الخاص بالتوزع المستقل، لأزواج المورثات، عند تكوّن الأعراس في الفرد الهجين، وذلك عند دراسة زوجين أو أكثر من الصفات المتقابلة. وقد تمت ملاحظة هذا السلوك الوراثي عند دراسة مندل صفة شكل البذور (ملساء، مجعدة)، وصفة لون البذور (صفراء، خضراء).

عندما أُجري التهجين الاختباري بين أفراد متخالفة اللواقح لزوجين من العوامل الوراثية (زوجين من المورثات) مع الأب المتنحي المتماثل اللواقح (بذور مجعدة خضراء)، توزع النسل الناتج على أربعة أنماط ظاهرية مختلفة، بنسب متساوية (بنسبة 1/4 لكل نمط). وذلك نتيجة سلوك الصبغيات في أثناء الانقسام الاختزالي أو المنصف الذي يعكس لنا سلوك المورثات المحمولة عليها؛ لأن كل زوج من زوجي العوامل الوراثية (زوجي المورثات) محمول على زوج مختلف من الصبغيات، وفي هذه الحالة تعرف أزواج المورثات بأنها غير مرتبطة. وبذلك يمكن للفرد الهجين SsYy (الجيل الأول للهجونة الثنائية) أن يعطي أربعة أنماط مختلفة من الأعراس، بنسب متساوية (1/4SY+1/4Sy+1/4sY+1/4sy). ويتحد كل منها مصادفة بالنمط الوحيد للأعراس

(sy) الذي يعطيه الأب المتنحي المتماثل اللواقح (ssyy)، (راجع التهجين الاختباري في فصل المندلية).

لقد لاحظ Sutton عام 1902 التوازي بين سلوك الصبغيات، وتوريث الصفات، عند أحد أنواع الجنادب (حشرات مستقيمة الأجنحة Orthopoda)، وافترض أنه عند دراسة عدد من الصفات يفوق العدد الصبغي للنوع سيوجد ارتباط في بعض هذه الصفات، فعند ذبابة الخل مثلاً نجد مئات الصفات، علماً أنّ عدد الصبغيات فهو 8 فقط؛ أي (2n=8). كما افترض أن العوامل الوراثية هي أجزاء من الصبغيات، أو محمولة على الصبغيات. وأثبتت تجارب Morgan عام 1910، و Bridges عام 1916، صحة افتراض Sutton، وأكدت أن المورثات محمولة على الصبغيات، وذات ترتيب خطي، أي أن كل صبغي يحمل عدداً من المورثات، ويتعلق هذا العدد نسبياً بحجم الصبغي.

حذف

أولاً- ارتباط المورثات Genes Linkage:

يكون عدد الصبغيات ثابتاً في النوع الواحد، على حين يكون عدد الصفات كبيراً ويفوق العدد الصبغي، وهذا يدلّ على أن كل صبغي يحوي عدداً من المورثات، ويتعلق هذا العدد نسبياً بحجم الصبغي، لذلك لا تستطيع المورثات الموجودة في نفس الصبغي أن تتوزع بشكل مستقل، وتبقى غالباً مرتبطة ببعضها في أثناء تشكل الأعراس، وهذا يؤدي إلى ارتباط الصفات المحددة بهذه المورثات، وظهور صفات الأبوين دون تشكل تراكيب جديدة.

توجد الصبغيات، في أفراد الصيغة الصبغية المضاعفة Diploid، بشكل أزواج متقابلة، وتتوضع المورثتان المتقابلتان Alleles على كل من الصبغيين المتقابلين في نفس الموقع، وفي أثناء الانقسام المنصف ينفصل الصبغيان المتقابلان في كل زوج عن بعضهما، فتنفصل المورثات المتقابلة عن بعضها أيضاً، وتسلك المورثات الموجودة في صبغي ما سلوك هذا الصبغي من حيث التضاعف Replication، و الانفصال Segregation، والتوزع خلال الانقسام المنصف Meiosis، وتشكل الأعراس

Gametogenesis والإلقاح Fertilization. تستقر المورثات خطياً على الصبغيات، ويتوافق سلوكها مع سلوك الصبغيات الحاملة لها، لذلك لاتستطيع مورثات نفس الصبغي أن تتوزع توزعاً مستقلاً، وإنما تبقى مرتبطة ببعضها في أثناء الانقسام المنصف؛ أي في أثناء تشكل الأعراس، وغالباً ما تنتقل خلال عمليات النقل الوراثي كمجموعة واحدة، وهذا يؤدي إلى ارتباط الصفات المحددة بهذه المورثات، وظهور صفات الأبوين نفسها في الأبناء دون حدوث تراكيب جديدة.

إن الشرط الأساسي لتحقيق قانون مندل الثاني التوزع المستقل للصفات أو التوزع المستقل لعناصر الأزواج المختلفة للمورثات المتقابلة في أثناء تشكل الأعراس، هو وجود أزواج المورثات المتقابلة في أزواج مستقلة مختلفة من الصبغيات المتقابلة؛ لكي تتمكن من الافتراق والتوزع المستقل في أثناء الانقسام المنصف وتشكل الأعراس.

1. اكتشاف ظاهرة المورثات المرتبطة:

تم اكتشاف ظاهرة الارتباط المورثي، من خلال النتائج الأولى، لتجارب الباحثين Bateson وPunnett عام 1905، على نبات الجلبان العطري (بازلاء الزينة) *Lathyrus odoratus*، إذ تمت دراسة زوجين من الصفات المختلفة، فوجد أن نسب الأنماط الظاهرية الناتجة في الجيل الثاني مختلفة عن النسب المندلية المتوقعة بحسب قانون التوزع المستقل أو الانعزال الحر. أي لم يحدث توزع مستقل للمورثات على الأعراس الناتجة. والصفات التي درست هي صفة لون الأزهار (أرجوانية، حمراء)، وصفة شكل حبات الطلع (طويلة، مستديرة). وقد أكدت نتائج تجارب الهجونة الأحادية لكل زوج من هذه الصفات، السيادة التامة للون الأرجواني على اللون الأحمر، وكذلك سيادة صفة شكل حبات الطلع الطويل على الشكل المستدير.

تم التهجين بين سلالتين صافيتين الأولى أرجوانية الأزهار وطويلة حب الطلع (AABB)، والثانية حمراء الأزهار ومستديرة حب الطلع (aabb). كانت أفراد الجيل الأول جميعها ذات أزهار أرجوانية وحبات طلع طويلة. وفي الجيل الثاني لم تتحقق نسب التوزع المستقل للأنماط الظاهرية (9:3:3:1)، بل كانت نسب التراكيب

الأبوية أي (A-B-, aabb) أكبر بكثير من النسب المتوقعة على أساس التوزع المستقل، ونسب التراكيب الجديدة أي (A-bb, aaB-) أقل بكثير من النسب المتوقعة على أساس التوزع المستقل. وهذا يشير إلى بقاء المورثات الآتية من نفس الأب معاً في العروس الواحدة، وعدم توزعها بشكل مستقل في أثناء تشكل الأعراس الناتجة من أفراد الجيل الأول.

2. المجموعات الارتباطية:

يشكل مجموع المورثات في الصبغي الواحد مجموعة ارتباطية واحدة Linkage group والمورثات المرتبطة تنتقل مع بعض وحدة متحدة من جيل لآخر إلا في الحالات التي يحدث فيها العبور. ويساوي عدد المجموعات الارتباطية في أي كائن العدد الصبغي الأحادي (1n). مثلاً يوجد في نبات البازلاء سبع مجموعات مرتبطة، وفي الذرة عشر، مع الإشارة إلى أن عدد المجموعات الارتباطية، في الجنس المتغاير الأعراس Heterogametic يساوي العدد الأحادي للصبغيات مضافاً إليه واحد (1+1n)، فمثلاً عند ذبابة الخل يكون عدد المجموعات الارتباطية عند الأنثى (n = 4)، أما عند الذكر فيوجد خمس مجموعات ارتباطية (n+1) بسبب وجود الصبغي Y، وعند الإنسان يكون عدد المجموعات الارتباطية 23 في الأنثى، و 24 في الذكر؛ لوجود الصبغي Y أيضاً.

3. أنماط الارتباط المورثي:

يعرّف **الارتباط المورثي** بأنه هو وجود مورثتين أو أكثر في الصبغي الواحد، وبقاؤها معاً خلال عمليات الانتقال الوراثي من الآباء إلى الأبناء. ويتبع سلوك المورثات المرتبطة، على الصبغي الواحد، سلوك هذا الصبغي الحامل لها خلال الانقسام المنصف والإلقاح.

لمعرفة أكان يوجد ارتباط مورثي كامل أم جزئي، يجب دراسة زوجين أو أكثر من الصفات المتقابلة، وذلك بتهجين أفراد الجيل الأول مع الأب المتنحي للصفات المدروسة

(التهجين الاختباري)، فإذا لم تظهر تراكيب جديدة، وظهرت فقط التراكيب الأبوية، فيعني ذلك وجود ارتباط كامل، أما إذا كان عدد التراكيب الجديدة أقل من عدد التراكيب الأبوية فيكون الارتباط جزئياً أو غير كامل، ويقصد بالتراكيب الأبوية هنا آباء الجيل الأول.

a. **الارتباط الكامل** Complete linkage:

هو استقرار المورثات بشكل شديد التقارب في الصبغي، وانتقالها معاً، بشكل كامل، من الآباء إلى الأبناء دون تشكل تراكيب جديدة.

b. **الارتباط غير التام** Incomplete linkage **أو الجزئي** Partial:

هو استقرار المورثات المرتبطة على الصبغي متباعدة عن بعضها، وهذا يمكنها من الانفصال والتوزع المستقل جزئياً، وتشكيل تراكيب جديدة Recombination إضافةً إلى التراكيب الأبوية Parental combination؛ نتيجة العبور الصبغي Crossing over في أثناء الانقسام المنصف. لا يكون الارتباط كاملاً في معظم الأنواع التي تتكاثر جنسياً إلا نادراً.

4. دراسة الارتباط في نبات الذرة:

يوجد في الذرة عشر مجموعات ارتباطية تطابق عشرة أزواج من الصبغيات (n=10). ويمكن دراسة ظاهرة الارتباط بسهولة في الذرة بسبب تشكل الاتحادات الجديدة بين المورثات المرتبطة في كلا الجنسين بحيث يمكن متابعة الصفات التي تظهر على الحبوب في أعداد كبيرة من الأفراد، لأن العثكول الواحد يحمل مئات عدة من الحبوب.

قام الباحث Hutchison بالتهجين بين سلالة من الذرة، ذات حبوب ملونة C و ممتلئة S، وسلالة أخرى ذات حبوب غير ملونة c وغير ممتلئة s (مجعدة)، وكانت الأنماط الوراثية للآباء CCSS و ccss. فنتج من هذا التهجين حبوب ملونة ممتلئة (F1, CcSs).

فعند إجراء التهجين الاختباري (F_1 x ccss) كانت النتائج كما يأتي:

Phenotype	Genotype	العدد	النسبة المئوية
حبوب ملونة ممتلئة	CcSs أو CS/cs	4032	48.2
حبوب ملونة غير ممتلئة	Ccss أو Cs/cs	149	1.8
حبوب غير ملونة ممتلئة	ccSs أو cS/cs	152	1.8
حبوب غير ملونة غير ممتلئة	Ccss أو cs/cs	4035	48.2
المجمـــــوع		8368	100

نلاحظ من خلال التهجين السابق أنّ:

نسبة التراكيب الأبوية Parental combination تساوي:

$$48.2 + 48.2 = 96.4\%$$

في حين بلغت نسبة الاتحادات الجديدة Recombinations:

$$1.8 + 1.8 = 3.6\%$$

تدل هذه النتائج على وجود ارتباط بين المورثتين CS على صبغي واحد، وكذلك بين المورثتين cs على الصبغي الآخر المقابل، بنسبة 96.4%، ووجود عبور بين كل من زوجي المورثتين Ss و Cc في أثناء الانقسام المنصف (الاختزالي)، في نباتات الجيل الأول، بنسبة 3.6%.

عند التهجين بين نباتات، حبوبها غير ملونة ممتلئة ccSS، ونباتات حبوبها ملونة غير ممتلئة CCss، وجد أن التراكيب الأبوية الناتجة من التهجين الاختباري كانت بنسبة كبيرة، مع أن التراكيب الأبوية، في هذه الحالة، كانت عكس ما كانت عليه في التجربة السابقة، فأتت النتائج كما يأتي:

Phenotype	Genotype	العدد	النسبة المئوية
حبوب ملونة ممتلئة	CcSs أو CS/cs	638	1.43
حبوب ملونة غير ممتلئة	Ccss أو Cs/cs	21379	47.94
حبوب غير ملونة ممتلئة	ccSs أو cS/cs	21906	49.12
حبوب غير ملونة وغير ممتلئة	ccss أو cs/cs	672	1.51
المجمـــــــــوع		44595	100

بلغت نسبة التراكيب الأبوية Parental combinations:

$$47.94 + 47.12 = 97.06\%$$

بينما كانت نسبة التراكيب الجديدة Recombinations:

$$1.43 + 1.51 = 2.94\%$$

أي أن أعراس الجيل الأول كانت بنسبة 97.06% من النمطين cS وCs، وبنسبة 2.94% من النمطين CS و cs. وهذا يدل، كما في التجربة السابقة، على وجود ارتباط بين المورثتين Cs على صبغي واحد، وكذلك بين المورثتين cS على الصبغي الآخر المقابل، بنسبة 97.06%، وحدوث عبور بين كل من زوجي المورثتين Cc وSs في أثناء الانقسام المنصف، في نباتات الجيل الأول، بنسبة 2.94%.

من خلال التهجينات السابقة نجد، إضافة إلى النمطين الأبويين، تشكل نمطين جديدين؛ نتيجة حادثة العبور التي تتم في أفراد الجيل الأول المتخالفة اللواقح في أثناء الانقسام المنصف في مرحلة تشكل الأعراس، التي تؤدي إلى تبادل قطع صبغية متساوية (تبادل مورثي) بين الصبيغيين المتجاورين، غير الشقيقين، من الصبغيين المتقابلين؛ بسبب الارتباط الجزئي.

نستنتج من ذلك أن نتائج التهجين الاختباري، في الهجونة الثنائية، في حالة التوزع المستقل، تكون ذات أربعة أنماط ظاهرية، بنسبة 25% لكل نمط، أي بنسبة 50% للنمطين الأبويين و50% للنمطين الجديدين. أما في حالة الارتباط الجزئي فتكون نسبة التراكيب الأبوية أكبر من نسبة التراكيب الجديدة (العبورية). وفي حالة الارتباط التام تقتصر النتائج على التراكيب الأبوية، كما هو واضح في الجدول (16). تظهر التراكيب الجديدة نتيجة حادثة العبور التي تتم في أفراد الجيل الأول المتخالفة اللواقح، في مرحلة الخيوط الرباعية من الطور الأول من الانقسام المنصف الأول، وتؤدي إلى تبادل قطع صبغية متساوية (تبادل مورثي) بين الصبيغيين المتجاورين، غير الشقيقين من الصبغيين المتقابلين.

الجدول (16): توزع التراكيب الأبوية والتراكيب الجديدة في أثناء التهجين الاختباري في حالة الهجونة الثنائية، الارتباط الجزئي والارتباط التام.

نمط التوزع أو الارتباط	نسبة التراكيب الأبوية	نسبة التراكيب الجديدة
التوزع المستقل، عدم ارتباط	50%	50%
الارتباط الجزئي	50% ≤	50% ≥
الارتباط التام	100%	0

ويعود السبب في ذلك إلى أن الكائن المتخالف اللواقح AaBb يشكل أربعة أنماط من الأعراس بنسب متساوية، في أثناء التوزع المستقل وهي (1/4AB+1/4Ab+1/4aB+1/4ab)، أما في حالة الارتباط الكامل فيتشكل نمطان من الأعراس الأبوية فقط، وفي حالة الارتباط الجزئي تكون نسبة الأعراس الأبوية أكثر من الأعراس العبورية، ويتم كشف الارتباط التام أو غير التام، وكذلك التوزع المستقل من خلال الهجونة الاختبارية، أي تهجين أفراد الجيل الأول مع الأب المتنحي.

والمخطط الآتي يوضح ذلك:

P1: AABB × aabb

G: (AB) (ab)

F1: AaBb

نلاحظ من خلال التهجين الاختباري السابق (حالة نسب الارتباط الجزئي) أنّ مجموع نسب التراكيب الأبوية (AaBb ≥ 1/4 , aabb ≥ 1/4) أكبر من 50% ، وأن مجموع نسب التراكيب الجديدة (Aabb ≤ 1/4 , aaBb ≤ 1/4) أصغر من 50% من مجموع التراكيب الناتجة.

التهجين الاختباري في حال الارتباط التام:

P: AaBb x aabb

G: (½ AB+ ½ ab)

F_t: ½ AaBb + ½ aabb Genotypes

نلاحظ من خلال التهجين الاختباري السابق (حالة نسب الارتباط الكامل) أنّ مجموع نسب التراكيب الأبوية (1/2 AaBb ,1/2 aabb) تساوي 100 % ، ولا يوجد تراكيب جديدة ناتجة.

ونشير هنا إلى أنّ نتائج الجيل الأول لا تدل على وجود ارتباط أو عدم وجود ارتباط، وإنما نستطيع معرفة ذلك من خلال نتائج التهجين الاختباري، أو من نتائج الجيل الثاني.

ثانياً- العبور Crossing over:

هو تبادل أجزاء صبيغية بين صبيغيين أو كروماتيدين Chromatides، غير شقيقين، من الصبغيين المتقابلين الأبوي والأمي المنشأ، في مرحلة الخيوط الرباعية من الطور الأول من الانقسام المنصف الأول، وذلك يؤدي إلى تبادل مورثي، وظهور تراكيب جديدة، إضافةً إلى التراكيب الأبوية.

ويحدث العبور في مرحلة الخيوط الأربعة بين الصبيغيين المتجاورين من الصبغيين المتقابلين (المؤلفين من أربعة صبيغيات)؛ أي بعد التضاعف الكامل للصبغي؛ لأنه لو حدث العبور بين الصبغيين المتقابلين قبل تضاعفهما لنتجت فقط التراكيب العبورية دون التراكيب الأبوية.

ويؤدي الانقطاع في نقطة تماس واحدة بين الصبيغيين المتجاورين، غير الشقيقين او غير التوأمين، إلى التحام النهايتين للصبيغيين المقطوعين بشكل متبادل، وحدوث العبور. وحادثة العبور الصبغي تسبق التقاطع (chiasma)، وتسببه غالباً. وتعرّف chiasma: بأنها نقطة التقاطع والتبادل الصبغي بين الصبغيين المتقابلين.

يؤدي التصالب إلى تبادل أجزاء صبغية بين الصبغيات الأبوية والأمية، ومن خلال العبور يحصل الصبغي الآتي من الأم على مورثات من الصبغي الآتي من الأب، وبالعكس. وهذا ما يؤدي بدوره إلى أن يورث الفرد أبناؤه بعض صفات أبويه معاً، ويكون العبور مسؤولاً بدرجة كبيرة عن التنوع في الصفات. ونستطيع أن نعلل التشابه في بعض الصفات وأسلافهم الذكور والإناث بعملية العبور والتبادل الصبغي.

يكون تكرار العبور بين مورثتين معينتين ثابتاً نسبياً، ويقدر بنسبة الأفراد العبورية. وتراوح نسبة العبور بين الأزواج المختلفة للمورثات بين(0 و 50) % . حيث تزداد نسبة العبور مع ازدياد المسافة بين المورثات. وتتأثر ظاهرة العبور بعدد من العوامل الداخلية والخارجية، فيؤثر الجنس المذكر والمؤنث في العبور في بعض الحشرات مثل ذبابة الخل وديدان الحرير، على حين يحصل العبور في البندورة وبازلاء الأزهار، في أثناء تشكل البويضات، وحبوب الطلع، على حد سواء، ويتحقق العبور بنسبة ثابتة في درجة الحرارة بين(17-29°C). وترتفع بازدياد درجة الحرارة، وتنخفض بانخفاضها عن هذا المجال، كما تتأثر بعوامل الوسط مثل الرطوبة والغذاء، وتزداد نسبة الأنماط العبورية عند الإناث الفتية لذبابة الخل، وتتبدل نسبة العبور بالطفرات، وخاصةً البنيوية التي تصيب الصبغيات. ويعتقد بوجود مورثات منظمة للعبور.

ثالثاً-- الخرائط الوراثية Genetic maps:

افترض مورغان Morgan أن نسبة العبور بين مورثتين تتناسب مع المسافة بينهما على الصبغي، فكلما زادت هذه المسافة زاد احتمال وقوع العبور فيها، وكلما كانت المورثات قريبة من بعضها كانت شديدة الارتباط، وقل حدوث العبور بينهما.

يعبر عن المسافة بين مورثتين (على صبغي واحد) بالنسبة المئوية لتكرار أو تواتر Frequency؛ أي تركيب جديد يختلف في تركيبه عن التركيبين الوراثيين الأبويين. يمكن استخدام نسب التراكيب الجديدة (العبورية) مقياساً للمسافة بين المورثات المرتبطة، ولذا يمكن وضع خريطة أو مخطط يشير إلى الموقع المورثي locus النسبي لكل مورثة على طول الصبغي. وبتطبيق هذا المبدأ يمكن معرفة المسافات النسبية بين المورثات على طول الصبغي الواحد. وتقدر المسافة النسبية بين المورثات بالوحدة العبورية أو الوحدة المورغانية، فإذا كانت نسبة التراكيب الجديدة مثلاً 15% يمكننا القول إنّ المورثتين تبعدان عن بعضهما بمقدار 15 وحدة مورغانية أو 15 سنتي مورغان.

ولما كانت المورثات على الصبغي الواحد متعددة وخطية الاستقرار فإن العبور سيتناول مجموعة من الأزواج المورثية، أي حدوث أكثر من عبور على الصبغي الواحد. ولا يؤدي العبور المزدوج بين مورثتين إلى أي تركيب جديد.

عند إجراء تجربة تشمل ثلاثة أزواج مورثية على الصبغيين المتقابلين، ولتكن:

A	B	C
a	b	c

فإن العبور قد يحصل بين A و B أو بين B وC؛ أي(عبور أحادي)، وتكون التراكيب العبورية الناتجة عن الحالة الأولى Abc وaBC إضافةً إلى التراكيب الأبوية ABC وabc، أما في الحالة الثانية فتكون ABc وabC إضافةً إلى التراكيب الأبوية أيضاً ABC وabc.

أما إذا حدث عبور ثنائي بين A وB وبين B وC في نفس الوقت فنحصل على نمطين جديدين AbC و aBc إضافة إلى النمطين الأبويين ABC و abc.

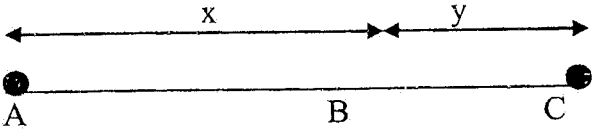
وعند حساب نسبة العبور بين المورثتين A وB، وبين المورثتين B وC فإننا نضيف نسبة العبور الثنائي بين A وC لكل منهما؛ لأن العبور الثنائي هو عبارة عن عبورين أحاديين.

وإذا درسنا ثلاثة مواقع مورثية A,B,C ، وكانت نسبة العبور بين A وB تساوي 12%، وبين B وC 8%، فإن المسافة بين A وC يمكن أن تساوي إما حاصل جمع المسافتين بين A و B ، وبين B و C ، في حال كون المورثة B واقعة بين A وB، أو تساوي حاصل فرق النسبتين إذا كانت C واقعة بين A و B.

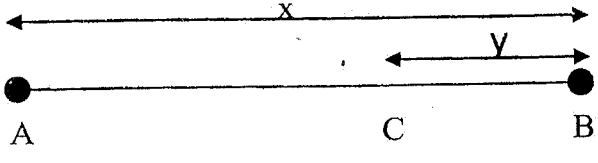
ويمكن تحديد ذلك من خلال معرفة نسبة العبور بين المورثتين A وC، فإذا كانت النسبة تساوي مجموع النسبتين السابقتين؛ أي 20%، فهذا يشير إلى أن المورثة B تقع بين A وC، وإذا كانت تساوي 4% ؛ أي حاصل فرق النسبتين فإن C تقع بين A وB. ولا يؤدي العبور المزدوج بين مورثتين فقط إلى تركيب جديد.

إذا كانت المورثة A تبعد عن المورثة B بمقدار x من سنتي مورغان، وكانت B تبعد عن C بمقدار y سنتي مورغان، فإن المسافة بين A و C تساوي(x+y) إذا كانت B واقعة بين المورثتين A و C أو تكون x-y إذا كانت المورثة C واقعة بين المورثتين A وB كما يأتي:

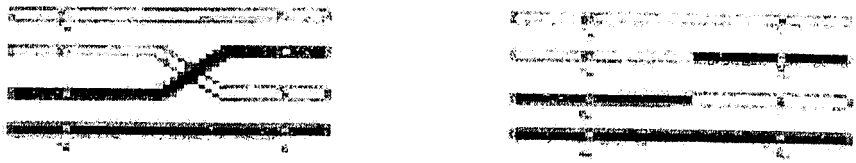
المسافة بين A وC = y+x



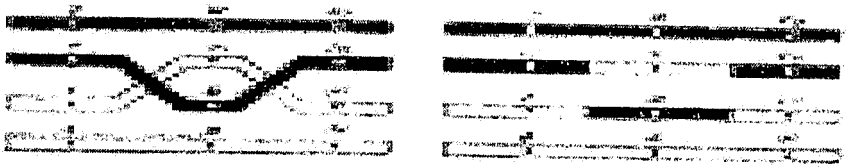
المسافة بين A وC = x-y



وبشكل عام يمكن أن يحدث العبور في أي نقطة من الصبغي، وعند حدوث عبور مزدوج يحصل انقطاعان في الصبغي في نقطتين، وذلك يؤدي إلى تبادل القطعة المتوسطة، وينتج التركيبان العبوريان AbC وaBc. وفي حال العبور الثلاثي يحصل انقطاع في ثلاث نقاط، ويحدث تبادل قطعتين صبغيتين، وينتج التركيبان العبوريان AbCd وaBcD، (الشكل 68).



عبور احادي



عبور ثنائي

الشكل (68): العبور المفرد والعبور الثنائي

يوضّح الجدول (17) طريقة حساب نسبة العبور في مختلف النباتات التي تظهر في أثناء التهجين الاختباري عند وجود ثلاثة أزواج من المورثات، إذا فرضنا أن العدد الكلي للنباتات الناتجة عن الهجونة التحليلية (عبورية وغير عبورية) يساوي 521، وأن المورثات الثلاث هي ABC / abc.

الجدول (17): طريقة حساب نسبة العبور في مختلف النباتات التي تظهر في أثناء التهجين الاختباري عند وجود ثلاثة أزواج من المورثات.

أعراس F1 ثلاثي الصفات	النمط الوراثي للنباتات الناتجة عن التهجين الاختباري F1x abc / abc	عدد النباتات	النسبة المئوية للأفراد من العدد الكلي
تراكيب أبوية ABC	ABC / abc	150	293 x 100 / 521 = 56.2%
Abc	abc / abc	143	
عبور أحادي بين A و B Abc aBC	Abc / abc	37	79 x 100 / 521 = 15.2 %
	aBC / abc	42	
عبور أحادي بين B و C Abc abC	Abc / abc	70	135 x 100 / 521 = 25.9 %
	abC / abc	65	
عبور ثنائي بين A و B وبين B و C AbC و aBc	AbC / abc	8	14 x100 / 521 = 2.7 %
	aBc / abc	6	
المجموع		521	100 %

ولحساب نسبة العبور الأحادي في الموقع الأول بين المورثتين A وB، أو في الموقع الثاني بين المورثتين B وC، يجب إضافة مجموع النباتات الناتجة عن العبور الثنائي إلى مجموع النباتات الناتجة عن العبور الأحادي، وذلك لكل موقع؛ لأن النباتات الناتجة من العبور الثنائي ما هي إلا حاصل عبور الموقعين الأحاديين معاً، وبذلك يتم حساب نسبة العبور كما يأتي:

العبور بين A وB = 79 + 14 = 93، وتكون النسبة: 93 × 100 / 521 = 17.9 %

العبور بين B وC = 135 + 14= 149، وتكون النسبة: 149 × 100 / 521 = 28.6 %

ونسبة العبور بين A و C تساوي حاصل جمع نسبتي العبورين الأحاديين بين A و B وبين B و C ؛ أي: 17.9 + 28.6 = 46.5 %

في حين أننا لو حسبنا نسبة العبور بين A و C اعتماداً على النباتات العبورية الناتجة بين A و C نجد أنها تساوي: 79 + 135 = 214

ونسبتها تساوي: 214 × 100 / 521 = 41.1 %

يشير ذلك إلى وجود فرق هو 46.5 – 41.1 = 5.4 %، ويعود هذا الفرق إلى بعد المسافة بين المورثتين A وC ، وذلك يسهل العبور المزدوج الذي يعيد ثانيةً التراكيب الأبوية بين المورثتين الطرفيتين A و C.

ويمكن تحديد نسبة العبور بين A وC عن طريق الإضافة إلى نسبة العبور بين المورثتين A و C ضعف نسبة العبور المزدوج: 2.7 × 2 = 5.4 % ، فتصبح:

(5.4 + 41.1 = 46.5 %) ، وهي نسبة العبور الحقيقية بين المورثتين A و C.

نظرياً يمكن حساب نسبة العبور المزدوج من حاصل جداء نسبتي العبور في الجزء الأول (بين الصبغيين الأولى والثانية) والجزء الثاني (بين الصبغيين الثانية والثالثة) من الصبغي. فإذا كانت في الجزء الأول 30 % ، وفي الجزء الثاني 6 % ، فإن نسبة العبور الثنائي تساوي $\frac{6x30}{100}$ = 1.8% من الأفراد. إلا أن نسبة العبور المزدوج النظرية لا تطابق عادةً النسبة الواقعية؛ بسبب ظاهرة التشويش التقاطعي أو التداخل Chiasma interference؛ أي كبح العبور في جزء من الصبغي بفعل العبور في جزء آخر مجاور.

رابعاً- التطابق والتداخل:

عندما يحدث تقاطع أو عبور في مكان ما من الصبغي فإن هذا التقاطع يقلل من حدوث تقاطعات في منطقة مجاورة في نفس الوقت، ويمكن أن يعود السبب في ذلك إلى عدم قدرة الصبيغيين غير الشقيقين من الصبغيين المتقابلين على الانحناء مرة أخرى في مجال ذي حد أدنى من المسافة. تتعلق هذه الظاهرة بالخصائص المادية والفيزيائية للصبغيات، وتسمى التداخل Interference، ومن ثمّ حدوث عبور مزدوج بنسبة أقل مما هو متوقع نظرياً. ويمكن قياس قيمة التداخل باستخدام معامل التوافق أو التطابق Coincidence coefficient، وهو مقياس عكسي لشدة التداخل.

ويتم حساب معامل التوافق من نسبة العبور المزدوج الملاحظة إلى نسبة العبور المتوقعة أي:

$$\text{معامل التوافق} = \frac{\text{نسبة العبور المزدوج الملاحظة (الفعلية)}}{\text{نسبة العبور المزدوج المتوقعة}}$$

ويعد التوافق مكملاً للتداخل بمعنى أن: قيمة معامل التطابق أو التوافق + قيمة التداخل أو التعارض تساوي الواحد دائماً أي: $C + I = 1$.

وبشكل عام يزداد التداخل كلما قلت المسافات بين المورثات، بحيث يوجد حد أدنى لمسافة معينة لا يحدث فيها عبور مزدوج، عندها سيكون معامل التوافق يساوي الصفر، ومعامل التداخل يساوي الواحد، وكلما زادت المسافة قل التداخل حتى يختفي تماماً، وعندها يساوي معامل التوافق الواحد، أما قيمة التداخل فتساوي الصفر. لذلك تراوح قيم كل من معامل التطابق والتداخل بين الصفر والواحد، وكلما ازداد التوافق قل التداخل، والعكس صحيح. إذا كانت قيمة معامل التطابق تساوي الواحد فإن قيمة التداخل تساوي الصفر، وبالتالي تكون المسافة بين المنطقتين التي حدث بها العبور كبيرة، وإذا كانت قيمة معامل التوافق تساوي الصفر فإن قيمة التداخل تساوي الواحد؛ أي يوجد تداخل تام عاق حدوث عبور متزامن آخر مجاور، وبالتالي تكون المسافة الفاصلة صغيرة جداً.

أثبتت التجارب أن نسبة العبور المزدوج الملاحظة تكون دائماً أقل من نسبة العبور المزدوج المتوقعة (نظرياً).

يدل الانحراف بين القيم النظرية والتجريبية على أن العبورين غير مستقلين؛ أي عندما يحدث عبور في منطقة معينة على الصبغي يقلل من احتمال حدوث عبور متزامن في منطقة أخرى مجاورة على نفس الصبغي، وتسمى هذه الظاهرة بالتداخل أو التعارض.

تكون هذه الظاهرة بدرجات متفاوتة من أجزاء الصبغي الواحد، وكذلك بين الصبغيات المختلفة للكائن، ويكون التداخل أكبر ما يمكن على جانبي الجزء المركزي، وعلى طرفي الصبغي.

مكتبة A to Z