الجزء الثالث

أصل التغيّر (السلالات المتحوّرة)

الفصل الثالث عشر

الطفرة الجينية

إن وحدة الوراثة المندلية هى الجينة . والجينات هى أجزاء من الكروموسومات ، ولذا فهى توجد فى أزواج ، مثلها فى ذلك مثل الكروموسومات . وعندما تكون الجينتان المكونتان لزوج واحد متماثلتين ينتفى كل شك فى الصفة التى تظهر نتيجة لوجودهما . أما فى الحالات التى تختلف فيها الجينتان المكونتان لزوج واحد إحداهما عن الأخرى فتنشأ عدة احتمالات ؛ فقد يحدث أن يظهر أثر إحدى الجينتين بوضوح ويطغى على أثر الجينة الأخرى ، وعندئذ يقال للجينة التى يظهر أثرها إنها سائدة ، فى حين تعرف الجينة المقابلة لها (والتى كبت فعلها) بأنها متنحية . ويرمز للجينات السائدة والجينات المتنحية بحروف كبيرة وحروف صغيرة على الترتيب . وقد يحدث أن تتعاون الجينتان فى إنتاج صفة متوسطة بين الطرازين النقيين من الصفات . وتعرف مثل هذه الصفات المتوسطة بالصفات المركبة . وأخيراً هناك حالات تتعاون فيها الجينتان المختلفتان فى إنتاج صفة تختلف عن كل من الصفتين النقيتين .

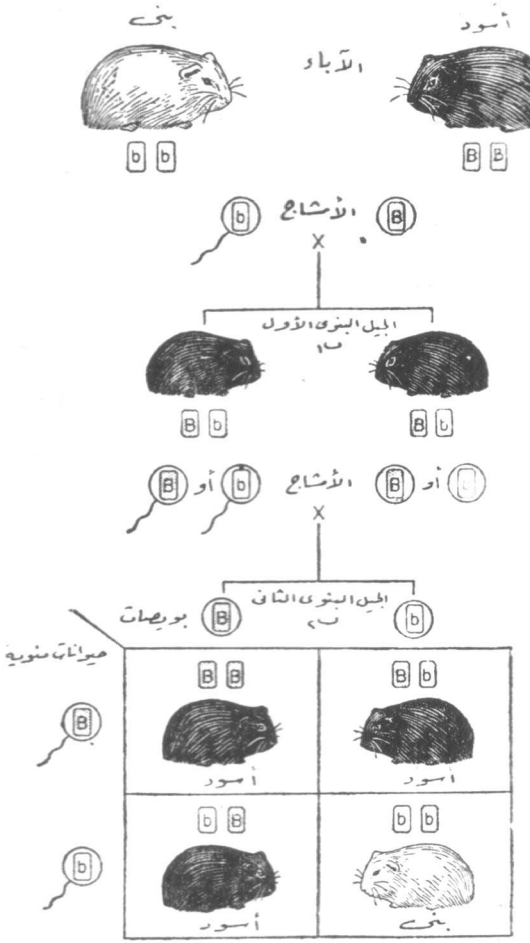
مبادىء مندلية أولية

القوانين المندلية : تورث الجينات فى أعداد يمكن التنبؤ بها إحصائياً (شكل ٧١) ، وعند تكوين الأمشاج (الجاميتات) تنفصل الجينتان المكونتان لكل زوج وتذهب كل منهما إلى مشيج مختلف ، وتكون نتيجة ذلك أن يحتوى كل مشيج من الأمشاج على جينة واحدة لكل صفة من الصفات (قانون مندل الأول أو قانون الانعزال) . ونتيجة لذلك أنه عندما

يكون الكائن متباين الازدواج بالنسبة لصفة معينة (أى أن تكون فيه الجينتان المكونتان للزوج الخاص بتلك الصفة غير متماثلتين)، يتكون فى هذا الكائن طرازان من الأمشاج فى أعداد متساوية . ووجود هاتين الجينتين غير المتماثلتين معاً فى الفرد الهجين لا يعمل بحال من الأحوال على تخفيف أثرهما ولا يؤدى إلى تحورهما فى اتجاه الحالة المتوسطة بينهما . فلو حدث أن اجتمعت أية واحدة من هاتين الجينتين مع جينة مماثلة لها فى الزيجوت أو اللقيحة ، وأصبح الكائن المتكون متماثل الازدواج ، (أى إن الجينتين المكونتين للزوج الخاص بصفة معينة متماثلتان تماماً) فسوف تظهر الصفة الأصلية فيه دون تحور . وهذا هو قانون مندل الثانى أو قانون نقاء الأمشاج . ويحدث دائماً — إلا فى حالة خاصة معينة — عندما يتزاوج كائنان هجينان ، أن يكون لأى طراز من حبوب اللقاح أو الحيوانات المنوية نفس الاحتمالات فى إخصاب أى طراز من البويضات (مبدأ الإخصاب العشوائى) . وتكون نتيجة هذا أن تزاوج فردين هجينين (يرمز إليهما هكذا Aa) يعطى نسلا يتكون ٢٥٪ منه من أفراد نقية سائدة (AA) ، ٢٥٪ من أفراد نقية متنحية (aa) ، و ٥٠٪ من أفراد غير نقية (Aa) . ولما كانت اللقيحات غير النقية تبين عن الصفة السائدة فإن النتيجة الظاهرة هى أن ٧٥٪ من النتاج يبدى الصفة السائدة بينما يبدى ٢٥٪ منه الصفة المتنحية ، وهذه هى النسبة الشهيرة ٣ : ١ . ولا تكون هذه النسب بمثل تلك الدقة عادة ، فنحن نصادف عادة انحرافات عن هذه النسبة فى حدود الاحتمالات الإحصائية ، وذلك لأن الأمر يعتمد على قوانين المصادفة .

ويمكننا أن نناقش أحد الأمثلة على ذلك بالاستعانة بشكل ٧١ . ففى خنازير غينيا يسود لون الفراء الأسود (B) على اللون البنى (b) . فلو تزاوجت سلالات غير نقية فى هذه الصفة فإن نتاجها (ب١) (أو جيل الأبناء الأول) لا بد أن تكون جميع أفراده غير نقية وسوداء ، نظراً لسيادة صفة السواد . فإذا تزاوجت أفراد من جيل الأبناء الأول هذا بعد ذلك فإن كلا

منها سوف ينتج نوعين من الأمشاج (B , b) فى أعداد متساوية . وسينتج عن الإخصاب العشوائى لنوعى البويضات بواسطة نوعى الحيوانات المنوية



(شكل ٧١)
تزاوج أحادى التهجين بين خنزيرين من خنازير غينيا أحدهما بنى الشعر والآخر أسود الشعر .
(عن : فيلى ١٩٥٧) .

نتاج يكون ٢٥٪ من أفراده نقية سوداء (BB) ، و ٥٠٪ منها غير نقية (Bb) وسوداء أيضاً نظراً لسيادة صفة السواد ، وتكون الـ ٢٥٪ الباقية بنية (bb) . وبذلك يتكون جيل الأبناء الثانى من أفراد سوداء وأخرى بنية بنسبة ٣ : ١ . ويمكننا أن نعطى مثلا لحالة أخرى لا تظهر فيها سيادة صفة على أخرى وذلك بتتبع ألوان الأزهار المعروفة باسم « أزهار الساعة الرابعة » .

فلو لقحت نباتات ذات أزهار حمراء (RR) بنباتات بيضاء الأزهار (rr) . لكانت نباتات الجيل الأول (ب$_{1}$) كلها هجينة (Rr) وتكون أزهارها قرنفلية اللون . وهذه الأزهار الأخيرة تنتج حبوب لقاح وبويضات من نوعين هما (R , r) فى أعداد متساوية . ولذلك يؤدى الإخصاب العشوائى إلى تكوين جيل ثان من الأبناء (ب$_{2}$) يتكون ٢٥٪ منه من نباتات حمراء الأزهار (RR) ، و٥٠٪ منه من نباتات قرنفلية الزهور (Rr) ، و ٢٥٪ منه من نباتات بيضاء الأزهار (rr) .

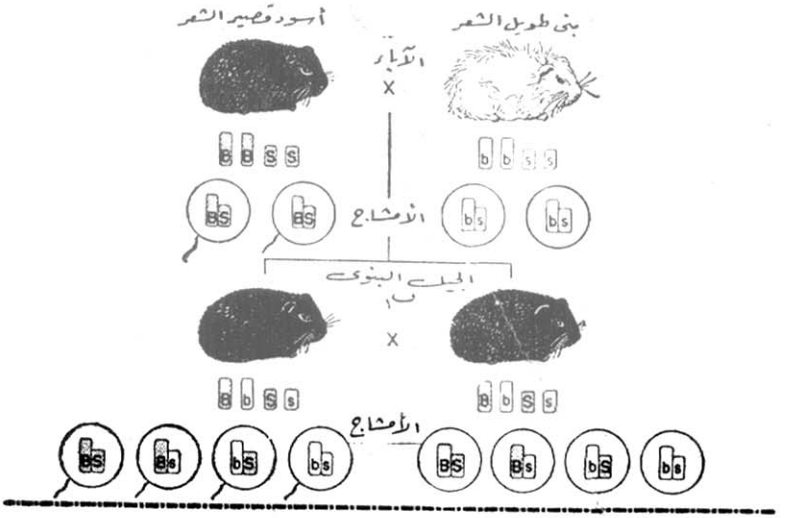
وتوجد مثل هذه الأزواج من البدائل لأن الجينة الأصلية قد تعرضت لطفرة أى اعتراها تغير ينتقل بالوراثة وتنتج عنه صفة متحورة . بيد أنه ليس هناك عامل يحدد عدد صور الجينة التى تسيطر على صفة معينة ويقصر ذلك العدد على اثنين . بل الواقع أننا نعلم بوجود مجموعات كبيرة من البدائل المتعددة . فجينة بياض العين فى ذبابة الفاكهة أو « الدروسوفيلا » يمثلها ما لا يقل عن أربع عشرة من البدائل . وجينات العقم الذاتى التى توجد فى كثير من النباتات يمثلها عدد كبير من البدائل قد يبلغ المائتين فى بعض الحالات . ولا يمكن أن يوجد فى الفرد الواحد سوى جينتين من أى من كل مجموعة من البدائل (ولو أن أى عدد منها قد يكون موجوداً فى الجماعة الواحدة من الحيوانات) . وتورث هذه الجينات بالطريقة المندلية العادية كما بينا آنفاً .

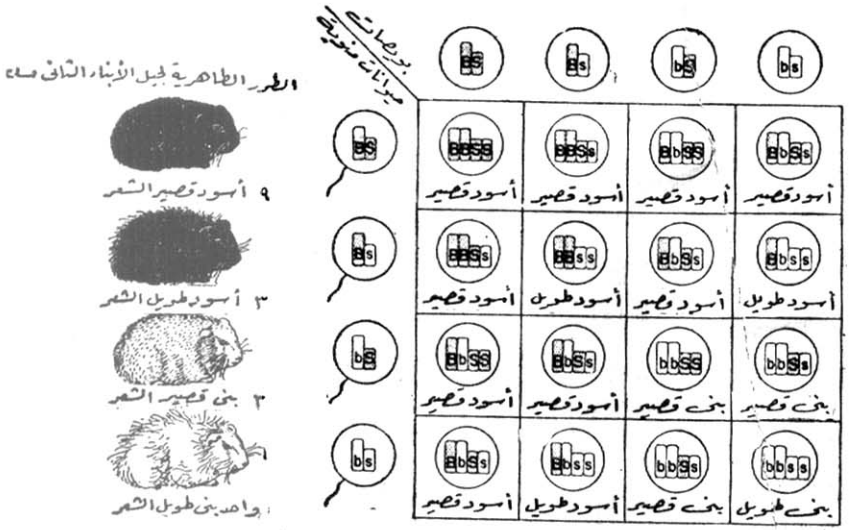
وإذا حدث التزاوج بين كائنين يختلفان فى زوجين من جيناتهما فإن كل زوج منهما ينعزل كما لو كان الآخر غير موجود على الإطلاق . ويتضح هذا من أن النسبة التى نحصل عليها هى تسعة أفراد سائدة فى كلتا الجينتين ، إلى ثلاثة أفراد سائدة فى الجينة الأولى ومتنحية فى الجينة الثانية . إلى ثلاثة أفراد متنحية فى الجينة الأولى وسائدة فى الجينة الثانية ، إلى فرد واحد متنح فى كلتا الجينتين (٩ : ٣ : ٣ : ١) . وما هذه النسبة فى بساطة إلا التوسع الجبرى للمعادلة الثنائية $(٣ + ١)^{٢}$.

ويوضح شكل٧٢ مثالا لذلك . ففى خنزير غينيا تسود صفة قصر الشعر (S) على صفة طول الشعر (s) . فلو أن فرداً من سلالة سوداء قصيرة الشعر (BBSS) تزاوج مع فرد من سلالة بنية طويلة الشعر (bbss) ، لكان جيل الأبناء الأول (ب١) مكوناً كله من أفراد هجينة (BbSs) وهى جميعها سوداء قصيرة الشعر نتيجة لسيادة هاتين الصفتين . وعند تكوين الأمشاج فى أفراد هذا الجيل سيحتوى كل مشيج على جينة واحدة من كل زوج من هذين الزوجين من الجينات . على أن الأمشاج المختلفة ستحتوى على كل الارتباطات المحتملة بين جينتى الصفتين فى أعداد متساوية . ففى هذا المثال ستكون طرز الأمشـــاج المتكونة هى BS ، Bs ، bS ، bs . وسيؤدى الإخصاب العشوائى إلى تكوين جيل الأبناء الثانى (ب٢) وهو يتكون من أفراد مختلفة بيانها كالتالى : ٩ B ؟ S ؟ ، ٣ B ؟ ss ، ٣ Sbb ، وفرد واحد bbss . (تشير علامة الاستفهام الواقعة بعد الجينة السائدة إلى أن الجينة الثانية فى الزوج إما أن تكون سائدة أو متنحية) . أى إن بيان تلك الأفراد فى صورة أخرى هو ٩ أفراد سوداء قصيرة الشعر ، ٣ أفراد سوداء طويلة الشعر ، ٣ أفراد بنية قصيرة الشعر ، وفرد واحد بنى طويل الشعر .

وإذا كانت هناك ثلاثة أزواج من الجينات ، توجد كلها على كروسومات مختلفة وتختلف فى كل من الفردين المتزاوجين فإن نسب الطرز الظاهرية (أى الأفراد المختلفة فى صفاتها الظاهرة) التى سنحصل عليها سوف تكون عبارة عن التوسع الجبرى للمعادلة $(٣+١)^{٣}$ ، أى ٢٧ : ٩ : ٩ : ٩ : ٣ : ٣ : ٣ : ١ . ويمكن تطبيق نفس هذا المبدأ إلى ما لا نهاية ، وهو يعرف بمبدأ التوزيع المستقل . أما إذا تضمن التزاوج اختلافات جينية فى زوجين أو أكثر من الجينات الموجودة على زوج واحد من الكروموسومات فإننا نتوقع عندئذ أن يكون عدد الارتباطات الجينية مماثلا لذلك الذى يتكون فى حالة تزاوج أحادى الهجين . وبمعنى آخر لو أن التزاوج تم بين فردين مختلفين

ولكنهما نقيان فى صفتين من صفاتهما ويرمز إليهما هكذا AABB . aabb ، فإن أحد كروموسومات النتاج لا بد أن يحتوى على الجينتين AB السائدتين، فى حين يحتوى الكروموسوم المناظر له على الجينتين المتنحيتين ab . وهذان الارتباطان يمكن أن يستمرا إلى ما لا نهاية . وتعرف هذه الظاهرة بالارتباط ،



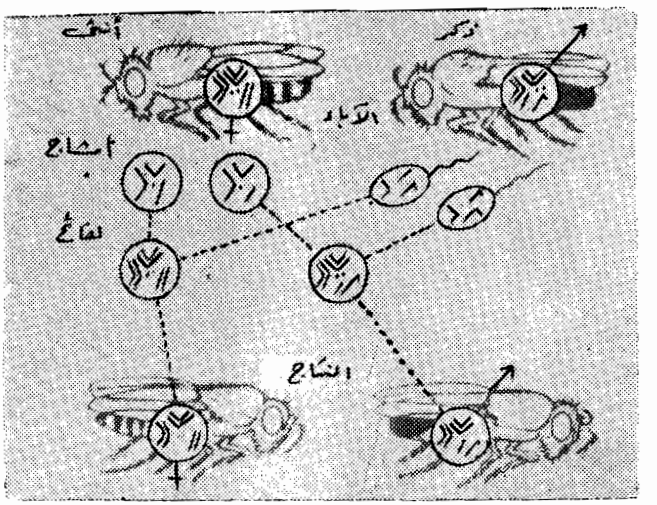


(شكل ٧٢) تزاوج ثنائى التهجين بين خنزير غينيا أسود قصير الشعر وآخر بنى طويل الشعر لتوضيح التوزيع المستقل . (عن : فيل ١٩٥٧) .

وهى نتيجة بسيطة لحقيقة كون الجينات أكثر عدداً من الكروموسومات . بيد أن الارتباط ليس شيئاً مطلقاً ، إذ أن الكروموسومين المتناظرين فى كل زوج من الكروموسومات يمكن أن يتبادلا أجزاء منهما . ففى المثال المذكور عاليه يمكن تكوين الترتيب Ab . aB ولكن مثل هذه الترتيبات لا توجد إلا فى قلة من الأمشاج . وتعرف هذه الظاهرة بالعبور .

الارتباط الجنسى : كان الجنس هـو أول الصفات التى أمكن تفسيرها تفسيراً سليماً على أساس الكروموسومات . فقد ثبت أن للذكور فى أنواع عديدة من حشرة النطاط ٢٣ كروموسوماً . ولإناثها ٢٤ كروموسوماً . فهناك إذن أحد عشر زوجاً من الكروموسومات (تعرف بالكروموسومات العادية ويرمز إليها بالحرف A) تكون متماثلة فى الجنسين . أما الزوج الثانى عشر فهو مكتمل فى الأنثى ولكنه ممثل بكروموسوم واحد فى الذكر . وهذا هو الزوج المميز للجنس أو كروموسوما X . وتكون نتيجة ذلك أن الانقسام الاختزالى (أى الانقسام الذى يؤدى إلى إنضاج الأمشاج) ينتهى إلى تكوين بويضات جميعها متماثلة وتحتوى على (١١A + X) من الكروموسومات . أما الحيوانات المنوية فتتكون منها طائفتان : ١١A + X . ١١A + ٠ . والحيوان المنوى من الطائفة الأخيرة لا يحتوى على كروموسوم مميز للجنس . وعندما تقوم حيوانات منوية من كلتا الطائفتين بإخصاب البويضات تعود الحالة التى كانت موجودة فى الأبوين إلى الظهور . أى إن نصف اللقائح أو الزيجوتات تحتوى على ٢٢ A + ٢ X وتصبح إناثاً . أما النصف الآخر من اللقائح فتحتوى على ٢٢ A + X + صفر . وهذه تصبح ذكوراً . على أن الحالة الأكثر شيوعاً والتى توجد فى الدروسوفيلا وفى الإنسان هى أن يكون لكروموسوم X فى الذكر رفيق يختلف عنه هو كروموسوم Y . ففى الدروسوفيلا (شكل ٧٣) يكون للإناث ٦ A + ٢ X من الكروموسومات ، فى حين أن للذكور ٦ A + X + Y . ويؤدى لانقسـام الاختزالى إلى

تكوين بويضات بها ٣ X + A ، وإلى تكوين طرازين من الحيوانات المنوية هما ٣ X + A ، و٣ Y + A . ويؤدى الإخصاب بعد ذلك إلى ظهور نتاج من طائفتين متساويتين فى العدد هما ٦ A + ٢ X (إناث) و ٦ A + X + Y (ذكور) .



(شكل ٧٣) تحديد الجنس فى الدروسوفيلا . لاحظ أن كل كروموسومات الأنثى مثالية فى ازدواجها بينما كروموسوم X فى الذكر له رفيق يختلف عنه هو كروموسوم Y وهو يحمل نهاية خطافية فى هذا النوع .
(عن : دودسون ١٩٥٦) .

ويمكن القول بشكل عام إن عدد الجينات المعرضة للطفرة قليل جداً على كروموسومات Y . أما كروموسومات X فلها كثير من تلك الجينات . ونمط وراثة مثل هذه الجينات المرتبطة بالجنس يتبع بالضرورة نمط وراثة كروموسومات X نفسها ، ولذلك فإن من السهل تمييزه . ونظراً لأن مثل هذه الجينات توجد منفردة فى الذكور فإن الجينات المرتبطة بالجنس والموروثة عن الأم تظهر فى الذكور من الأبناء .

الوراثة الكمية : من الأشيـــاء التى يجدر ذكرها بصفة خاصة توارث صفات كمية . والصفات الكمية تشمل كل تلك الاختلافات الفردية التى لا بد

من تحديدها عن طريق القياس ولا تحدد بالوصف الكيفى . ومن الأمثلة عليها الحجم ونسب أجزاء الجسم ، وشدة اللون ، ومعدل إنتاج فيتامين معين ، وتركيز بروتين خاص ، وكثير غيرها .والجينات التى تسيطر على هذه الصفات تورث بالطريقة المندلية العادية ، ولكن أعداداً كبيرة من أزواج الجينات تتعاون فى تحديد كل صفة منها . ويكون تأثير كل جينة من مثل هذه الجينات صغيراً ، وبذلك يبدو التباين على أنه مستمر ومتدرج فى الجماعة من الحيوانات المتباينة الازدواج . وكثيراً ماتكون السيادة غير موجودة أيضاً، وبذلك يكون هناك أثر تزايدى بسيط للجينات الموجودة . ونتيجة لوجود هذه المميزات نجد أن الوراثة الكمية لا يمكن دراستها إلا بالوسائل الإحصائية .

ويمكن تفهم جميع الظواهر الأساسية للوراثة على ضوء المبادئ السابق ذكرها ، ولذلك فمن الواجب إعادة النظر فى تلك المبادئ وفحصها بعناية كما يجب إعادة فحص مبادئ علم الوراثة بأكملها قبل أن نتقدم فى دراسة التطور إلى أبعد مما وصلنا إليه .

النظرية الجينية

كان جوهانسن هو أول من استخدم اسم الجينة للتعبير عن وحدة الوراثة ، وكان يقصد به أن يكون اسماً مناسباً يشير إلى الوحدات الوراثية التى كان مندل يشير إليها بعبارة « عوامل » أو « عناصر » . وقد ذكر جوهانسن بوضوح أنه اقترح هذه التسمية دون أن يقصد أن يضمنها أية نظرية خاصة عن طبيعة الوحدات الوراثية . بيد أن هذه التسمية قد ارتبطت ارتباطاً وثيقاً بالنظرية التى وضعها ت . هـ . مورجان والتى مؤداها أن الجينات هى أجسام كرية توجد فى الكروموسومات حيث تكون مرتبة ترتيباً طولياً كحبات العقد ، وأن كل جينة منفصلة عن الجينات الأخرى وتختلف فى مادتها عن كل ما عداها من جينات ، على حين ترتبط كل الجينات الموجودة على كروموسوم واحد بمادة خاملة . وتقوم هذه النظرية على ثلاثة طرز من

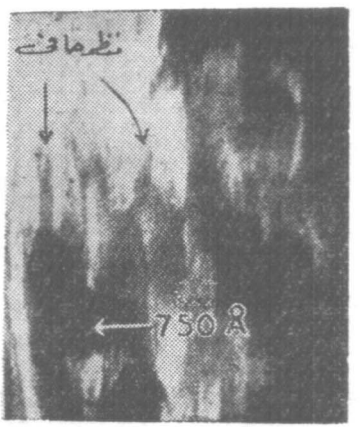
الدلائل هى : حقيقة ظهور الطفرات . ثم حقيقة إمكان اثبات الترتيب الطولى للجينات على الكروموسوم عن طريق اختبارات العبور (انظر فصل ١٤) ، وأخيراً حقيقة أننا ما إن نتمكن من إثبات وجود ذلك الترتيب الطولى للجينات حتى يصبح فى إمكاننا إعادة ترتيبها فى صورة أخرى عند حدوث العبور التالى .

وقد سادت هذه النظرية المورفولوجية للجينة تفكير علماء الوراثة لسنين عديدة . على أن حدودها ما لبثت أن أصبحت غير واضحة نتيجة لما يعرف « بتأثير تغير مواضع الجينات » (فصل ١٤) . كما أن البحوث الحديثة التى أجريت على الكيمياء الحيوية وفسيولوجية الجينات قد زادت من صعوبة وضع معالم محددة لها ، وبذلك أصبح المفهوم الفسيولوجى هو الذى يسود نظرتنا الحالية للجينة أكثر مما يسودها المفهوم المورفولوجى .

عدد الجينات وحجمها : بذلت محاولات عديدة لتقدير عدد أزواج الجينات الموجودة فى كائنات مختلفة . ومن الواضح أن التقدير المباشر لعدد الجينات الموجودة فى كائن ما أمر متعذر ، وذلك لسببين : أولهما أنه لم تعمل قط دراسة كاملة لجميع الصفات الوراثية فى أى كائن من الكائنات ، وثانيهما أنه لا يمكن تمييز جينة معينة بوسائل علم الوراثة إلا إذا كانت تلك الجينة موجودة فى أكثر من صورة واحدة . أو بمعنى آخر إذا كانت قد تعرضت لطفرة فتكون منهـــا بديلان أو أكثر . وفى ذبابة الفاكهة « دروسوفيلا ميلانوجاستر » — وهى أفضل ما درس وراثياً من كائنات حية — قدر عدد الجينات بما يتراوح بين ٥٠٠٠ ، ١٥٠٠٠ جينة . وقد قدر بيلنج عـــدد الجينات فى الزنبق بحوالى ٢٢٠٠ جينة ، كما قدر كرت سترن أن عـــدد الجينات فى الإنسان لا يقل عن ٥٠٠٠ ولا يزيد على ١٢٠٠٠٠ . وتقوم التقديرات التى وضعت عن حجم الجينة على أساس تقدير حجم الكروموسومات (وخاصة أجزاؤها التى تلتقط الأصباغ بوضوح) ثم قسمة ذلك الحجم على

العدد الذى قدر للجينات . وقد قام جوين وجاى على هذا الأساس بحساب متوسط حجم الجينات فى الدروسوفيلا فبلغ ١ × ١٠$^{-١٨}$ سم^{٣}. وقام بيز وبيكر حديثاً جداً بفحص كروموسومات الغدة اللعابية للدروسوفيلا باستخدام المجهر الإلكترونى فلاحظا وجود أجسام فى شكل أوراق الشجر اعتقدا أنها الجينات (شكل ٧٤) . وتختلف هذه الأجسام بعضها عن بعض فى الحجم بمعامل يقرب من ٣ ، على أن متوسط الحجم فيها يقرب من ١ × ١٠$^{-١٧}$ سم^{٣} ولما كانت كروموسومات الغدة اللعابية هى كروموسومات عملاقة فإن مجرد كون حجم تلك الأجسام يبلغ عشرة أضعاف الحجم الذى قدره جوين وجاى لا يسمح لنا بالقول بأن هناك تضارباً بين النتيجتين . غير أنه ليس هناك ما يقطع بأن تلك الأجسام هى الجينات فعلا . وإذا كان واقع الأمر هو أن الجينات ليست لها حدود محددة فإن مغزى تلك التقديرات يقل إلى حد بعيد .

وكائنة ما كانت طبيعة الجينات إذن فهناك دلائل كافية جداً تثبت أنها تطفر منتجة بدائل تورث باستمرار . كما أنه من الواضح أيضاً أن هذا يمثل مصدراً للتباين يجب دراسته بعناية نظراً لما له من تأثير فى التطور . ويمكن تعريف الطفرة بأنها تغير دائم يطرأ على جينة من الجينات . ويرجع وجود البدائل إلى أن الجينة الأصلية من الطراز البرى قد تعرضت لطفرة يوماً ما .



(شكل ٧٤) الجينات؟ صورة مأخوذة بالمجهر الإلكترونى لجزء من كروموسومات الغدة اللعابية للدروسوفيلا ، وتظهر فيها الأجسام الشبيهة بأوراق الشجر والتى ظن فى وقت ما أنها الجينات . (عن : بيرس وبيكر) .

والجينة التى تغيرت نتيجة لطفرة يمكن تمييزها بواسطة الصفة التى تنتجها ، مثلها فى ذلك مثل الجينة الأصلية .

الطفرة فى الطبيعة : ظل نقاد علم الوراثة لفترة طويلة يقولون بأن الطافرات التى يقوم علماء الوراثة بدراستها لا يمكن أن تكون ذات مغزى ، وذلك لأن مثل هذه الطافرات ليست ظواهر طبيعية حقاً ، وإنما هى تمثل صورة من صور الأثر الانحلالى الذى تسببه البيئة المعملية . وقد أمكن بوفرة من الأدلة إثبات خطل هذا الرأى ، إذ أن بحاثاً كثيرين قد عثروا فى الطبيعة على طافرات عديدة مماثلة أو مشابهة لتلك التى يتناولها علماء الحيوان المعمليون بالبحث والدراسة . ومما هو جدير بالذكر أن الطافرة الأصلية فى «الدروسوفيلا» (العينان البيضاوان) كانت قد صيدت من الطبيعة بواسطة عالم الحشرات لوتز فى نفس الوقت تقريباً الذى ظهرت فيه فى مجموعات ذباب الفاكهة التى كان ت . هـ . مورجان يربيها فى معمله . وقد عثر جولد شميدت على كثير من الطافرات فى المجموعات البرية من ذباب الفاكهة التى تعيش بالقرب من برلين . وعمد تشتفريكوف إلى تزويج نتاج ٢٣٩ ذبابة من نوع دروسوفيلا ميلانوجاستر من جنوب روسيا تزويجاً داخلياً ، وتمكن بذلك من عزل ٣٢ طافرة متنحية . وقام دوبينين بجمع نفس النوع من أماكن متفرقة فى جبال القوقاز ، وعندما عمد إلى تزويجها زواجاً داخلياً وجد أن حالات ظهور الجينات المميتة كانت تتراوح بين صفر ، ٢١,٤ فى المناطق المختلفة ، هذا فى حين تتراوح الطفرات المرئية بين ٣.٩ ، ٣٣,١٪ . وكثير من هذه الطفرات الأخيرة لا تحدث سوى أثر بسيط كاختزال ضئيل فى حجم الشعيرات . وقد قام بور بدراسة المنثور ووجد أن حوالى ١٠٪ من نباتاته تبين عن طافرة واحدة على الأقل . وأثبت دوبزانسكى أنه فى الجماعات البرية من « دروسوفيلا بسودو أبسكيورا » تبين ٧٥٪ من الكروموسومات عن طافرة واحدة على الأقل . كما أثبت دايس أن الجماعات البرية من فأر الأيل « بيروميسكس » توجد بها دائماً طافرات عديدة . ويمكن القول إذن بأنه قد ثبت بشكل قاطع أن الطفرة من الظواهر العادية فى الطبيعة .

معدل حدوث الطفرات : كان معدل ظهور الطفرات موضع دراسات عديدة أيضاً . وقد أثبت سبنسر أن معدل حدوث الطفرات فى «الدروسوفيلا» يختلف من وقت لآخر . وقد عزيت تلك الاختلافات إلى تأثير عوامل بيئية . ووجد ديمريك أن معدل حدوث الطفرة يختلف فى السلالات الوراثية المختلفة « للدروسوفيلا » مما حداه إلى افتراض وجود جينات معينة تتحكم فى معدل حدوث الطفرة نفسه . وقد وجد أن معدل الطفرات المميتة يختلف من واحد فى كل مائة كروموسوم إلى واحد فى كل ألف كروموسوم . وتعرف آيفز مثل هذه الجينات « المحدثة للطفرات » فى الجماعات البرية من « الدروسوفيلا » . وهى جينات تزيد من معدل حدوث الطفرات بمقدار قد يبلغ عشرة أضعاف . وقد وجد بور أن ٥ — ٧٪ من نتاج المنثور العادى « أنترهاينم ماجوس » يبين عن طافرة واحدة على الأقل ، بينما لم تلاحظ أية طافرات فى المنثور من نوع « أنترهاينم سيكيولم » فى خلال السنوات العشرين التى ربيت فيها تلك النباتات . وقد فسرت تلك البيانات على أساس وجود اختلاف عظيم بين معدل حدوث الطفرات فى هذين النوعين اللذين تربط بينهما قرابة وثيقة . وقام ستادلر بقياس معدل ظهور ثمانى طافرات فى نبات الذرة . ولما عبر عن تلك القياسات فى شكل عدد مرات ظهور كل طافرة فى كل مليون مشيج حصل على سلسلة الأعداد التالية : ٤٩٢ ، ١٠٦ ، ١١ ، ٢,٤ ، ٢,٣ ، ٢,٢ ، ١,٢ ، صفر . فمن الواضح إذن أن الجينات المختلفة تطفر بمعدلات متفاوتة حتى فى نفس السلالة الواحدة . وقد تأيد هذا بواسطة الدراسات المعملية التى أجريت عـــلى « الدروسوفيلا » . وظهرت بعض الطافرات مرات عديدة فى الحشرات التى ربيت فى المعمل ، على حين كان ظهور بعضها الآخر نادراً ، وهناك بعض ثالث من الطافرات لم يظهر سوى مرة واحدة فى تلك الحشرات .

وقد بحثت أسباب التباين فى معدل ظهور الطفرات تجريبياً على أساس من الديناميكا الحرارية . فتغير بديل واحد من حالة إلى أخرى يتضمن تغيرات

فيزيائية كيموية ، وهذا لا بد أن يتطلب طاقة طليقة . وتعتمد كمية الطاقة اللازمة على الطفرة نفسها . فمعدل حدوث أى طفرة إذن سيكون بشكل عام متناسباً تناسباً عكسياً مع كمية الطاقة اللازمة . ففى الدراسة التى قام بها ستادلر مثلا طفرت الجينة I إلى i ١٠٦ مرات فى كل مليون مشيج ، فى حين طفرت الجينة Pr إلى pr إحدى عشرة مرة فقط فى كل مليون مشيج . فمن المحتمل إذن أن الطفرة الأخيرة تتطلب كمية من الطاقة الطليقة أكبر جداً من تلك التى تتطلبها الأولى . وتنطبق نفس الاعتبارات على خطوات الطفور فى مجموعة من البدائل العديدة . ففى المجموعة لون العين فى الدروسوفيلا نجد أن حدوث الطفرة فى الجينة W (الحمراء) وتحولها إلى بدائلها المختلفة أسهل وأكثر من حدوث الطفرة فى الجينة w (البيضاء) .

وقد يعن لنا أن نتساءل عن المكان الذى تحتله الجينات المحدثة للطفرات من هذه الصورة . إن هذه الجينات قد تقوم بعملها عن طريق زيادة كمية الطاقة التى تستعمل فى إحداث الطفرة ، أو عن طريق خفض الحد الأدنى للطاقة اللازمة لحدوث الطفرة . وليس بين أيدينا من الحقائق ما يسمح لنا باختيار واحد من هذين الافتراضين . على أن هناك كثيراً من الحقائق التى تثبت أن ظهور الطفرة يحتاج إلى زمن . فزيادة الضغط مثلا تقلل من أثر الإشعاع فى إحداث الطفرات (انظر بعد) حتى فى حالة ما إذا استخدم الضغط بعد التعرض للإشعاع بمدة تبلغ عشرين دقيقة . ويبدو من ذلك أن الجينة تتحول أولا إلى حالة انتقالية تستمر لفترة ما ، وهى بعد ذلك إما أن تنتقل إلى حالة الطفرة ، وإما أن تعود إلى حالتها الأصلية .

اتجاه الطفرات : القول الشائع هو أن الطفرة تتجه اتجاهاً عشوائياً . ومعنى هذا أن المصادفة وحدها هى التى تحدد الاتجاه الفعلى الذى ستسلكه جينة بعينها فى طفورها من بين عدد لانهائى من السبل المحتملة . ولا شك أن هذا صحيح من حيث إن البيئة لا تسبب ظهور الطافرات الملائمة لها . ففى كل البيئات ، سواء منها الطبيعية أو التجريبية، تكون معظم الطافرات غير

صالحة ، ويكون مصيرها المستقبل هو الزوال عن طريق الانتخاب الطبيعى . ومع ذلك فمن المسلم به بداهة أن المرء قد يتوقع حتمية وجود عدد محدود من السبل التى يمكن لجينة معينة أن تسلكها فى طفرتها . فلكل مادة كيموية معروفة طوائف معينة من التفاعلات الممكنة وطوائف أخرى من التفاعلات غير الممكنة . وكائنة ما كانت النظرية التى يعتقد المرء بصحتها بالنسبة للجينة ، فإن المادة الوراثية لا بد أن تكون لها صفات فيزيائية وكيموية محددة تحدد المجال المحتمل للطفرة . والدليل على أن هذا هو واقع الأمر فعلا هو الكثرة التى تظهر بها طفرات عديدة معينة ، ومن أمثلتها المهق « شدة الشقرة » الذى هو شائع فى معظم مجموعات الفقاريات .

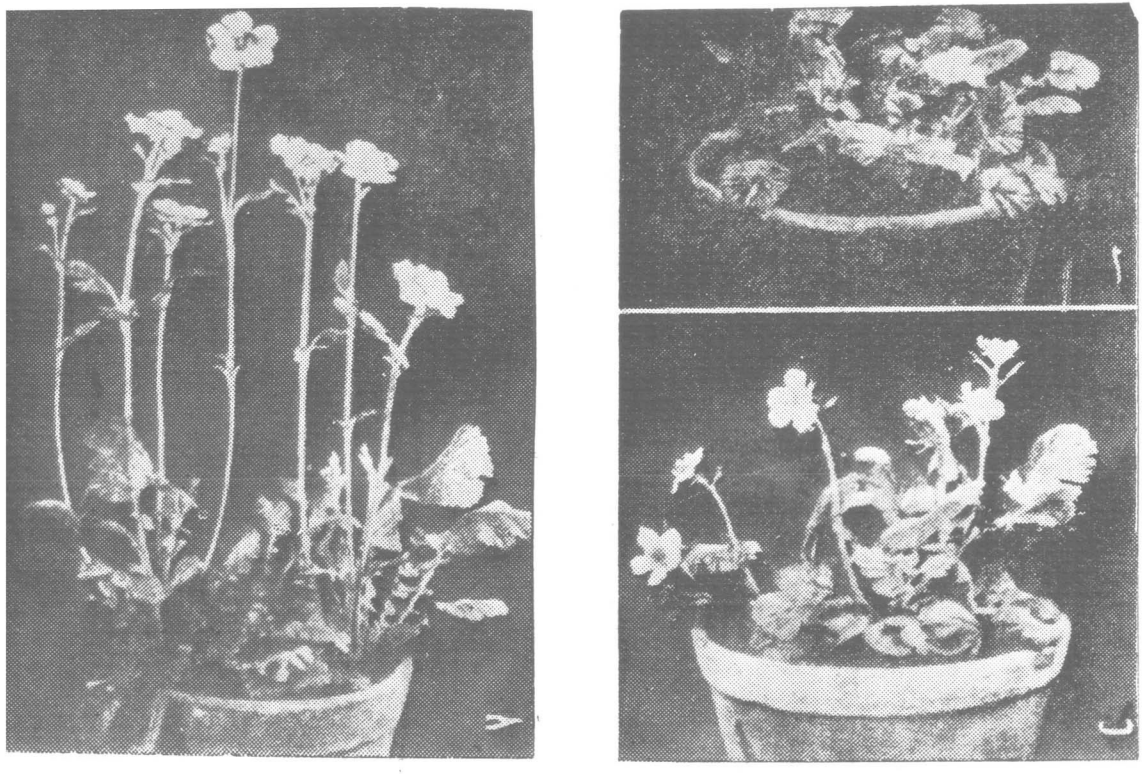
إنتاج الطفرات تجريبيا : أثبت هـ . ج . مولر منذ عام ١٩٢٧ أنه يمكن إنتاج الطفرات فى « الدروسوفيلا » فى مئات أضعاف المعدل العادى لظهورها فى الطبيعة ، وذلك بتعريض الغدد التناسلية لهذه الحشرة لأشعة X . وقد عمد مولر إلى اختيار طفرات مميتة مرتبطة بالجنس لإجراء دراسات خاصة عليها ، وذلك نظراً للسهولة التى يمكن بها تعرف تلك الطفرات . ومنذ ذلك الحين تمكن مولر وغيره من البحاث من إثبات قدرة أى إشعاع ذى طاقة عالية على إنتاج الطفرات . وفى عام ١٩٤٧ منح مولر جائزة نوبل فى الطب مكافأة له على أعماله هذه . ويتناسب معدل الطفرة الناتجة من استخدام أى نوع من أنواع الإشعاع تناسباً مباشراً مع كمية الجرعة المستخدمة ، ولكنه لا يعتمد على معدل سرعة التعرض للإشعاع . وقد استمر البحث عن كيمويات مسببة للطفرات لسنوات عديدة دون جدوى ، بيد أنه حدث خلال الحرب العالمية الثانية أن أثبتت شارلوت أورباخ أن غاز الخردل لا يقل تأثيره فى إحداث الطفرات عن تأثير الإشعاع . وقد أمكن عقب ذلك اكتشاف النشاط المنتج للطفرات فى مواد عظيمة التباين كاليوريثان والفورمالدهايد والبيروكسيدات وكلوريد المغنسيوم وكلوريد الألومنيوم والبيورينات والبيريميدينات . وقد تتسع هذه القائمة يوماً ما فتضم مواد لا حصر لها .

وعندما نشرت بحوث مولر لأول مرة كان من الطبيعى أن يبرز السؤال التالى : هل تعد الأشعة الكونية أو أنواع أخرى من الإشعاع الطبيعى مسئولة عن ظهور الطفرات فى الطبيعة ؟ وقد قدم لنا توريل الدليل على أن معدل الطفرة أعلى فى مناطق الألب منه فى الأراضى الواطئة ، وكان من رأيه أن هذا قد يكون سببه الأشعة فوق البنفسجية الآتية من الشمس . ومن المعروف أن هذه الأشعة أشد وأقوى فى المناطق المرتفعة . على أنه من المحتمل أيضاً أن التباين العظيم فى نباتات الألب قد جاء نتيجة لانتخاب طافرات مختلفة توجد فى مناطق منعزلة دون ما حاجة إلى معدل عال للطفرة . وقد قام بابكوك بتربية « الدروسوفيلا » فى مناطق تمتاز بإشعاع طبيعى عال ، وأخرى كان الإشعاع الطبيعى فيها ضعيفاً ، ولكنه لم يلحظ اختلافات واضحة بين معدل الطفرة فى الحالتين . ولذلك فلا بد لنا أن نسلم بأن دراسات الطفرة التجريبية لم تؤد بعد إلى تفهم الطفرات التى توجد فى الطبيعة . وقد تكون المواد الكيموية المولدة للطفرات ذات أهمية عظمى فى هذا الصدد .

النويعيات الجغرافية والتطور الداروينى الجديد

من الأمور الهامة فيما يختص بالأنواع الطبيعية للكائنات أن الطرز المختلفة للتباين التى توجد داخل النوع الواحد لا تكون موزعة بالتساوى على مدى النوع كله ، وإنما تبين الجماعات المحلية — التى تكون عادة على درجة أو أخرى من الانعزال عن جيرانها — عن أنماط ممزة للصفات القابلة للتغير فى النوع الذى تنتمى إليه ، وتكون نتيجة ذلك أنها يمكن أن تعتبر نويعات . وهى تكون خصبة فى التهجين . ونحن نجد عادة مراحل متوسطة بين النويعات المتجاورة حيثما تلاقت مناطقها . بيد أن النويعات العديدة التابعة للنوع الواحد يقطن كل منها عادة منطقة خاصة به يستوطن معظم أجزائها . والأنواع التى تربطها قرابة وثيقة قد تقطن نفس المنطقة ، أما النويعات فيحل بعضها محل بعض جغرافياً . وتعرف كل السلسلة من النويعات الجغرافية التابعة لأى نوع باسم «راسنكرايس» (وهى كلمة ألمانية معناها مجموعة أو دائرة من السلالات) .

وأينما كانت النويعات موزعة فوق منطقة تبين عن تغير تدريجى فى صفاتها الطبيعية . كمتوسط درجة الحرارة السنوى مثلا ، فإن بعض خصائص النويعات قمينة أن تبين هى الأخرى عن تغير تدريجى . ومثل هذه السلاسل أو المجموعات تعرف « بالكلاينات » أو التدرجات . ولا يكاد يكون هناك مجال للشك فى أن مثل هذه الصفات التى تتغير بالتدريج مع تغير تدريجى فى المناخ أو فى طبيعة الأرض لا بد أن تكون ذات طبيعة تكيفية بالنسبة للنويعات المعنية . وقد وجد إلياتوف — على سبيل المثال — أن متوسط حجم النحل يزداد باطراد من جنوب إلى شمال أوروبا ، فى حين يقل طول الأرجل واللسان فيها على امتداد نفس التدرج أو الكلاين . كذلك أثبت تيوريسون أن النباتات تبين عادة عن مجموعات معينة من الخصائص تبعاً لطراز البيئة التى تعيش فيها . ففى « البرميولا » أو زهر الربيع مثلا توجد طرز بيئية مكيفة لبيئات الألب ، وطرز بيئية غيرها مكيفة لأراضى المروج ، كما توجد طرز بيئية أخرى لكل طرز البيئة التى يمكن أن يعيش فيها النبات فى الطبيعة (شكل ٧٥) . وفى هذه الحالة أيضاً لا يمكن للمرء أن يشك فى القيمة التكيفية لمجموعة الصفات التى توجد دائماً فى النباتات التى تعيش فى طراز خاص من البيئة . وحيثما كونت مثل هذه الطرز البيئية تدرجات فهى تنطبق على النويعات . وفى بعض الأحيان يكون من الممكن تلخيص العوامل التى تؤدى إلى تكوين مثل هذه التدرجات فى قواعد موجزة . فالقاعدة التى وضعها برجمان مثلا تقول إنه فى النوع أو الجنس المعين يكون متوسط حجم الجسم فى الجماعات التى تقطن المناطق الشمالية أكبر منه فى الجماعات التى تقطن المناطق الجنوبية . والمعتقد أن هذا راجع إلى أن الجسم الكبير الحجم تكون مساحة سطحه بالنسبة لوحدة الكتلة فيه أصغر مما هى فى الجسم الصغير الحجم . والامتثال لهذه القاعدة يساعد النوع على الحفاظ على الحرارة فى الأفراد التى تقطن المناطق الشمالية والتخلص منها فى الأفراد التى تقطن المناطق الجنوبية . وتعتبر القاعدة التى وضعها ألن نتيجة مترتبة على القاعدة الأولى



(شكل ٧٥) طرز بيئية لنبات « جيام مونتانم » جلبت من مناطق متباينة الارتفاع فى التيرول . (أ) من منطقة ارتفاعها ٢٨٠٠ متر ، (ب) من منطقة ارتفاعها ٢٤٠٠ متر ، (حـ) من منطقة ارتفاعها ٢٠٠٠ متر (عن : فون فيتشتاين من جولشميدت ١٩٤٠)

التى وضعها برجمان ؛ وتقول قاعدة ألن إن الأطراف (الأرجل والذيول) تميل إلى أن تكون أصغر فى المناطق الشمالية منها فى المناطق الجنوبية . ويفسر هذا أيضاً على أساس الحد من السطوح المشعة من الجسم (فى المناطق الشمالية) أو اتساع تلك السطوح (فى المناطق الجنوبية) . وقد عمد شولاندر مؤخراً إلى تفسير التكيف على أساس يختلف عن هذا تمام الاختلاف . فالثدييات القطبية لها عازلات فعالة من الفراء . كما أن للدورة الدموية فيها القدرة على التحكم فيما يفقده الجسم من حرارة، وهذا يمكنها من الاحتفاظ بدرجة حرارة أجسامها فى وجه البرد القارس، مستعينة فى ذلك بأيضها الأساسى فقط . أما الأطراف . وهى لا تتمتع بنفس القدر من الحماية . فهى مهيأة فسيولوجياً لأداء وظائفها حتى فى حالة ما إذا انخفضت درجة حرارتها إلى حد بعيد . ويعتقد شولاندر أن هذه الملاحظات تمحض قاعدتى برجمان وألن ؛ بيد أن عدد الحالات التى أجرى تحليلها . والتى يبدو أن قاعدتى برجمان وألن تنطبقان عليها ، كبير جداً ، كما أن تفسير تلك الحالات على أى وجه آخر أمر بالغ الصعوبة . وقد حدا هذا بعلماء الحيوان عامة إلى عدم الاقتناع بآراء شولاندر . ومن المحتمل أن التكيفات الفسيولوجية ذات أهمية قصوى ، إلا أنه فى ظل ظروف التنافس الشديد تكون أى ميزة إضافية بسيطة يحرزها الكائن عن طريق الاختلاف فى الحجم تبعاً لهاتين القاعدتين كافية لأن تضفى على الجماعات التى تمتلك لها ميزة انتخابية . وتقول قاعدة جولجر إن الحيوانات التى تعيش فى المناطق الباردة الجافة تميل إلى أن تكون أنصل لوناً من تلك التى تقطن المناطق الحارة الرطبة . وهناك استثناءات لهذه القواعد . بيد أنها قواعد صحيحة راسخة إلى درجة عظيمة .

وليس من المحتم أن توجد النويعات فى تدرجات . أى إنه إذا كانت هناك سلسلة من النويعات . ويمكن أن نشير إليها بالرموز أ . ب . حـ . د . هـ ، كانت توجد فى هذا الترتيب على المدى الجغرافى للنوع . فإن النويع أ قد يكون أقرب شبهاً بالنوع ب من حيث الحجم ؛ فى حين أنه يكون أقرب

شبهاً بالنويع د من حيث اللون ، وهو قد يكون قريب الشبه بالنويع ح من حيث صفة ثالثة ، وهكذا دواليك . وهناك حالات كثيرة لا يمكن فيها تحديد النويعات إلا عن طريق التحليلات الإحصائية لعدة صفات متباينة فى الجماعات المختلفة للنوع . فنوعيات رنجة بحر الشمال مثلا أمكن تحديدها عن طريق دراسات إحصائية لصفات مختلفة كعدد الفقرات ، وعدد الحراشيف فى الخط الجانبى ، وعدد صفوف الحراشيف الموجودة فوق الخط الجانبى وتحته ، وغير هذه من الصفات القابلة للتغير . وتدل الإحصاءات الناتجة على أن المعدلات والانحرافات العيارية لكل سرب تكون نموذجية وتختلف عن تلك التى لكل من الأسراب الأخرى ، ونتيجة ذلك أنه يصبح فى الإمكان اعتبارها نويعات مميزة .

وكان داروين قد تعرض للنويعات بصفتها « أنواعاً ابتدائية فى دور التكوين تتحول فى النهاية إلى أنواع مميزة بوضوح . . . وذلك عن طريق الانتخاب الطبيعى » . وكما سبق أن ذكرنا كان داروين يعلم أن أضعف نقطة فى نظريته هى الافتقار إلى معلومات عن الوراثة . والمدرسة السائدة فى التفكير التطورى اليوم تقوم على المبادئ الداروينية ، وهى إفراط الطبيعة أو تبذيرها فى إنتاج أعداد ضخمة من الأفراد ، والتباين ، والانتخاب الطبيعى ، على أنه يضاف إلى هذه المبادئ تفسير التباين على ضوء نظرية الجينة ، ودراسة الجماعات والتغيرات فى معدل وجود الجينات بالوسائل الإحصائية التى لم تكن متوافرة فى عهد داروين ، مثلها فى ذلك مثل علم الوراثة . وتعرف هذه المدرسة لذلك باسم المدرسة الداروينية الجديدة ، ومن أعلامها نفر من أبرز الباحثين فى التطور اليوم من أمثال سيوال رايت و ث . دوبزانسكى و ج . ل . ستيبنز وجوليان هكسلى .

ويرى أصحاب الداروينية الجديدة إذن أن النويعات هى أنواع فى دور التكوين ، على الأقل من الناحية الاحتمالية . ويتميز كل نويع من نويعات نوع معين بمجموعة معينة من الخصائص التى تحددها جينات ، وهـذه الجينات مشتقة عن طريق الطفرة من سلف كان أصلا أكثر تجانساً . والجينات التى يمتلكها أى نويع من النويعات ليست وقفاً عليه وحده وإنما

توجد بنسب متباينة فى نويعات مختلفة . والشىء الذى ينفرد به كل نويع هو وجود مجموعات جينية معينة وليس وجود جينات مفردة خاصة . ومثل هذه المجموعات الجينية هى المواد التى يعمل فيها الانتخاب الطبيعى أثره . ففى داخل مثل هذه النويعات تستمر الطفرات فى الحدوث بطريقة عشوائية مما ينتج عنه ظهور بدائل مختلفة فى النويعات المتباينة . وتكون النويعات عادة منعزلة بعضها عن بعض انعزالا جغرافياً على الأقل بصفة جزئية . وقد تنشأ ضروب أخرى من الانعزال (سوف نتعرض لها فيما بعد) كالانعزال الفسيولوجى والانعزال البيئى مثلا . والطفرات الجديدة التى تنشأ فى مثل هذه النويعات المنعزلة لا يمكن أن تنتشر منها إلى النوع كله . وهكذا قد يحدث — عن طريق التراكم التدريجى للطفرات — أن تتحول مثل هذه النويعات المنعزلة إلى « أنواع مميزة بوضوح » . وتتباين الطفرات إلى حد بعيد فتتراوح بين العيوب أو الشوائب البينة كالعوامل المميتة أو المقعدة . وبين الآثار الهينة كالاختلاف فى اللون أو فى نسب أجزاء الجسم ، وبين آثار بالغة البساطة لا يمكن التحقق من وجودها إلا بالاستعانة بطرق خاصة . ويفضل أصحاب المدرسة الداروينية الجديدة اعتبار أن هذه الطفرات الأخيرة هى صاحبة الأثر الفعال لعدة أسباب . فأولا : من الواضح أن معظم الطفرات الكبيرة هى فى الواقع عبارة عن شواذ يتم التخلص منها عن طريق الانتخاب الطبيعى . وقد يكون هذا راجعاً إلى أن الطفرات الكبيرة المفيدة للنوع — والتى لا بد أن يكون ظهورها قد تكرر عدة مرات فى الماضى نظراً لارتفاع معدل حدوث الطفرات الطبيعية — قد ضمنت فى الطراز الجينى الطبيعى للنوع . ثانياً : أنه من المتفق عليه اليوم بصفة عامة — على الرغم من أن هذا لم يثبت بشكل قاطع — أنه أيسر للنوع أن يضمن طرازه الجينى سلسلة من الطفرات الصغيرة من أن يضمنه طفرة واحدة معادلة لسلسلة الطفرات الصغيرة مجتمعة . على أن العامل الذى هو أهم من هذا وذاك هو أن النويعات والأنواع الوثيقة القرابة يختلف بعضها عن بعض عادة فى سلسلة من الصفات الكمية كالحجم

ونسب الأعضاء وشدة اللون أو مقدار اتساع مساحة تحمل صبغاً . وكما ذكرنا سلفاً تورث مثل هذه الصفات عادة على أساس أعداد كبيرة من الجينات التى يكون لكل جينة مفردة منها أثر صغير خاص بها .

وهذه النظرية معقولة فى جميع تفاصيلها . ومن مزاياها أنها تتضمن الجانب الأكبر من الداروينية التقليدية مع بعض الاتجاهات الرئيسية فى البحوث الحديثة لعلم الوراثة . وهى مدعمة بقدر هائل من البيانات التجريبية . وليس من الغريب إذن أن تحوز هذه النظرية قبولا عاماً تقريباً . على أن هناك احتمالا آخر ، وهذا الاحتمال قائم أيضاً على البحوث الحديثة فى علم الوراثة وسنتعرض له فى الفصل القادم .

المراجع :

Babcock, E.B., 1947. "The Genus Crepis," Part 1, *Univ. Calif. Publs. Botany,* 21, 1-199. This paper summarizes an extraordinarily comprehensive study of one genus, with the neo-Darwinian theory providing the direction. (Turesson.)

Blum, H.F., 1955. "Time's Arrow and Evolution," 2nd Ed., Princeton University Press. The application of the laws of thermodynamics to mutation and evolution is here explored.

Clausen, Jens, 1951. "Stages in the Evolution of Plant Species," Cornell University Press, Ithaca, N.Y. A brilliant exposition of evolution in several genera of plants, from a neo-Darwinian viewpoint. (Baur.)

Dobzhansky, Th., 1951. "Genetics and the Origin of Species," 3rd Ed., Columbia University Press, New York, N.Y. A very readable book which is the cornerstone of the neo-Darwinian theory. (Auerbach, Demerec, Dice, Dubinin, Ives, Spencer, Stern, Tschetverikoff.)

Dodson, Edward O., 1956. "Genetics : the Modern Science of Heredity," W.B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. If you have enjoyed your evolution book, you might like this one too.

Morgan, Thomas Hunt, 1928. "The Theory of the Gene," 2nd Ed., Yale University Press, New Haven, Conn. A classic of modern biology. (Belling.)

Stadler, L.J., 1954. "The Gene", *Science,* 120, 811-819. A very penetrating study of the theory of the gene by one of its major architects.

الفصل الرابع عشر

الطفرات الكروموسومية

كان من أهم الانتصارات التى أحرزها علم الوراثة التقليدى هو التوصل إلى إثبات أن كل جينة يمكن إرجاعها إلى مكان أو موضع محدد من الكروموسوم الذى تنتمى إليه . وذلك عن طريق اختبارات العبور . وكان للعالم الأمريكى ت . هـ . مورجان ومعاونوه أعظم الفضل فى إحراز هذا النصر . فإذا زوجت إحدى إناث الدروسوفيلا من الطراز البرى الذكر أصفر الجسم أبيض العينين فإن من المحتم أن إناث جيل الأبناء الأول (ب١) ستكون كلها متباينة الازدواج ، وتكون الجينتان السائدتان فى كل منهما محمولتين على كروموسوم X المستمد من الأم . وتكون الجينتان المتنحيتان محمولتين على كروموسوم X المستمد من الأب . وإذا لم يحدث أى عبور ، فإن إعادة تهجين إناث جيل الأبناء الأول (ب١) مع ذكور من الطراز المتنحى (أصفر الجسم أبيض العينين) يجب أن يؤدى إلى أن تكون أفراد الجيل الناتج عن هذا التهجين مماثلة لطراز الأب أو لطراز الأم . على أن الذى يحدث فعلا هو أن هذين الطرازين (رمادى الجسم أحمر العينين وأصفر الجسم أبيض العينين) يكونان ٩٨,٥٪ من مجموع النتاج . أما بقية الزباب وهى تكون ١,٥٪ من النتاج فهى تكون رمادية الجسم ولكنها بيضاء العينين ، أو صفراء الجسم . ولكنها حمراء العينين .

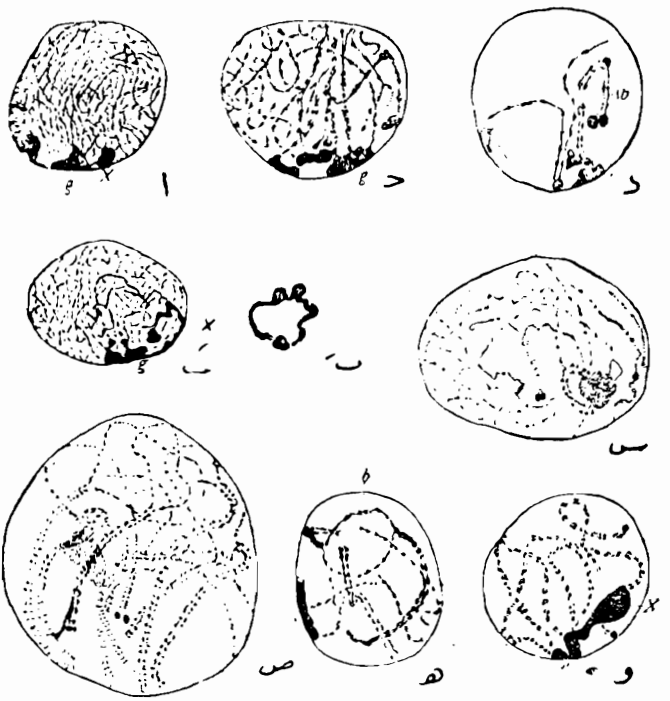
التمايز الطولى للكروموسومات

العبور : لا يمكننا أن نعلل ظهور مثل هذه الطرز الشاذة إلا على أساس تبادل الجينات بين كروموسومى X الموجودين فى الأنثى . ويكون معدل

حدوث التبادل مميزاً لأى زوجين من أزواج الجينات التى يمكن أن تدرس ، كما أن معدل حدوث التبادل يكون متماثلا فى عمليات التهجين المتبادل . فإذا كان التهجين يتضمن صفتى صفرة الجسم والجناح الأبتر (طفرة فى الجناح) فإن الطرز الشاذة تكون ٢٠٪ من الجيل الناتج من التهجين العكسى (مع الطراز المتنحى) . وإذا تناول الاختبار صفات بياض الجسم والجناح الأبتر فإن الطرز الشاذة تكون ١٨,٥٪ من النتاج . وتهيىء هذه البيانات الأساس الذى يقوم عليه رسم خرائط لتبيان المواضع النسبية للجينات فى الكروموسوم ، هذا مع افتراض أن معدل حدوث العبور يتناسب مع المسافة بين الجينات . فالجينتان البيضاء والصفراء مثلا اللتان تبينان عن ١,٥٪ فقط من العبور لا بد أنهما تقعان فى الكروموسوم إحداهما قريبة من الأخرى إلى حد كبير . أما الجينة البيضاء وجينة الجناح الأبتر فإن المسافة التى تفصل بينهما لا بد أنها تزيد على المسافة التى تفصل بين الجينة البيضاء والجينة الصفراء اثنتى عشرة مرة . وقد مكنتنا التجارب المماثلة التى أجريت على العبور بين ثلاثة أزواج من الجينات من رسم خرائط للكروموسومات الخاصة بالنباتات والحيوانات المدروسة دراسة جيدة من الناحية الوراثية . وهذه التجارب لا تدع مجالا للشك فى أن الكروموسومات متمايزة تمايزاً طولياً .

نوعية الاعتناق : هناك أيضاً أدلة مستمدة من علم الخلية على وجود التمايز الطولى للكروموسومات . فاعتناق الكروموسومين المتناظرين يكون محدداً ، ليس بالنسبة للكروموسومين بكاملهما فقط ، وإنما هو محدد أيضاً بالنسبة للكروميرات ، وهى أصغر ما يمكن رؤيته من مكونات كروموسومات الطور القشرى (وهو الطور الذى تكون فيه الكروموسومات بالغة الاستطالة استعداداً لطور الاعتناق) (شكل ٧٦) . وكلما كان فى الإمكان تعرف كروميرات مفردة على أساس التباين فى الحجم أو الشكل فإنه يثبت دائماً أن الاعتناق لا بد أن يتم بين كروميرات متشابهة ، وأنه لا يحدث أبداً بين كروميرات متباينة . وإذا حدث أن فقدت مجموعة من الكروميرات من

كروموسوم واحد من زوج من الكروموسومات فإنه يحدث عند الاعتناق أن تكون الكروموميرات المقابلة لها على الكروموسوم الآخر نتوءاً لا مقابل له على الكروموسوم الأول . وتعمل تغيرات بينة أخرى فى الكروموسومات

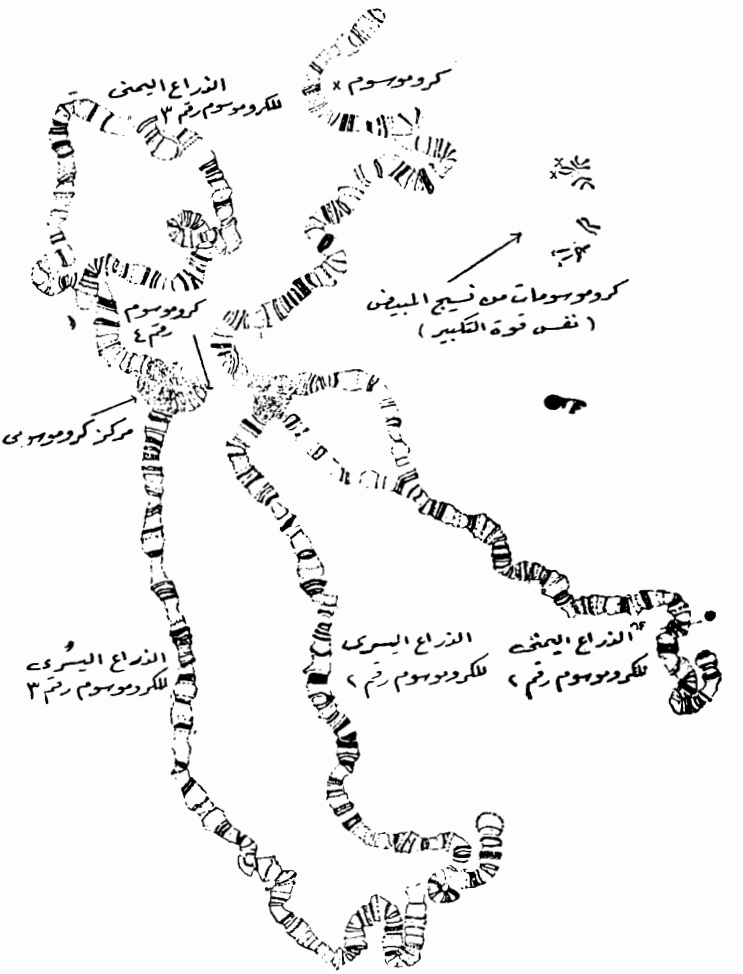


(شكل ٧٦) المرحلة التحضيرية للانقسام الاختزالى الأول فى حشرات النطاط ، وهو يبين النمط المنتظم للكروموميرات ، ونوعية الاعتناق . (عن : ويلسون ١٩٢٥) .

سنعالجها فيما بعد على إنتاج تغيرات فى السلوك الاعتناقى للكروموسومات ومثل هذه التغيرات لا يمكن تفسيرها إلا على أساس المبدأ القائل بأن الاعتناق محدد بالنسبة لكل نقطة على طول الكروموسوم .

كروموسومات الغدة اللعابية : تستمد أقوى أدلة علم الخلية التى تبرهن على التمايز الطولى للكروموسومات من دراسة كروموسومات الغدد اللعابية فى الحشرات ثنائية الأجنحة، وخاصة فى حشرة « الدروسوفيلا » التى

قتلت فيها هذه الكروموسومات تمحيصاً . وهذه الكروموسومات كروموسومات عملاقة (شكل ٧٧) يصل طول الواحد منها إلى نصف المليمتر ، حتى إنه يمكن رؤيتها بالعين المجردة لولا أنها شفافة . وتوجد هذه الكروموسومات فى أزواج وثيقة الاعتناق ، ويبدو أن ضخامة حجمها ترجع إلى اختلاف فى الترتيب على مستوى الجزئيات عما هو سائد فى الكروموسومات العادية . وتظهر هذه الكروموسومات مخططة بخطوط مستعرضة، ويكون ترتيب هذه



(شكل ٧٧) كروموسومات الغدة اللعابية « للدروسوفيلا » . (عن : ألتنبرج ١٩٥٧) .

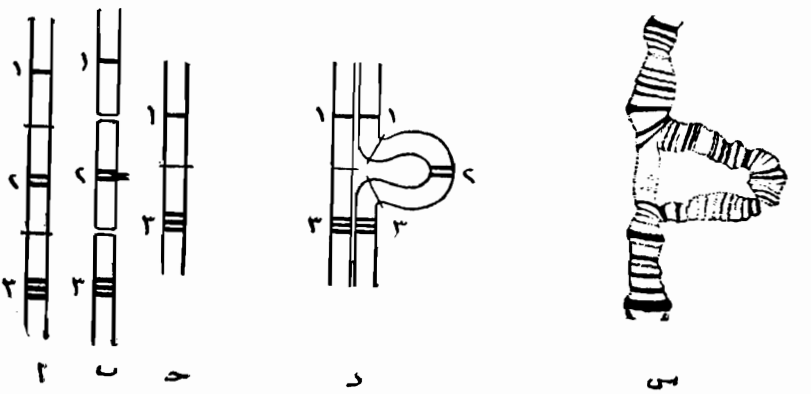
الخطوط وشكلها وكثافتها من كمال الانتظام لدرجة أنه أصبح فى الإمكان رسم خرائط دقيقة لكروموسومات الغدد اللعابية ، بل إنه من الممكن التعرف على قطع صغيرة منها وذلك بالرجوع إلى خريطة نموذجية .

التغيرات البنائية فى الكروموسومات

تقودنا المعلومات السابق ذكرها إلى استنتاج أنه يوجد وراء المظهر المتجانس الذى تبين عنه الكروموسومات عادة تمايز فيزيائى كيميائى يمكن أن نشير إليه باسم « بنيان الكروموسومات » . وعندما نتوصل إلى الكشف عن البنيان النموذجى لكروموسوم من الكروموسومات فالراجح أنه يكون فى إمكاننا إعادة تغيير ترتيب ذلك البنيان بطرق مختلفة . وهناك أربعة طرز معروفة لتغيير ترتيب الكروموسومات . « فالحذف » أو « النقص » يعنى فقدان قطعة من كروموسوم (شكل ٧٨) . ومثل هذا الفقدان يمكن إحداثه تجريبياً باستخدام الإشعاعات ذات الطاقة العالية . وقد يكون حدوثه فى الطبيعة راجعاً إلى نفس هذا العامل أيضاً . وعند مرحلة الاعتناق فى كائن متباين الازدواج بالنسبة لحالة « نقص » كهذه ، فإن ذلك الجزء من الكروموسوم العادى الذى لا نظير له فى الكروموسوم الناقص يبرز إلى الخارج فى شكل عروة . فى حين تعتنق النقط المتقابلة التى توجد فى كل من الكروموسومين بعضها ببعض بالطريقة العادية .

وهناك حالة مضادة تماماً للحذف أو النقص وهى تعرف « بالتضاعف » ، وفيها يتكرر وجود جزء معين فى أحد الكروموسومات . وفى كائن متباين الازدواج بالنسبة لظاهرة التضاعف أو التكرار هذه ، يبدو الاعتناق شبيهاً جداً بالاعتناق فى حالة الكائن متباين الازدواج بالنسبة لظاهرة النقص . ويكون السبب فى ذلك هنا هو أن منطقة بعينها توجد منها واحدة فقط فى الكروموسوم العادى ، فى حين توجد منها اثنتان (أو أكثر) فى الكروموسوم الشاذ المقابل له . وفى كروموسومات الغدة اللعابية يسهل تمييز الاختلاف بين النقص والتضاعف عند الاعتناق . والمعتقد أن حدوث التضاعف يقوم

على أساس عبور غير متساو ، أى على عبور يحدث فيه انفصال الأجزاء المتبادلة بين الكروموسومين المتقابلين عند نقط مختلفة بعض الشىء . وهذا العبور غير المتكافىء ينتج عنه فى وقت واحد مشيجان فيهما تكرار ، ومشيجان آخران فيهما نقص أو حذف .

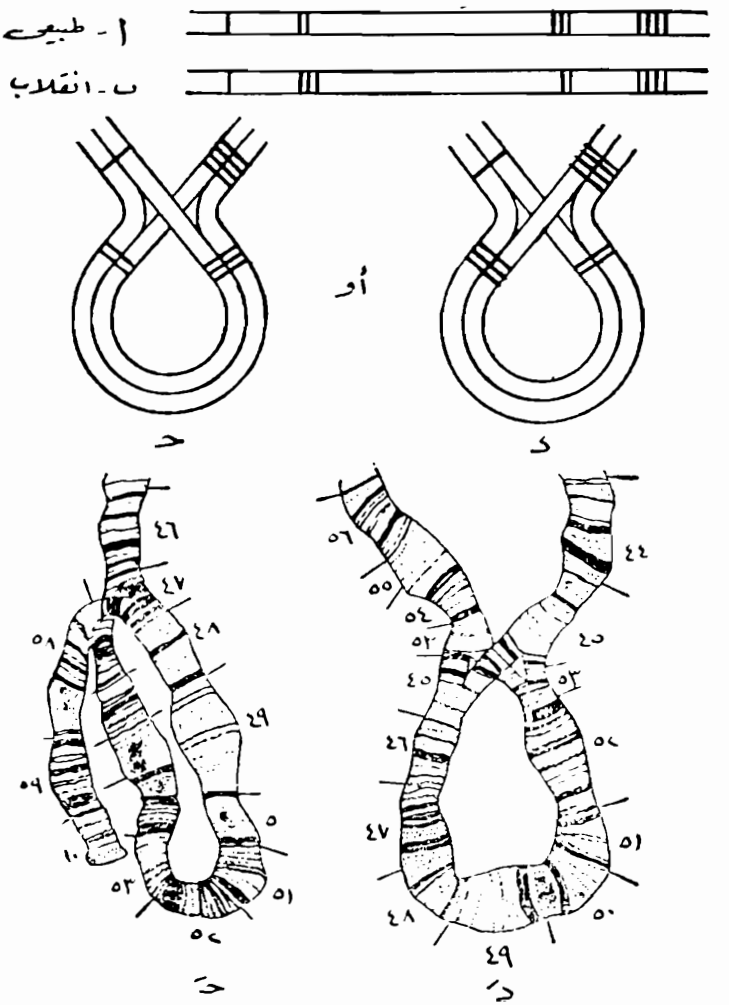


(شكل ٧٨) نقص متباين الازدواج فى كروموسومات الغدة اللعابية .
ا ـ د أشكال تخطيطية ، (س) العينة الفعلية . (عن : ألتنبرج ١٩٥٧)

و« الانقلاب » نوع ثالث من تغير ترتيب بنيان الكروموسومات وهو ببساطة عبارة عن انقلاب جزء من الكروموسوم . فالكروموسوم الذى يكون ترتيب الأجزاء فيه هكذا مثلا : ا ب ت ث ج ح خ د ذ ر ز قد ينقلب جزؤه الواقع بين ث و د وتكون نتيجة ذلك أن يصبح ترتيب أجزائه هكذا : ا ب ت د خ ح ج ث ذ ر ز . وعند ما يحدث الاعتناق فى لاقحة متباينة الازدواج تتعانق النقط الموجودة على كروموسوم منهما مع النقط المناظرة لها على الكروموسوم المقابل، وتكون النتيجة الحتمية لذلك أن يكون أحد الكروموسومين عروة ملتوية . أما الكروموسوم الآخر فإنه يمتد حول الأول دون التواء (شكل ٧٩) ولا ينتج الانقلاب إلا إذا انقطع الكروموسوم عند نقطتين ثم عاد الجزء المقطوع فالتأم ولكن فى وضع مقلوب . وتنتج هذه الانقلابات كثيراً فى التجارب التى تستخدم فيها

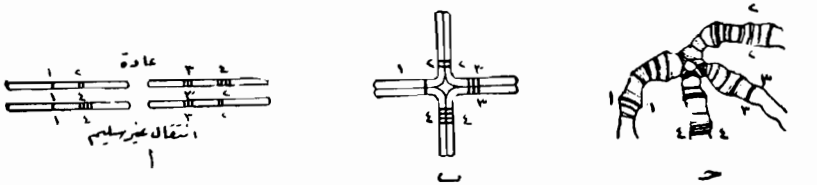
الإشعاعات . ويبدو من المحتمل أن الإشعاعات التى توجد فى الطبيعة تلعب دوراً فى إنتاج حالات الانقلاب التى تظهر طبيعياً . ويبدو على أية حال أن حالات الانقلاب شائعة الحدوث فى الطبيعة .

أما الطراز الرابع من التغيرات البنائية فى الكروموسومات فيعرف « بالانتقال غير السليم » . وهذا يعنى أن تنتقل قطعة من كروموسوم ما إلى



(شكل ٧٩) انقلاب متباين الازدواج فى كروموسومات الغدة اللعابية . ا ـ د : أشكال تخطيطية ، حـ ، د : الكروموسومات الفعلية . (عن : أشبرج ١٩٥٧) .

كروموسوم آخر غير مناظر له (شكل ٨٠) . وتكون هذه الانتقالات غير السليمة متعادلة فى الحالة النموذجية ، أى إنه يحدث تبادل للقطع بين كروموسومين غير متناظرين ، حتى إنه يمكننا أن نصف هذه الحالة بأنها حالة « عبور غير شرعى » . وفى حالات تباين الازدواج تحتفظ الأقسام المتبادلة بنوعيتها الاعتناقية الأصلية ، مما تكون نتيجته ارتباط جسمين مختلفين من الأجسام الرباعية .



(شكل ٨٠) حالة انتقال غير سليم متباين الازدواج . ا ، ب : أشكال تخطيطية ، حـ : الكروموسومات الفعلية . (عن : ألتنبرج ١٩٥٧)

الآثار التى يسببها اختلاف مواضع الجينات : قد يكون من المتوقع — طبقاً للنظرية الجينية التقليدية (انظر الفصل السابق) — أن هذه التغيرات فى البنيان الكروموسومى قد تؤدى إلى تغير فى علاقات الترابط، ولكنها لا يمكن أن تؤثر فى الطراز الظاهرى للفرد . بيد أنه توجد فى الواقع أمثلة كثيرة يسلك فيها كل طراز من طرز التغير البنائى للكروموسومات كما لو كان طفرة جينية ، أى إنها تنتج طرازاً ظاهرياً محدداً ، وتورث تبعاً للمبادئ العادية للوراثة المندلية . ويكون كثير منها مميتاً إذا ما كان متماثل الازدواج ، ولكن بعضها ليس كذلك . والواقع أن إمكان إثبات اختلاف الأنواع الوثيقة القرابة بعضها عن بعض فى بضعة تغيرات متماثلة الازدواج يثبت ضمناً أن هـذه التغيرات يمكن أن تلعب دوراً محدداً فى التطور . وقد يكون من التفسيرات الواضحة لأثر التغيرات البنائية فى إحداث الطفرات القول بأن العوامل التى تسبب التغير البنائى (كقطع الكروموسوم مثلا) هى نفسها تسبب أيضاً طفرة فى أقرب جينة إلى مكان القطع . ويتفق معظم الذين عملوا فى هذا المجال ، إن

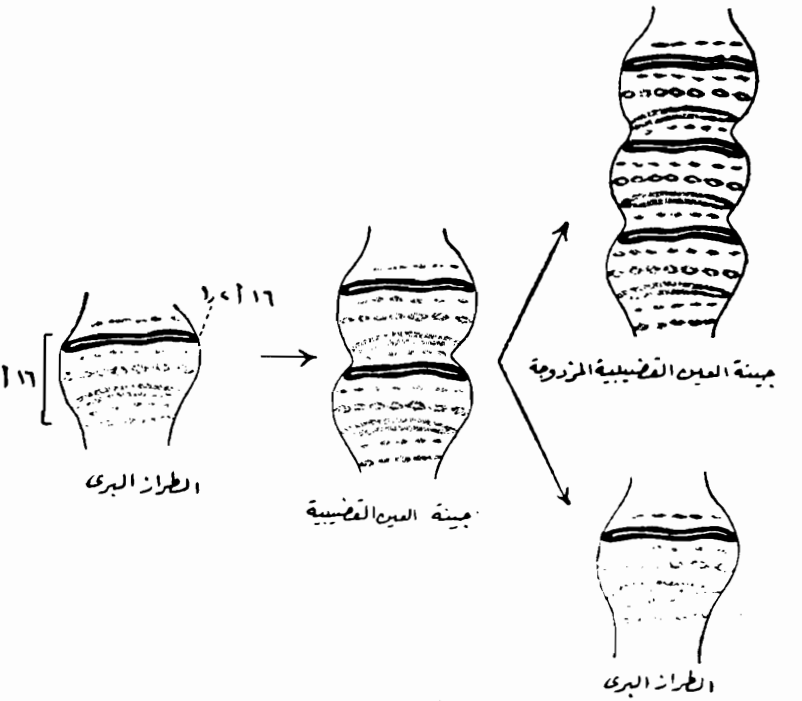
لم يكن جميعهم ، على أن أثر التغير البنائى للكروموسوم فى إحداث الطفرة لا يمكن تفسيره على هذا الأساس . على أن الدحض القاطع لذلك الرأى جاء على يدى دوبينين فى أثناء دراسته للانتقال غير السليم المتبادل بين الكروموسومين رقم ٢ ، ٣ فى الدروسوفيلا . فالكروموسوم الثالث الذى لم يعتره انتقال غير سليم يحمل الجينة المتنحية المسئولة عن صفة غزارة الشعر والتى إذا وجدت فى حالة متماثلة الازدواج تسببت فى ظهور كمية كبيرة من الشعر على جسم الحشرة . أما الكروموسوم الثالث الذى اعتراه انتقال غير سليم فإنه يحمل البديل العادى للجينة التى تتحكم فى صفة كثافة الشعر . وعندما أحدث التبادل بين هاتين الجينتين عن طريق عملية من عمليات العبور . أصبحت صفة كثافة الشعر سائدة على الصفة العادية . ولما كان العبور ليس له مثل هذا الأثر فى غياب الانتقال غير السليم . فلا بد إذن من أن تغير السيادة هو نتيجة بسيطة لتغير موضع الجينة بالنسبة لجاراتها من جينات أخرى . وجينة كثافة الشعر تكون فى الكروموسوم العادى متنحية . أما جينة كثافة الشعر فى كروموسوم تعرض لانتقال غير سليم فهى سائدة . ونظراً لأن تغيير ترتيب الجينات فى الكروموسوم يبدو أن له أثراً فى إحداث الطفرة مستقلا عن الجينات . فإن مثل هذه الطفرات الكروموسومية يطلق عليها اسم « الآثار التى يسببها تغير مواضع الجينات » .

« جينة » العين القضيبية : كانت طفرة العين القضيبية فى الدروسوفيلا أول ما أجريت عليه التحليلات القائمة على أساس الأثر الذى يحدثه تغير مواضع الجينات . فالعيون تكون فى الذباب العادى بيضية الشكل . أما وجود جينة العين القضيبية فيتسبب فى ظهور عدد من العوينات أقل من العدد العادى ، وبذلك تكون العينان أضيق من تلك التى توجد فى الذباب العادى . وقد أثبت زيلنى أنه فى سلالات ذباب الدروسوفيلا المتماثلة الازدواج بالنسبة للعين القضيبية تطفر ذبابة واحدة من بين ١٥٠٠ ذبابة إن الحالة الأكثر تطرفاً والمعروفة باسم القضيبية المزدوجة . فى حين يطفر عدد مساو لهذا من الذباب

عائداً إلى الطراز البرى (أى العادى) . وبإجراء تجارب تتناول عبوراً بين جينات أخرى قريبة من جينة العين القضيبية أثبت ستورتفانت ومورجان أن هاتين الطفرتين اللتين تحدثان فى نفس الوقت إلى الحالة القضيبية المزدوجة وإلى الحالة العادية تقومان على أساس عبور غير متكافىء . فبينما ينبغى أن يحتوى كل كروموسوم فى ذلك الزوج من الكروموسومات على جينة العين القضيبية، نجد أنه بعد حدوث العبور غير المتكافىء يحتوى أحد الكروموسومين على جينتين من جينات العين القضيبية. أما الكروموسوم الآخر فلا يحتوى على أى منها . واللقائح التى حصلت على الكروموسوم الخالى من جينة العين القضيبية نمت إلى ذباب عادى من الطراز البرى ، بينما بانت تلك التى حصلت على الكروموسوم المحتوى على جينتين من جينات العين القضيبية عن الطراز الظاهرى المعروف بالحالة القضيبية المزدوجة . فكان من الواضح إذن أن وجود جينتين من جينات العين القضيبية على كروموسوم واحد يتسبب فى ظهور طراز ظاهرى يختلف عن ذلك الذى ينتج عن وجود جينتين من تلك الجينات تكون كل منهما موجودة على كروموسوم واحد من زوج من الكروموسومات (حالة العين القضيبية المزدوجة وحالة العين القضيبية على الترتيب) . وقد كان ستورتفانت ومورجان هما اللذان أدخلا اصطلاح « أثر تغير مواضع الجينات » لتفسير هذه الظاهرة غير المتوقعة .

ولم يمكن استكمال تحليل « جينة » العين القضيبية إلا بعد إدخال طرق دراسة كروموسومات الغدد اللعابية . وقد اتضح أنه توجد — فى تلك المنطقة من كروموسوم X التى أثبتت اختبارات العبور احتواءها على هذه الجينة — مجموعة من حوالى ستة من الأشرطة ، لا توجد إلا مرة واحدة فى ذباب الطراز البرى ، ولكنها توجد مرتين وثلاث مرات فى ذباب طراز حالة العين القضيبية وطراز حالة العين القضيبية المزدوجة على الترتيب (شكل ٨١) . ويبدو إذن أن جينة العين القضيبية هى فى الواقع تضاعف أو تكرار لقطعة صغيرة من كروموسوم X . وإذا حدث عبور غير متكافىء فى ذبابة مماثلة

الازدواج بالنسبة لهذا التضاعف أو التكرار فسيكون أحد الكروموسومين الناتجين محتوياً على تلك القطعة مرة واحدة فقط ؛ أما الكروموسوم الآخر فيحتوى على تلك القطعة ثلاث مرات . ويصبح البديل العادى لحالة العين القضيبية هو الكروموسوم غير المتحور .



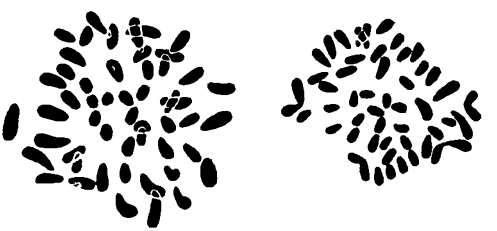
(شكل ٨١) « جينة » العين القضيبية فى كروموسومات الغدة اللعابية « للدروسوفيلا » .
(عن : بريدجز وساتون من هوايت ١٩٥٤)

التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات التى تسبب تمايز الأنواع

لقد ناقشنا حتى الآن أثرين من آثار مواضع الجينات ؛ أحدهما ناتج عن انتقال غير سليم . أما الآخر فناتج عن تضاعف أو تكرار . وكلا الطرازين يلعب دوراً فى التطور . فالمورفولوجية والسلوك الاعتناق لكروموسومات أنواع عديدة من الكائنات توحى بأن التضاعف قد يكون موجوداً ،

ويعتبر بعض البحاث أن التضاعف هو المصدر المحتمل للجينات «الجديدة» ، إذ يرون أن الجينات المضاعفة قد تصبح مختلفة تمام الاختلاف عن الجينات الأصلية ، وذلك عن طريق طفرات متكررة . والدليل على هذا موجود فى شيوع وانتشار ما يعرف «بالبدائل الكاذبة» وهى عبارة عن جينات ذات آثار متشابهة جداً وتقع فى الكروموسوم على تقارب شديد لدرجة أنها يندر أن ينفصل بعضها عن بعض فى عمليات العبور . ولا شك أن إمكان نشوء جينات جديدة بهذه الطريقة محتمل ، على أن هناك بعض الصعوبات التى تقف فى وجه هذا الاحتمال ، فليست هناك أمثلة معروفة عن بدائل كاذبة شديدة التباين . ويعتبر بعض علماء الوراثة البدائل الكاذبة مجرد أدلة على أن المناطق المحدودة من الكروموسومات تكون مختصة بوظائف موحدة .

ومن المؤكد أن الانتقالات غير السليمة تلعب دوراً فى إحداث تغيرات فى عدد الكروموسومات . فعلى سبيل المثال قام ماكينو بدراسة كروموسومات أسماك اللوتش اليابانية (وهى أسماك عظمية من فصيلة كوبيتيدى) من نوعى « مسجورنس أنجويلليكوداتس » و « بارباتيولا أورياس » . وهذان النوعان لهما ٢٦ ، ٢٤ زوجاً من الكروموسومات على الترتيب ، وهذه الكروموسومات معظمها عصوى الشكل (شكل ٨٢) . بيد أن زوجين من أزواج الكروموسومات فى نوع « بارباتيولا أورياس » يتخذان شكل حرف V ، مما دفع ماكينو إلى الاستنتاج الذى لا محيص عنه ألا وهو أن اختزال عدد كروموسومات هذا النوع قد تم عن طريق انتقالات غير سليمة عملت على توحيد أزواج من الكروموسومات كانت أصلا مستقلة مميزة . وكذلك يوجد فى جنس



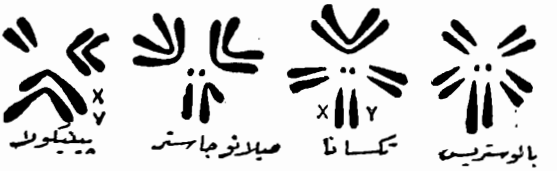
(شكل ٨٢) كروموسومات « مسجورنس أنجويلليكوداتس » و « بارباتيولا أورياس » . لاحظ زوجى الكروموسومات اللذين يتخذان شكل حرف V فى الحالة الثانية . (عن : ماكينو ١٩٤١) .

دروسوفيلا ست أذرع كروموسومية أساسية ، وترابط هذه الأذرع بطرق متباينة فى الأنواع المختلفة من هذا الجنس لتنتج عنها أعداد نصفية تتراوح بين ٣، ٦ (شكل ٨٣) . ففى « دروسوفيلا ميلانوجاستر » يتكون كروموسوم X والكروموسوم الرابع من ذراع واحدة ، بينما يتكون كل من الكروموسومين الثانى والثالث من ذراعين لكل منهما . أما فى « دروسوفيلا بالوستريس » فهناك ستة أزواج من الكروموسومات يتركب كل منها من ذراع واحدة فقط . « ولدروسوفيلا تكسانا » خمسة أزواج من الكروموسومات . أربع منها لها ذراع واحدة وواحد له ذراعان . وهناك أخيراً « دروسوفيلا بينيكولا » ولها فقط ثلاثة أزواج من الكروموسومات : اثنان منها لها ذراعان والثالث له ذراع واحدة . غير أنه ليس هناك شك فى أن الكروموسوم الصغير الموجود فى أنواع مثل « بالوستريس » و « ميلانوجاستر » يكون فى حالة « بينيكولا » مندمجاً مع واحد من الكروموسومات الثلاثة الكبيرة .

وفى أنواع دروسوفيلا هناك طفرات معروفة تقوم على الطرز الأربعة جميعها من التغيرات البنائية للكروموسومات . وقد ناقشنا عاليه أمثلة من الآثار الطفرية للتضاعف وللانتقـــال غير السليم . والجناح المثلوم من الطفرات المعروفة المرتبطة بالجنس والتى تقوم على نقص يوجد بالقرب من النهاية اليسرى لكروموسوم X . أما الجناح الأجعد والجناح ذو الشوكتين فيقومان على انقلابات فى الكروموسومين الثانى والثالث على الترتيب . وقد وجد جولدشميدت وآخرون أن حوالى نصف الجينات الطافرة التقليدية فى الدروسوفيلا هى فى الواقع آثار يسببها تغير مواضع الجينات . أما النصف الآخر من تلك الجينات فإن كثيراً منها لم تجر دراسته دراسة كاملة ، ولنا أن نتوقع أن نسبة كبيرة منها سيتضح عند دراستها دراسة كافية أنها أيضاً آثار يسببها تغير مواضع الجينات . ويقودنا هذا إلى السؤال التالى وهو : هل الطافرات الباقية جينات حقيقية بالمعنى الذى ناقشناه فى الفصـــل الثالث عشر ؟ أم أنها هى الأخرى آثار لتغير مواضع الجينات ناتجة عن تغيرات

فى البنيان الكروموسومى ولكنها أصغر من أن يمكن الكشف عنها بالطرق المستخدمة حالياً ؟

(شكل ٨٣)
مجموعات كروموسومات ذكور « دروسوفيلا بينيكولا » و «دروسوفيلا ميلانوجاستر» و « دروسوفيلا تكسانا » و « دروسوفيلا بالوستريس » (عن : هوايت ١٩٥٤) .



لقد اعتنق جولدشميدت هذا الرأى الأخير ، بينما حاول معظم علماء الوراثة التوفيق بين حقائق أثر مواضع الجينات وبين النظرية التقليدية للجينة .

ومن الأمور الثابتة أن الأنواع الوثيقة القرابة قد تختلف بعضها عن بعض فى التغيرات البنائية للكروموسومات التى سبق أن ناقشنا طرزها ، كما هى الحال فى أسماك اللوتش التى قام ماكينو بدراستها والتى تتميز بانتقالين غير سليمين . وقد أمكن إثبات أن « سكيارا أوسيللاريس » و « سكيارا رينولدزى» (وهما من بعوض الفطر) تختلف إحداهما عن الأخرى فى عدد من النقائص والتضاعفات الصغيرة . وأثبت هوايت وآخرون أنه فى كثير من الحشرات التى ليست دراسة كروموسومات الغدد اللعابية فيها ميسورة ، تكون الاختلافات بين مجموعات الكروموسومات الموجودة فى الأنواع التى تربطها صلة القرابة — بالرغم من كل شىء — بالغة السهولة فى تفسيرها على أساس بضعة طرز من تغيرات الترتيب فى الكروموسومات . ومن الطبيعى أن هذا لا يستبعد احتمال أن الطفرات الجينيةقد تلعب هى الأخرى دوراً قد يكون هو الدور الأساسى فى تمايز هذه الأنواع .

الانقلابات المتراكبة ونشوء الأنواع : كانت الدراسة التى قام بها دوبزانسكى ومعاونوه على « دروسوفيلا بسودوابسكيورا » هى أكمل ما أجرى من دراسات على الفروق الكروموسومية التى تفصل بين السلالات

الطبيعية والأنواع . وقد تضمن الوصف الأصلى أن مجموعة « بسودو أبسكيورا » تشمل نوعى « دروسوفيلا بسودو أبسكيورا » و « دروسوفيلا ميراندا » ، وهما نوعان قريبا الشبه أحدهما بالآخر . على أن « دروسوفيلا بسودوأ بسكيورا » قسمت بالتالى إلى سلالتين هما « أ » . « ب » على أساس سلسلة من الاختلافات التى هى من الدقة بحيث يتعذر تمييزها إلا عن طريق التحليل الإحصائى لجماعات هاتين السلالتين . هذه الاختلافات . بالرغم من صعوبة تشخيصها ، ثابتة إلى حد عظيم ، وهى تشمل العقم المتبادل بين السلالتين . وبعد سنوات من الدراسة المفصلة وصف دوبزانسكى وإبلنج السلالة « ب » على أنها نوع مميز سمياه « دروسوفيلا برسيميليس » ، واحتفظا بالاسم الأصلى (دروسوفيلا بسودو أبسكيورا) للسلالة « أ » .

وقد درس أصل الأنواع فى جماعات محلية مختلفة من هذه المجموعة عن طريق تحليل الانقلابات . عندما يوجد انقلابان فى كروموسوم واحد فإنهما يمكن أن يكونا مستقلين (ا ب ج ث ت ح خ ر ذ د ز س). أو أن يكون الانقلاب الثانى متضمناً فى داخل الانقلاب الأول (ا ب ت ر ذ د ج ح خ ث ز س) . كما أنهما يمكن أن يكونا متراكبين (ا ب خ ح ذ د ت ث ج ر ز س) (شكل ٨٤) . والطراز الأخير له أهميته الخاصة نظراً لأن ترتيب الحوادث هنا يمكن تحديده . فلو كانت هناك ثلاثة ترتيبات معروفة لكروموسوم معين وهى :

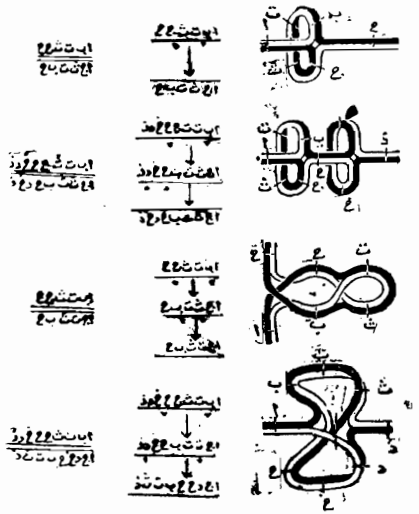
(١) أ ب ت ث ج ح خ د ذ ر ز س ،

(٢) أ ب خ ح ج ث ت د ذ ر ز س ،

(٣) أ ب خ ح ذ د ت ث ج ر ز س ، فمن الواضح أن (١) أو (٣) يمكن أن يكون قد اشتق من الآخر ، وأن (٢) يمثل خطوة متوسطة فى هذه العملية .

ويوجد معظم التباين الكروموسومى لمجموعة « بسودو أبسكيورا » فى الكروموسوم رقم ثلاثة . والواقع أن هناك ١٣ ترتيباً متبايناً لهذا الكروموسوم

معروفة فى « دروسوفيلا برسيميليس » فقط ، وترتيب واحد آخر يعرف باسم « العيارى » وهو يوجد فى كلا النوعين . وقد أمكن بالتحليل التفصيلى للانقلابات المتراكبة ، مع افتراض أن العيارى هو الترتيب البدائى ، استنتاج



(شكل ٨٤)

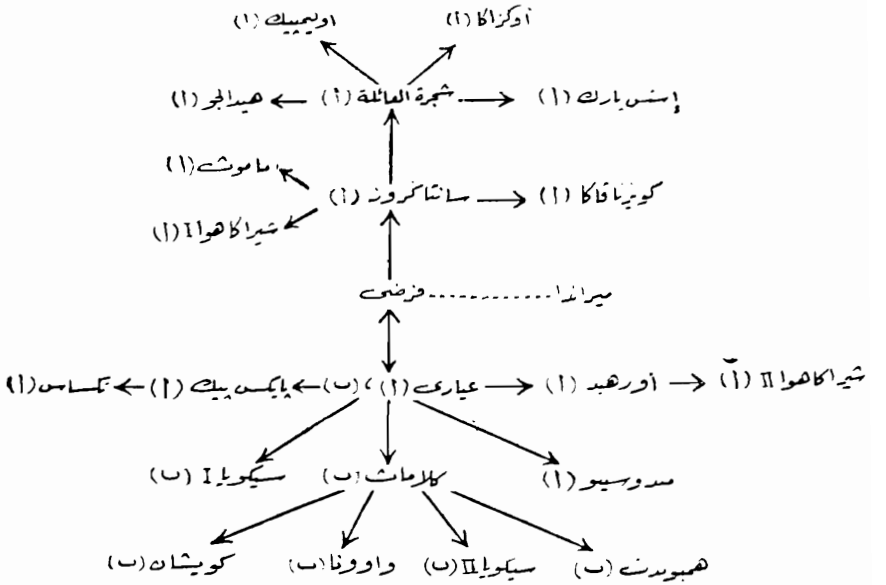
الاعتناق فى كروموسومات غدة لعابية متباينة الازدواج بالنسبة لانقلابات الصف العلوى : انقلاب واحد ، الصف الثانى انقلابان مستقلان ، الصف الثالث : انقلابان أقصرهما متضمن فى أكبرهما ، الصف الرابع : انقلابان متراكبان . (عن : دوبزانسكى ١٩٥١)

صورة كاملة تقريباً لنشأة هذه المجموعة وخطوات تطورها (شكل ٨٥) . ولا توجد فى هذه الصورة سوى ثغرة واحدة تقع بين العيارى وبين سانتا كروز التى هى سلالة من « بسودو أبسكيورا » . بيد أنه حتى هذه الثغرة ليست شاغرة تماماً وذلك لأن النمط الكروموسومى المتوسط الضرورى لهـا موجود فى النوع القريب الصلة وهو « دروسوفيلا ميراندا » .

بقاياه الكروموسومات والطفرة الجهازية

يرى جولدشميدت أن هناك احتمالين لا ثالث لهما فيما يختص بمغزى مثل هذه الاختلافات الكروموسومية التى توجد بين الأنواع المرتبطة بقرابة وثيقة . فالاحتمال الأول هو أن هذه الاختلافات تمثل صفة واحدة من بين الصفات المظهرية العديدة التى تميز الأنواع بعضها عن بعض ، وأنها لا تتسبب إلا فى ظهور صفات خاصة كلون حلة الشعر أو كتخصص الأسنان أو كشكل آلة وضع البيض . أما الاحتمال الثانى فهو أنها تكون الأساس الوراثى الحقيقى

لتباعد الأنواع بعضها عن بعض . وقد أيد جولدشميدت هذا الرأى أو الاحتمال الأخـــير .



(شكل ٨٥) خريطة تبين التاريخ التطورى وصلات القرابة فى مجموعة « دروسوفيلا بسودو أبسكيورا » التى اتضحت من تحليل الانقلابات المتراكبة والسلالة (أ) فى هذه الخريطة هى « دروسوفيلا بسودو أبسكيورا » . أما السلالة الثانية (ب) فهى « دروسوفيلا برسيميلس » فى التصنيفات الحديثة . (عن : دوبزانسكى ١٩٣٧) .

ولا يمكننا هنا أن نتعرض للأسباب التى استند إليها جولدشميدت بالتفصيل ولكن لا بد لنا هنا من الإشارة إلى الأسس التى تقوم عليها وجهة نظره . كان أول ما فعله جولدشميدت هو أنه رفض قبول النظرية الكرية للجينة ، وهى شىء أساسى بالنسبة للنظرية الداروينية الحديثة . وقد فعل جولدشميدت هذا لاعتقاده بأن مبدأ التقشف يقتضى أن تكون للحقائق الهامة لكل من الطفرة الجينية وتأثير تغير مواضع الجينات تفسير واحد . وباختصار شديد نقول إن جولدشميدت اقتنع بأن هاتين الظاهرتين هما شىء واحد لأن الطفرات الجينية والتغيرات البنائية فى الكروموسومات يبديان استجابات متماثلة لفعل

الإشعاع ، كما أن أثر تغير مواضع الجينات يشبه الأثر الذى تحدثه جينة تقع قرب موضع القطع وهو قد يسلك كبديل لها . وكذلك لأن كل طرز الفعل الجينى توجد أيضاً كآثار لتغير مواضع الجينات . وبالإضافة إلى ذلك فإنه نظراً لأن أثر تغير مواضع الجينات يتراكب أحياناً على جينتين أو أكثر ، ونظراً لأن القطوع التى تحدث فى أى مكان فى جزء صغير من الكروموسوم قد تؤدى إلى نفس أثر تغير مواضع الجينات ، وكذلك نظراً لأن آثار تغير مواضع الجينات قد تشبه أثر جينات تقع على أبعاد كبيرة نسبياً — نظراً لكل هذه العوامل مجتمعة — اعتبر جولدشميدت أن الصفات الجينية لا بد فى الواقع أنها تسكن فى قطع صغيرة من الكروموسوم ، وإن تغير النظام فى داخل هذه القطع الصغيرة هو الطفرة .

وفى هذا المجال كتب جولد شميدت[1] يقول : « يمكننا أن نقول بادئ ذى بدء إن استنتاجاتنا قد أخطىء فهمها إلى حد بعيد . ليس هناك شك طبعاً فى أن الكروموسوم له تركيب تتابعى وأن التغيرات الموضعية فى هذا التركيب أى المواضع الطافرة يمكن تحديدها باستخدام طريقة العبور . وليس هناك شك أيضاً أن هذه الظروف الموضعية للتغير يمكن معالجتها بالأسلوب الوصفى كوحدات منفصلة هى المواضع الطافرة أو الجينات ، وأنه بالنسبة للأغراض الوصفية يمكننا أن نتكلم مجازاً فنقول بوجود جينة عادية عند الموضع العادى ، ثم إنه لا يمكن أن يكون هناك شك فى أن كل حقائق الوراثة تقريباً يمكن وصفها على أساس الجينات الكرية ، وأن عالم الوراثة غير المهتم بماهية الجينة يمكنه أن يعمل بنجاح طوال حياته دون أن يجادل فى صحة النظرية الكرية للجينة . وبنفس الطريقة . . . . . يمكن للكيموى أن يصف ويعالج كل محتوى علم الكيمياء تقريباً مستخدماً فى ذلك التكافؤات ممثلة بخط أو أكثر يمتد بين الذرات . بيد أنه إذا ما أراد أن يعرف ما هو التكافؤ لتعين عليه أن

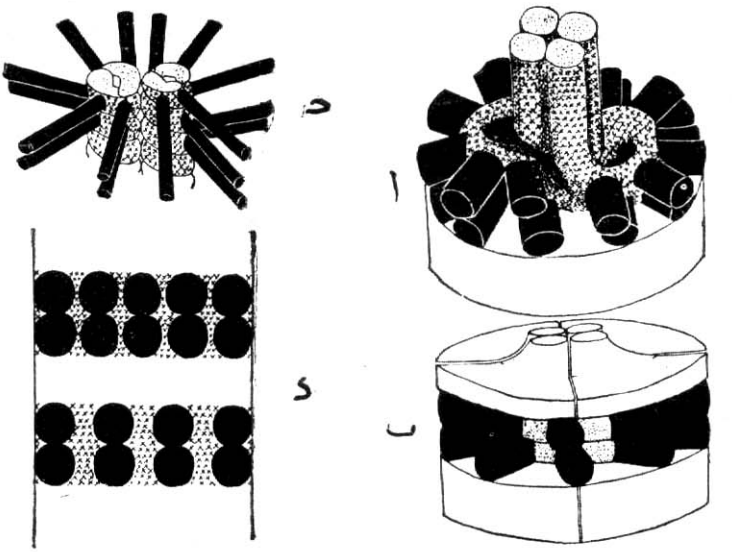
(١) Goldschmidt, R.B., "Position Effect and the Theory of the Corpuscular Gene," *Experentia*, 2, 24 (inclusive pp., 1—401), 1946.

يستخدم طرق ميكانيكا الكم التى لا يحتاج إليها الكيميائى العادى فى عمله . وكذلك لا تتعرض النظرية الكرية للجينة للفحص والاستقصاء إلا عندما يراد معالجة طبيعة الجينة وتفسير الطفرة وأثر تغير مواضع الجينات » .

التركيب الوظيفى للكروموسوم : لقد رفض جولدشميدت إذن فكرة الجينات الكرية ووجود فسحات عديمة النشاط بين الجينات . وإنما نظر إلى الكروموسوم على أنه تركيب أكثر توحداً أو وحدة كيميائية متصلة قد تكون الوحدات الوظيفية (أى الجينات فى التسمية التقليدية) فيه عبارة عن قطع صغيرة جداً بالنسبة لبعض التفاعلات أو قطع أكبر بالنسبة لتفاعلات أخرى . وليس هناك من الأسباب ما يمنع تراكب القطع الوظيفية الخاصة بتفاعلات جينية مختلفة . وأخيراً قد يعمل الكروموسوم كله كوحدة متكاملة فى بعض الحالات . بيد أن هذا سيكون من الأمور التى يصعب إثباتها . وهناك بعض الدلائل التى تشير إلى أن هذه هى الحال بالنسبة لفعل كروموسوم X فى تحديد جنس الفرد . ويمكن أن نعيد تصوير هذا الموضوع على أساس كروموسومات الغدد اللعابية . فقد أثبت كودانى أن كروموسومات الغدة اللعابية هى فى الواقع أجسام رباعية . وفى كل شريط من الأشرطة التى توجد على هـذه الكروموسومات تكون الكروموتيمات ملفوفة . وتبرز عند هذه اللفات فى اتجاه شعاعى ٨–١٢ شعرة أو بصلة كروماتينية تمتد فى مستوى الشريط نفسه (شكل ٨٦) . وتمتلىء المسافات الواقعة بين هذه الشعرات بكروماتين بينى يعمل على إكمال الشريط . أما الفسحات أو المسافات الواقعة بين الأشرطة فهى متميئة إلى حد بعيد، وتحتوى على ما يعرف بالبروتين الأساسى يتسع حتى يبلغ قطره قطر مناطق الأشرطة . وأى تغير فى ترتيب الشعرات الكروماتينية الموجودة داخل الشريط لا يمكن الكشف عنه بما فى متناول يدنا اليوم من وسائل ، ولذلك فلو أن لهذه التغيرات أثر طفرى لأطلق عليه اسم الطفرة الموضعية على الرغم من أنها فى واقع الأمر تكون عبارة عن أثر من آثار تغير مواضع الجينات .

وعلى المستوى الوظيفى التالى لهذا قد تعمل مجموعة من الشرائط التى تكون معاً كروموميرا واحداً من الكروموميرات التى نراها فى الكروموسوم أثناء المرحلة القشرية — نقول قد تعمل تلك المجموعة من الشرائط كوحدة واحدة . وفى داخل مثل هذه الوحدة فى كروموسوم الغدة اللعابية نستطيع معرفة ما قد يحدث من تغيرات متوسطة القدر ، وهذه التغيرات تمثل الآثار النموذجية لتغير مواضع الجينات أينما كان الأثر الطفرى مرتبطاً بتغير فى الترتيب . ولعل الأقسام التى تلى هذه فى الحجم تمثلها الكتل المتبادلة من الكروماتين الحقيقى والكروماتين المغاير ، والتى قد تكون مكافئة للكروموميرات الكبيرة التى تظهر فى كروموسومات المرحلة التزاوجية (وهى كروموسومات سميكة معتنقة يظهر ازدواجها بوضوح) . والتغيرات الترتيبية التى يبدو فيها الأثر الطفرى واقعاً على مسافة كبيرة من مكان القطع يحتمل أنها تأتى أثرها على أساس هذه الوحدات . وفى مثل هذه الحالات يكاد القطع الثانى يقع دائماً فى الكروماتين المغاير . وأخيراً قد يعمل الكروموسوم كله كوحدة واحـــدة .

وفى مثل هذا النظام قد تكون بعض التغيرات الترتيبية عديمة الأثر ، وقد ينتج عن بعضها الآخر ، كالطفرات العادية المعروفة فى علم الوراثة مثلا ، آثار معتدلة ، فى حين يحـــدث بعض ثالث منها اضطراباً فى الوظائف الكروموسومية قد يكون من الشـــدة وقوة الأثر بحيث يشكل نظاماً تفاعلياً مختلفاً تمام الاختلاف فينتج نوعاً جديداً أو حتى مجموعة أعلى من النوع . ويمكن للانتخاب الطبيعى عندئذ أن يمارس فعله مباشرة على النوع الجديد، وهو يؤدى عادة إلى إبادته، ولكنه يعمل أحياناً على زيادة أعداده . وقد بين جولدشميدت أن مثل هذه الطفرات التى يقال لها الطفرات الجهازية تتفق مع حقائق علم الأجنة وعـــلم الوراثة الفسيولوجية . ولكنه يعترف بأن الطفرات الجهازية لم يثبت وجودها فعلا ، تماماً كما لم يثبت وجود الجينة الكرية .



تفسيرات التركيب

(شكل ٨٦) تركيب كروموسومات الغدة اللعابية كما فسرها كودانى . الفسائل المصابة هى الكروموتيمات وهى ملتفة فى اتجاه الشريط . أما القضبان الشعاعية فهى الشعـرات الكروماتينية وهى التى تكون مع الكروماتين البينى الخطوط المستعرضة . وفى الفسحات الواقعة بين الخطوط المستعرضة تكون الكروموتيات متميئة لتبلغ قطراً مساوياً لقطر الخطوط المستعرضة نفسها (عن : كودانى ١٩٤٢)

الصعوبات التى تواجه الداروينية الحديثة : كان جولدشميدت يعتقد أن طراز التطور الذى تؤمن به الداروينية الحديثة والذى يحدث عن طريق تراكم الطفرات الدقيقة تحت تأثير الانتخاب الطبيعى — هذا الطراز من التطور يقتصر أساساً على تمايز النويعات فى داخل الأنواع ، وأن الخطوة الحاسمة فى نشوء نوع جديد لا بد وأن تتضمن عملية وراثية مختلفة تمـام الاختلاف ، ألا وهى الطفرة الجهازية . وليس بوسعنا أن نشير هنا إلا إلى قليل من الأسباب التى قادته إلى هذا الاستنتاج ، وفى اقتضاب شديد . لو أن التطور الداروينى الحديث يؤدى إلى نشوء أنواع جديدة لكان من المحتم ألا تنشأ الأنواع الجديدة إلا من الجماعات الطرفية من « الراسنكرايبس » ، كما

أن « راسنكرايسات » الأنواع الوثيقة القرابة يجب أن يختلط بعضها ببعض ، على أن هذا لا يحدث فى الواقع . وفى رأى جولدشميدت أن الأنواع الحقيقية تكون دائماً منفصلة عن أقرب أقاربها بثغرة لا يمكن ملؤها . أما الحالة التى هى موضع جدل فيعتقد جولدشميدت أنها تعتمد بصفة جزئية على تعريفات مورفولوجية صرفة للأنواع ولا تأخذ فى الحسبان الحقائق الوراثية . وهو يرى أن الجماعات المتزاوجة أو التى يمكن أن يحدث بينها التزاوج يجب أن تعالج بصفتها وحدة وراثية واحدة ، أى تكون نوعاً واحداً ، من وجهة النظر التطورية ، حتى ولو كانت هناك أسباب أخرى تجعل من المستصوب لدى علماء التصنيف تقسيمها إلى عدة أنواع . وعلى هذا الأساس (الذى لا يقبله معظم علماء الوراثة والتصنيف) يمكن حل حالات عديدة مستعصية وفق آراء جولدشميدت .

وثمة عقيدة أخرى أساسية فى الداروينية الحديثة وهى أن انعزال النويع أمر جوهرى ، إذ بدونه لا تتراكم الاختلافات الجينية الكافية لتحويله إلى نوع حقيقى متميز عن النوع الذى نشأ منه . بيد أن هناك أمثلة معروفة فشل فيها الانعزال الطويل الأمد عن أن ينتج أكثر من تمايز نويعى . فهناك على سبيل المثال سلالة من « ليمانتريا ديسبار » (فراشة الغجر) ظلت منعزلة على جزيرة هوكايدو فى شمال اليابان منذ الحقبة الثلاثية المبكرة ، وعلى الرغم من مرور هذه الستين مليوناً من السنين فانه لم يبد فيها سوى تمايز نويعى . كما أن التباين الموسمى فى داخل السلالة الواحدة من أبى دقيق المعروف باسم « بابليو » قد يكون أعظم من التباين بين السلالات المختلفة منه فى أى وقت من الأوقات .

وأخيراً كان جولدشميدت يعتقد أن النظرية الداروينية الحديثة تغالى فى إلقاء العبء على الانتخاب الطبيعى . فهذه النظرية تنادى بأن الطافرات الصغيرة جداً هى وحدها التى تكون ذات مغزى فى التطور ، وأن مثل هذه الطافرات الصغيرة لا بد أن تتعرض لضغوط انتخابية ضئيلة جداً . ويمكننا أن نعرف الضغط الانتخابى على أساس النقص فى القيمة البقائية . فإذا كان

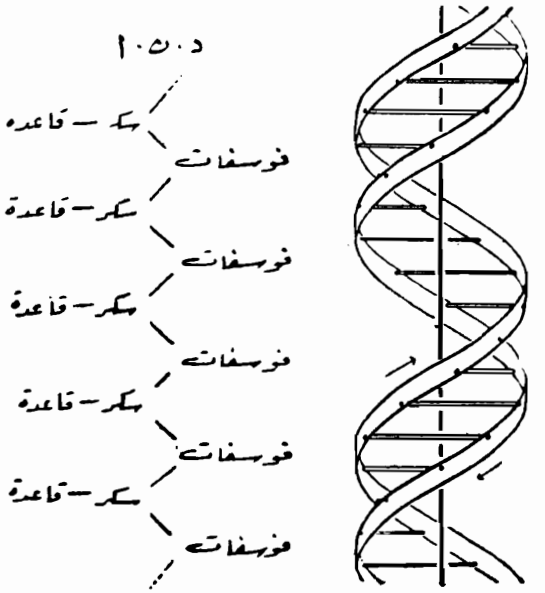
عدد الأفراد ذات الطراز الجينى AA التى تبقى حية حتى تبلغ سن التكاثر ١٠٠٠ فرد . فى حين يظل حياً من الأفراد ذات الطراز الجينى aa ٩٩٩ فرداً فقط . فإنه يقال عندئذ إن الضغط الانتخابى ضد a هو ٠,٠٠١ . وقد قام هالدين بحساب النتائج فى حالة يعمل فيها ضغط انتخابى بهذه القيمة فى صالح جينة جديدة توجد فى جماعة بمقدار بديل واحد فى المليون . فإذا كانت الجينة المفضلة سائدة فإن الأمر يتطلب ١١٧٣٩ جيلا لرفع نسبتها إلى اثنين فى المليون . أما إذا كانت الجينة المفضلة متنحية فإن الأمر يتطلب ٣٢١٤٤٤ جيلا ! ويعمل الانتخاب الطبيعى بسرعة أكبر عندما يكون معدل ظهور الجينات الجديدة كبيراً . ولكن ليس من الواضح أن عملية تسير على النهج الذى وصفناه عاليه يمكنها أن تنتج أنواع الحيوان والنبات التى توجد فى العالم اليوم حتى لو استغرقت أزمنة طويلة بالمقياس الجيولوجى . وهناك أمثلة عديدة مثل حالة « ليمانتريا » المشار إليها آنفاً لم ينتج الانتخاب فيها أكثر من تمايز نويعى حتى عندما كان يشد أزره انعزال يكاد يكون تاماً .

وليس هناك شك فى أن غالبية علماء الوراثة وكذلك غيرهم من دارسى التطور لا يتفقون مع جولدشميدت فيما يختص ببعض أو بكل آرائه . على أن معظمهم متفقون على أنه قد جمع كتلة من أدلة على جانب عظيم من السداد لا يمكن رفضها باستخفاف .

ولعل هذه الآراء لم تعد اليوم بالتنافر التى كانت تبدو عليه منذ بضع سنوات مضت . فالمحور الذى تدور حوله هو نظرية الجينة التى تصورها جولدشميدت على أسس فسيولوجية فى الوقت الذى كان فيه معظم علماء الوراثة يبنون آراءهم عنها على أسس مورفولوجية . ولم تكن مضامين الفسيولوجيا واضحة للمورفولوجيين . ولا كانت مضامين المورفولوجيا واضحة للفسيولوجيين . وقد ثار بالإضافة إلى ذلك كثير من الجدل الشديد اللاذع مما زاد المسألة غموضاً وتعقيداً . على أن تطورات حديثة عديدة قد عملت على إيضاح الموقف . فأولا ركز التطور العظيم للجوانب الكيموية الحيوية من علم

الوراثة اهتمام علماء الوراثة بالنواحى الفسيولوجية للجينة . وثانياً — مال الاهتمام المتزايد بالبدائل الكاذبة — سواء أكانت تفسر على أنها تكرار يتباعد بالتدريج ، أم على أنها مواضع طفرية مختلفة فى حقول جينية واسعة — مال ذلك الاهتمام إلى إخفاء معالم حدود الجينة وإلى جعل النظرية الكرية للجينة تبدو على أنها مجرد تقريب أولى . وأخيراً تشير كثير من الأدلة الحديثة إلى أن حمض ديأكسى ريبونيوكلييك (الذى يرمز إليه بالحروف DNA) يشكل المادة الفعالة للجينة . وقد استنبط واطسن وكريك نموذجاً لتركيب هذا الحمض النووى يدل على قدر كبير من الحذق والبراعة . وينسب هذا النموذج الفعل الجينى بسهولة إلى نمط معين فى تركيب كيماوى حيوى متصل . وتتكون الأحماض النووية من نيوكليوتيدات يتركب كل منها من بنتوز (سكر يحتوى على خمس من ذرات الكربون) وحمض فوسفوريك وقاعدة . وقد تكون هذه القاعدة عبارة عن بيورين (كالأدينين) ويرمز إليه بالحرف A)، أو الجوانين (ويرمز إليه بالحرف G) ، أو هى قد تكون عبارة عن بيريميدين ، كالسيتوزين (ويرمز إليه بالحرف C). أو الثيمين (ويرمز إليه بالحرف T) وتتبلمر هذه النيوكليوتيدات مكونة سلاسل طويلة عن طريق ارتباطات بين السكر فى إحداها، والفوسفات فى الآخر . وتظهر القواعد، أى البيورينات والبيريميدينات على هذه السلاسل الطويلة فى شكل سلاسل جانبية . وقد أثبتت الدراسات التى أجريت باستخدام ظاهرة انحراف أشعة X أنه توجد دائماً اثنتان من هذه السلاسل الطويلة تلتفان فى شكل حلزونى حول محور مشترك (شكل ٨٧) . وترتبط السلسلتان إحداهما بالأخرى عن طريق روابط هيدروجينية تصل بين القواعد (البيورينات والبيريميدينات) . وقد أثبت التحليل أنه توجد دائماً مقادير متساوية من الأدينين والثيمين ، أو من السيتوزين والجوانين بالرغم من أن مقادير الأدينين والسيتوزين قد تكون متباينة جداً . وقد استنتج العالمان المشار إليهما أن الروابط التى تصل بين سلسلتى حمض ديأكسى ريبونيوكلييك توجد دائماً بين الأدينين والثيمين

أو بين السيتوزين والجوانين . فهناك إذن أربع روابط محتملة بين أى نيوكليدوتيدين وهذه الروابط هى A-T ، T-A ، C-G ، G-C



(شكل ٨٧)
تركيب حمض ديأكسى ريبونيوكلييك DNA كما تصوره واطسن وكريك . الرسم الأيسر يبين نمط التبلمر أما فى الرسم الأيمن فيمثل الحلزونان المنتفسان الجزء المكون من السكر والفوسفات فى الجزىء الضخم ، بينما تمثل القضبان المستعرضة الممتدة بينهما السلاسل الجانبية المكونة من البيوريدات والبيريميدينات التى ترتبط بعضها ببعض بروابط ميدروجينية . (عن : واطسون وكريك ١٩٥٣) .

والمعتقد أن تتابع هذه الروابط يمكنه أن يحمل معلومات وراثية لا حدود لها فى شكل شفرة . وأن هذه التعليمات تترجم بواسطة عمليات النمو إلى التشكيلة العظيمة من الطرز الظاهرية المحتملة ، تماماً كما تستطيع النقط والشرط البسيطة لشفرة مورس أن تحمل كل المعلومات اللفظية فى شكل شفرة . وليست هذه النظرية خالية من الشوائب ، ولكنها واحدة من أكثر نظريات علم الوراثة الحديث خصوبة وإثارة . وهى تجنح إلى تعديل النظرة القديمة للجينة تعديلا جوهريا .

ومن النظريات السائدة اليوم عن الجينة نظرية تصورها على أنها عبارة حقل وظيفى يختلف ضيقاً واتساعاً ، له نقطة بؤرية على الكروموسوم . وهذه النقطة يمكن مقارنتها بمركز جاذبية جسم مادى . والحقائق القائمة على النظرية الكرية للجينة ، كالعبور مثلا ، ترتبط بهذه النقط البؤرية . وترتبط البدائل

الكاذبة وآثار تغير مواضع الجينات بالحقول الوظيفية الأوسع . وقد تختلف هذه الحقول الوظيفية فى حجمها ، فقد تكون ذات أبعاد جزيئية ، كما أنها قد تتسع فتشمل حجم الكروموسوم بأكمله . وهى قد تتراكب إلى حد بعيد ما دامت بؤراتها منفصلة بعضها عن بعض على النحو الذى تتطلبه حقائق العبور . وتضم هذه النظرية عناصر من كل من الرأيين المتنافرين اللذين كانا قائمين منذ بضع سنوات مضت ، ولعلها تصلح لتفسير نشوء الأنواع على خطوط تنتمى إلى كلتا النظريتين السابقتين ، بل ولنظريات أخرى أيضاً لم توضع بعد .

المراجع :

Darlington, C.D., 1937. "Recent Advances in Cytology," McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, N.Y. Badly out of date, but a classic of cytogenetics. ,

Goldschmidt, R.B., 1940. "The Material Basis of Evolution," Yale University Press. New Haven, Conn. The major statement of the evolutionary theory presented in this chapter.

Goldschmidt, R.B., 1955. "Theoretical Genetics," University of California Press, Berkeley and Los Angeles. The last major work by this author.

Swanson, C.P., 1957. "Cytology and Cytogenetics," Prentice-Hall, Inc., New York, N.Y. A very penetrating analysis of many of the problems touched upon in this chapter.

White, M.J.L., 1954. "Animal Cytology and Evolution," 2nd Ed., Cambridge University Press. The most complete presentation of this field now available.