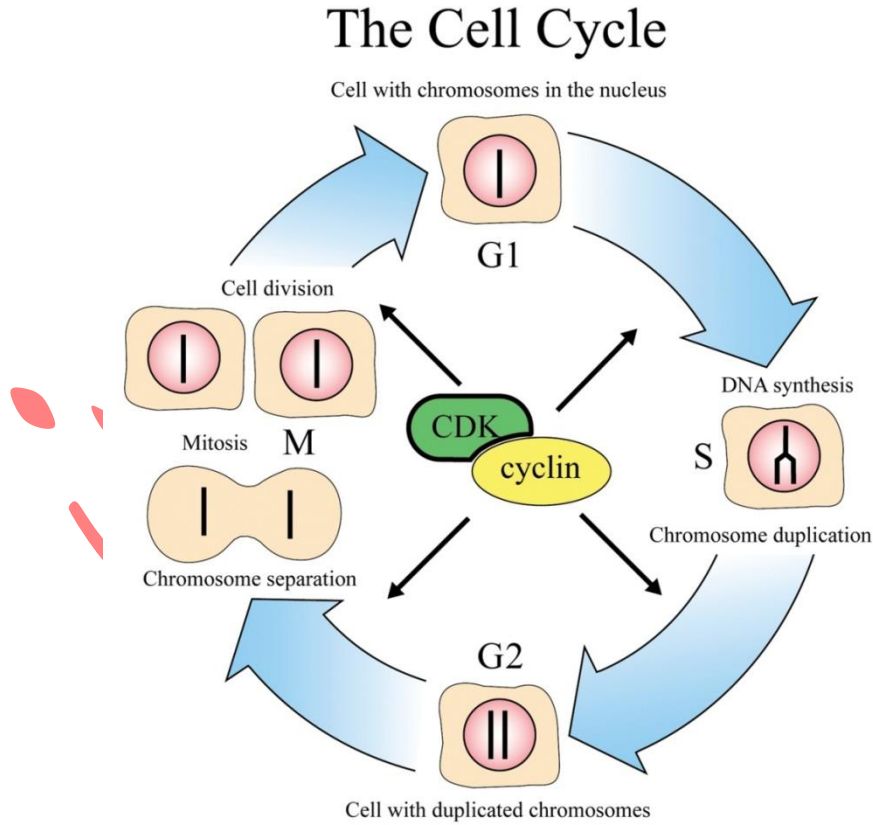


الدورة الخلوية Cell Cycle

أولاً: الدورة الخلوية في حقيقيات النوى:

تقسم الدورة الخلوية في حقيقيات النوى الى ثلاث مراحل هي – المرحلة البينية Interphase و مرحلة الانقسامات (الخيطي Mitosis والمنصف Miosis) و من ثم انشطار الخلية Cell Division . و تطرأ على النواة بعض التبدلات فيما بعد أثناء التمايز الخلوي حيث تمر بمرحلتين رئيسيتين في دورة حياتها هما:

1 . المرحلة البينية Interphase: تتميز بتعاقب الكثير من الحوادث حيث تحصل فيها زيادة حجم الخلية و الكتلة الجافة، و تتوقف الفترة الزمنية لإكمالها على العوامل الغذائية و درجات الحرارة و نوع النسيج ، و تشمل المرحلة البينية كما هو موضح في الشكل (69) على:



الشكل (69): رسم تخطيطي لدورة خلوية نموذجية

أ- **المرحلة البينية الأولى (الطور G1):** يتم في هذا الطور تخليق ال RNA و البروتينات و خاصة الأنزيمات الخاصة بتضاعف ال DNA و بروتينات الانقسام النووي و الأنبيبات الدقيقة و مغازل الانقسام. تكون مدة هذا الطور قصيرة جدا في الخلايا الجنينية بينما تنعدم في الخلايا المتمايزة و تسمى هذه المرحلة بالمرحلة الصفيرية. و خلال هذا الدور تجهز الخلية نفسها لأحد أنماط الحياة التالية:

- تستطيع الخلية إيقاف الانقسام، حيث تمتاز الى نمط خلوي معين غير قادر على الانقسام من جديد مثل الخلايا العصبية.
- تستطيع الخلية الاستمرار في الدورة الخلوية، و تنقسم بالانقسام الخيطي حيث يتضاعف عددها.
- تبقى الخلية هاجعة لفترة من الزمن كخلايا لا تنقسم و تحتوي على الصبغيات أو المادة الوراثية الخاصة بهذا الدور (2n).

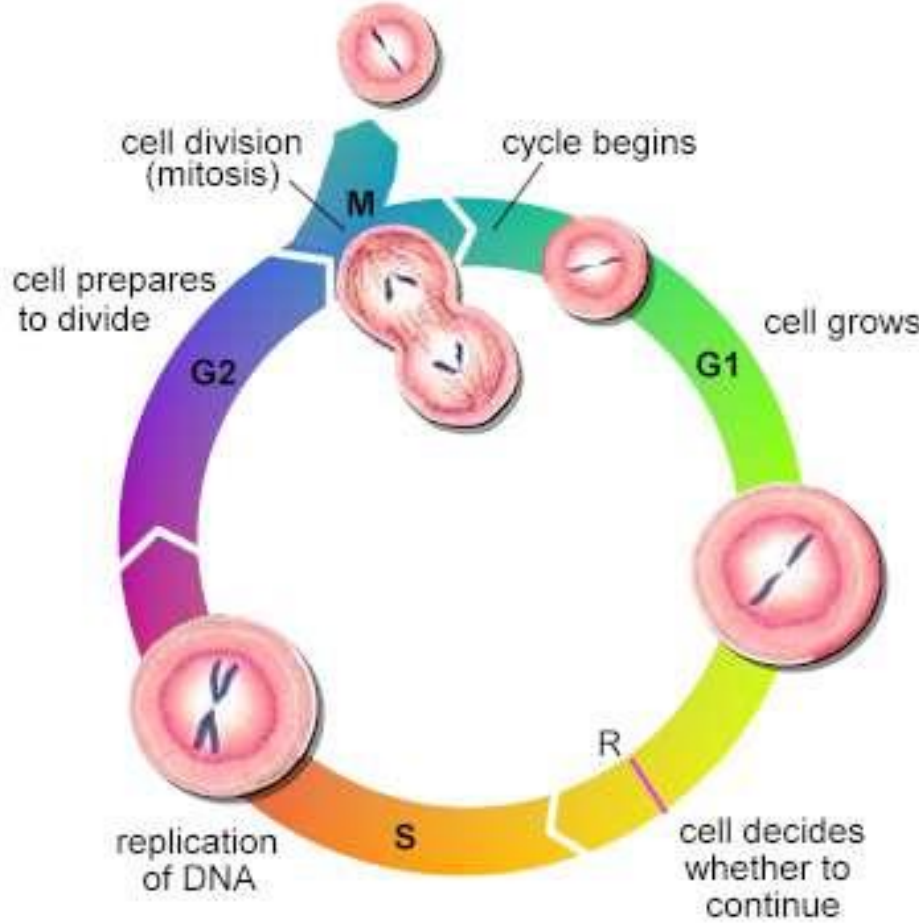
ب- **مرحلة بناء ال DNA أو طور التضاعف (S):** تبدأ الخلية في هذه المرحلة بعملية اصطناع النكليوتيدات و تتم في هذا الدور عملية تضاعف ال DNA و البروتينات النووية (الهستونات) بحيث تصبح كميتها مضاعفة في نهاية هذا الدور. و لكي يحدث التضاعف لا بد من عامل أو مادة محرضة تحت الخلية على ذلك. و يبدو أن هذا العامل ينتقل من السيتوبلازما الى النواة، و يطلق آلية تضاعف ال DNA . و في نهايتها ينقسم كل صبغي الى كروماتيدين (صبغيين).

- ت- **المرحلة البينية الثانية (الطور G2):** ان هذه المرحلة هي فترة تحضير لتكثف الصبغيات و الانقسام الخلوي، و يستغرق عادة من ساعة الى أربع ساعات. و فيها تستمر عمليات بناء البروتين و ال RNA كما يتحد ال DNA مع البروتين الخاص بالصبغيات. نلاحظ خلال هذا الطور حادثين رئيسيتين:
 - فسفرة الهستونات و تركيب بروتين التوبولين.
 - ان فسفرة الهستونات تبدو ضرورية لارتباط الألياف الصبغية بنظام معين يمكنها من الارتباط بخيوط المغزل الذي يصطنع بشكل رئيسي بدءاً من بروتين التوبولين.

و بالنتيجة فانه في الطور البيني يتفعل الصبغي حيث ينفصل الى شريطين، و يتضاعف كل منهما لنحصل على أربعة شرائط كروماتيدية (او صبغية) أي صبيغين. و بعد اكتمال الفترة الفاصلة الثانية تدخل الخلية في الطور الانقسامي (الطور M) و الذي يضم أربعة أطوار (الشكل 70) هي :

– الطور التمهيدي Prophase، – طور تكوين المغزل Metaphase، – الطور الانفصالي Anaphase، – الطور النهائي Telophase.

في البداية تتكثف الصبغيات المتضاعفة على بعضها و من ثم ترتبط جسيماتها المركزية مع مغزل الانقسام، و الذي يسحب كل صبغي (صبغيين) الى قطب من أقطاب الخلية، و بعد ذلك تنقسم كل خلية أم الى خليتين بنتين كل واحدة منها تحوي صبغيين في حالة الانقسام الخيطي أو أربع خلايا بنات كل منها تحوي صبغي و حيد في حالة الانقسام المنصف Miosis .



الشكل (70): رسم تخطيطي لدورة خلوية نموذجية يوضح تضاعف المادة الوراثية و انقسام الخلية

2 . مرحلة الانقسام النووي **Division nucléaire** يوجد نوعان، هما:

أ– الانقسام الخيطي Mitose المرافق لنمو الكائن الحي والتكاثر اللاجنسي،

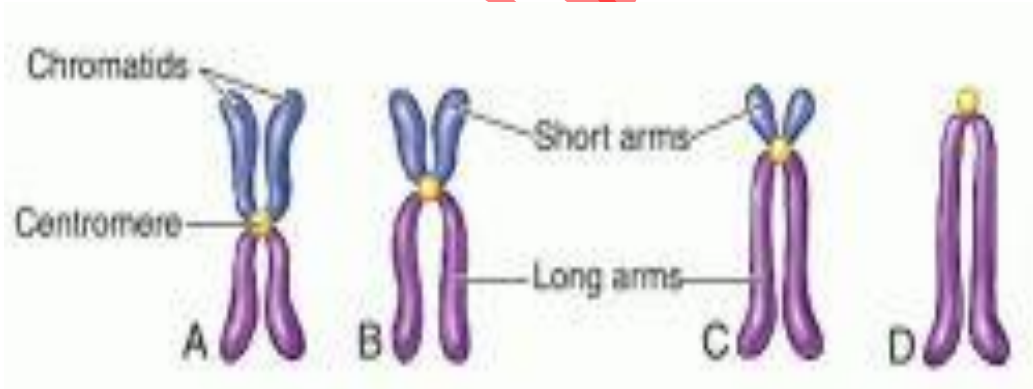
ب- الانقسام المنصف Meiose المرافق للتكاثر الجنسي وتشكيل الأعراس Gametes، والحفاظ على العدد الصبغي للنوع الواحد. يتحوّل الخيط الكروماتيني في هذه المرحلة إلى بُنية أكثر قصراً وثخانة، ويصبح مرئياً مجهرياً.

ثانياً: الصبغيات Chromosomes:

تختلف أشكال الصبغيات تبعاً للخلايا ولأنواع الكائنات الحية، فهي إما بشكل عصيات مستقيمة أو حبيبات أو خيوط ملتوية، إنما هي ذاتها في خلايا النوع الواحد. يتميز كل صبغي ببعض الصفات، مثل: الطول الكلي، التوضع الجزئي المركزي Centromere، والطول النسبي للأذرع، والتواجد لعُقْد أو انخمصات، ووجود اتساع أو انتفاخ صغير للصبغي في النهايتين.

يلعب دوراً أساسياً في توزيع الصبغيات لمجموعات كلٍّ من: طول الصبغي، وتوضع الجزئي المركزي (الشكل 71)، وتنقسم الصبغيات تبعاً لتوضع الجزيئة المركزية إلى:

- صبغيات بينية أو وسطية المركز Metacentrique يتوضع الجزئي المركزي في الوسط ويكون ذراعا الصبغي متساويين.



الشكل (71): رسم تخطيطي يوضح أنواع الصبغيات تبعاً لتوضع الجزئي المركزي

- صبغيات جانبية أو طرفية المركز Acentrique، يتوضع الجزئي المركزي في الطرف ويكون ذراعا الصبغي غير متساويين.
- صبغيات نهائية المركز Telocentrique يتوضع الجزئي المركزي في نهاية أو قمة الصبغي، أي لا توجد مادة وراثية على الجانب الآخر للجزئي المركزي.

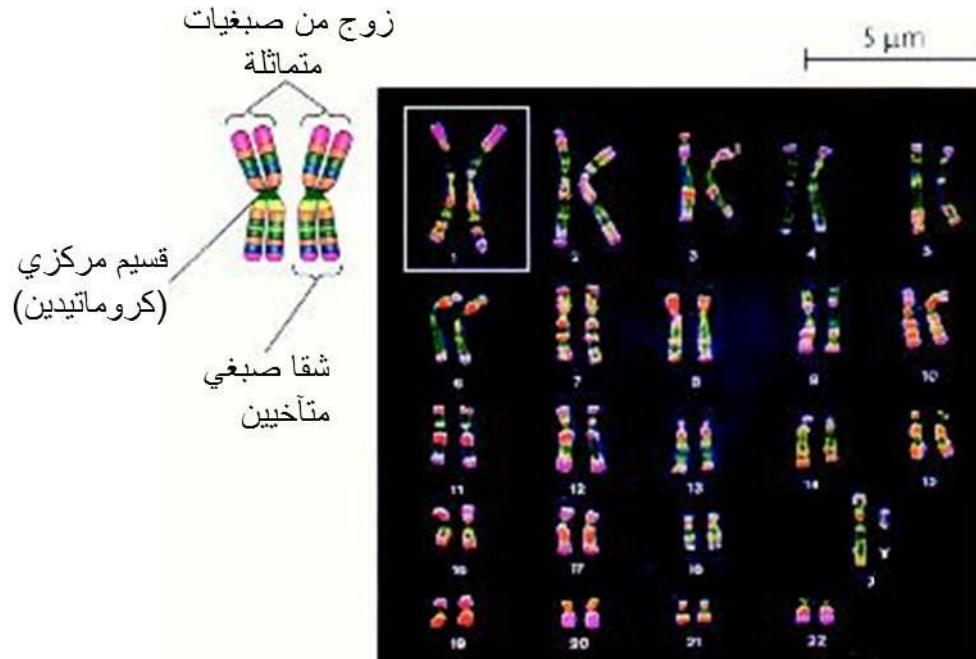
تختلف أعداد الصبغيات تبعاً للأنواع، لكنها ثابتة ومميزة للنوع الواحد، وتكون ثنائية الصيغة الصبغية Diploide (2n) في الخلايا الثنائية المكوّنة للفرد، وأحادية الصيغة الصبغية Haploide (n) في الخلايا الأحادية وخاصةً الأعراس، كذلك تكون كمية الـ DNA ثابتة في النوع الخلوي الواحد وتزداد كمية الـ DNA بازدياد العدد الصبغي بما يتناسب ودرجة التضاعف (3n, 4n, 5n... إلخ).

ويمثل الطاقم الوراثي الأحادي الصيغة الصبغية (n) ما يسمى بالجينوم Genome. حيث تتمتع الصبغيات بذات البنية الكيميائية الدقيقة للكروماتين، كما يخضع الخيط النووي في الصبغي إلى انثناءات بدرجة فائقة لتشكيل خيط صبغي قطره حوالي (25-30 nm).

1- الصبغيات في الخلايا البشرية:

تملك كل خلية جسمية عند الإنسان (كل خلية عدا الأعراس) 46 صبغياً. و خلال الانقسام الخيطي أو الفتيلي Mitosis تصبح الصبغيات مكثفة بالقدر الذي يكفي لرؤيتها بالمجهر الضوئي العادي. و بما أن الصبغيات تختلف عن بعضها بالحجم و بمواقع الجسيمات (القسيمات) المركزية centromeres و كذلك في طراز الشرائط الملونة الناتجة عن تلوينات خاصة، فإنها يمكن أن تتميز بعضها عن بعض بالفحص المجهرى عندما تكون متكثفة بشكل كاف.

ان الفحص المجهرى الدقيق للصبغيات المأخوذة من خلية واحدة في طور الانقسام الخيطي، يظهر و جود صبغين من كل نمط. و يصبح هذا واضحاً عندما تكون صور الصبغيات مرتبة في أزواج، و يدعى هذا العرض المنتظم باسم النمط النووي Karyotype (الشكل 72).

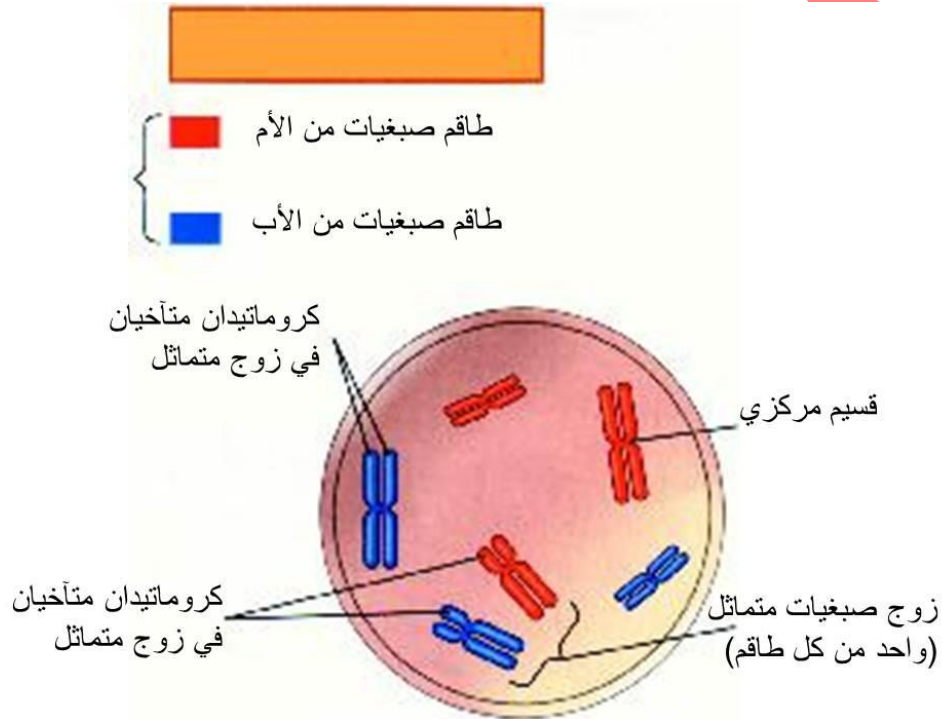


الشكل (72): النمط النووي لصبغيات من ذكر سوي. تساعد نماذج الشرائط الملونة على تحديد صبغيات نوعية، و أجزاء من صبغيات. و على الرغم من صعوبة التمييز فان كل صبغي في الطور التالي يتألف من شقي صبغي (كروماتيدين) متأخيين و ملتصقين بشدة.

و يتساوى الصبغيات في الزوج الواحد بالطول و بموضع القسيم المركزي و بطراز التلوين و يسميان صبغيين متماثلين أو نديدين homologous chromosomes . و يحمل الصبغيات المتماثلان جينات متماثلة تتحكم بنفس الخصائص الموروثة. فعلى سبيل المثال، إذا كانت المورثة المسؤولة عن لون العيون تقع في موضع خاص على صبغي محدد، فعندئذ سيملك الصبغي المماثل له مورثة نوعية للون العين في موضع مكافئ.

ان الصبغيين المتماثلين المشار لهما ب Y و X هما استثناء للنمط العام للصبغيات المتماثلة في الخلايا البشرية الجسدية. و تملك إناث البشر زوجا متماثلا من الصبغي X (XX) أما الذكور فإنها تملك صبغيا واحدا X و صبغي آخر Y و يكون المجموع (YX). و في الواقع فانه لا تتماثل إلا أجزاء صغيرة من الصبغين Y و X ، فمعظم المورثات المحمولة على الصبغي Y لا تملك نظائر لها على الصبغي X. و بما أن هذين الصبغين يحددان الجنس عند الفرد فإننا نطلق عليهما اسم الصبغيات الجنسية Sex Chromosomes في حين تسمى الصبغيات الأخرى بالصبغيات الجسدية Autosomes.

و تدعى كل خلية تحوي مجموعتين من الصبغيات باسم خلية ثنائية الصيغة الصبغية **Diploid cell** ، و تملك عددا مزدوجا من الصبغيات و يرمز لها بالصيغة $2n$. و يكون هذا العدد في البشر $46 (2n=46)$ ، و هو عدد الصبغيات في خلايانا الجسدية. و نشير الى أنه في الخلية التي يتم فيها تركيب الدنا، تتضاعف كل الصبغيات و بهذا يتألف كل منها من شقين متطابقين من الكروماتيد. و في هذا الصدد يساعد **الشكل (73)** على توضيح المصطلحات المختلفة التي نستعملها في وصف الصبغيات المتضاعفة في الخلية ثنائية الصيغة الصبغية.



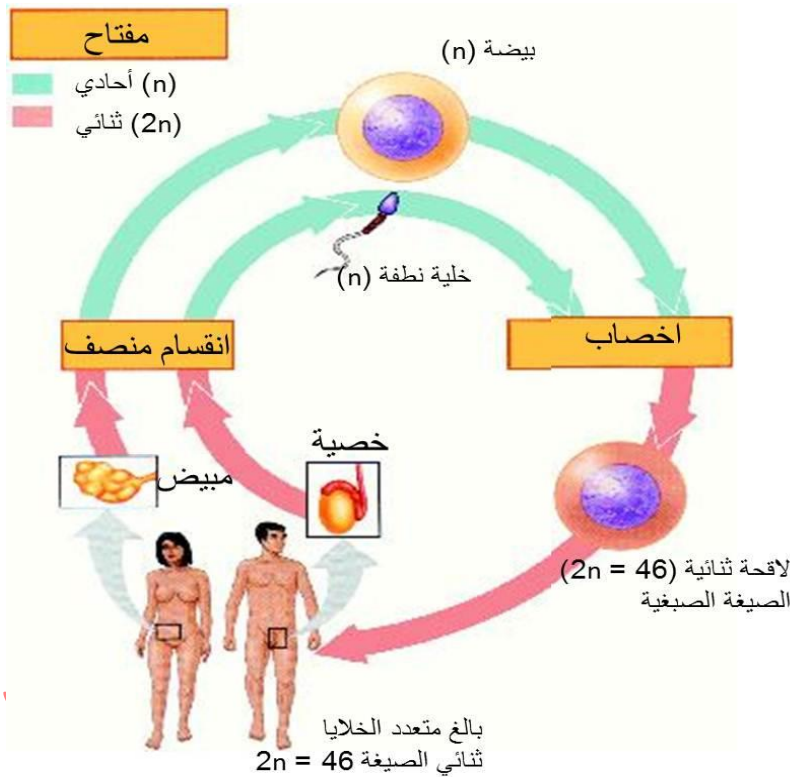
الشكل (73): وصف الصبغيات: خلية ذات عدد صبغي ثنائي (مضاعف) من 6 صبغيات ($2n=6$) في الطور **G2** من المرحلة البينية **Interphase** و ذلك بعد تضاعف الصبغيات. يتألف كل زوج متماثل من صبغي واحد من الطاقم الأمومي (الأحمر) و واحد من الطاقم الأبوي (الأزرق). و يتألف كل طاقم من ثلاثة صبغيات. شقا الصبغي اللا متآخيان هما كل كروماتيدين في زوج من صبغيات متماثلة لا يكونان كروماتيدين متآخيين.

و على عكس الخلايا الجسدية، تحتوي الأعراس (النطاف و الخلايا البيضية) على مجموعة مفردة من الصبغيات و تسمى هذه الخلايا بالخلايا أحادية الصيغة الصبغية. ان لكل نوع حي يتكاثر جنسيا عددا فردانيا و عددا مضاعفا مميزا. و هذان العددان يمكن أن يكونا أكبر أو أدنى، أو بنفس القيمة الموجودة عند البشر.

2- سلوك طواقم الصبغيات في دورة حياة البشر:

تبدأ دورة حياة البشر عندما تندمج خلية النطفة من الأب مع البويضة من الأم. و يدعى هذا الاتحاد بين العروسين، و الذي يتوج باندماج نواتيهما، باسم الإخصاب Fertilization. و تكون البويضة الملقحة أو اللاقحة (الزيجوتة zygote) ثنائية الصيغة الصبغية لأنها تحتوي مجموعتين فردانيتين من الصبغيات تحمّلان مورثات تمثل الخطوط العائلية الأمومية و الأبوية.

الأعراس هي الخلايا الوحيدة في جسم البشر التي لا تنشأ عن طريق الانقسام الخيطي (الفتيلي)، و هي تتطور في الغدد التناسلية (gonads) أي في المبيض ovaries في الإناث و الخصيتان في الذكور (الشكل 74).



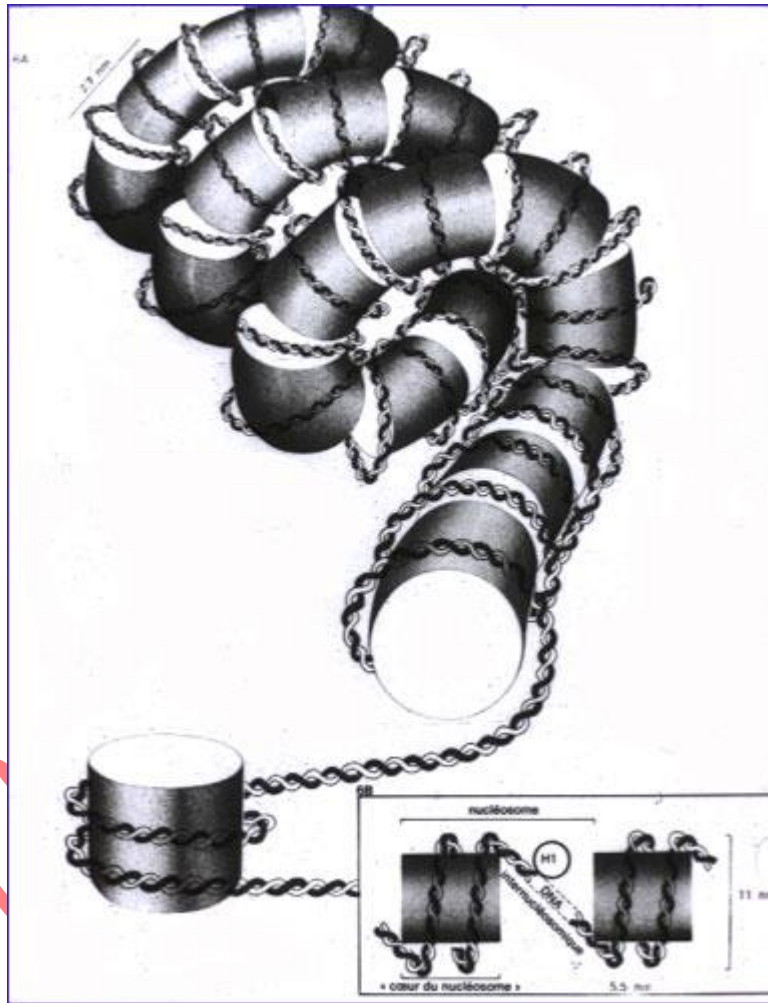
الشكل (74): دورة حياة البشر. في كل جيل يتوازن عدد الصبغيات بالإخصاب، ففي البشر يكون عدد الصبغيات في الخلية الأحادية الصيغة هو 23 و في الخلية ثنائية الصيغة هو 46 كما هو الحال في البويضة الملقحة و في الخلايا الجسمية.

تخيل ماذا يحدث لو كانت الأعراس البشرية تنتج بواسطة الانقسام الخيطي: انها سوف تصبح مضاعفة كالأخلايا الجسدية، و في الدورة الثانية من الإخصاب، و عندما يندمج اثنان من الأعراس يتضاعف العدد الطبيعي للصبغيات

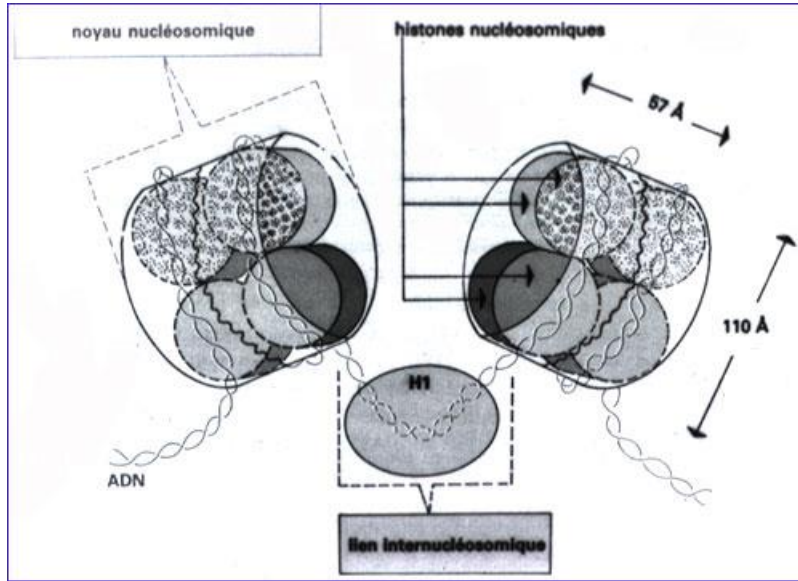
ال 46 ليصبح 92، و سيتضاعف هذا العدد في وقت لاحق مرة أخرى. و يتم تفادي هذه الحالة الافتراضية التي تزيد أرقام الصبغيات باستمرار في التكاثر الجنسي للكائنات الحية عبر عملية الانقسام المنصف.

يوجد نموذجان رئيسيان حول تنظيم الخيط النووي، هما:

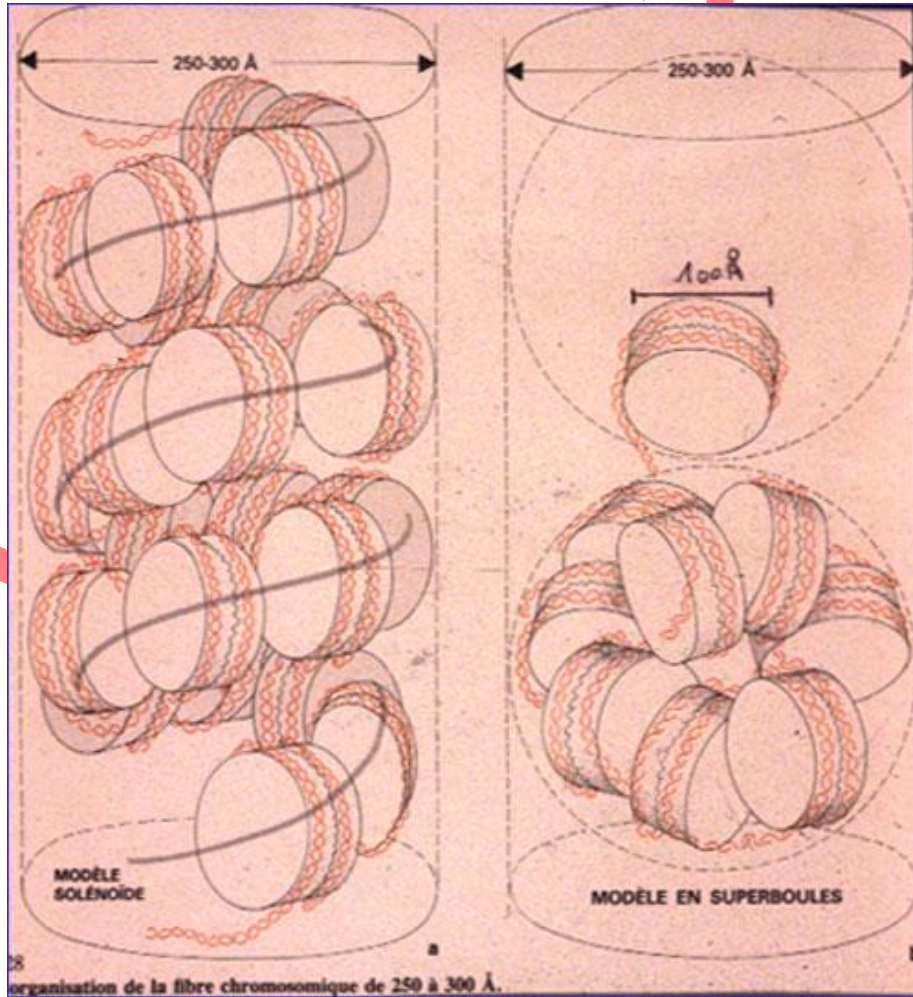
1— نموذج الالتفاف اللولبي *Modèle Solénoïde* أو نموذج الخيط المنشوي *Fibre Reployée*: يلتف وينثني الخيط النووي بشدة في حلزون بثخانة (11 nm) وبقطر خارجي- (30-25 nm)، تتضمن كل دورة من هذا اللولب (6-8) جسيمات نووية (الشكل 75 أ، ب، ج).



الشكل (75 أ-): رسم تخطيطي يوضح شكل جزيء الـ DNA



الشكل (75 - ب) بنية الجسيم النووي



الشكل (75 - ج): البنية الضخمة لجزيء ال DNA

2 . نموذج الكريات المكّدة **Modèles superboules** أو نموذج التكدّس البروتيني **Echafaudage Protéique**: يتم تكديس أو تكوين البروتين على شكل كتل كروية تلعب دور الهيكل الصبغي مشكّلةً حلقات متتالية منشئية على نفسها، يتكون الخيط الصبغي الذي قطره (25-30 nm) من تجمع أجزاء من الخيط النووي تتضّ من (10-12) جسيم نووي تنظم في كتل كروية (الشكل 76) .



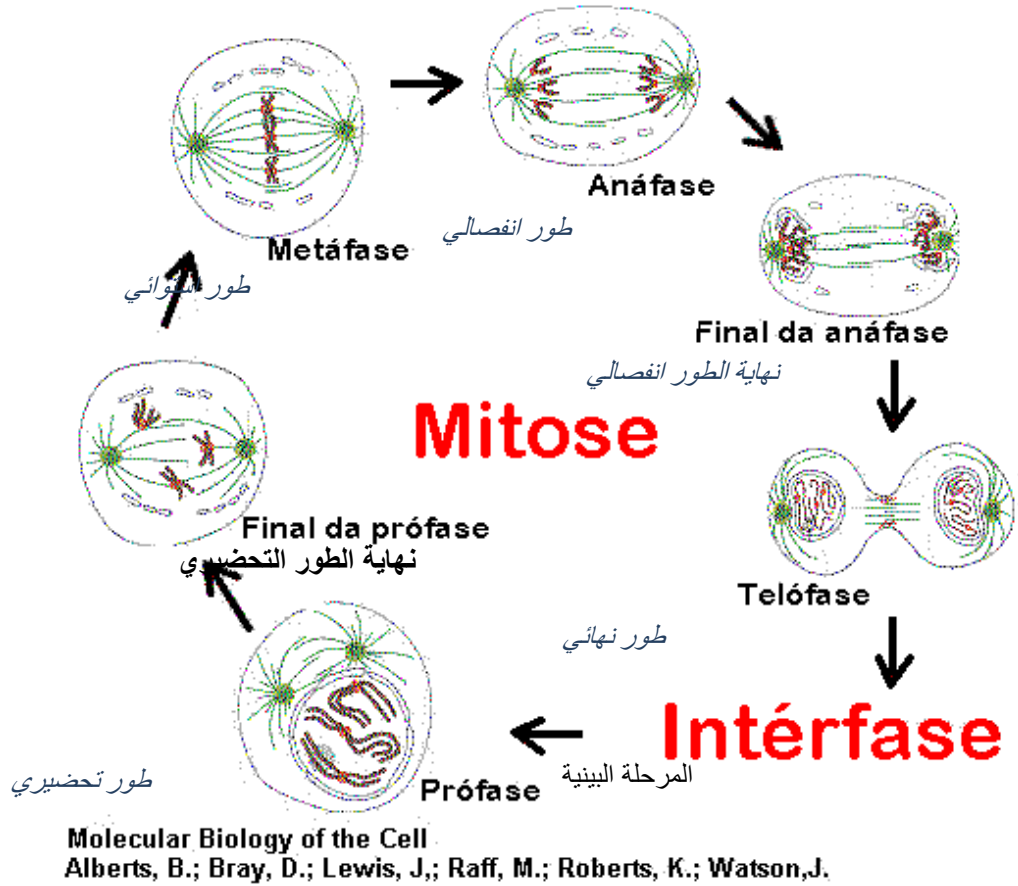
الشكل (76): نموذج الكريات المكّدة **Modèles superboules** أو نموذج التكدّس البروتيني

ثالثاً: الانقسام النووي **Division nucléaire**:

ويتضمن نوعين من الانقسام:

. انقسام خيطي (ميتوزي) **Mitose** (تكاثر لاجنسي). لاحظ الشكل (77).

. انقسام منصف (ميوزي) **Meiose** (تكاثر جنسي)



الشكل (77): تمثيل تخطيطي لمراحل الانقسام الخيطي Mitose

رابعاً: طبيعة المادة الوراثية:

نعلم منذ عهد العالم *Miescher* في (1871) أن المكوّنات الرئيسية للنواة هي البروتينات النووية، أي الاتحاد بين الأحماض النووية والهستونات. بعد ذلك تبين أن هذا الحمض النووي المرتبط مع البروتينات القاعدية والموجودة في الصبغيات هو ال DNA.

كان مقبولاً في السابق، التفسير بأن التخصص أو النوعية للمادة الوراثية (الجينات) تكمن في الجزء البروتيني من البروتين النووي أكثر منه في الجزء المكوّن من الأحماض النووية ويعود السبب في هذا الاعتقاد لكونه عرف العديد من الأشكال البروتينية النوعية جداً بينما نادراً ما اعتقد بتواجد تنوّع متوقع من الأحماض النووية.

لكن الأفكار هذه لم تتغير إلا مع التجارب الأولى للعلماء McCarty, Macleode, Avery (1944)، إذ أصبح بعد ذلك واضحاً أن الـ DNA هو الذي يعتبر الأساس (الكيميائي) لتوريث الصفات خلال الأجيال المتتالية، حيث حدّدوا عدداً من النقاط الهامة جداً والاستنتاجات المتعلقة بالطبيعة وبالدور الوراثي للـ DNA الخلوي وهي أن:

- 1- الـ DNA يمتلك القدرة على التحويل أو التغير عند الكائنات الحيّة المختلفة.
- 2- كمية الـ DNA في الخلية تُعتبر ثابتة (هذه الكمية تتضاعف في المرحلة البينيّة الفاصلة بين انقسامين خلويين)، بينما كمية الـ ARN والبروتينات والغلوسيدات... إلخ متغيرة ومختلفة جداً.
- 3- الخلايا الأحادية Haploides وخصوصاً الأعراس، لا تمتلك إلا نصف كمية الـ DNA في الخلايا الثنائية Diploide، وهذا ما أكدته أيضاً دراسات الباحثون *C. Vendrely, R. Vendrely, A. Boivin* في (1984).
- 4- هناك تطابق شديد بين كمية الـ DNA ودرجة التعدّد أو التضاعف الصبغي الذي يصادف في الكائنات الحية، كذلك في النوع نفسه، تحتوي النوى المتضاعفة الصبغيات (ثلاثي، رباعي، خماسي، سداسي...) على كمية DNA أكثر منه في النوى الثنائية ($2n$).
- 5- الامتصاص للأشعة فوق البنفسجية Ultraviolettes من قبل الـ DNA يكون أعظمي في طول الموجة $2580 \text{ \AA}$ ، لأنه في طول الموجة هذه، الأشعة تمتلك فعالية عالية للتأثير وإحداث الطفرة.
- 6- العديد من المواد النظرية أو المماثلة للأسس الآزوتية تكون قادرة على أن تحل محل هذه الأسس في جزيء الـ DNA، وأيضاً من المحتمل أن تتمكن من التحريض والحث على الطفرة.
- 7- أخيراً، البنية الضخمة لجزيء الـ DNA (شكل 19- ج) المكوّنة من تتالي عدد كبير وهائل لارتباطات بين الأسس الآزوتية.

مرحلة الانقسامات (الخيطي Mitosis والمنصف Miosis)

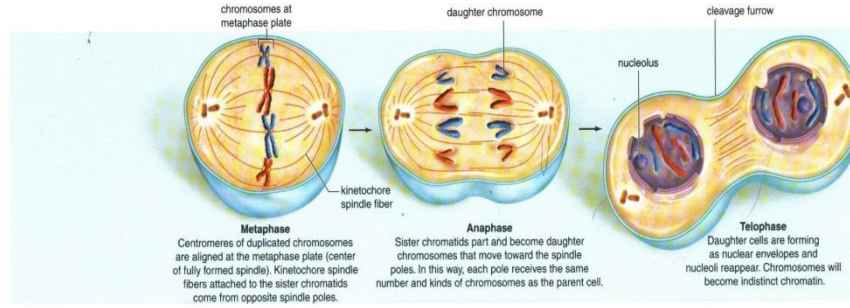
كما ذكرنا سابقاً هناك طريقتان مختلفتان للانقسام الخلوي تشتمل عليها الدورة الخلوية هما : الانقسام الخيطي أو الميتوزي (Mitosis)، و الانقسام المنصف أو الميوزي (Miosis)، الذي تم الكشف عن تفاصيله في عام 1900 ميلادي.

ففي نهاية المرحلة البينية و قبيل بدء مرحلة الانقسامات، يضاعف الصبغي مكوناته الكيماوية، و تلعب جزيئة ال DNA دورها الأساسي اذ يتم تضاعف جزيئة ال DNA بفك تشابك السلاسل الجانبية (مجموعات البورين و البيريميدين) و بناء شريطين جديدين فينتج عن ذلك تشكل جزيئة DNA جديدة مماثلة أي أن كل صبغي يكون عندئذ متضاعف دون أن نتمكن من رؤية ذلك بالمجهر، و يمكن عندئذ تسميتها بالصبغيات.

أولاً: الانقسام الخيطي أو الميتوزي (Mitosis):

هو نوع من الانقسام الخلوي، تتمكن الخلية بواسطته من إنتاج خليتين وليدتين متماثلتين تماماً، و هو يحدث في جميع الأنسجة الجنينية و يستمر فيما بعد بمعدل أقل في أنسجة الإنسان كلها، ما عدا الخلايا العصبية و العضلية، و هو المسؤول عن تكوين الخلايا اللازمة لنمو أنسجة الجسم و المحافظة عليها بتعويض الفاقد من الخلايا. تبدأ عملية الانقسام مع بداية تكثف الصبغيات و تنتهي بزوال تكثفها، و تقسم إلى أربع مراحل هي:

- الطور الطليعي أو التمهيدي Prophase،
- الطور التالي أو طور تكوين المغزل (الطور الاستوائي) Metaphase،
- الطور الانفصالي أو طور الهجرة Anaphase،
- الطور النهائي أو طور التباعد Telophase (الشكل 78).



176 Phases of mitosis in animal and plant cells
Figure 9.4

© 2007 by The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

الشكل (78): رسم تخطيطي يوضح الطور التالي أو طور تكوين المغزل (الطور الاستوائي) Metaphase، الطور الانفصالي أو طور الهجرة Anaphase، الطور النهائي أو طور التباعد Telophase من الانقسام الخيطي.

أ- الطور الطبيعي أو التمهيدي Prophase:

يبدأ الطور الطبيعي عندما تبدأ الصبغيات بالظهور في النواة كخيوط اثر تكثف المادة الصبغية التي تنتج عن انشاء و التفاف الصبغيات، و بالوقت نفسه تصبح الخلية أكثر كروية.

يتألف كل صبغي في هذه المرحلة من خيطين ملتحمين يعرف كل منهما باسم كروماتيد، و ينتج احدهما عن تضاعف الآخر خلال الدور S من المرحلة البينية.

بتقدم الطور الطبيعي تصبح الصبغيات أكثر قصرا و ثخنا و البنية الأولية التي تشتمل على المراكز المحركة للصبغيات أكثر وضوحا. و تبتعد الصبغيات كلما تقدم هذا الطور عن مركز النواة لتقترب من الغشاء النووي الذي يبدأ بالزوال و يختفي نهائيا في نهاية الطور الطبيعي. و يصبح مركز النواة فارغا تماما من المادة الوراثية.

في هذه المرحلة يتألف كل صبغي من سلسلتين ملتفتين حلزونياً. في نهاية الطور الطليعي تختفي النويات و الغشاء النووي، و تندمج البلاسما النووية مع البلاسما الخلوية. على صعيد التغيرات السيتوبلاسمية فأهم ما يحدث هو بدء تشكل مغزل الانقسام.

ب- طور تكوين المغزل (الطور الاستوائي) Metaphase:

مع بداية هذا الطور، يكون الغشاء النووي قد اختفى بشكل كامل، و تقلص الصبغيات وتتراص و تتوزع بشكل عشوائي. يتم خلال هذا الدور اكتمال تشكل مغزل الانقسام، حيث تلتحم خيوط المغزل بدءاً من القطبين و ترتبط الصبغيات بانبيبات المغزل بواسطة المراكز المحركة و تتجه بشكل شعاعي لتشكيل ما يسمى باللوحة الاستوائية.

إن الانقسام الذي يتشكل فيه مغزل مع مريكزات و أشعة كوكبية يسمى انقسام ذو مغزل شعاعي، و يحدث ذلك في الخلايا الحيوانية و النباتات الدنيا. أما الانقسام الذي لا يشتمل مغزله على مريكزات و أشعة كوكبية فيسمى انقسام ذو مغزل لا شعاعي، و نجده في النباتات الراقية مثل مغلفات البذور و كذلك عريانات البذور. و بالتالي فإن المريكزات و الأشعة عند هذه النباتات تكون غير ضرورية لتشكيل مغزل الانقسام.

ج- الطور الانفصالي أو طور الهجرة Anaphase:

في هذا الطور تنقسم الجسيمات المركزية طولياً، و تنفصل كروماتيدات الصبغيات عن بعضها بشكل متزامن، و تبدأ بالهجرة، على طول خيوط المغزل نتيجة انكماش هذه الخيوط، حيث تقصر الى الثلث أو ربع الطول الأصلي الذي كانت عليه في المرحلة السابقة. و ما أن تصل الصبغيات الى قطبي الخلية حتى يصل طور الهجرة الى نهايته، و تصبح الخلية في مطلع الطور النهائي.

د- الطور النهائي أو طور التباعد Telophase:

ترتخي الصبغيات في مطلع هذا الطور، و تصبح غير منظوية على بعضها و أقل تكثفاً، و في الوقت نفسه تميل الصبغيات الى تشكيل كتلة محاطة بغشاء نووي متقطع الذي تبدأ عملية إعادة بنائه بواسطة الشبكة البلاسمية الداخلية. في نهاية هذا الطور نجد غشاء نووي متكامل مؤلف من وريقتين و كل غشاء يحيط بالنواة الجديدة.

تبدأ السيتوبلازما بالانقسام عند المدار الاستوائي للخلية بالتزامن مع ارتخاء الصبغيات و تشكل الأغشية النووية. بعد ذلك يتشكل انخماص يتسارع حتى انفصال الخليتين عن بعضهما البعض. و يتضمن الانقسام السيتوبلازمي توزيع عضيات الخلية مثل الجسيمات الكوندرية و جهاز غولجي و الجسيمات الريبية على الخلايا البنات.

و هكذا تدخل الخليتان البنتان في المرحلة البينية، و تتلقى كل منهما نصف الكمية الصبغية التي سبق أن تضاعفت، أي أن كل خلية تحمل العدد نفسه من الصبغيات للخلية الأم.

ثانيا: الانقسام المنصف أو الميوزي (Miosis):

يطلق عليه أيضا الانقسام الاختزالي، و يحدث هذا النوع من الانقسام الخلوي حصرا في الخلايا الجنسية المولدة للأعراس داخل الأعضاء الجنسية للكائن الحي (الخصية أو المبيض). و هو نوع من الانقسام الخلوي تتمكن الخلايا التناسلية بواسطته من انتاج الأعراس، و الأعراس هي خلايا أحادية الصيغة الصبغية، حيث تحتوي على نصف عدد الصبغيات. ففي ذكر الانسان و الحيوان يحدث هذا الانقسام في الخصى لتكوين الحيوانات المنوية (النطاف)، أما في الأنثى فيحدث في المبايض حيث تتشكل البويضات الناضجة المعدة للإخصاب.

يتشابه العديد من خطوات الانقسام المنصف مع الخطوات المقابلة لها في الانقسام الخيطي، فالاثنتان مسبوқан بتضاعف الصبغيات. و مع ذلك فان هذا التضاعف الوحيد يتبعه انقسامان خلويان متعاقبان، يدعيان الانقسام المنصف الأول و الانقسام المنصف الثاني. ينتج عن هذه الانقسامات أربع خلايا بنات و ليس خليتان بنتان كما في الانقسام الخيطي (تحتوي كل منها نصف عدد الصبغيات في الخلية الأم).

ان تطور الخلية البيضية مثلا الى بيضة ناضجة تحتوي نصف كمية المادة الوراثية الموجودة في الخلايا الجسمية، أي خلية أحادية الصيغة الصبغية، يتطلب المرور بسلسلة من التغيرات و التطورات تتعرض خلالها البويضات الى انقسامين منصفين متتاليين هما:

- الانقسام المنصف الأول Miosis-I

- الانقسام المنصف الثاني Miosis-II

لكن هذه الانقسامات لا تحدث بشكل متتابع و تنتهي بسرعة، اذ يمكن للخلية البيضية أن تتوقف في أية مرحلة، و ذلك بحسب نوع الكائن الحي، ثم تعود لتكمل انقساماتها قبل أن تكون جاهزة للإلقاح.

عند الثدييات يحدث قسم من هذه الانقسامات خلال مراحل التشكل الجنيني و قبل الولادة، فمعروف عند الانسان مثلاً، أن الخلايا البيضية تتطور في المبيض بدءاً من الطبقة الطلائية في قشرة المبيض، ثم تغوص في عمق القشرة جامعة حولها طبقة من الخلايا الجريبية لتشكل البضة الأولية أو الجريب الأولي.

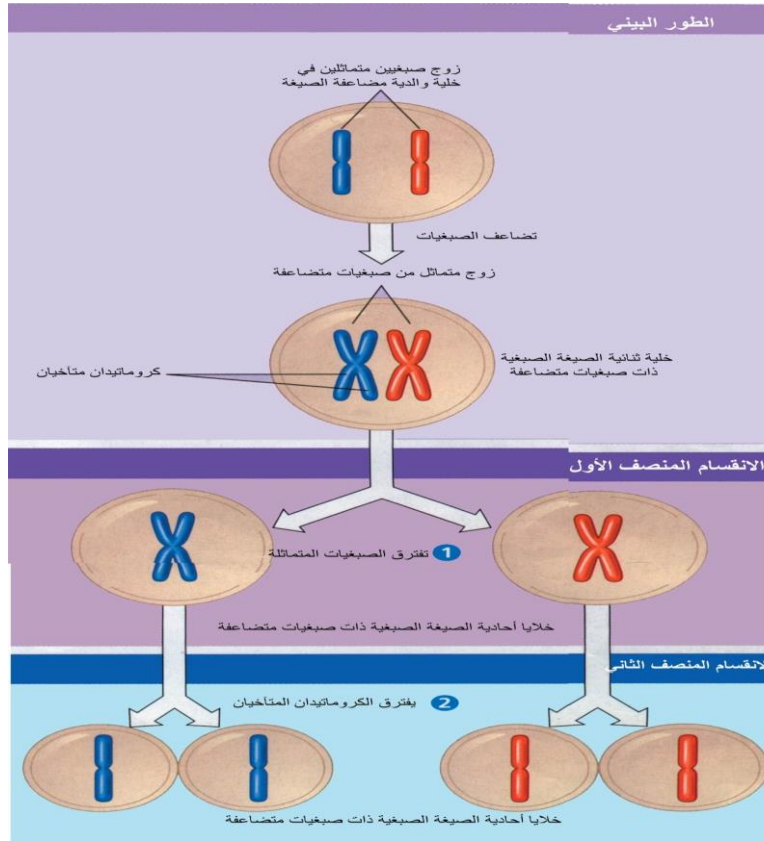
و تتميز جميع الخلايا البيضية في مبيض أنثى الانسان خلال الحياة الجنينية و يصل عددها في الأسبوع الثلاثين من الحمل الى أكثر من مليون خلية بيضية أولية.

و في هذه المرحلة من التطور الجنيني يبدأ الانقسام المنصف الأول Miosis-I. و قبيل حدوث الانقسام المنصف الأول تكون الخلية البيضية قد ضاعفت مادتها الوراثية (DNA) خلال الطور البيني من الدورة الخلوية. بعد ذلك يبدأ الطور الطليعي من الانقسام المنصف الأول الذي يدوم طويلاً، اذ يستغرق أكثر من 90% من الزمن اللازم لمجمل الانقسام المنصف.

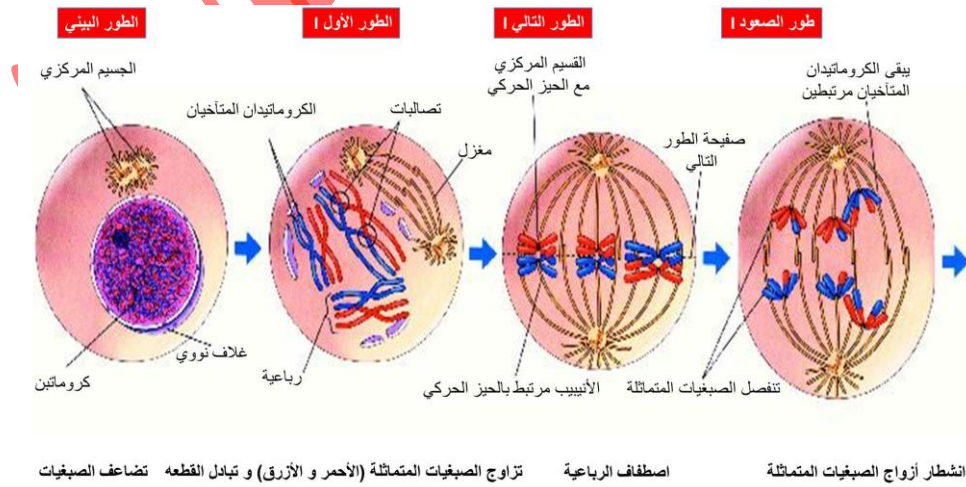
أ- مراحل الانقسام المنصف

تظهر نظرة شاملة للانقسام المنصف في الشكل (79) كيف يتضاعف كلا الصبغيين في زوج متماثل وحيد من الصبغيات لدى خلية مضاعفة الصيغة الصبغية، و كيف يتم فرز هذه النسخ الى أربع خلايا بنات أحادية الصيغة الصبغية. إن الكروماتيدين (شقي الصبغي) المتآخيين هما نسختان من صبغي واحد، متصلين معا بالقسيم المركزي و يشكلان صبغياً مضاعفاً واحداً.

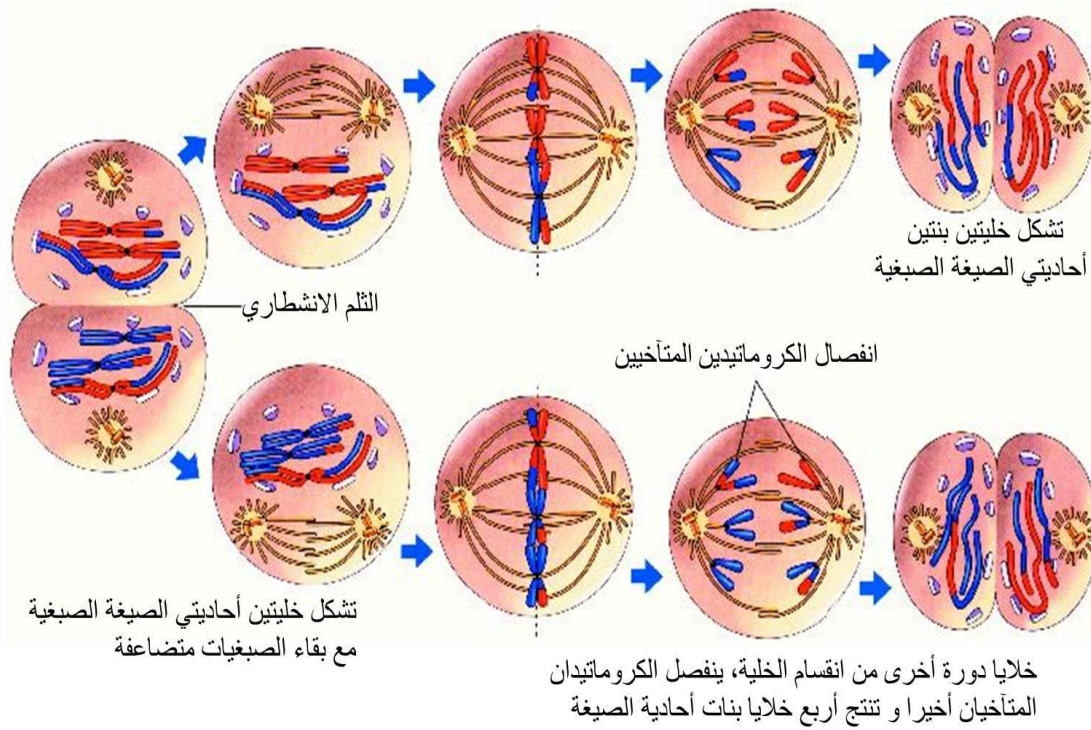
و على العكس فإن الصبغيين في الزوج المتماثل هما صبغيان مفردان تم توارثهما من والدين مختلفين و هما في العادة ليسا متصلين ببعضهما. ان الشكل (80 أ - ب) يصف بالتفصيل مرحلتي الانقسام المنصف في خلية حيوانية عددها الصبغي المضاعف هو 6. ينصف الانقسام المنصف اجمالي عدد الصبغيات بطريقة نوعية جداً مخفضاً عدد الطواقم الصبغية من اثنين الى واحد، يذهب كل منها الى خلية بنت مستقبلية.



الشكل (79): نظرة شاملة على الانقسام المتصف وكيف يختزل العدد الصبغي. بعد تضاعف الصبغيات في الطور البيئي تنقسم الخلية مرتين فتشمر أربع خلايا بنات أحادية الصيغة الصبغية. ان هذا الشكل يوضح سير زوج واحد من الصبغيات المتماثلة فقط. لقد جرت وراثة الصبغي الأحمر من الأنثى و الصبغي الأزرق من الذكر.



الشكل (80- أ): استكشاف الانقسام المتصف الأول في خلية حيوانية (يفرق الصبغيات المتماثلة)



الشكل (80- ب): استكشاف الانقسام المنصف الثاني في خلية حيوانية (الانقسام المنصف الثاني يفرق الكروماتيدين الشقيقين).

❖ الانقسام المنصف الأول Miosis-I

يشتمل الانقسام المنصف الأول على الأطوار نفسها التي يمر بها الانقسام الخيطي أو العادي و هي:

- الطور الطليعي أو التهيدي، - الطور الطليعي أو التمهيدي Prophase، - الطور التالي أو طور تكوين المغزل (الطور الاستوائي) Metaphase، - الطور الانفصالي أو طور الهجرة Anaphase، - الطور النهائي أو طور التباعد Telophase.

الطور البيني Interphase

1- تنتسخ الصبغيات خلال الطور S ولكنها تبقى غير متكثفة.

- 2- يتألف كل صبغي متضاعف من كروماتيدين متآخين، متطابقين وراثيا و متصلين عند القسم المركزي.
- 3- يتضاعف الجسيم المركزي معطيا جسيمين مركزيين.

الطور الطليعي أو التمهيدي **Prophase** و يشتمل هذا الطور عددا من المراحل و هي:

أ- مرحلة الخيوط الرفيعة Leptonema

في بدء هذه المرحلة، تصبح الصبغيات مرئية كخيوط دقيقة من الكروماتين، و ذلك في مطلع الطور الطليعي من الانقسام المنصف، يكون عدد الصبغيات آنذ عددا ثنائيا. و يلاحظ أثناء هذه المرحلة اتجاه الصبغيات في داخل النواة اتجاها معينا، حيث تتلاقى نهايات الصبغيات في جانب واحد من جوانب النواة، الجانب الذي يكون قريبا من نقطة توضع الجسيم المركزي Centrosome، و تحقق شكل الباقة (ومن هنا أتى تعبير الباقة كاسم لهذه المرحلة).

ب- مرحلة الخيوط المتزاوجة Zygonema

في هذه المرحلة، فان الصبغيات المتماثلة التي بقيت خلال الانقسام العادي مفترقة تماما تقترب الواحدة من الأخرى و تنتظم في أشفاع، و يصبح الصبغيان المتماثلان منطبقين على بعضهما في نقطة معينة، و نعني بذلك في النهاية القريبة من الجسيم المركزي. و يلي ذلك مباشرة اتصال الصبغين ببعضهما طوليا. و تعرف حادثة التصاق الصبغين المتماثلين في الشفع الواحد باسم الاقتران الصبغي Synapsis، و يعتبر الاقتران الصبغي أكثر ظاهرات الانقسام المنصف أهمية.

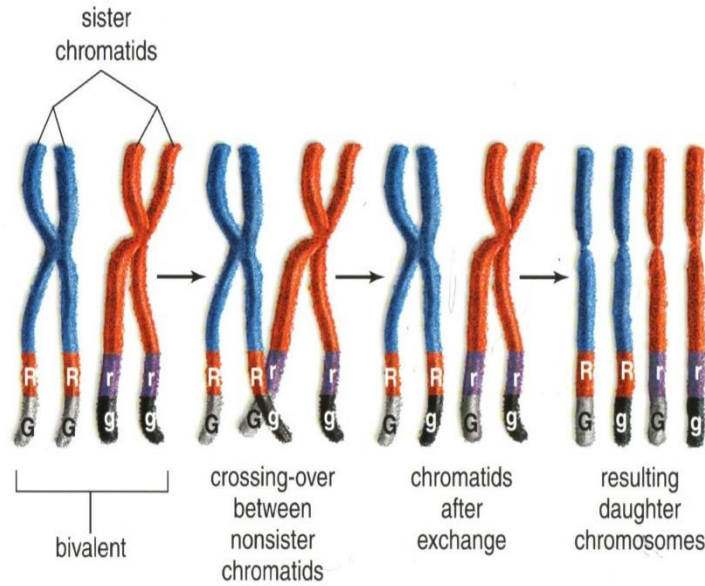
ت- مرحلة الخيوط الثخينة Pachynema

يصبح الصبغيان المتماثلان في هذه المرحلة ملتفين حلزونيا على بعضهما، بحيث يصعب تمييز أحدهما عن الآخر، و يبدوان وكأنهما قد شكلا خيطا كثيفا واحدا. و يقابل عدد الخيوط الثخينة نصف عدد الخيوط الدقيقة، التي كانت قد ظهرت في مرحلة الخيوط الرفيعة.

و يتم خلال مرحلة الخيوط الثخينة انشطار صبغي الشفع الواحد انشطارا طوليا، و يصبح الخيط الكثيف الواحد مؤلفا من أربعة شطور Chromatids ، لا تزال تتصل ببعضها.

و بشكل تفصيلي فإن ما يحدث في الطور الأول(Prophase I) هو ما يلي:

- 1- يشغل هذا الطور أكثر من 90% من الوقت الذي يتطلبه الانقسام المنصف.
- 2- تبدأ الصبغيات بالتكثف
- 3- تتزوج الصبغيات المتماثلة بشكل رخو على مدى أطوالها و ترتصف مورثة بعد مورثة بشكل دقيق.
- 4- في التعابر cross-over تتقطع جزيئات الدنا في الكروماتيدين اللامتأخيين عند أماكن متناظرة ثم تعود للارتباط مع دنا آخر.
- 5- في التشابك تتكون بنية بروتينية تسمى المعقد المشبكي الخيطي بين المتماثلات بحيث تمسكها معا بشكل وثيق على مدى أطوالها.
- 6- يختفي المعقد المشبكي الخيطي في آخر الطور الأول و يصبح كل زوج صبغي مرئيا في المجهر كمجموعة رباعية مؤلفة من أربع كروماتيدات.
- 7- تملك كل رباعية تصالبا أو أكثر، تدعى مناطق التعابر.
- 8- تمسك المتماثلات مع بعضها حتى طور الصعود.
- 9- تحدث حركة الجسيمات المركزية، و تتشكل أنيبيات مغزلية و يتلاشى الغلاف النووي، و تشتت النويات كما في الانقسام الخيطي.



232 Crossing-over
Figure 12.8

© 2007 by The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

الشكل (81): تمثيل يوضح حادثة التصلب و التبادل بين صبيغي الصبغيين في ثنائية التكافؤ. بعد أن يتقابل الصبغيان المتماثلان، يتقاطع أحد الصبيغيين في الصبغي الواحد مع صبيغي آخر من الصبغي الثاني، و يتبادلان قطعا عادة متساوية.

و يحدث أثناء التصاق الشطور الأربعة للشفع الواحد انكسارها إلى قطع، تعود لتلتحم مع بعضها في أربعة شطور جديدة. وعلى هذا النحو فان قطعا من أحد شطري الصبغي الواحد في الشفع تأتي الآن لتلتحم متبادلة مع قطع تقابلها في أحد الشطرين الآخرين للصبغي الآخر (الشكل 81). و تعرف هذه الظاهرة باسم التصلب و التبادل الصبغي Crossing-over .

ث- مرحلة الخيوط المتضاعفة Diplonema

ما أن تنتهي مرحلة الخيوط الثخينة حتى يأخذ شطرا كل ثنائية بالابتعاد عن بعضهما، و كأن قوى التجاذب، التي أدت إلى التصاق الصبغين المتماثلين أثناء حادثة الاقتران الصبغي Synapsis ، قد استبدلت الآن بقوى تنافر. و يصبح الانشطار الطولي في كل صبغي من الصبغيات في هذه المرحلة واضحا. كما أن انفصال صبغي الشفع الواحد انفصالا طويلا يغدو متميزا. و على أية حال، تظل أقسام الخيط الصبغي المركب هذا متصلة ببعضها، و حيثما تم اتصال و تبادل صبغي يبقى الشطران اللذان عانيا التبادل متصلين ببعضهما بنقطة الاتصال.

الطور التالي (I) Metaphase:

- 1- تنتظم أزواج الصبغيات المتماثلة في رباعيات على صفيحة الطور التالي مع صبغي واحد من كل زوج يواجه كل قطب.
- 2- يتركز الكروماتيدان في الصبغيات المتماثلة على انيبيبات المغزل من أحد القطبين، أما المتماثلة الأخرى فترتكز على أنيبيبات من القطب المقابل.

طور الصعود (I) Anaphase

- 1- تتحرك الصبغيات باتجاه الأقطاب يقودها الجهاز المغزلي.
- 2- يبقى الكروماتيدان المتأخيان متصلين عند القسم المركزي و يتحركان كوحدة مفردة باتجاه نفس القطب.
- 3- تتحرك الصبغيات المتماثلة التي يتألف كل منها من كروماتيدين متأخيين نحو قطبين متقابلين.

الطور النهائي (I) Telophase

- 1- في بداية الطور النهائي يكون لكل نصف من الخلية طاقم مكتمل من الصبغيات. و لا يزال كل صبغي يتألف من كروماتيدين متأخيين.
- 2- الانقسام السيتوبلازمي يحدث عادة متزامنا مع الطور النهائي مشكلا خليتين بنتين.
- 3- في الخلايا الحيوانية يتشكل الثلم الانشطاري، أما في الخلايا النباتية تتشكل صفيحة الخلية.
- 4- في بعض الأنواع و ليس كلها، يزول تكثف الصبغيات و يعاد تشكيل الغلاف النووي و النوية.
- 5- لا يحدث تضاعف للصبغي بين نهاية الانقسام المنصف الأول و بداية الانقسام المنصف الثاني، لأن الصبغيات قد تضاعفت.

❖ الانقسام المنصف الثاني:

الطور الأول (II) Prophase

- 1- يتشكل الجهاز المغزلي.
- 2- في أواخر الطور الأول تتحرك الصبغيات و هي لا تزال تتألف من كروماتيدين اثنين باتجاه الصفيحة الاستوائية.

الطور التالي (II) Metaphase

- 1- تتوضع الصبغيات على صفيحة الطور التالي كما في الانقسام الخيطي.
- 2- بسبب التعابر للانقسام المنصف الأول لا يكون الكروماتيدان المتآخيان لكل صبغي متآخيين لكل صبغي متطابقين جينيا.
- 3- يلتصق الحيزان الحركيان في الكروماتيدين المتآخيين بأنبيبات ممتدة من القطبين المتقابلين.

طور الصعود (II) Anaphase

- 1- أخيرا يفصل القسيمان المركزيان لكل صبغي، و يتباعد الكروماتيدان المتآخيان.
- 2- يتحرك الآن الكروماتيدان المتآخيان كصبغيين منفردين باتجاه القطبين المتقابلين.

الطور النهائي (II) Telophase

- 1- تتشكل النوى، و يبدأ تكثف الصبغيات بالزوال، و يحدث الانقسام السيتوبلازمي.
- 2- ان انقسام خلية لأحد الأبوين انقساما منصفا ينتج أربع خلايا بنات، لكل منها طاقما صبغيا أحادي الصيغة و غير متضاعف.
- 3- تتميز كل من الخلايا البنات الأربع وراثيا عن الخلية البنت الأخرى و عن الخلية الأم.