

رقم الترتيب :

رقم التسلسل:

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

جامعة الشهيد حمدة لخضر الوادي

كلية علوم الطبيعة والحياة

قسم البيولوجيا

مذكرة تخرج

لنيل شهادة ماستر أكاديمي

ميدان: علوم الطبيعة والحياة

شعبة: علوم بيولوجية

تخصص: التنوع الحيوي و فيزيولوجيا النبات

الموضوع

الطفرات الوراثية عند جينوم الصانعة الخضراء (Plastome) دراسة
مقارنة ومراجعة

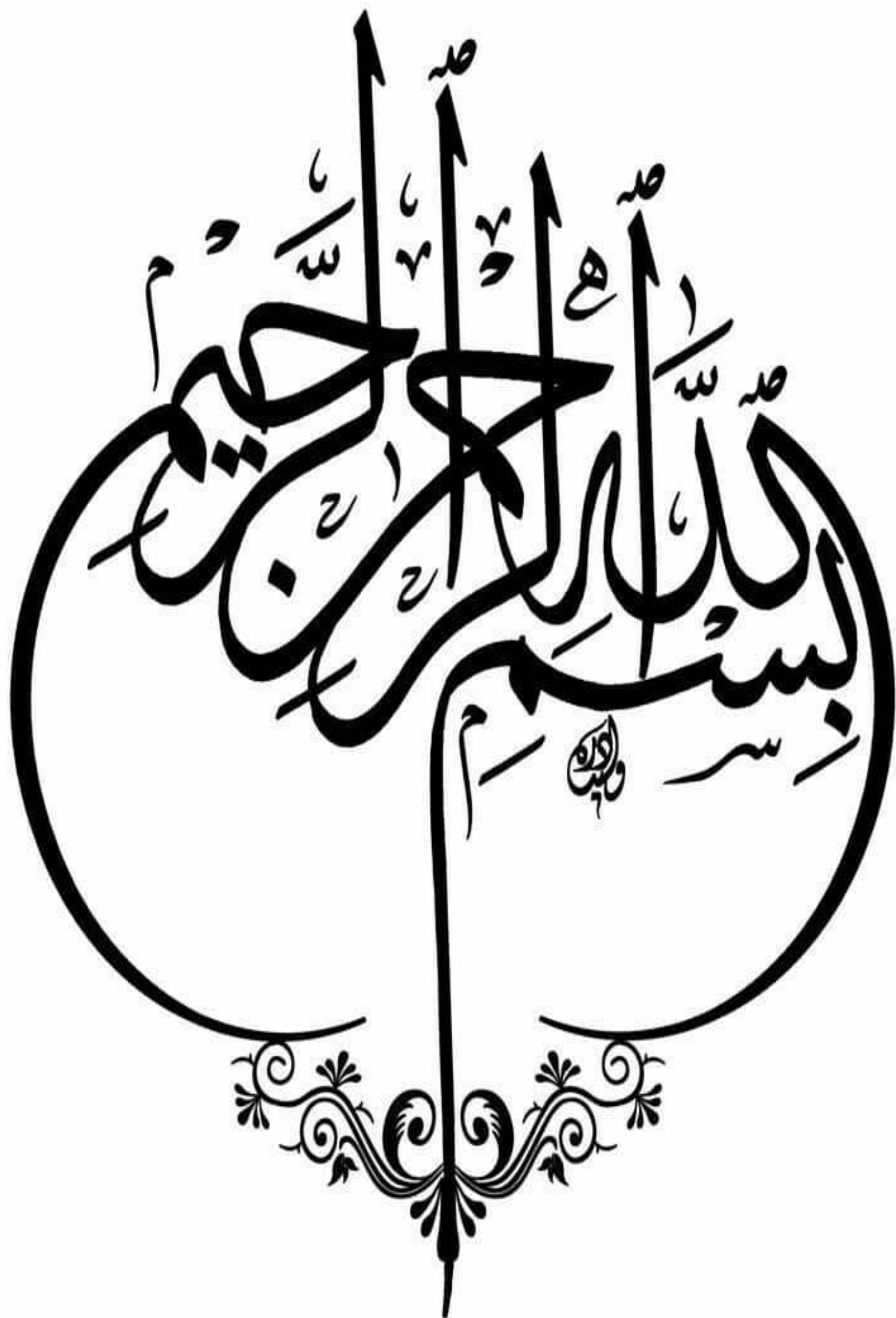
من إعداد الطلبة:

- بوحمدة آية
- بوضبية أسماء
- قريوح إيمان

تحت إشراف:

جامعة الشهيد حمدة لخضر بالوادي	مؤطرا	أستاذ التعليم العالي	أ.د. شويخ عاطف
	رئيسا	أستاذ محاضرة ب	ب.د. بوصبيح إبراهيم عايدة
	مناقشا	أستاذ محاضرة ب	ج.د. بن قدور منية

الموسم الجامعي: 2024-2025



شكر و عرفان

الحمد لله الذي بنعمته تتم الصالحات، وبفضله تيسر المساعي، والحمد لله الذي علم الإنسان ما لم يعلم، ونشهد أن لا إله إلا الله وحده لا شريك له، شهادة نرجو بها النجاة يوم لا ينفع مال ولا بنون، ونشهد أن محمداً عبده ورسوله، المبعوث رحمة للعالمين، صلى الله عليه وعلى آله وصحبه ومن تبعهم بإحسان إلى يوم الدين.

ها نحن اليوم، نقف في حضرة لحظة طالما راودنا الحلم بها، لحظة قطفنا فيها ثمرة جهد سنوات مضت، وما كان لهذا الغرس أن يؤتي أكله لولا عناية الله ولطفه، وتوفيقه وفضله، فله الحمد أولاً وآخراً، ظاهراً وباطناً.

في هذه اللحظة المباركة التي نضع فيها بين أيديكم ثمرة جهدنا وسهر أيامنا وليالينا، يملأنا شعور عميق بالامتنان والعرفان لكل من مدّ إلينا يد العون والدعم. نتقدم بأسمى آيات الشكر والعرفان، وأصدق عبارات التقدير والامتنان، لكل من كان له دور - بعد الله تعالى- في إنجاز هذه المذكرة ووصولها إلى صورتها النهائية وإخراجها إلى حيز الوجود.

نتوجه بخالص الشكر وجزيل العرفان إلى مشرفنا الفاضل، البروفيسور "شويخ عاطف" الذي كان نعم السند والموجه، فبفيض علمه وسعة صدره وتوجيهاته القيمة كان لهذا العمل أن يرى النور. جزاه الله عني خير الجزاء، وبارك في علمه وعمره وعطائه.

ولا يفوتنا أن نتقدم بخالص الامتنان إلى السادة أعضاء لجنة المناقشة الموقرين رئاسة وأعضاء، الذين تفضلوا بقبول مناقشة هذا العمل، ومنحونا من وقتهم وجهودهم وآرائهم السديدة، التي نعدها نبراساً نستضيء به في مسيرتنا العلمية والعملية القادمة. ولا يسعنا في هذا المقام إلا أن نتوجه بالشكر إلى كل من دعم مسيرتنا من أساتذة وزملاء وأفراد الأسرة الكرام، الذين كانوا عوناً لنا بعد عون الله تعالى، فبكلماتهم المشجعة، ودعواتهم الصادقة، تيسرت لنا السبل وإلى من ننحني تواضعاً أمام عظمة قلبين، كانوا لنا نوراً في دربنا، ودعاءً لا ينقطع، وعطاءً لا يعرف حدوداً، إلى الولدين الكريمين، إلى من غرسوا في نفوسنا حب العلم والأمل، نهدي ثمرة هذا الجهد، وندعو الله أن يجزيهما عنا خير الجزاء، وأن يجعلنا قرة عين لهما.

ونختتم كلمتنا بالدعاء اللهم أجعل هذا العمل خالصاً لوجهك الكريم، نافعاً لمن يقرؤه أو ينتفع به، وأن يزدنا علماً وهدايةً، ويغفر لنا ما وقعنا فيه من تقصير أو خطأ، فالكمال لله وحده، والنقصان صفة البشر.

﴿ وَقُلْ رَبِّ زِدْنِي عِلْمًا ﴾ وآخر دعوانا أن الحمد لله رب العالمين

اهداء

قال تعالى ((وآخر دعواهم أن الحمد لله ربي العالمين))

الحمد لله حمدا كثيرا حبا وشكرا وإمتنانا عل البدء والختام

إلى منارة العلم وإلى سيد الخلق حبيبي وشفيعي يوم القيامة انت من تهدي إلى النجاحات سيدنا
محمد صلى الله عليه وسلم

من قال أنا لها...نالها

وانا لها وإن أبت رغبا عنا أتيت بها لم تكن الرحلة قصيرة، ولم يكن الحلم قريبا ولا الطريق كان
محفوفا بالتسهيلات، لكنني فعلتها وملتتها.

أهداء تخرجي إلى من كلفه الله بالهيبة والوقار إلى من علمني الحب والعطاء بدون إنتظار إلى من
أحمل إسمه بكل إفتخار إلى والدي العزيز حفظك الله

أهدي ثمرة نجاحي إلى من حممتي ومنحتني الحياة وأحاطتني بحنانها وحرصت على تعليمي
بصبرها وتضحيتها إلى من كان دعاؤها سر نجاحي أُمي الغالية حفظها الله

إلى من فازت بالمرتبة الأولى في قلبي وتجاوزت كل المسميات واختصرت جميع الرفاق والأحبة
أخت القلب ورفيقة العمر إلى إختي ونام

إلى التي تقاسمنا أيام الصغر معا رفيقة السهرات والضحكات إلى المميزة روحا وقلبا اختي التي
لم تلتها أُمي نسرين

إلى ريحانة قلبي إلي من تحمل خفة الغيمة ورقة الفراشات التي أحمل لها في قلبي كل الحب اختي
خلود

إلى صاحبة الشخصية المميزة التي وقفت دائما بجانبني واحتضنتني بحبها إلى الحقيقة المريحة
التي لا توضع بالمقارنة مع احد صاحبة الوجه الأجل من دون مجهود اختي ريان

إلى جميلة الجميلات أميرة الأميرات صاحبة القلب الابيض أختي هبة الرحمان

إلى من سكن قلبي إلى من قال فيه ربي العالمين (سنشد عضدك ب أختيارك) إلى شمعة ما انطفأت
في جميع أيامي بل أنارت ضلام دربي فما خفت الضلام ولا خفت العثرات أخي الغالي بشير حفظه
الله

إلى الجميلات صاحبات القلوب النقية من كانوا خير ونيس لي من جمعتني بهم أيام وسنيننا لا
تنسى بما حملته من ضحكات باقية إلى الأبد (نرجس . إيمان . أسماء . صفاء . إبتسام . إيناس
شيماء)

"من لا يشكر الناس لا يشكر الله "

قال رسول الله صلى عليه وسلم (من صنع إليكم معروفا فكافنوه فإن لم تجدوا ماتكافنونه فادعوا له
حتى ترو انكم كافتموه ...) عرفانا بالجميل لأهل العطاء أتقدم بأرقى كلمات الشكر والثناء إلى من
كل علمني حرفا فأني كلام شكر يوفيههم حقهم الحروف تخجل امامهم ولكن القلب يكون دائما

الأصدق لأساتذتي الأعزاء جعل الله من حسناتكم أضعاف .
آية

اهداء

الحمد لله اولا وأخيرا، ظاهرا وباطنا على النعم التي لا تعد ولا تحصى. وعاء توفيقه الذي لا يخذل

إلى من غزلت من نبضها طمأنينتي إلى من كانت حضناً وسنداً، دعاءً لا ينقطع، وحناناً لا ينقص...

إلى أمي

تعلمت منك أن الصبر قوة، وأن القلب العامر بالإيمان لا يخذله الله. إلى أول ظل أظلني وإلى من حصد الأشواك في دربي ليمهد لي طريق العلم

إلى أبي

يا من كان تعبك أمناً لنا، وسهرك راحة لقلوبنا... جزاك الله عنا كل خير، وما وفيناك حقك.

إلى أختي الأقرب، وصديقتي الأصدق إلى أختي عفاف

من أنارت درب العلم وما كلت. يامن ترفعين المشعل في درب من سيعملون ، أسأل الله لكي الرضا الذي يملأ قلبك والنجاح الذي يثبت جهدك

إلى الزهرة في بستان قلبي إلى أختي بشرى، أسأل الله أن يكتب لك التفوق، ويجعل من اجتهادك فرحاً يزهر. من تقاسموا معي العمر بطلوه ومزّه ، لكم في قلبي من الحب ما لا يُقال، ومن الامتنان ما لا يُحصى إلى اخوتي الأحبة :أخي الكبير مسعود سند في الحياة وكتف حين تميل الأيام

أخي أحمد ياسين، سبب ضحكتي، وصاحب الحضور الخفيف الذي يزيح التعب عن القلب،

أخي محمد العربي، المجتهد الجميل، طيب القلب،

أخي معتز بالله، صغيرنا الذي يكبر سريعاً، فأسأل الله أن يبارك له في كل أيامه.

إلى من كنّ نعمة في أيامي، ورفيقات عمرٍ لا يُعوّض...

إلى صديقاتي آية .اسماء .ابتسام .ايناس .صفاء .مريم .نرجس.شيماء.

كنتنّ الضوء في أكثر اللحظات ظلمة، وكنتنّ لقلبي دفناً لا يُنسى.

إلى كل من علمني حرفاً وأيقظ فيّ السؤال ومهد لي طريق المعرفة إلى كل من درسني من الحروف الأولى إلى آخر درب الجامعة، إلى أساتذتي

لكم في هذا الثمر سهم وفي القلب دعاء.

وأخيراً... إلى نفسي، يا من تعبت، وسهرت، وبكيت في صمت، ثم واصلت المسير... ها أنتِ تصلين، فابتسمي، وتذكّري أنك كنتِ على قدر الحلم، وأكثر،

ابنة العائلة الكبرى، وأول خريجة ترفع رأس والديها فخراً وفرحاً...

إيمان

كنت البداية، فليكن القادم أجمل باذن الله.

اهداء

الحمد لله عدد ما كان وعدد ما يكون وعدد الحركات والسكون، يا من وسعت رحمتك كل شيء، لك وحدك الحمد على ما أنعمت، فما هذا الإنجاز إلا بفيض عطائك، وكرمك، وتيسيرك... فلك الفضل أولاً وآخرًا.

أهدي هذا التخرج الذي طالما حلمت به، وسهرت لأجله الليالي، إلى نفسي♡ إلى تلك الفتاة التي وقفت في وجه التعب، والعثرات، والخذلان أحيانًا، ثم ابتسمت في النهاية لأنها وصلت. يا أنا، كنتِ جديرة بهذا الحلم، فهنيئًا لكِ تعبك وصبرك وثباتك.

إلى أمي♡

يا نبع الحنان، يا وطن الأمان، يا دعوة خفية في جوف الليل، يا من غرست في قلبي معنى الصبر، وأورثتني العزيمة، كل هذا النور من نور عينيك، وكل هذا الفرح هو امتداد لفرحك.

وإلى أبي♡

سندي وقدوتي، يا من حملتني قبل أن أحمل اسمي، يا من كنت لي ظلًا في كل درب، نجاحي هذا ثمرة من غرسك وجهدك، فلك مني كل الحب والامتنان.

إلى أخواتي الحبيبات:♡ أميرة، سرين، ساجدة، وسوار♡

كنتن لي اليد التي لا تميل، والصوت الذي يواسيني، والضحكة التي تهديني نورًا. كبرت معكن وكبر في قلبي اليقين بأن الأخوة رزق لا يفتر بثمن.

وإلى إخوتي الأعزاء:♡ عبد النور، نجم الدين، أنس، مصطفى، الصادق♡

كنتم الأمان حين غاب الأمان، والفرح حين ضاق القلب، وجودكم في حياتي نعمة لا توصف.

وإلى صغير البيت...♡ جواد♡

وجهك البريء، ضحكك العذبة، كانت بلسماً في لحظات التعب، يا أجمل من في البيت... لك مني فرحة مضاعفة.

إلى خالي الحبيب الطيب♡

الذي لم يبخل عليّ بالعون والنصيحة، دمت فخراً وسنداً، جزاك الله عني خير الجزاء. لك في القلب مكان خاص، شكرًا لحنائك، لحضورك، ولصدقك النادر.

وإلى صديقاتي الغاليات كل بإسمها♡ رفيقات المشوار، من تقاسمت معهن الضحكة والدمعة، أنتم الزهر في دربي، والسند في لحظات الانكسار، كنتم الأجمل في هذا الطريق، فلكم مني محبة لا تنتهي.

وأخيرًا... لا ننسى أهلنا في غزة العزة، يا من علمتمونا أن العز لا يشتري، وأن الصمود ليس شعارًا بل حياة، لكم في قلبي دعاء لا ينقطع، وذكرى لا تنسى، تخرجي هذا لكم، لأنكم أنتم الأبطال الحقيقيون، لأنكم معنى الكرامة... ولأن فيكم نبض الأمة.

اسماء

فالحمد لله على حسن التمام والختام

الملخص

Abstract

المخلص

تهدف الدراسة إلى التعرف على الطفرات الوراثية في جينوم البلاستيدات الخضراء وتأثيرها على النباتات، من خلال مراجعة الدراسات السابقة. استنادا على النتائج النتائج وجود بعض الطفرات التي لها أثر على جينات مهمة مشفرة مثلا كمجمعات التمثيل الضوئي PSI وPSII وقد إنعكست هذه الطفرات على النمط الظاهري للنبات حيث لوحظت مظاهر مثل التبقع والاصفرار وأيضا التلوين الغير متجانس على مستوى الورقة. كما أوضحت الدراسات أن هذه الطفرات تسهم في فهم الوراثة غير المندلية مثل الوراثة الأمومية، كما في نبات الحور. وأكدت الأبحاث العلاقة بين الطفرات النقطية حذف إستبدال وتكرارات الحمض النووي في تطور النباتات. وساهمت الطفرات في جينومات البلاستيدات في توضيح أنماط تطورية لعائلات نباتية مثل Calycanthaceae من خلال دراسة ومقارنة و مراجعات متعددة.

كلمات المفتاحية: طفرات وراثية، جينوم الصانعة الخضراء، الصانعة الخضراء، دراسة مقارنة ومراجعة .

Abstract

This study aimed to identify major Genetic mutations in chloroplasts genome and their effects on plants through reviewing previous research. The findings emphasized Certain mutations affecting key genes that encode components of the photosynthetic complexes PSI and PSII have manifested at the phenotypic level of the plant, producing leaf symptoms such as mottling, chlorosis, and heterogeneous pigmentation.. These mutations also revealed non-Mendelian inheritance patterns like maternal inheritance in Populus, aiding plant breeding programs. Furthermore, a strong link was found between SNPs, InDels, and DNA repeats, enhancing our understanding of plant evolution and it's agricultural applications. Chloroplast genome mutations also showed distinct evolutionary patterns in families such as Calycanthaceae through comparative and multiple review studies.

Keywords: Genetic mutations, Plastome, Chloroplasts, Review and comparative study.

فهرس المحتويات:

شكرو تقدير
إهداء
إهداء
إهداء
الملخص
فهرس المحتويات
قائمة الأشكال
قائمة الجداول
قائمة الاختصارات
مقدمة	1.....

الجزء النظري.

الفصل الأول: البلاستيدات الخضراء

مدخل	6.....
1-تعريف البلاستيدات	6.....
2-أنواع البلاستيدات	7.....
3- تعريف البلاستيدات الخضراء.	8.....
3-1تكوين البلاستيدات الخضراء.	8.....
3-2 مكان تواجد البلاستيدات الخضراء.	9.....
3-3شكل وبنية البلاستيدات الخضراء.	9.....

- 13.....4-3 جينوم البلاستيدات الخضراء.
- 15.....4-أصبغة البلاستيدات الخضراء.
- 15.....4-1 تعريف جزيئة الكلوروفيل.
- 15.....4-2 دور البلاستيدات الخضراء بالنسبة للنبات
- 15.....4-2-1 القيام بعملية التركيب الضوئي.
- 16.....4-2-2 بالنسبة للاجهادات.
- 19.....5-العوامل المؤثرة على نشاط البلاستيدات الخضراء وكفاءتها.
- 21.....6-دور البلاستيدات الخضراء في التطبيقات العملية.

الفصل الثاني: الطفرات الوراثية

- 241-تعريف الطفرة الوراثية .
- 25.....2 - تصنيف الطفرات الوراثية حسب طبيعتها .
- 25.....1-2 الطفرات النقطية .
- 27.....2-2 الطفرات الكروموسومية.
- 28.....3-مكان حدوث الطفرات
- 28.....1-3 الطفرات الجنسية.....
- 29.....1-3-1 أنواع الطفرات الجنسية.
- 29.....3-2 الطفرات الجسدية.....
- 29.....4-أسباب حدوث الصفرات.....
- 30.....1-4 الطفرات الطبيعية.....
- 30.....1-4-1 الطفرات الجينية العشوائية.....
- 30.....4-2-1 الطفرات حسب تكرار الأخطاء في نسخ الحمض النووي.....

30	3-1-4 الانتقال الجيني العمودي والأفقي
30	2-4 الطفرات المستحثة
30	1-2-4 العوامل البيئية
30	2-2-4 الأدوات الكيميائية أو الفيزيائية
31	5- تأثير الطفرات الوراثية
31	1-5 الطفرة الصامتة
31	2-5 الطفرة المسأسة
31	3-5 طفرة انزياح الإطار
32	4-5 إضافة أو حذف الأحماض الامينية
32	5-5 الطفرة الغير منطقية
33	6- التطبيقات الزراعية للطفرات الوراثية

الجزء التطبيقي

جرد ومقارنة أهم الدراسات حول الطفرات في جينوم البلاستيدات

الخضراء (Plastom)

36	1-المقال الأول
36	المؤلفون
36	الهدف من الدراسة
36	المعايير المدروسة
37	النتائج

42.....	المناقشة
43.....	2-المقال الثاني
43	المؤلفون
43.....	الهدف من الدراسة
43.....	المعايير المدروسة
44	النتائج
49.....	المناقشة
50.....	3-المقال الثالث
50.....	المؤلفون
50.....	الهدف من الدراسة
50.....	المعايير المدروسة
52.....	النتائج
52.....	المناقشة
53.....	4-المقال الرابع
53.....	المؤلفون
53.....	الهدف من الدراسة
53.....	المعايير المدروسة
54.....	النتائج
57.....	المناقشة
58.....	5-المقال الخامس
58.....	المؤلفون

58.....	الهدف من الدراسة
58.....	المعايير المدروسة
59.....	النتائج
62.....	المناقشة
64.....	الخاتمة
66.....	قائمة المراجع

قائمة الأشكال:

الرقم	عنوان الشكل	الصفحة
01	مخطط البلاستيدات الخضراء	10
02	دور غشاء التيلاكويد	13
03	عملية التركيب الضوئي باختصار	16
04	المرحلة الكيموضوئية في عملية التركيب الضوئي	17
05	حلقة كالفن	18
06	الآليات المختلفة في استجابة البلاستيدات الخضراء للاجهادات	21
07	طفرات لونية طبيعية في النبات.	24
08	مثال على استبدال قاعدة في الحمض النووي. في هذا المثال تستبدل القاعدة T بـ G	25
09	استبدال البيورين بـ بيرييميدين أو البيرييميدين بالبيورين	26
10	استبدال البيورين بـ بيورين مختلف أو استبدال البيرييميدين بـ بيرييميدين مختلف	26
11	مثال على عمليات الحذف	26
12	الأنواع الأساسية للطفرات الكر موموسومية	27
13	تأثير طفرة الانزياح الإطار على وظيفة الجين.	31
14	تأثير الطفرات غير المنطقية على وظيفة الجين	32
15	طفرة من المنطقة التنظيمية لجين Tb1. تحول (A) إلى ذرة حديثة (B)	33
16	النسبة المئوية لكل نوع من أنواع الاستبدال في جينومات البلاستيدات الخضراء الخمسة أنواع تنتمي إلى عائلات فرعية وأجناس مختلفة في الفصيلة الكالكانتية.	38
17	تحديد معامل الارتباط بين الأحداث الطفرية باستخدام محاذاة زوجية.	45
18	. توزيع الطفرات في النقاط الساخنة الطفرية psbA و psbA و ccsA .	18
19	توزيع الأليلات المتحولة في البلاستوم الخاص بـ Oenothera .	55
20	النمط الظاهري التمثيلي في مجموعة الطفرات البلاستيديية الخضراء في Oenothera .	56
21	المواد النباتية الكيميرية والتباين في البلاستومات بين القطاعات الخضراء والألبينو.	60
22	خرائط البلاستوم التوافقية وجينات الألبينو في 14 نباتًا هجينًا	60
23	مورفولوجيا، ومحتوى الكلوروفيل، وبنية الخلايا في قطاعات الأوراق الخضراء والألبينو لنبات رينوتريا جابونيك .	61

قائمة الجداول :

الصفحة	عنوان الجدول	الرقم
14	الجينات المشفرة بواسطة الحمض النووي للبلاستيدات الخضراء.	01
19	ملخص يوضح نباتات C3 وC4 وCAM	02
39	أعداد واتجاهات ومواقع الحذف والتكرارات في جينومات البلاستيدات الخضراء الخمسة للفصيلة Calycanthaceae.	03
40	الموقع الجينومي وطول وتوزيعات التصنيف ل 13 إنقلابا	04
41	ارتباطات الطفرات النيوكليوتيدية المسافة الجينية للمناطق ذات الطفرات الهيكلية .	05
47	التواجد المشترك لـ In Dels مع الاستبدالات والتكرارات و In Dels في عائلة Araceae	06
48	توزيع SNPS و Indels على مستوى العائلة والعائلة الفرعية والجنس.	07

قائمة الاختصارات:

RuBisCO: Ribulos-1,5 bisphosphat at carboxylase/Oxygenase

GFP: بروتين الفلوري الأخضر.

MuMmer/QUAST: أسماء برامج حاسوبية وعبارة عن أدوات لمقارنة التسلسلات الجينومية للADN.

ropC1: أحد جينات البلاستيدات الخضراء

GFP: بروتين الفلوري الأخضر

MuMmer/QUAST: أسماء برامج حاسوبية وعبارة عن أدوات لمقارنة التسلسلات ADN الجينومية لل

ropC1: أحد جينات البلاستيدات الخضراء

SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms): تعدد الأشكال النيوكليوتيدي المفرد

InDels (Insertions and Deletions): الإدخالات والحذوفات

Gly = Glycine

Ala = Alanine

TS: التحولات

TV: التحويلات

atpA, atpE, atpI: جينات تشفر وحدات فرعية من إنزيم ATP synthase

ycf3, psaA:

Ycf3: جين مشارك في تجميع معقدات التمثيل الضوئي

psaA: (Photosystem I) جزء من النظام الضوئي الأول

RNA rpoB, rpoC1, rpoC2: جينات تشفر لوحدات فرعية من إنزيم بوليميراز

NEP: البلاستيديARN بوليميراز

PS I: النظام الضوئي الأول

PS II: النظام الضوئي الثاني

psbA: (Photosystem II) في النظام الضوئي الثاني D1 يشفر البروتينين

Bp: ازواج القواعد

ARN: الحمض النووي الريبسي

rbcL:rbc: ribulose biphosphate carboxylase (إنزيم ربولوز بيسفوسفات)

(كاربوكسيلاز

L :Large subunit: (الوحدة الكبيرة)

accD:

Acc: Acetyl-CoA carboxylase(إنزيم أسيتيل-كو) (كاربوكسيلاز A

D: يميز هذا الجين كجزء من سلسلة جينات البروتينات الفرعية للإنزيم

هما أسماء مختصرة لطفرات محددة في الجينات التي تؤثر على تصبغ الأوراق: **I-tau و Iota I-**

CcsA : هو اختصار لـ "cytochrome c synthesis A" ، ويُترجم إلى "الجين المسؤول عن

تركيب السيتوكروم النوع A - c".

مقدمة

قال الله تعالى: وَآيَةٌ لَهُمُ الْأَرْضُ الْمَيِّتَةُ أَحْيَيْنَاهَا وَأَخْرَجْنَا مِنْهَا حَبًّا فَمِنْهُ يَأْكُلُونَ (٣٣) وَجَعَلْنَا فِيهَا جَنَاتٍ مِّنْ نَّخِيلٍ وَأَعْنَابٍ وَفَجْرْنَا فِيهَا مِنَ الْعُيُونِ (٣٤) لِيَأْكُلُوا مِنْ ثَمَرِهِ وَمَا عَمِلَتْهُ أَيْدِيهِمْ أَفَلَا يَشْكُرُونَ (٣٥) سُبْحَانَ الَّذِي خَلَقَ الْأَزْوَاجَ كُلَّهَا مِمَّا تُنْبِتُ الْأَرْضُ وَمِنْ أَنْفُسِهِمْ وَمِمَّا لَا يَعْلَمُونَ (٣٦) سورة يس الآية (36/33).

أن النباتات هي أكثر الكائنات الحية الموجودة على الأرض. وتحتل المرتبة الأولى من حيث التنوع والكثرة، وكذلك من حيث الآثار المفيدة والثمينة (بده زكري، 2022).

ويُعدُّ فهم البنية الداخلية للنباتات، مثل البلاستيدات الخضراء، مدخلاً أساسياً لفهم آلية الحياة في الكائنات الحية النباتية. فهذه العضيات الدقيقة، التي تُرى بالمجهر الضوئي، هي محطات إنتاج الطاقة الحيوية عبر عملية التمثيل الضوئي، التي تُعدُّ من أهم التفاعلات الحيوية على وجه الأرض. بالاستغلال المباشر لطاقة الفوتونات الضوئية وتحويلها إلى طاقة كيميائية على شكل مركبات سكرية لذلك فهي كائنات ذاتية التغذية. وهذا يتم من خلال صبغات خاصة تدعى بالكلوروفيل (شريف، 2012).

ما يميز البلاستيدة الخضراء أيضاً هو احتواؤها على جينوم خاص بها، أي أنها تملك مادة وراثية مستقلة عن نواة الخلية. جينوم البلاستيدة الخضراء يتكون من DNA دائري، وهو يشبه إلى حد كبير جينوم البكتيريا (Sugiura, 1992). يحتوي البلاستوم على عدد من الجينات التي ترمز لبروتينات أساسية في سلسلة التمثيل الضوئي وفي النسخ والترجمة داخل البلاستيدة نفسها (Green, 2011). وكما هو الحال في الجينوم النووي، فإن البلاستوم عرضة لحدوث طفرات يمكن أن تؤثر بشكل كبير على أداء هذه الوظائف، وقد تؤدي في بعض الحالات إلى ضعف النمو أو خلل في إنتاج الطاقة (Kleine et al., 2009).

وقد أظهرت الدراسات أن الطفرات في البلاستوم قد تنشأ بسبب عوامل داخلية مثل أخطاء أثناء تضاعف الحمض النووي أو عوامل خارجية مثل الأشعة فوق البنفسجية (Greiner et al., 2011). بالإضافة إلى ذلك، فإن بعض هذه الطفرات تُستخدم في البحوث الزراعية لتحسين خصائص النباتات من خلال التعديل الوراثي أو الانتقاء الصناعي، مما يجعل فهم البلاستوم أمراً ضرورياً في مجال الهندسة الوراثية النباتية (Bock, 2007).

تهدف هذه الدراسة العلمية إلى تسليط الضوء على فهم الطفرات في البلاستيدات الخضراء وذلك من خلال طرح عدة أشكاليات:

فكيف تساهم البنية الدقيقة للبلاستيده الخضراء في أداء وظائفها الحيوية؟

وما مفهوم الطفرة وأنواعها وأسبابها وتأثيرها على الوظائف الخلوية؟

وماهي أهم الدراسات التي أجريت على الطفرات في البلاستيدات الخضراء؟

لإيجاد حل لهذه المشكلات قمنا في بحثنا هذا دراسة أهم الطفرات التي تحدث في البلاستيدات الخضراء وتأثيرها، حيث تم تقسيم هذا العمل إلى جزئين نظري تطبيقي، حيث ظم الجزء النظري فصلين: تضمن الفصل الأول البلاستيدات الخضراء من حيث مفهومها وفهم بنيتها وأهم وظائفها، في حين الفصل الثاني تناولنا فيه الطفرات الوراثية.

أما الجزء التطبيقي فقد تمثل في دراسة مقارنة ومراجعة لبعض الدراسات السابقة حول الطفرات في البلاستيدات الخضراء، ومناقشة أهم النتائج المتحصل عليها ومقارنتها. وفي الأخير ختمنا عملنا بخلاصة بعض التوصيات المستقبلية.

الجزء النظري

الفصل الأول

البلاستيكيات الخضراء

مع أن النباتات ذات بنية وتراكيب شكل مر فولوجي متجانس ومع رغم من إختلاف أنواعها وأصنافها ، ولكن هذا الكائن يتكون من مجموعة من الاجزاء المجهرية المتداخلية في ما بينها تعرف هذه الاجزاء بالخلايا (جروني،2019). وبطرق غريبة وغير معروفة الى حد الآن تقوم هذه الاجزاء الصغيرة بأدوار فسيولوجية منظمة ومختلفة بإختلاف شكلها وحجمها ومما تحويه هذه خلايا من العضيات. فمثلا تحتوي بعض الخلايا على عضيات تعرف بالبلاستيدات الخضراء والتي تعد من اهم العضيات المميزة المتواجدة للنباتات فقط. بحيث استخدم مصطلح البلاستيدات لأول مرة من طرف العالم شيمبر Shimper عام 1883 على مجموعة من العضيات السيتوبلازمية التي شهدت في خلايا حقيقيات النواة Eukaryotes ولم تشاهد عند بدائيات النواة Prokaryotes ،وهي عبارة عن مجموعة من انواع المختلفة من العضيات السيتوبلازمية والتي ترتبط في ما بينهما بعلاقة تطورية، بحيث يطلق على هذه الانواع جميعا في مراحل نمو البلاستيدات الخضراء بحيث يمكن رؤيتها بالمجهر الالكتروني فقط، وربما كان يعتقد مصدر نشؤ جميع البلاستيدات الراقية (جروني،2019).

1- تعريف البلاستيدات:

عبارة عن عضيات مزدوجة الاغشية على هيئة أجسام بروتوبلازمية متواجدة في الخلايا النباتية ذات وظيفة تخصصية حيث تعد مراكز لتحويل سكر الجلوكوز الى سكريات متعددة مثل النشا وظيفتها القيام بعملية البناء الضوئي لاحتوائها على الكلوروفيل والصبغات الأخرى (Abdullah,2023) تأخذ البلاستيدات العديد من الأشكال كروي spheroid بيضوي ovoid أو صولجاني clup أو صفحية Discoid لكن شكلها ثابت في خلايا النسيج الواحد يبلغ حجم البلاستيدات من 4 إلى 6 مايكرومتر وهوثابت في الخلية الواحدة كما أن عدد البلاستيدات في الخلية يتراوح ما بين بلاستيدة واحدة كبيرة الحجم كما هو الحال في *Chlamydomonas* إلى 20-40 في خلايا النباتات الراقية ويعتبر عدد البلاستيدات في خلايا النبات ثابت نوعيا في النوع الواحد ولكن عددها عرضة للزيادة والنقصان اعتمادا على إنقسامها أو تحطمها تبعا لحاجة وظروف الخلايا تتجمع البلاستيدات غالبا حول النواة وبجوار الجدار الخلوي ولكنها قد تتوزع في الساييتوبلازم بصورة متجانسة. يتغير موقع البلاستيدات في الخلايا بسبب حركة الساييتوبلازم ويزداد عددها في الأجزاء المعرضة للضوء نتيجة للحركة مقارنة مع توزيعها في حالة الضلام.

2- انواع البلاستيدات:

يمكن تقسيم البلاستيدات الى عدة انواع بناء على شكلها و بنيتها الدقيقة ونوع الصيغة الموجودة في كل نوع (choi et al., 2021)

البلاستيدات الملونة **chromoplasts**:

تتميز بخصائص ملونة حيث تتراكم فيها كميات كبيرة من الكاروتينات ويتم تحديد ألوانها المحددة من خلال أنواع معينة من الكاروتينات. (Choi et al.,2021) مثالاً الصفراء او البرتقالية والتي تكون موجودة في تويج الازهار والفواكه بالضافة الى بذور قسم من النباتات الراقية وبصورة عامة تحتوي هذه البلاستيدات على كمية قليلة من صبغة الكلوروفيل Chlorophyll وتكون ذا فعالية قليلة بالنسبة الى عملية التركيب الضوئي ومن الصباغ الأخرى التي تحملها كذلك هي Lycopene في الطماطم و Phycoerythrin و Phycocyanin في الطحالب والشنات الملونة (الهادي محمد, 2024) تعتبر البلاستيدات الملونة غير متجانسة في طبيعتها وتنقسم إلى أربعة أنواع بناءً على مكوناتها الحاملة للكاروتينات:

- البلاستيدات الملونة الغشائية: في البلاستيدات الغشائية، تتركز أصباغ الكاروتين في حوالي 20 غشاءً متحد المركز. ومن الأمثلة على ذلك زهور النرجس والحمضيات الصينية والزنبق.
- البلاستيدات الملونة الكروية: تحتوي البلاستيدات الملونة الكروية على كريات تحتوي على أصباغ كاروتينية تقع هاذي الكريات في النسيج المحيطي للخلية النباتية ومن الأمثلة على ذلك الفلفل الحلو (ثمار صفراء) والحوذان (البتلان) والحمضيات(الزهرة).
- البلاستيدات البلورية: في البلاستيدات البلورية، يتم تضمين الكاروتين النقي في شكل بلورات. ومن الأمثلة على ذلك ثمار الطماطم - الليكوبين وجذور الجزر - بيتا كاروتين.
- البلاستيدات الملونة الأنبوبية: في البلاستيدات الملونة الأنبوبية، توجد الكاروتينات في أنابيب البروتين الدهني. ومن الأمثلة على ذلك زهرة الزنبق، وثمار الفلفل الأحمر، والورود (sriva stva, 2020)

البلاستيدات الخضراء **Chloroplasts** :

وتحتوي على صبغات خضراء من الكلوروفيل والتي تكون محجوبة بصبغات اخرى. تحوي البلاستيدات الخضراء أيضًا مواقع من أجل تصنيع الغذاء من خلال عملية تعرف باسم التركيب الضوئي (Mallah,2022).

بلاستيدات عديمة اللون Leukoplasts:

بلاستيدة عديمة اللون أو البلاستيدة البيضاء هي عضيات غير مصطبغة. (Al-Atoum,2020) وهذه البلاستيدات موجودة في الخلايا الخازنة وغير المعرضة للضوء او في فلق البذور وتكون عسوية الشكل او كروية وتشمل انواع مختلفة منها:

1- Amyloplasts بلاستيدات عديمة اللون تخزن حبيبات نشوية.

2- Elaioplasts بالبستيدات عديمة اللون تخزن الشحوم.

3- Proteinoplasts بالبستيدات عديمة اللون تخزن بلورات بروتينية.

3- تعريف البلاستيدات الخضراء:

ويطلق عليها بالانجليزية the chloroplast. cp هي عضية موجودة في السيتوبلازم وتوجد بشكل رئيسي في خلايا النباتات والطحالب . (Serrano etal, 2016)، تحتوي على غشاء مزدوج ،داخلها يوجد نظام من الأغشية الداخلية تسمى التلاكويدات لديها DNA خاص بها . مما يجعلها قادرة على تكاثر و الانقسام بشكل مستقل جزئيا داخل الخلية.(Song etal, 2021). وهي العضيات المتخصصة في تنفيذ عملية التمثيل الضوئي ، والتي تستقدم طاقة الضوء لتخليق المركبات العضوية ، فهي مشتركة بين جميع حقيقيات النوى ذاتية التغذية الضوئية. بالإضافة إلى المسارات الحيوية المرتبطة مباشرة بالتمثيل الضوئي مثل تخليق الصبغات الكلوروفيل و الكاروتينات . وتحويل ثاني أكسيد الكربون إلى كربوهيدرات (Rascio, 2013) .

3-1- تكوين البلاستيدات الخضراء:

إن عملية نمو البلاستيدات الخضراء معقدة للغاية، ولا تختلف فقط بين الأنواع أحادية الفلقة وثنائية الفلقة ولكن أيضاً بين مراحل النمو والأعضاء والأنسجة النباتية مع وجود العديد من الآليات الأساسية التي لا تزال غير معروفة بشكل عام. يتطلب تكوين البلاستيدات الخضراء تنسيق العديد من العمليات البيولوجية، مثل تخليق البروتين والنواتج الأيضية وتكوين نظام غشاء الثايلاكويد. لا تزال هوية وأصل الإشارات التي تبدأ هذه العمليات وتحكمها غير معروفة إلى حد كبير. لقد ثبت أن نمو البلاستيدات الخضراء له مجموعة واسعة من التأثيرات على حيوية النبات ومجموعة البذور والنمو حتى عندما يحدث تكوين البلاستيدات الخضراء بشكل طبيعي في الأوراق الحقيقية، فإن ضعف نمو البلاستيدات الخضراء في

المراحل المبكرة جداً من الفلقة له تأثير ضار على نمو النبات وإنتاجيته. لذلك فإن فهم الآليات التنظيمية التي تحكم نم والبلاستيدات الخضراء أمر بالغ الأهمية.

عندما تتطور البدائيات الورقية من قمة البرعم في الأوراق الحقيقية، تتطور البلاستيدات الخضراء مباشرة من البلاستيدات الأولية. يتراوح عدد البلاستيدات الأولية في خلايا المرستيم عادة بين 10 و 20. يبلغ قطر هذه البلاستيدات لأولية 0.2-1.0 ميكرومتر وتحتوي فقط على عدد قليل من حويصلات الغشاء الداخل التي تتكون إما من الغلاف الداخلي أو المستمدة من البلاستيدات الأولية الأبوية تتميز هذه الحويصلات إلى ثيلاكويدات بعد إدراك الضوء. تتطور البلاستيدات الخضراء بشكل كامل في خلايا النسيج المتوسط مع زيادة كبيرة في كل من عددها (20-100) وحجمها (5-10) ميكرومتر مقارنة بالبلاستيدات الخضراء من المحتمل أن تكون هذه الزيادة في الحجم ناجمة عن أغشية الثيلاكويد تطورت حديثاً وتراكم البروتينات والدهون الضوئية. (Jan,2022)

3-2- مكان تواجد البلاستيدة الخضراء:

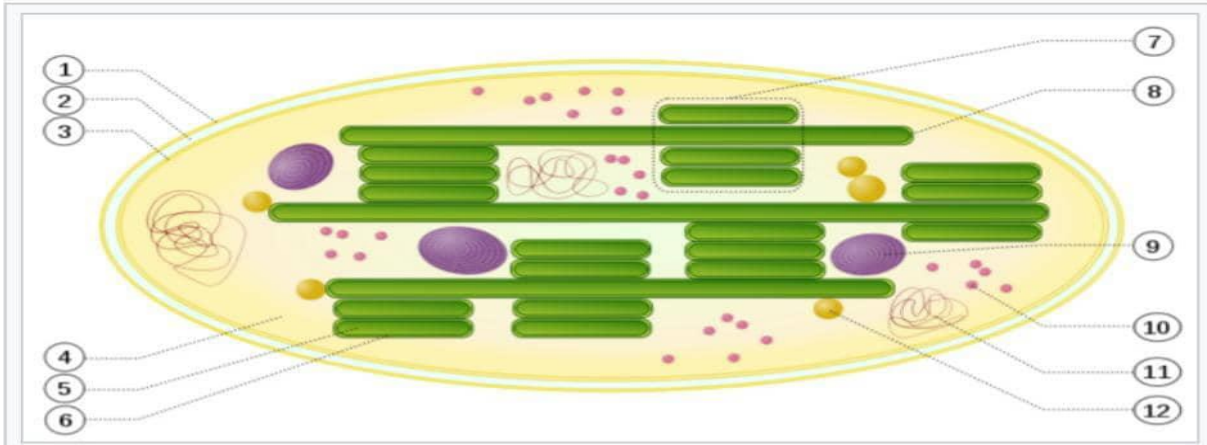
توجد البلاستيدات الخضراء في جميع خلايا النباتات الحية والطحالب. (Alberts et al,2002). فهي تحتوي جميع الهياكل الخضراء في النباتات، بما في ذلك السيقان والفواكه غير الناضجة، على البلاستيدات الخضراء، لكن غالبية نشاط التمثيل الضوئي في معظم النباتات يحدث في الأوراق. في المتوسط، تبلغ كثافة البلاستيدات الخضراء على سطح الورقة حوالي نصف مليون لكل مليمتراً مربعاً (Michael,2015). هناك نباتات تحتوي على أكثر من نوع من الخلايا التي بها البلاستيدات الخضراء مثلاً تحتوي نباتات C_4 على نوعين من الخلايا الضوئية: خلايا الميزوفيل وخلايا الغلاف الحزمة. يتم توزيع البلاستيدات الخضراء المتوسطة بشكل عشوائي على طول جدران الخلايا، في حين توجد البلاستيدات الخضراء ذات غلاف الحزمة بالقرب من الأنسجة الوعائية أو خلايا الميزوفيل اعتماداً على الأنواع النباتية (Maai.2011).

3-3- شكل وبنية البلاستيدات الخضراء:

تتميز البلاستيدات الخضراء بتركيبات معقدة ومنظمة للغاية، تتناسب مع وظائفها البيولوجية المحددة. في النباتات الراقية، تبدو على شكل عدسة - محدبة الوجهين أو محدبة السطح - يبلغ قياسها 5-10 ميكرومتر \times 2-4 ميكرومتر، وسمكها 2-3 ميكرومتر. تحتوي الخلية المتوسطة النموذجية في النباتات العليا على 50-200 بلاستيدات خضراء، تشغل حوالي 40% من السيتوبلازم. يمكن أن يختلف عدد البلاستيدات الخضراء حسب النوع ونوع الخلية والظروف البيئية والحالة الفسيولوجية. في الطحالب، تظهر البلاستيدات

الخضراء بأشكال متنوعة مثلًا على شكل شبكة، على شكل شريط، مفصص، على شكل نجمة... إلخ - وتظهر أبعادًا كبيرة، حتى أنها تصل إلى 100 ميكرومتر.

تحتوي البلاستيدات الخضراء على غشاء داخلي وآخر خارجي مع وجود فراغ وسطي بينهما (Aryal2023) ايضًا تحتوي على مجموعة ثالثة من الأغشية والتي تغلف التلاكويدات (Bartee et al.2017) يوجد داخل البلاستيدات الخضراء أكوام من الثايلاكويدات، والتي تسمى الجراناء، بالإضافة إلى الستروما، وهو السائل الكثيف الموجود داخل البلاستيدات الخضراء. تحتوي هذه الثايلاكويدات على الكلوروفيل الضروري للنبات للقيام بعملية التمثيل الضوئي. تسمى المساحة التي يملأها الكلوروفيل مساحة الثايلاكويد.



الشكل (1): مخطط البلاستيدات الخضراء (Merrich et al,216)

1. الغشاء الخارجي 2. الفراغ بين الغشائي 3. الغشاء الداخلي (1+2+3: الغلاف) 4. ستروما (سائل مائي) 5. تجويف الثايلاكويد (داخل الثايلاكويد) 6. غشاء الثايلاكويد 7. الحبيبات (مجموعة من الثايلاكويدات) 8. الثايلاكويد (صفحة) 9. النشا 10. الريبوسوم 11. الحمض النووي البلاستيدي 12. البلاستوغلوبول (قطرة من الدهون).

وبالتالي فإن البلاستيدات الخضراء تحتوي على الأجزاء التالية:

- ✓ الغلاف (الغشاء الخارجي): غشاء شبه مسامي ويسمح بمرور الجزيئات والأيونات الصغيرة، وينتشر بسهولة. أما الغشاء الخارجي فلا يسمح بمرور البروتينات الأكبر حجمًا.
- ✓ الفراغ بين الأغشية: وهي عادة عبارة عن مساحة رقيقة بين الأغشية يبلغ حجمها حوالي 10-20 نانومترًا وتوجد بين الغشاء الخارجي والداخلي للبلاستيدات الخضراء (Aryal, 2023).

✓ الغشاء الداخلي: يشكل الغشاء الداخلي للبلاستيدات الخضراء حدودًا للستروما. وينظم مرور المواد داخل وخارج البلاستيدات الخضراء. بالإضافة إلى نشاط التنظيم، يتم تصنيع الأحماض الدهنية والدهون والكاروتينات في الغشاء الداخلي للبلاستيدات الخضراء.

✓ ستروما: الستروما عبارة عن سائل مائي قلوي غني بالبروتين ويوجد داخل الغشاء الداخلي للبلاستيدات الخضراء. ويطلق على الفراغ خارج فراغ الثايلاكويد اسم الستروما. وتوجد الحمض النووي للبلاستيدات الخضراء والريبوسومات الخضراء ونظام الثايلاكويد وحبيبات النشا والعديد من البروتينات عائمة حول الستروما (Aryal, 2023).

✓ نظام الثايلاكويد: يعلق نظام الثايلاكويد في الستروما. ويتكون نظام الثايلاكويد من مجموعة من الأكياس الغشائية تسمى الثايلاكويدات. ويوجد الكلوروفيل في الثايلاكويدات وهو مصدر حدوث التفاعلات الضوئية لعملية التمثيل الضوئي. وتتجمع الثايلاكويدات في أكوام تعرف باسم الجرانا. وتحتوي كل جرانا على حوالي 10-20 ثيلاكويد.

توجد جميع وظائف حصاد الضوء ونقل الطاقة في الثايلاكويدات، التي تشكل نظام غشائي مستمر ماديًا يحيط بحجرة مائية، وهي تجويف الثايلاكويد الوظائف الرئيسية للثايلاكويدات هي حبس طاقة الضوء ونقل هذه الطاقة إلى أشكال الطاقة الكيميائية، ATP وNADPH. أثناء هذه العملية، يتأكسد الماء وينطلق الأكسجين. يتم تنفيذ هذه الوظائف بواسطة مجمعات أغلبها بروتينية (staehein etVanderstaay, 1996).

1. النظام الضوئي الثاني (Photosystem II – PSII): هو أول مجمع بروتيني ضوئي في سلسلة التفاعلات. يحتوي على أصباغ الكلوروفيل التي تمتص الضوء عند طول موجي محدد. وظيفته: فصل الإلكترونات عن جزيئات الماء (تحليل الماء)، مما ينتج عنه أكسجين حر (O_2).

نقل الإلكترونات إلى البلاستوكينون (staehein et vanderstaay, 1996)

2. البلاستوكينون (Plastoquinone - PQ): ناقل إلكترونات قابل للذوبان في الغشاء.

وظيفته: نقل الإلكترونات من PSII إلى معقد السييتوكروم b6f. يساهم في ضخ البروتونات (H^+) عبر غشاء التلاكويد لتكوين تدرج بروتوني. (Trebst. 1978).

3. معقد السييتوكروم (Cytochrome b6f Complex): مجمع بروتيني يعمل كوسيط رئيسي في سلسلة نقل الإلكترونات.

وظيفته: ينقل الإلكترونات من البلاستوكينون إلى البلاستوسيانين. يضح البروتونات عبر غشاء التلاكويد، مما يساهم في تكوين قوة البروتونات المحركة لتصنيع ATP.

(staehelin et vanderstaay)

4. البلاستوسيانين (Plastocyanin - PC): بروتين نحاسي صغير يذوب في الفراغ الداخلي للتلاكويد.

وظيفته: ينقل الإلكترونات من معقد السيتركروم b6f إلى النظام الضوئي الأول (PSI)

(Spetea et Schoeefs.2010)

5. النظام الضوئي الأول (Photosystem I - PSI): مجمع ضوئي يحتوي على الكلوروفيل ويمتص

الضوء عند طول موجي مختلف عن PSII.

وظيفته: يستقبل الإلكترونات من البلاستوسيانين ويستخدم طاقة الضوء لرفع مستوى طاقة الإلكترونات.

ينقل الإلكترونات إلى الفيروودوكسين (Alberts et al, 2002).

6. الفيروودوكسين (Ferredoxin - Fd): بروتين صغير يحتوي على الحديد والكبريت.

وظيفته: ينقل الإلكترونات ذات الطاقة العالية من PSI إلى الإنزيم FNR

7. الفيروودوكسين-NADP+ ريدكتاز (Ferredoxin-NADP+ Reductase - FNR)

إنزيم مسؤول عن التفاعل النهائي في سلسلة نقل الإلكترونات.

وظيفته: يقوم باختزال NADP+ إلى NADPH باستخدام الإلكترونات القادمة من الفيروودوكسين.

الـNADPH الناتج يستخدم في دورة كالفن لإنتاج السكريات.

8. (ATP Synthase): إنزيم موجود في غشاء التلاكويد.

وظيفته: يحول طاقة تدرج البروتونات (H^+) الناتج عن سلسلة نقل الإلكترونات إلى ATP.

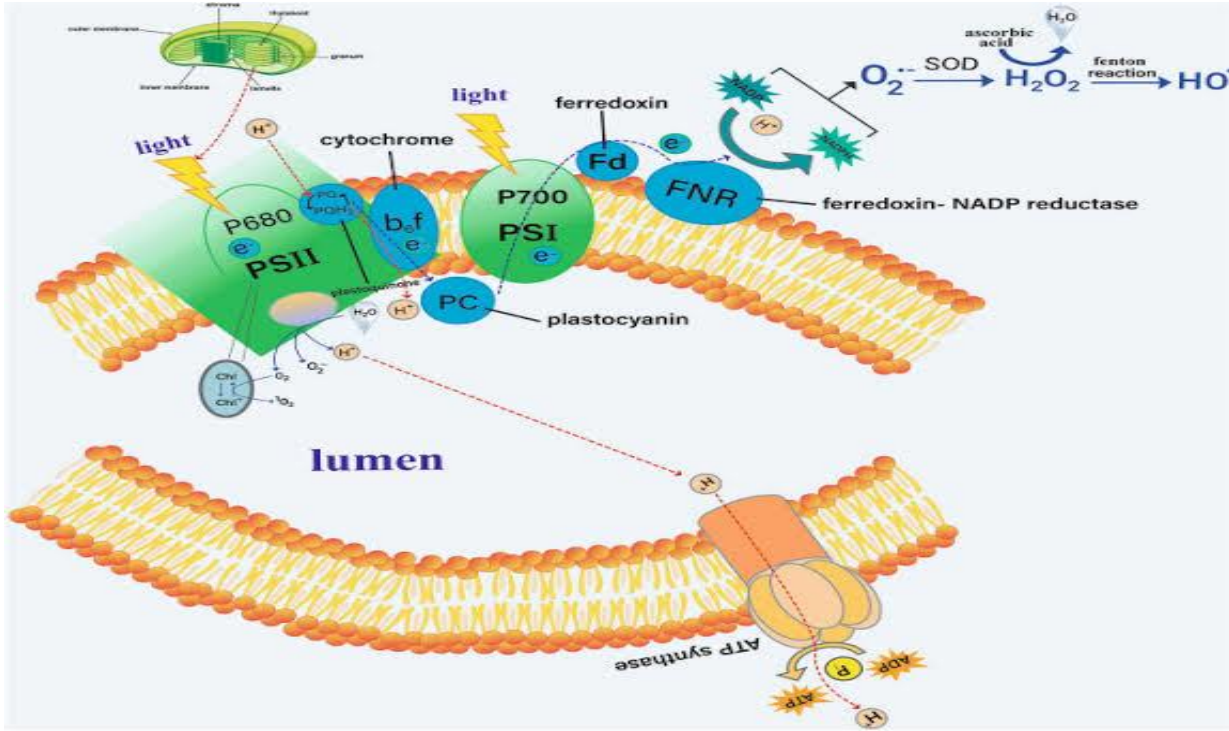
ATP الناتج يُستخدم كمصدر طاقة في دورة كالفن. (staehelin et vanderstaay)

✓ الشبكة الطرفية: تحتوي البلاستيدات الخضراء لبعض النباتات على مجموعة إضافية من الأنابيب

الغشائية تسمى الشبكة المحيطة والتي تنشأ من الغشاء الداخلي للغلاف. تتبرعم حويصلات

صغيرة من الغشاء الداخلي للبلاستيدات الخضراء وتتجمع لتكوين أنابيب الشبكة المحيطة.

(Aryal.2023)



الشكل (2): دور غشاء التيل كويد (zillah et al, 2024)

3-4- جينوم البلاستيدات الخضراء the Plastom:

تحتوي البلاستيدات الخضراء على نظامها الجيني الخاص (Katzenjammer et al, 2018)، تشبه جين ومات البلاستيدات الخضراء جين ومات الميتوكوندريا من حيث أنها تتكون من جزيئات DNA دائرية موجودة في نسخ متعددة لكل عضيه. ومع ذلك، فإن جين ومات البلاستيدات الخضراء أكبر وأكثر تعقيداً من جين ومات الميتوكوندريا، حيث تتراوح من 120 إلى 160 كيلو بايت وتحتوي على ما يقرب من 120 جيناً).

تم تعرف على تسلسل جين ومات البلاستيدات الخضراء للعديد من النباتات بشكل كامل، مما أدى إلى تحديد العديد من الجينات الموجودة في الحمض النووي للعضليات. تشفر جينات البلاستيدات الخضراء كلاً من الحمض النووي الريبي والبروتينات المشاركة في التعبير الجيني، بالإضافة إلى مجموعة متنوعة من البروتينات التي تعمل في عملية التمثيل الضوئي كما يوضحه (الجدول 1). يتم ترميز كل من الحمض النووي الريبي الريبوسومي والناقل المستخدم لترجمة الحمض النووي الريبي المرسل للبلاستيدات الخضراء بواسطة جينوم العضيات. وتشمل هذه أربعة أنواع من الحمض النووي الريبي الريبوسومي (S16 و S23 و S16 و S23).

وS5 وS4.5) و30 نوعاً من الحمض النووي الريبي الناقل. وعلى النقيض من العدد الأصغر من الحمض النووي الريبي الناقل المشفر بواسطة جينوم الميتوكوندريا، فإن الحمض النووي الريبي الناقل للبلاستيدات الخضراء كافٍ لترجمة جميع كودونات الحمض النووي الريبي المرسل وفقاً للرمز الجيني العالمي. بالإضافة إلى مكونات الحمض النووي الريبي لنظام الترجمة، يشفر جينوم البلاستيدات الخضراء حوالي 20 بروتيناً ريبوسومياً، وهو ما يمثل حوالي ثلث بروتينات ريبوسومات البلاستيدات الخضراء (Gitzendanner et al, 2018). كما يتم تشفير بعض وحدات بوليميراز الحمض النووي الريبي بواسطة البلاستيدات الخضراء، على الرغم من أن وحدات بوليميراز الحمض النووي الريبي الإضافية والعوامل الأخرى اللازمة للتعبير عن جينات البلاستيدات الخضراء يتم تشفيرها في النواة. (Gooper, 2000)

الجدول (1): الجينات المشفرة بواسطة الحمض النووي للبلاستيدات الخضراء (Cooper, 2000)

عدد الجينات	وظيفته
جينات للجهاز الوراثي	
4	RRNAs (23S, 16S, 5S, 4.5S)
30	الحمض النووي الريبوزي الناقل
21	البروتينات الريبوسومية
4	وحدات بوليميراز الحمض النووي الريبوزي
جينات التمثيل الضوئي	
5	النظام الضوئي الاول
12	النظام الضوئي الثاني
4	مركب السيتركروم ب ف
6	سينثيز ATP انزيم
1	ريبولوز بيسفوسفات كاروبوكسيلاز

كما يشفر جينوم البلاستيدات الخضراء ما يقرب من 30 بروتيناً تشارك في عملية التمثيل الضوئي، بما في ذلك مكونات النظامين الضوئيين الأول والثاني، ومجمع السيتركروم بي إف، وإنزيم ATP synthase. بالإضافة إلى ذلك، يتم تشفير إحدى وحدات إنزيم ريبولوز بيسفوسفات كاروبوكسيلاز (روبيسكو) بواسطة الحمض النووي للبلاستيدات الخضراء. إن روبيسكو هو الإنزيم الحاسم الذي يحفز إضافة ثاني أكسيد الكربون إلى ريبولوز-5،1-بيسفوسفات أثناء دورة كالفن حيث إنه ليس فقط المكون

البروتيني الرئيسي لستروما البلاستيدات الخضراء، ولكن يُعتقد أيضًا أنه البروتين الأكثر وفرة على وجه الأرض، لذلك من الجدير بالذكر أن إحدى وحداته الفرعية يتم تشفيرها بواسطة جينوم البلاستيدات الخضراء. (Geoffrey.2000).

4- أصبغة البلاستيدات الخضراء:

4-1- تعريف جزيئة الكلوروفيل:

كلمة كلوروفيل وهي كلوروس والتي تعني أخضر وفيلون والتي تعني ورقة (Helenenstine 2019) فصبغة الكلوروفيل تعتبر الصبغة الرئيسية المسؤولة عن اللون الأخضر للأوراق، وكذلك تجمع الطاقة الضوئية المستخدمة في عملية البناء الضوئي photo synthesis، كما أن الكرووفيل لا يوجد منفردا بل دائما مختلطا بصبغات أخرى، أهمها الكاروتينات والكزانثوفيلات ولا يذوب في الماء بل بالمذيبات العضوية مثل الأسيتون والكلوروفورم والأثير. يتكون جزي الكلوروفيل chlorophy من حلقة البورفيرين porophylin ring (كلمة لاتينية تعني الأرجواني). تتكون من أربع حلقات بيرول متصلة ببعضها أي عبارة عن مركب تترابيول حلقي cyclic tetrapyrol بتوسط هذا التركيب الحلقي ذرة مغنسيوم Mg^{++} ومن المعروف من أن فقدان ذرة المغنسيوم من الكلوروفيل سيؤدي لتكوين مركب غير أخضر يسمى بالفيوفيتين pheophytin، وله دور هام في عملية استقبال الالكترونات Election receptor وسلسلة الفيتول التي تساعد على تثبيت الجزيء في غشاء التلاكويد التي هي عبارة عن سلسلة هيد وكربونية كارهة للماء Hydrophobic، تحتوي على رابطة زوجية واحدة ترتبط مع مجموعة الكر بوكسيل (CooH) - ذرة الكربون السابعة (C7) في حلقة البورفيرين برابطة أسترية (Ester bond) (سلوم والصباح 2016).

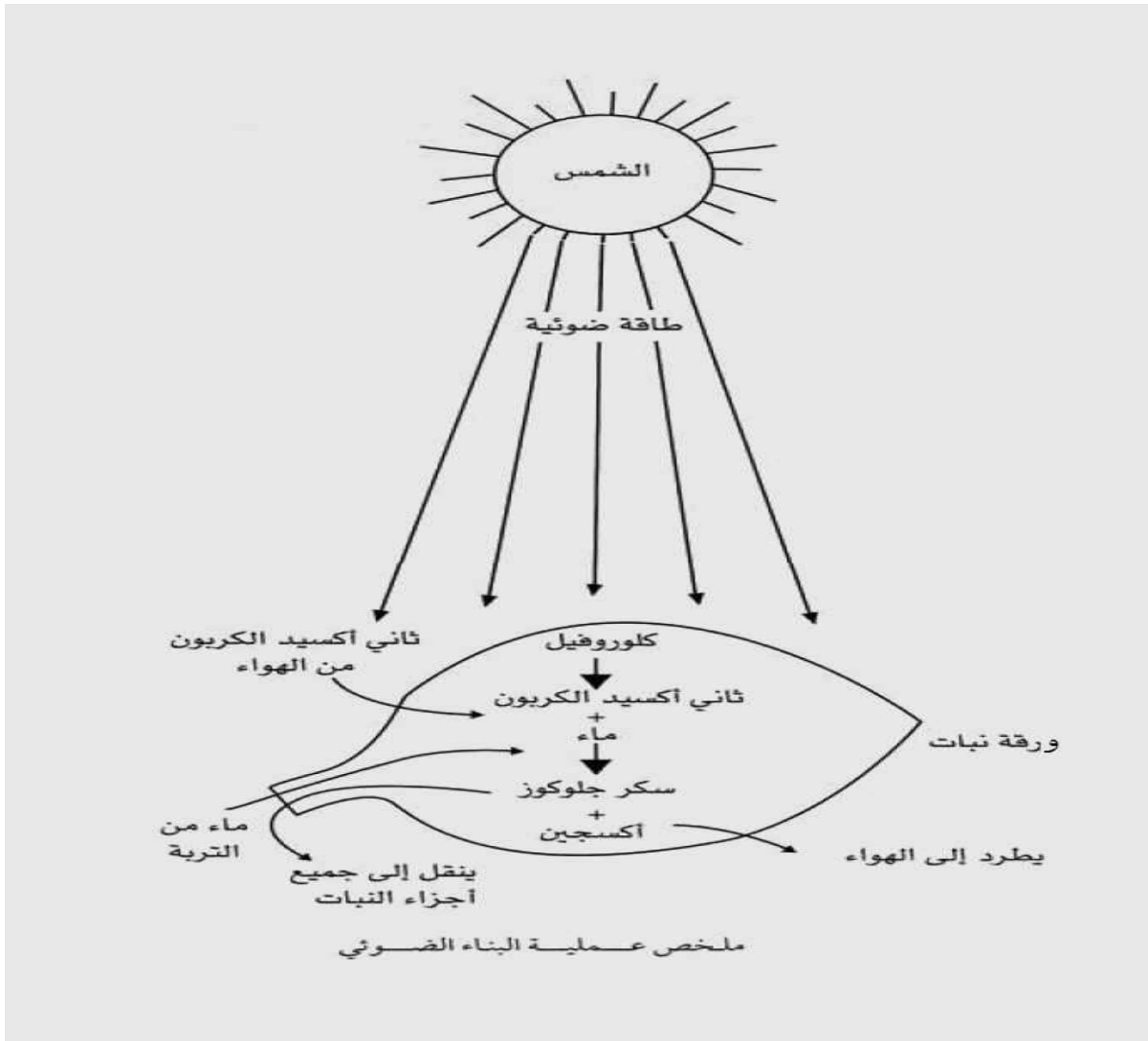
للكروفيل نوعان أكثر شيوعا هما الكلوروفيل "أ" (chlorophyll a) لونه أخضر مزرق صيغته الكيميائية $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ ، وهو الصبغة الأساسية في عملية التمثيل الضوئي يمتص الضوء في النطاقين الأزرق والأحمر، كما أنه يوجد في جميع النباتات والطحالب والبكتيريا الزرقاء، أما الكلوروفيل "ب" (chlorophyll b) لونه أخضر مصفر صيغته الكيميائية $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ وهو صبغة مساعدة تنقل الطاقة الضوئية إلى الكلوروفيل "أ" تتمتع الضوء في نطاق الأزرق والبرتقالي يوجد في النباتات العليا وبعض الطحالب الخضراء (HILL,2016).

4-2- دور البلاستيدات الخضراء بالنسبة للنبات:

4-2-1- القيام بعملية التركيب الضوئي:

تدعم عملية التمثيل الضوئي (البناء الضوئي) معظم أشكال الحياة على كوكب الأرض، حيث توفر الاكسجين الذي نتنفسه والغذاء الذي نأكله، كما تشكل أساس السلاسل الغذائية العالمية وتلبي الجزء الأكبر من إحتياجات البشرية الحالية ومن الطاقة عبر الوقود الأحفوري الناتج عن عملية التمثيل الضوئي القديمة (Mathaw,2016).

وهو عبارة عن عملية فيزيائية كيميائية تستخدمها النباتات والطحالب وبعض البكتيريا، وهو قدرة النبات على إستخدام الطاقة الضوئية وتحويلها الى طاقة كيميائية كامنة (إنتاج الكربوهيدرات من ثاني أكسيد الكربون والماء). وفقا للمعادلة التجريبية التي تمثل التفاعل الحادث في عملية التركيب الضوئي (Basshan et Lambers,2025)



الشكل: (3) عملية التركيب الضوئي باختصار (Basshan et Lambers,2025)

في النباتات تحدث عملية التركيب الضوئي داخل البلاستيدات الخضراء، بحيث يعتمد هذه العملية بشكل أساسي على الضوء المرئي (تحت أطوال موجية من 400 إلى 700 نانومتر) الذي يمتصه من جزيئات صبغة الكلوروفيل خاصة (أ) و(ب) والكاروتينات (Stirbet et al,2020).

تحدث عملية التركيب الضوئي وفقا للمرحلتين اساسيتين هما:

1- المرحلة كيموضوئية: وتعرف بتفاعلات الضوء تحدث في غشاء الثيلاكويد من متطلباتها: الضوء والماء والكلوروفيل و $ADP+Pi$ و $NADP+$ ومن نواتج هذه المرحلة طاقة ATP و $H+$ و $NADPH$ وغاز الأوكسجين O_2 (Simkin et al,2020)

• خطوات المرحلة الضوئية في عملية التركيب الضوئي:

*امتصاص الضوء: جزيئات الكلوروفيل تمتص الطاقة الضوئية بحيث هذه الطاقة تجعل الالكترونات الموجودة في الكلوروفيل تنتقل إلى مستويات طاقة أعلى وهذا مايعرف بمرحلة الاثارة الضوئية
*التحلل الضوئي للماء (شطر الماء): يحدث باستخدام الضوء بمساعدة إنزيمات خاصة بحيث يتفك الماء إلى إلكترونات تعوض الالكترونات التي فقدها الكلوروفيل وبروتونات $H+$ تستخدم لاحقا لتكوين الطاقة، إطلاق غاز الاكسجين. وفقا للمعادلة التالية يحدث التحلل المائي (Barsan et al,2012)



*نقل الإلكترونات (سلسلة نقل الإلكترون): الإلكترونات المثارة تنتقل عبر سلسلة من البروتينات في غشاء الثايلاكويد. خلال انتقالها:

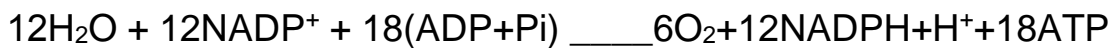
تفقد طاقة تدريجياً. الطاقة المفقودة تُستخدم لضخ البروتونات (H^+) إلى داخل تجويف الثايلاكويد.

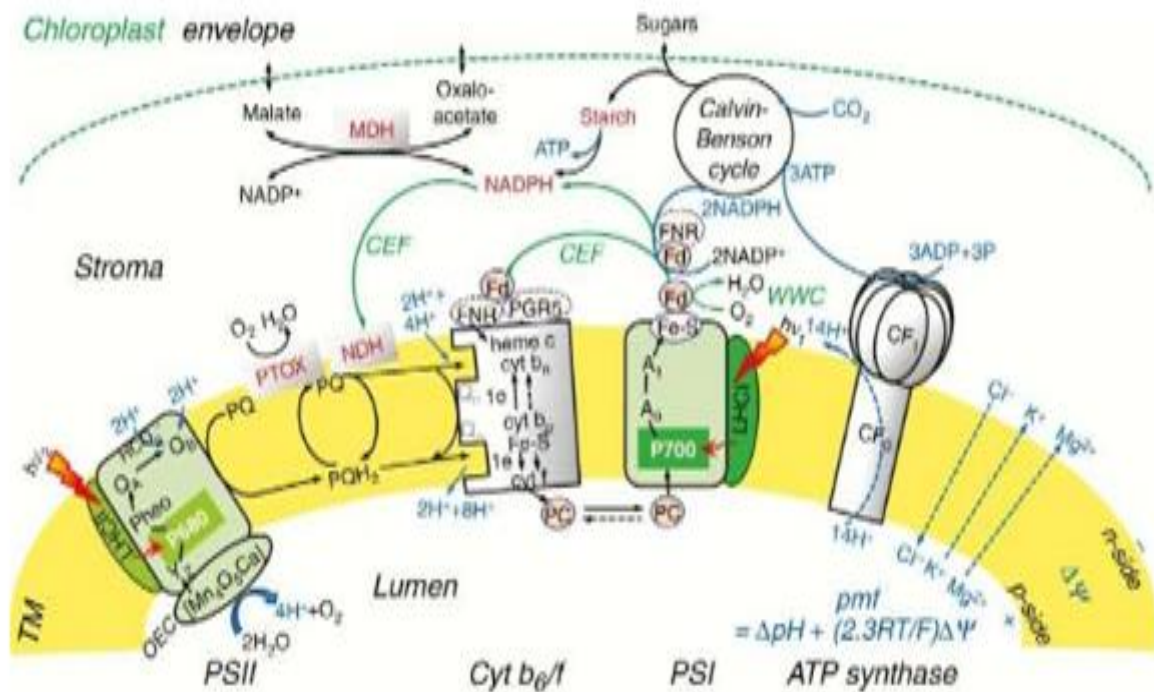
*تكوين الطاقة (ATP و $NADPH$): فرق تركيز البروتونات يؤدي إلى تحركها عبر أنزيم خاص اسمه ATP Synthase.

هذا يساهم في تحويل ADP إلى ATP (مخزن للطاقة).

في نهاية السلسلة، الإلكترونات تنتقل إلى $NADP^+$ ، الذي يتحد معها ومع بروتونات ليكوّن $NADPH$ (مركب غني بالطاقة والإلكترونات). (Colivnet Bznsn,1948)

معادلة المرحلة الكيموضوئية: -



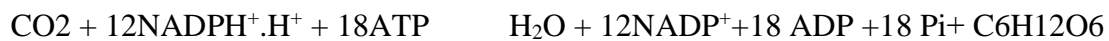


الشكل: (4) المرحلة الكيمو ضوئية في عملية التركيب الضوئي (Colivn et Bznson,1948).

2- المرحلة الكيموحيوية: ماتعرف بتفاعلات الظلام. هي المرحلة الثانية من عملية التركيب الضوئي. لا تحتاج إلى الضوء مباشرة (لكنها تعتمد على نواتج المرحلة الضوئية وهي ATP وNADPH).

تحدث في ستروما البلاستيدات الخضراء (السائل الموجود خارج أغشية الثايلاكويد).

من متطلباتها H^+ , NADPH, CO_2 وATP ومن نواتجها جلوكوز (Hieke et al, 2002) حلقة كالفن (أو دورة كالفن): هي سلسلة من التفاعلات الكيميائية تحدث في ستروما البلاستيدات الخضراء. هدفها تحويل ثاني أكسيد الكربون (CO_2) إلى سكريات (مثل الجلوكوز) باستخدام الطاقة المخزنة في ATP وNADPH الناتجين عن المرحلة الضوئية.



• مراحل دورة كالفن الأساسية:

1. تثبيت الكربون (Carbon Fixation): يدخل جزيء CO_2 إلى الدورة. يرتبط بمركب خماسي الكربون اسمه RuBP (ريب و لوز-1،5-ثنائي الفوسفات). يتم التفاعل بواسطة أنزيم ضخم ومهم اسمه روبيسكو (RuBisCO). الناتج يكون مركب غير مستقر يحتوي على 6 ذرات كربون، ينقسم مباشرة إلى جزيئين من مركب ثلاثي الكربون اسمه 3-فوسفوجليسيرات (3-PGA).

2. اختزال 3-PGA (Reduction): جزيئات 3-PGA تحتاج إلى طاقة للتحويل إلى جزيئات سكرية.

لذلك: كل جزيء 3-PGA يستهلك طاقة من جزيء ATP (تحوله إلى 1,3-bisphosphoglycerate).

ثم يستقبل إلكترونات من NADPH ليُختزل إلى G3P (جليسر ألدهيد-3-فوسفات).

G3P هو سكر ثلاثي الكربون يمكن استخدامه لتكوين الجلوكوز أو مركبات عضوية أخرى.

3. تجديد (RuBP) Regeneration of RuBP: جزء من جزيئات G3P لا يُستخدم لبناء الجلوكوز.

بدلاً من ذلك: تستخدم بقية جزيئات G3P في سلسلة تفاعلات معقدة، تستهلك مزيداً من ATP لإعادة بناء جزيئات RuBP. هذا ضروري لكي تستطيع الدورة أن تستمر وتستقبل CO₂ جديد (cheung et al)

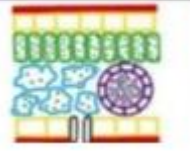
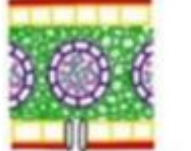
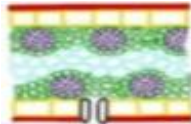
(1993)



الشكل: (5) حلقة كالفن (Chaug et al 1993)

هناك بعض الحالات الخاصة لبعض النبات في مرحلة الكيموحيوية:

الجدول (2): ملخص يوضح نباتات C3 و C4 و CAM.

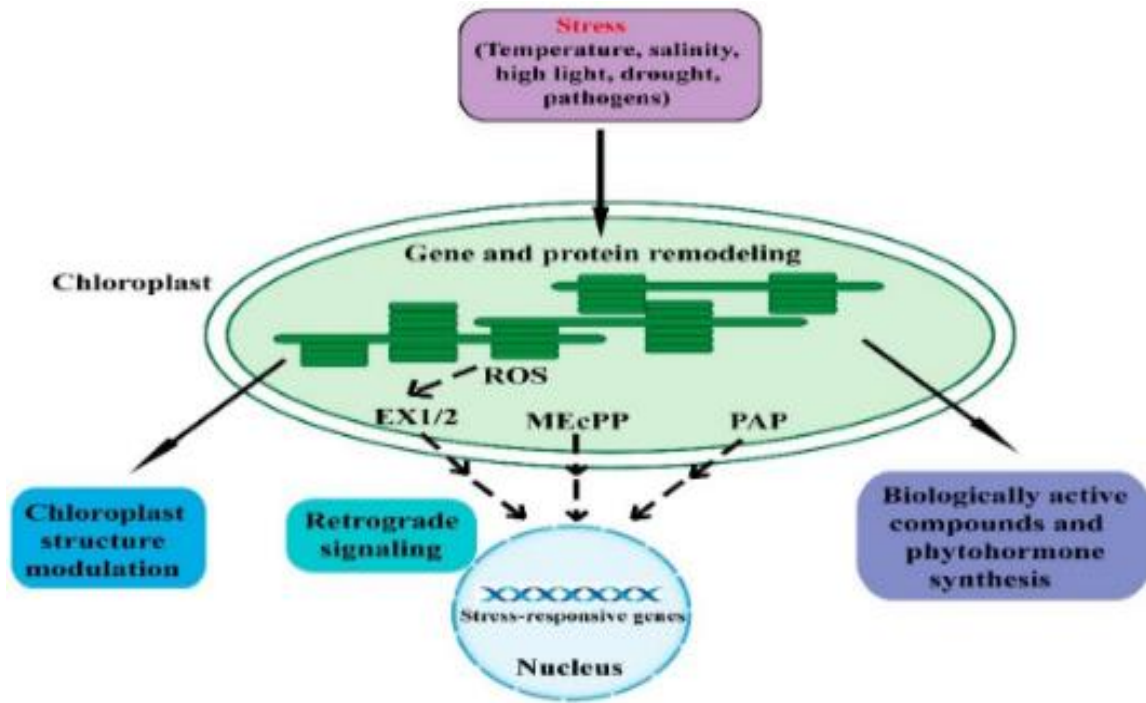
	نباتات C3	نباتات C4	نباتات CAM
ملخص	نباتات معتدلة لا توجد تعديلات خاصة	نباتات الطقس الحار تثبيت منفصل لدورة كالفن	نباتات صحراوية الليل تبادل للغازات النهار التمثيل الضوئي
تركيب			
امثلة	معظم النباتات C3 الارز والقنب	الذرة، قصب السكر	الصبار
الخلايا الرئيسية	النسيج المتوسطي (غمد الحزمة)	النسيج المتوسطي غلاف الحزمة	النسيج المتوسطي
درجة الحرارة المثالية	20_ 30 درجة مئوية	30_ 40 درجة مئوية	اليل 1_15 درجة مئوية النهار 30_ 40 درجة مئوية

4-2-2 بالنسبة للإجهادات:

تتمتع البلاستيدات الخضراء بموقع مركزي في عملية التمثيل الضوئي والتمثيل الغذائي الأولي. بالإضافة الى هذه الوظائف برزت البلاستيدات الخضراء مؤخرًا كمنظم محوري لإستجابات النبات لظروف الاجهاد الحيوي (هجوم العوامل الحيوية بما في ذلك المفصليات والفطريات والمسببات المرضية البكتيرية والفيروسية يحدث ضرر للبلاستيدات الخضراء وعملية التمثيل الضوئي للنبات) والاجهاد اللا حيوي حيث تلعب البلاستيدات الخضراء أدورا متعددة الأوجه في استجابة النبات لأنواع مختلفة من الضغوط غير الحيوية بما في ذلك الحرارة التبريد، والملح والجفاف والاجهاد الناتجة عن الضوء العالي.

تتمتع البلاستيدات الخضراء بجينومات مستقلة وآلية للتعبير الجيني وتصنع الهرمونات النباتية ومجموعة متنوعة من المستقلبات الثانوية، والتي يساهم جزء كبير منها في استجابة النبات للظروف المعاكسة. علاوة على ذلك تتواصل البلاستيدات الخضراء مع النواة مز خلال الإشارات الرجعية على سبيل المثال إشارات

الأكسجين التفاعلية كل ما سبق يسهل مرونة البلاستيدات الخضراء في الاستجابة للضغوط البيئية. حيث تتسبب الضغوط البيئية المعاكسة في حدوث اضطرابات وتولد إشارات في البلاستيدات الخضراء تنظم التعبير الجيني وإعادة تشكيل البروتين في البلاستيدات الخضراء. ثم يتم تحفيز سلسلة من الأنشطة الخلوية لاستعادة توازن البلاستيدات الخضراء ووظيفتها وتطورها تقوم البلاستيدات الخضراء بتخليق المركبات النشطة بيولوجيا والهرمونات النباتية للتأقلم مع الضغوط. علاوة على ذلك. تتمكن البلاستيدات الخضراء من توصيل حالتها إلى النواة من خلال الاشارات المرجعية لتنظيم الجينات المستجيبة للضغوط النووية. (fei et al, 2021).



الشكل (06): الآليات المختلفة في استجابة البلاستيدات الخضراء للجهودات

(fei et al, 2021)

5- العوامل المؤثرة على نشاط البلاستيدات الخضراء وكفاءتها:

ان نشاط الصانعة الخضراء يقاس بعملية التركيب الضوئي، وقد يتأثر نشاطها بالعديد من العوامل الداخلية وخارجية ومن اهم هذه العوامل

- 1- الضوء: هو المصدر الرئيسي للطاقة في عملية التركيب الضوئي. شدة الضوء قد تؤثر بشكل مباشر على سرعة العملية ففي حالة الإضاءة المنخفضة يقل نشاط البناء الضوئي (Nishimufet al,2019)
- 2- التركيزات الغازية: زيادة تركيز ثنائي أكسيد الكربون يؤدي الى زيادة عملية البناء الضوئي حتى تصل الى حد معين، بعده تصبح الكفاءة مستقرة بسبب التشبع الانزيمي (Hew et al,1969)

3-درجة الحرارة :درجة الحرارة المثلى لعملية البناء الضوئي في أغلب الأحيان ما بين 20-30درجة مئوية حيث ان الدرجات المرتفعة والمنخفضة تؤثر على عمل الانزيمات المسؤولة على هذه العملية مما يقلل من كفاءتها (Hew et al ,1969)

4-الماء يعتبر الماء من المواد الاساسية في عملية التركيب الضوئي فإن، نقصه يمكن ان يؤدي إلى تباطؤ العملية او توقفها، حيث نقصه يسبب إنخفاض الإمتصاص الضوء احيانا او تلف أجزاء النبات. (بوجنية،2008)

5-الخصائص الوراثية: نوع النبات وخصائصه الوراثية تؤثر على قدرة الخلايا النباتية على إجراء عملية التركيب الضوئي مثل حجم الورقة وكثافة الكلوروفيل (KromdijketMcCormick,2022)

6-مستوى لكلوروفيل في النبات : الكلوروفيل هو الصبغة الاساسية في النباتات الخضراء. وهو المسؤول عن عملية التركيب الضوئي.اي نقص في الكلوروفيل سيؤدي الى إنخفاض كفاءة إمتصاص الطاقة الضوئية وبالتالي تقليل كفاءة البناء الضوئي (Xiao-lei et al 2012)

6- دور البلاستيديات الخضراء في التطبيقات العملية:

البلاستيديات الخضراء دورها لا يقتصر فقط على إنتاج الغذاء و الأوكسجين بالنسبة للنبات. يتم ليشمل العديد من التطبيقات العملية وذلك مع تطور التكنولوجيا الحيوية والهندسة الوراثية والزراعة (sarwar khan, 2024).

ففي الهندسة الوراثية يتم تعديل البلاستيديات الخضراء وراثيا لإنتاج بروتينات علاجية وأجسام مضادة واللقاحات حيث يتم إدخال جينات أجنبية مسؤولة عن تصنيع هذه المركبات داخل جينوم البلاستيدي. وذلك لقدرتها على إنتاج كميات كبيرة من البروتينات المستهدفة دون إنتقال الجينات المعدلة إلى حبوب اللقاح، مما يقلل من المخاطر البيئية (Amaraz_Delgado et al, 2014).

كما أن نجد لها دورا في تطوير مستحضرات التجميل والمنتجات الصيدلانية حيث يستخدم الكلوفيل المستخرج من البلاستيديات الخضراء في العديد من منتجات العناية بالبشرة بسبب خصائصه المضادة للبكتيريا والالتهابات حيث يساعد في تقليل نمو البكتريا المسببة للبثور (Daniell, 2006) كما أن هذه البلاستيديات تحتوي على الكاروتينات التي تستخدم في حماية البشرة من أشعة فوق البنفسجية والحد من أضرار الجذور الحرة (Sc hmerker, 2024). تلعبالبلاستيديات دورا في إنتاج الوقود الحيوي من خلال قدرتها على تنفيذ عملية التمثيل الضوئي، حيث يتم تحويل الطاقة الشمسية إلى طاقة كيميائية يتم إستخدامها لإنتاجالوقود الحيوي مثلا لإيثانول الحيوي والديزل الحيوي وذلك لقيام البلاستيديات الخضراء بإمتصاص

الضوء وإنتاج السكريات من خلال عملية البناء الضوئي يتم تحويل هذه السكريات إلى زيوت ودهون لإنتاجالديزل الحيوي (Li_Beisson et al, 2014).

الفصل الثاني

الطفرة الوراثية

1- تعريف الطفرة الوراثية:

مصطلح الطفرة (Mutation) يشير التغيرات الوراثية الفجائية الحاصلة والقابلة للتوريث في الحمض النووي في الخلية الحية ولا يحدث نتيجة للفصل الجيني أو إعادة التركيب الجيني (Pathirana,2011) بحيث يمون النسل مختلفا في شكله وحجمه وتركيبه يسمى الطافر Mutant و تشمل تغيرات في الجينات وتغيرات في تركيب الكروموسومات .

ولا يشمل هذا التعريف الاتحادات الجديدة الناتجة عن العبور. وتعتبر الطفرة مصدر أساسي للتغيرات الوراثية في الطبيعة وتوفر امكانية التطور لاغراض التكيف مع التغيرات البيئية الجديدة، ومن ناحية أخرى فإن ازدياد معدل الطفور قد يؤدي إلى عدم الانتظام في انتقال المعلومات الوراثية بدقة من جيل لآخر. إن الطفرات يمكن أن تكون على مستوى الكروموسومات وتسمى بالطفرات الكروموسومية أو أن تكون على مستوى الجينات وتسمى بالطفرات الجينية والطفرات تكون طبيعية أو صناعية (عبد الله, 2022).



الشكل(7): طفرات لونية طبيعية في النباتات. (جولدي, 2019).

2- تصنيف الطفرات النباتية حسب طبيعتها:

يمكن أن تحدث الطفرات على جميع مستويات التنظيم الجيني، بدءًا من التغيرات البسيطة في أزواج النوكليوتيدات القاعدية إلى التحولات وإعادة الترتيب في تسلسلات النوكليوتيدات على طول أجزاء من الكروموسومات إلى التغيرات في عدد وبنية الكروموسومات بأكملها. (Laurentin Tàriba,2023).

غالبًا ما يتم تقسيم الطفرات إلى تلك التي تؤثر على جين واحد، والتي تسمى طفرة جينية - تسمى أحيانًا أيضًا طفرة نقطية - وتلك التي تؤثر على بنية الكروموسومات، والتي تسمى طفرة كروموسومية. (Bhat et Hakeem , 2023)

2-1- الطفرة النقطية :

تحدث الطفرة النقطية عندما يتغير زوج واحد من القواعد (أو بضعة قواعد فقط) ، وهو تغيير على مستوى "ميكروي". هناك نوعان عامان من الطفرات النقطية: الاستبدالات أو الإدراجات والحذف (يُطلق على النوعين الأخيرين بشكل جماعي اسم (INDELs). (Merrich et al .,2023).

استبدالات قواعد الحمض النووي DNA base substitutions:

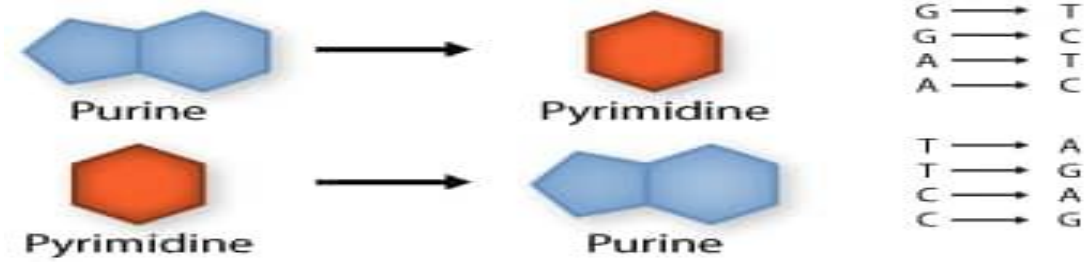
أبسط أنواع الطفرات هو استبدال قاعدة بأخرى في تسلسل الحمض النووي (الشكل 8). تنشأ عمليات الاستبدال غالبًا كأخطاء أثناء تكرار الحمض النووي أو إصلاحه. النوع الأكثر شيوعًا هو التحول ، حيث قد يتم استبدال أحد البيرييميدين بالآخر ، أو أحد البيورين بالآخر (الشكل 10). النوع الأقل شيوعًا هو التحويل ، حيث قد يتم استبدال البيورين بالبييرييميدين أو العكس. كما هو موضح في (الشكل 9) ، يمكن أن يكون لهذه تأثيرات مختلفة على وظيفة الجين اعتمادًا على مكان حدوثها في الجين. (Suza et Lee,2024).

Normal ...GCTATACGCTAGG...

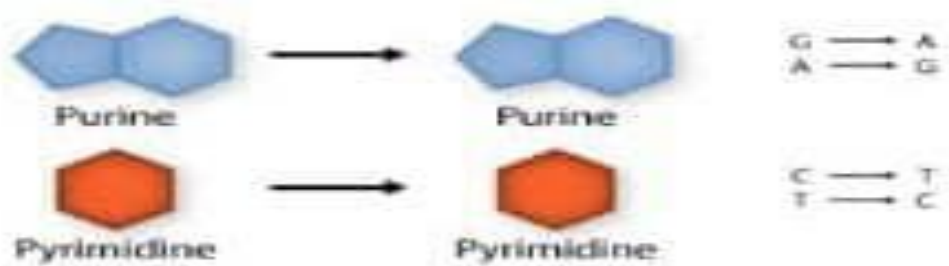
Base pair substitution ...GCTATTCGCTAGG...

الشكل(8): مثال على استبدال قاعدة في الحمض النووي. في هذا المثال، تُستبدل القاعدة A بالقاعدة T.

(Suza et Lee,2024)



الشكل(9):استبدال البيورين بالبيريميدين أو البيريميدين بالبيورين(Suza et Lee,2024)



الشكل(10)استبدال البيورين ببيورين مختلف أو استبدال البيريميدين ببيريميدين مختلف(Suza et Lee,2024)

الإدراجات والحذف Insertions & deletions:

تعد عمليات إدخال أو حذف الحمض النووي من الأنواع الأخرى من الطفرات التي تحدث بشكل متكرر. ويمكن أن تختلف في الحجم من قاعدة واحدة إلى آلاف أو أكثر من قواعد النوكليوتيدات. وتعتمد تأثيراتها على وظيفة الجين على حجم الإدخال أو الحذف والموقع بالنسبة للجين. وكما هو موضح أدناه (Suza et Lee,2024).



الشكل(11): مثال على عمليات الحذف. في هذا المثال، حُذفت القاعدة A.

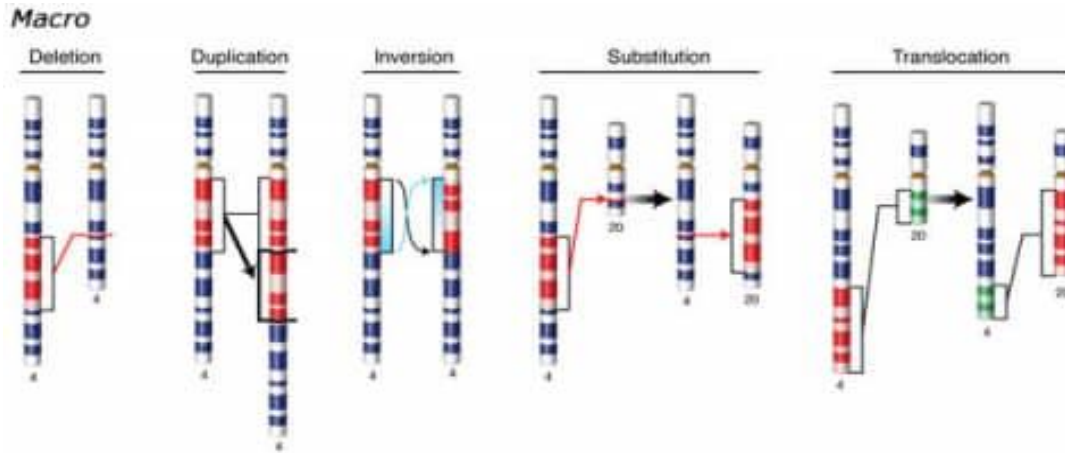
(Suza et Lee,2024)

2-2- الطفرات الكروموسومية:

حسب ما وجدته Merrich et al (2016) ورفقاؤه الطفرات التي تشمل أجزاء الكروموسوم

تحتوي الخلايا المختلفة لنفس الكائن الحي والأفراد المختلفين من نفس النوع عمومًا على نفس عدد الكروموسومات، وتكون الكروموسومات المتماثلة عادةً موحدة في العدد وفي ترتيب الجينات على طولها. ومع ذلك، يمكن أن تحدث طفرات تؤدي إلى تغيير عدد أو بنية الكروموسومات.

تتضمن التغييرات التي تنطوي على إعادة ترتيب الكروموسومات الأنواع الأساسية التالية: الحذف، والتكرار، والإدراج، والانعكاسات، والاستبدالات، والانتقالات - التغييرات التي تحدث على مستوى "الكلي" كما يوضحه (الشكل 12).



الشكل (12): الأنواع الأساسية للطفرات الكروموسومية.

(Merrich et al., 2023)

الحذف الكروموسومي Chromosomal deletions هو عندما يحدث فقدان لجزء من الكروموسوم.

تحدث التضاعفات الكروموسومية Chromosomal duplications عندما يتواجد جزء من الكروموسوم أكثر من مرة في الجينوم أو على طول كروموسوم فردي. يمكن أن تتضمن الطفرات من هذا النوع تضاعف أجزاء الكروموسوم إما في المناطق غير المشفرة أو الجينات التي تشفر بروتينًا أو منتجًا جينيًا آخر. كانت تضاعفات الجينات أحداثًا مهمة في تطور العديد من نباتات المحاصيل، على سبيل المثال في القطن. تنشأ كل من عمليات حذف الكروموسومات والتضاعفات بشكل عام من التقاطع غير المتساوي أثناء الانقسام الاختزالي، حيث يتلقى أحد الأمشاج كروموسومًا به جزء أو جين مكرر ويتلقى الأمشاج الآخر كروموسومًا به جزء مفقود أو "محذوف".

تحدث الانعكاسات الكروموسومية Chromosomal inversions عندما يحدث كسران في الكروموسوم ويدور الجزء المكسور 180 درجة - مما يعكس اتجاه التسلسل - ثم يعاد ربطه. قد تتضمن هذه الأجزاء المقلوبة أو لا تتضمن المركزومير (يُطلق عليها الانعكاس المحيطي مقابل الانعكاس المجاور). إحدى عواقب الانعكاسات الكروموسومية Chromosomal inversions هي أنها إما تمنع التقاطع أو إذا حدث التقاطع، فقد يتم التخلص من المواد المعاد تركيبها أثناء الانقسام الاختزالي. أثناء الانقسام الاختزالي، قد تشكل أجزاء الكروموسوم المقلوبة حلقات من أجل الاقتران بنفس التسلسل (غير المقلوب) على الكروموسومات المتجانسة.

الاستبدالات الكروموسومية chromosomal substitutions هي عندما يحدث اكتساب جزء إضافي من الكروموسوم.

تتضمن عمليات النقل الكروموسومي Chromosomal translocations تغييرًا في موقع جزء من الكروموسوم. وعادةً ما تكون عمليات النقل متبادلة وبالتالي تنشأ عن تبادل الأجزاء بين كروموسومين غير متماثلين.

النقلات: يمكن أيضًا نقل أجزاء الكروموسوم إلى موقع جديد على نفس الكروموسوم أو إلى كروموسوم مختلف ولكن بدون تبادل متبادل؛ يُطلق على كلا النوعين الأخيرين من الطفرات اسم النقل. يُعد الترانسبوزون (يُطلق عليه أيضًا عنصر قابل للنقل) عنصرًا في الحمض النووي يمكنه الانتقال من مكان إلى آخر. تحدث تسلسلات الحمض النووي المتنقلة هذه عادةً في بعض الجينومات ويمكن أن تتسبب في حدوث طفرات أخرى، اعتمادًا على مكان "نقلها".

3- مكان حدوث الطفرات:

3-1- الطفرات الجنسية (Germline mutations):

في النباتات هي التغيرات التي تحدث في المادة الوراثية داخل الخلايا التناسلية للنبات مثل حبوب اللقاح أو البويضات. هذه الطفرات تؤثر على الجينات التي تنتقل إلى الأجيال القادمة عن طريق التلقيح أو التخصيب، وبالتالي فإنها تُورث للأجيال اللاحقة. تُعتبر الطفرات الجنسية المصدر الأساسي للتنوع الوراثي في النباتات، مما يساعد في التطور والتكيف مع البيئة (Salisbury et Ross, 1992).

3-1-1- أنواع الطفرات الجنسية في النباتات: التعدد الصبغي (Polyploidy):

• الأنواع المزدوجة

_الصبغيات: بعض النباتات تمثل الفراولة والفجل قد تحدث لها طفرات جنسية تؤدي إلى زيادة عدد الكروموسومات (التعدد الصبغي): مما يؤدي إلى حدوث تغييرات في الحجم أو الخصائص البيولوجية للنبات. على سبيل المثال، بعض أصناف الفراولة هي نتيجة للطفرات الجنسية التي أدت إلى _تضاعف الكروموسومات (Salisbury et Ross 1992).

3-2- الطفرات الجسدية عند النباتات (Somatic mutations):

هي تغيرات تحدث في المادة الوراثية للنبات نتيجة لتأثيرات بيئية أو عمليات بيولوجية معينة، والتي تؤثر على الخلايا الجسدية (أي خلايا غير تكاثرية مثل خلايا الأوراق أو الجذور) بدلاً من الخلايا التناسلية (مثل الخلايا التي تنتج البذور أو حبوب اللقاح).

هذه الطفرات لا تُورث للأجيال التالية إذا كانت في الخلايا الجسدية، لكنها قد تؤثر على النمو والتطور أو تساهم في ظهور صفات جديدة داخل النبتة نفسها.

أمثلة على الطفرات الجسدية

في النباتات :

1/النباتات ذات الأزهار الملونة: قد تحدث طفرات جينية تؤدي إلى ظهور أزهار بألوان مختلفة أو أنماط ملونة.

2/النباتات المقاومة للأمراض يمكن أن تؤدي الطفرات الجسدية إلى ظهور خصائص مقاومة

للأمراض أو الطفيليات. (Maheshwari et al, 2008).

4- أسباب حدوث الطفرات:

تحدث الطفرات الطبيعية في النباتات نتيجة لتغيرات مفاجئة في الحمض النووي للنباتات. يمكن أن تحدث هذه الطفرات نتيجة لعدة عوامل منها التغيرات البيئية، التأثيرات الجينية العشوائية، أو تأثيرات عوامل خارجية مثل الإشعاعات أو المواد الكيميائية.

إليك كيف تحدث الطفرات الطبيعية في النباتات (lonso-Blanco et Korrnef, 2004).

4-1- الطفرات طبيعية:

4-1-1- الطفرات الجينية العشوائية:

تحدث بشكل عشوائي عندما يحدث تغير في تسلسل الحمض

النووي للنبات. يمكن أن تتضمن هذه التغيرات حذف أو إضافة أو تغيير قواعد النيوكليوتيدات في الحمض النووي (lonso-Blanco et Korrnef,2004).

4-1-2- الطفرات بسبب تكرار الأخطاء في نسخ الحمض النووي:

أثناء عملية النسخ الطبيعية للحمض النووي، قد تحدث أخطاء عشوائية تؤدي إلى تغيير تسلسل الجينات.

4-1-3- الانتقال الجيني العمودي والأفقي:

في بعض الحالات، يمكن أن تنتقل الطفرات من جيل إلى جيل عبر التكاثر الجنسي أو اللاجنسي. كما أن الانتقال الجيني الأفقي، حيث يمكن للنباتات أن تستقبل جينات من الكائنات الأخرى، قد يساهم في تنوع الطفرات (Jimag et Wend , 2004).

4-2- طفرة مستحثة:

4-2-1- العوامل البيئية:

التأثيرات البيئية مثل الإشعاعات التلوث الكيميائي، أو الظروف المناخية غير المستقرة يمكن أن تؤدي الطفرات في النباتات. على سبيل المثال، الإشعاعات مثل الأشعة فوق البنفسجية أو الأشعة السينية يمكن أن تتسبب في تكسير الحمض النووي مما يؤدي إلى حدوث الطفرات

(lonso-Blanco et Korrnef,2004).

4-2-2- الأدوات الكيميائية أو الفيزيائية :

يمكن أن تتسبب بعض المواد الكيميائية مثل المبيدات الحشرية أو بعض الأدوية أو حتى تغيرات في درجة الحرارة و حدوث طفرات (Neyer et Turner,2006).

5- تأثير الطفرات النباتية :

الطفرات قد تكون ضارة، مفيدة، محايدة، أو قاتلة، حسب تأثيرها على النمط الظاهري. الطفرات الضارة تقلل من لياقة الكائن الحي، بينما تعزز الطفرات المفيدة فرص البقاء والتكيف. أما الطفرات المحايدة، فلا تؤثر سلبًا أو إيجابًا، في حين تؤدي الطفرات القاتلة إلى موت الكائن الحي (Merrich et al., 2023).

من حيث تأثيرها على البروتين : استنادا إلى (Suza et Lee, 2024).

طفرات منطقة الترميز:

5-1- الطفرة الصامتة

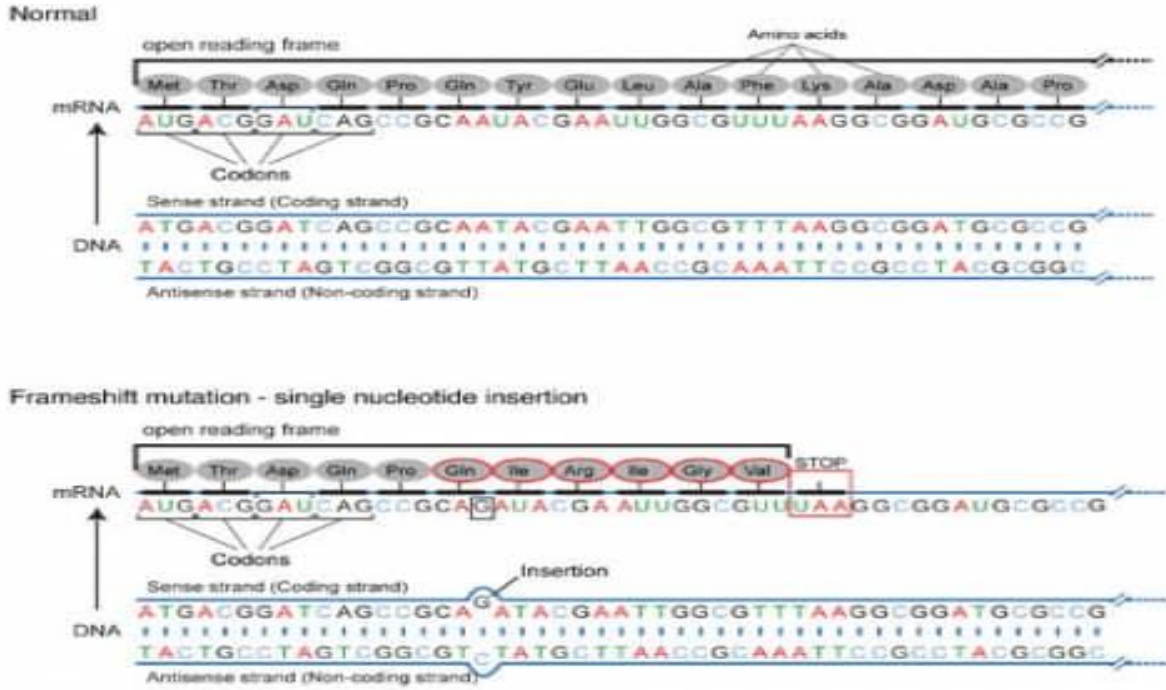
الطفرة الصامتة هي تغيير في كودون دون التأثير على الحمض الأميني الذي يُشفره، وذلك بسبب طبيعة الشيفرة الوراثية التي تحتوي على تكرارات. لذا، لا تؤدي هذه الطفرات بالضرورة إلى تغيير وظيفة البروتين (Suza et Lee, 2024).

5-2- الطفرة المُناسِسة (استبدال الأحماض الأمينية) Missense mutation:

تحدث هذه الطفرة عند استبدال قاعدة نيتروجينية، مما يؤدي إلى تغيير كودون لِشَفْر حمضًا أمينيًا مختلفًا في البروتين. قد يؤثر هذا التغيير على وظيفة البروتين، خاصةً إذا وقع في منطقة حاسمة من بنيته.

5-3- طفرة انزياح الإطار Frameshift mutation:

بسبب الطبيعة الثلاثية للشيفرة الوراثية، فإن أي حذف أو إضافة لقاعدة نيتروجينية يغيّر إطار القراءة بالكامل، ما يؤدي إلى تغيير تسلسل الأحماض الأمينية التالية. على سبيل المثال، قد يؤدي إدخال قاعدة إضافية إلى تعديل الكودونات وتكوين كود توقف مبكر (مثل UAA)، مما ينتج بروتينًا غير وظيفي كما موضح في (الشكل 13). يحدث هذا التأثير عندما لا يكون عدد القواعد المدخلة أو المحذوفة من مضاعفات 3، مما يؤدي عادةً إلى فقدان وظيفة البروتين (Suza et Lee, 2024).



الشكل (13): تأثير طفرة انزياح الإطار على وظيفة الجين. يظهر التسلسل الجيني الطبيعي في الجزء A. يؤدي إدخال القاعدة G الموضحة في الجزء B إلى إنتاج بروتين جديد (Merrich et al,2016).

إضافة أو حذف الأحماض الأمينية:

عند إدخال أو حذف قواعد نيروجينية بمضاعفات العدد 3، قد يؤدي ذلك إلى إضافة أو حذف أحماض أمينية في البروتين. على سبيل المثال، عند إدخال ثلاث قواعد (XXX) في التسلسل التالي:

UUU CCC XXX AAA GGG (الكودونات)

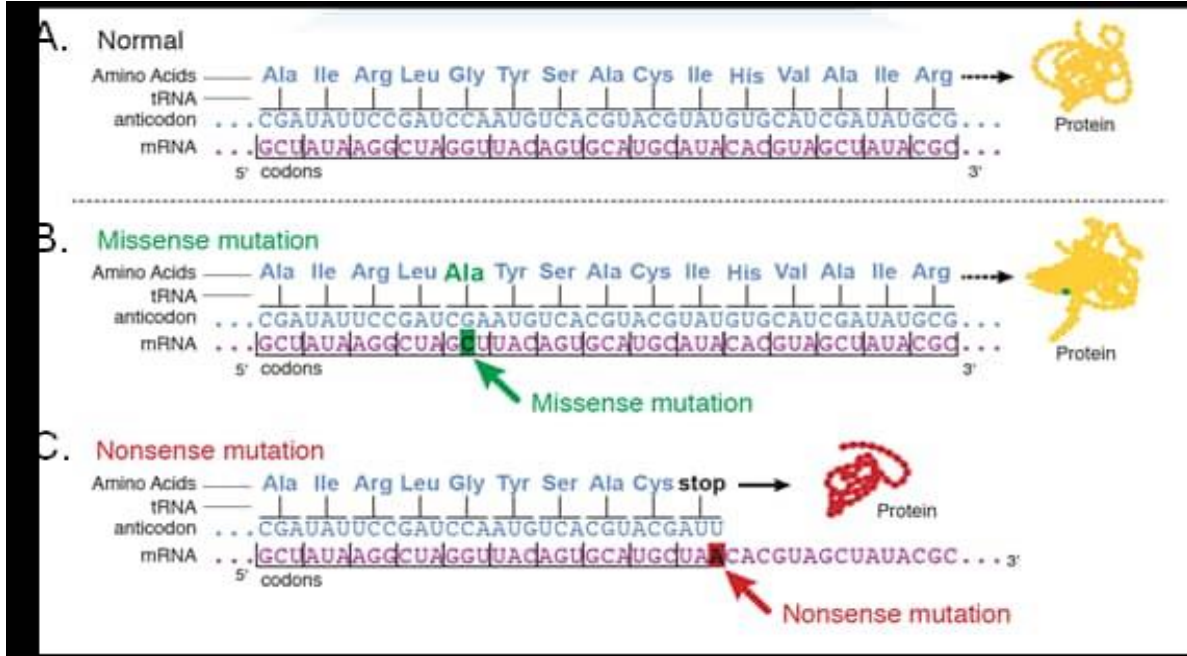
يصبح ترتيب الأحماض الأمينية:

aa1 aa2 aa5 aa3 aa4

إذا حدثت هذه التغييرات في مناطق حيوية من البروتين، فقد تؤثر سلبًا على وظيفته وتضعف أدائه (Suza et Lee,2024).

4-5- الطفرة الغير منطقية Monsense mutation:

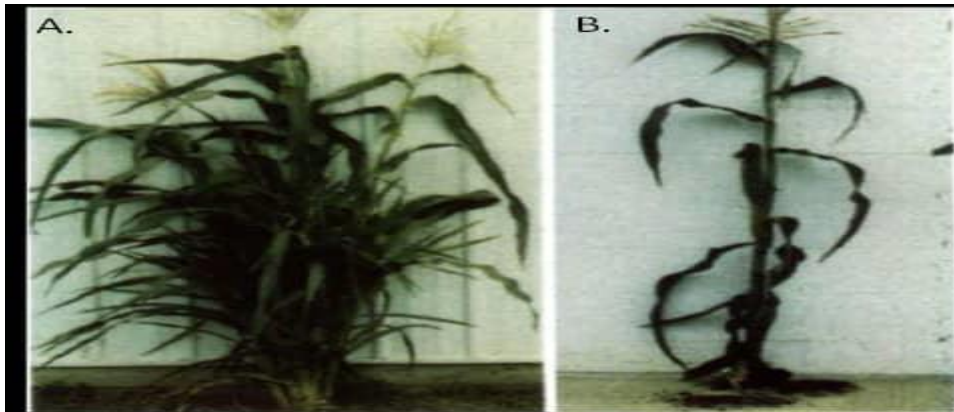
تحدث الطفرة غير المنطقية عندما يتحول كودون وظيفي إلى كودون توقف، مما قد يؤدي إلى إنهاء مبكر لعملية الترجمة كما هو موضح في الشكل (14).



الشكل(14): تأثير الطفرات الغير منطقية على وظيفة الجين. يظهر التسلسل الجيني الطبيعي في الجزء A. في الجزء B، تؤدي طفرة غير متجانسة إلى استبدال جين Gly بجين Ala. في الجزء C، تؤدي طفرة غير متجانسة إلى كودون توقف مبكر وتقصير البروتين(Suza et Lee,2024).

تأثير طفرات المنطقة التنظيمية :

تلعب المحفزات والمعززات دورًا أساسيًا في تنظيم التعبير الجيني من حيث الزمن والموقع والكمية. لذلك، فإن حدوث طفرات في هذه المناطق التنظيمية قد يؤدي إلى تغييرات في نمط التعبير الجيني، مما قد يتسبب في التعبير عن الجينات في أوقات أو أماكن أو بمستويات غير ملائمة، وبالتالي يؤثر على النمط الظاهري للنبات(Suza et Lee,2024). (الشكل15)يوضح ذلك.



الشكل (15): طفرة في المنطقة التنظيمية لجين tb1 تحول (A) إلى ذرة حديثة (B) teosinte

(Suza et Lee,2024).

تأثير الطفرات على وظيفة الجين :

تؤدي الطفرة أحياناً إلى فقدان الجين لوظيفته، وذلك عند حدوث عدة طفرات من أنواع مختلفة، مما يغير طبيعة الجين السائد ويجعله متنحياً. وفي المقابل، قد تؤدي طفرة أخرى إلى ظهور وظيفة جديدة للجين لم تكن موجودة سابقاً، وذلك عندما يتحول جين من صفة متنحية إلى صفة سائدة، أو من جين غير مؤثر إلى جين مؤثر نتيجة حدوث طفرات فيه. (الباز يونس وآخرون، 2008). (Merrich et al. 2023).

تأثير في ترتيب الصبغي chromosomal rearrangements:

تؤثر الطفرات في ترتيب الصبغيات من خلال تغيير موضع جزء من الحمض النووي (DNA). يحدث ذلك عندما تنتقل قطعة من صبغي إلى صبغي آخر أو عند انقلاب الصبغي، مما يؤدي إلى اختلاف ترتيب الجينات على الصبغي نفسه. قد يترتب على ذلك تغيير في الصفات التي تحملها هذه الجينات نتيجة تأثرها بالموقع الجديد الذي انتقلت إليه، بالإضافة إلى تأثرها بالجينات المجاورة (الباز يونس وآخرون، 2008).

6-التطبيقات الزراعية للطفرات النباتية:

الطفرات النباتية تعد أداة هامة في تحسين المحاصيل الزراعية وزيادة تنوعها الجيني. تستخدم بشكل واسع في الزراعة لتحسين المحاصيل وزيادة إنتاجيتها وتحقيق مقاومة الأمراض والأفات والظروف البيئية القاسية حيث يتم تعريض البذور أو الأنسجة النباتية لعوامل مطفرة مثل الإشعاعات أو المواد الكيميائية بهدف إحداث تغييرات في المادة الوراثية للنبات. ومن بين التطبيقات الزراعية للطفرات النباتية زيادة الإنتاجية وتحسين الجودة من خلال إحداث طفرات مستهدفة يمكن تطوير أصناف نباتية ذات إنتاجية أعلى وجودة محسنة على سبيل المثال تم إنتاج أصناف من العنب والبرتقال خالية من البذور عبر الطفرات مما زاد من قيمتها التجارية (بطرس، 2019). تحسين مقاومة الأمراض والأفات وتحمل الظروف البيئية القاسية حيث تستخدم الطفرات لإنتاج نباتات ذات مقاومة محسنة للأمراض والأفات، مما يقلل من خسائر المحاصيل ويقلل الحاجة لاستخدام المبيدات من خلال تحسين إمتصاص العناصر الغذائية وتعزيز المقاومة الطبيعية للنبات كما أن الطفرات تمكن من تحسين تحمل الظروف البيئية القاسية وذلك بتطوير نباتات قادرة على النمو في ظروف بيئية صعبة مثل الجفاف عن طريق تطوير جذور أكثر قدرة على إمتصاص المياه أو التربة المالحة يسمح بزراعتها في المناطق الصحراوية مما يوسع نطاق الزراعة في مناطق جديدة. كما نجد ان الطفرات تستخدم لإنتاج نباتات زينة وذلك لتحسين لون وأشكال الأزهار، مما يجعلها أكثر جاذبية تجارياً ولها دور أيضاً في تقليل الزمن اللازم لإنتاج أصناف جديدة، فبدلاً من الانتظار لسنوات عديدة يمكن الحصول على سلالات محسنة في فترة زمنية أقصر (Je ga deesan, 2021).

الجزء التطبيقي

بعد البحث والتقصي في محركات البحث المختلفة واستبعاد كل دراسات التي ليس لها علاقة بالموضوع وقبول كل المقالات التي تهتم بدراسة طفرات الوراثة جينوم الصانعة الخضراء وأثره على النبات تم قبول 05 مقالات مختلفة وهي:

1- المقال الاول:

Evolutionary directions of single nucleotide substitutions and structural mutations in the chloroplast genomes of the family Calycanthaceae .

المؤلفين:

Shiliang Zhou & Wenpan Dong, Chao Xu, Jun Wen

تم نشر هذا سنة 2020 في BMC BMC Evolutionary Biology. Vol 29.No96 .

الهدف من هذا المقال

دراسة أنماط واتجاهات ومعدلات الطفرات في جينومات البلاستيدات الخضراء لعائلة Calycanthaceae .

المعايير المدروسة:

استخدم الباحثون بيانات الجينوم البلاستيدي لتحليل الطفرات النوكليوتيدية الأحادية والتغيرات الهيكلية عبر مختلف التصنيفات في العائلة. من خلال مقارنة خمس جينومات بلاستيديّة. المعايير المدروسة في هذا المقال تتعلق باتجاهات وتكرارات الطفرات الجينية في جينومات البلاستيدات الخضراء لعائلة Calycanthaceae، وقد تم التركيز على نوعين رئيسيين من الطفرات: البدائل النوكليوتيدية الفردية والطفرات البنيوية. ويمكن تلخيص أهم المعايير التي تم دراستها كما يلي:

1/ أنماط الطفرات النوكليوتيدية:

التحولات (Transitions) والتحويلات (Transversions).

معدلات الطفرات غير المترادفة (nonsynonymous) مقابل المترادفة (synonymous) (dS/dN).
نسب التحولات إلى التحويلات (Ts/Tv).

2/ الطفرات البنيوية (Structural mutations):

الإدخالات والحذوفات (indels).

التكرارات (repeats).

المجهرسات (microsatellites).

الانقلابات (inversions).

3/ اتجاهات الطفرات:

تحديد الطفرات باعتبارها إما اتجاهية (مثلاً: إدخال أو حذف) أو غير اتجاهية (مثل بعض المجهرسات والانقلابات).

4/ معدلات الطفرات:

تم تقدير المعدلات لكل نوع من الطفرات لكل موقع في السنة ($0.14-0.34 \times 10^{-9}$ substitutions، 1.0×10^{-11} repeats، 0.64×10^{-11} indels).

5/ الاختلاف بين الرتب التصنيفية:

المقارنة بين الطفرات على مستوى:

تحت العائلة (subfamily)

الجنس (genus)

النوع (species)

5/ توزيع الطفرات داخل الجينوم:

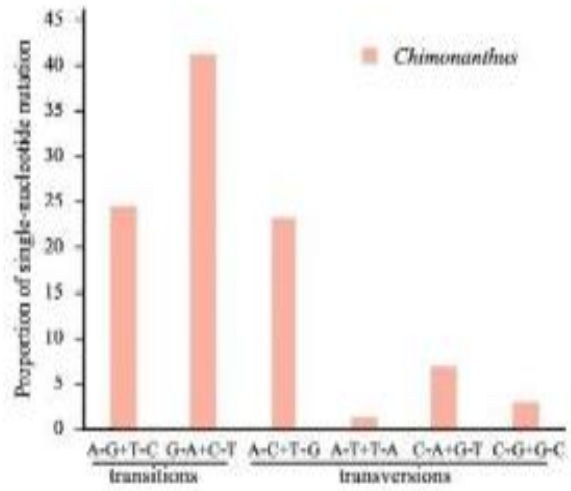
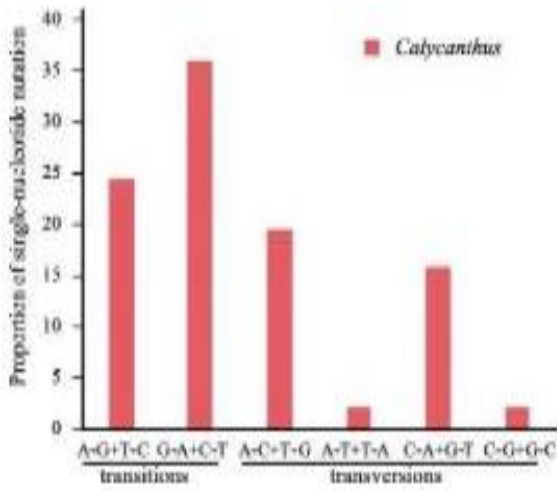
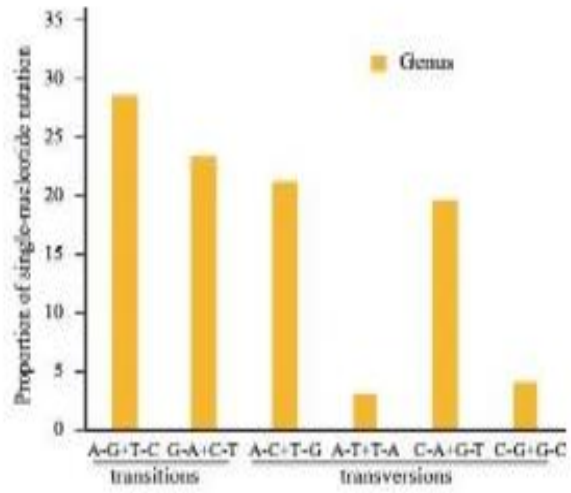
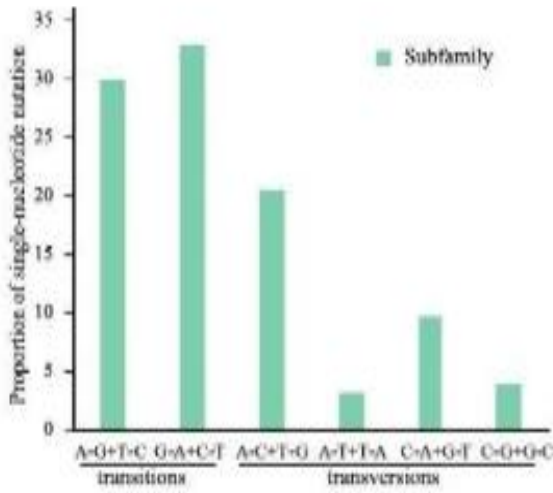
في مناطق الترميز (coding regions)، الإنترونات، والمناطق البينية (intergenic spacers). مقارنة التنوع النوكليوتيدي في المناطق التي تحتوي على طفرات بنيوية مقابل المناطق التي لا تحتوي عليها.

النتائج المتحصل عليها:

يُستخدم تسلسل جينوم البلاستيدات الخضراء لدراسة تطور النباتات، ولكن لا تزال هناك فجوة في الفهم حول أنماط وتوجهات ومعدلات الطفرات، وهو ما حاولت هذه الدراسة معالجته باستخدام عائلة Calycanthaceae كنموذج.

تحليل الطفرات النقطية: تم العثور على 2861 موقعًا متغيرًا في جينومات البلاستيدات الخضراء، وكانت 98% منها ثنائية الأليل.

الطفرات من نوع A → T (أو 2.84% T → A) و C → G (أو 3.65% C → G) أقل شيوعًا من غيرها (الشكل 16).



الشكل (16) النسبة المئوية لكل نوع من أنواع الاستبدال في جينومات البلاستيدات الخضراء لخمسة أنواع تنتمي إلى

عائلات فرعية وأجناس مختلفة في الفصيلة *Calycanthaceae*

نسبة الطفرات الانتقالية إلى الطفرات الاستبدالية (Ts/Tv) كانت مرتفعة عند مستوى الفصيلة والجنس، لكنها منخفضة عند مستوى العائلة.

تحليل الطفرات الهيكلية: لوحظت طفرات هيكلية مثل الإدخالات والحذوفات (indels) والمتكررات والانعكاسات.

تميزت طفرات indels باتجاه حذف واضح

الجدول (3) أعداد واتجاهات ومواقع الحذف والتكرارات في جينومات البلاستيدات الخضراء الخمسة لفصيلة

الكاليكانتسية

	نوع الطفرة	الفصلية الفرعية	جنس	صنف		المجموع
				كاليكانتوس	شيمونانتوس	
اندل	المجموع	143	11	11	13	178
مقاس	زوج اساسي 10~11	112	6	5	12	135
	زوج اساسي 10~11	19	2	3	1	25
	زوج اساسي 10~11	5	3	2	0	10
	زوج اساسي 10~11	7	0	1	0	8
موقع	اكسون	8	1	1	0	10
	انترون	23	1	2	1	27
	فضاء	112	9	8	12	141
اتجاه	ادراج	14	1	1	1	17
	حذف	113	10	10	12	145
	غير مؤكد	16	0	0	0	16
يكرر	المجموع	89	17	7	3	116
مقاس	نقاط اساس 3	4	0	0	0	4
	قواعد اساسية 4	25	3	0	0	28
	نقاط اساس 5	40	9	2	1	52
	قواعد اساسية 6	15	2	2	2	21
	نقاط اساس 7	1	0	1	0	2
	نقاط اساس 9	3	0	0	0	3
			1	1	0	0
موقع	اكسون	0	2	2	0	4
	انترون	4	2	0	0	6
	فضاء	18	2	1	0	21
اتجاه	ادراج	67	13	6	3	89
	حذف	75	15	6	3	99
	غير مؤكد	11	2	1	0	14
		3	0	0	0	3

المتكررات أظهرت ميلاً نحو الإضافة بدلاً من الحذف.
لم تكن هناك اتجاهات واضحة في الانعكاسات والميكروساتلايت

الجدول (4):الموقع الجينومي وطول وتوزيعات التصنيف لـ 13 انقلاباً الطفرات الهيكلية زادت من معدل الطفرات النقطية

موقع	طول									الرتبة التصنيفية
	loop	Stem	mk	lt	la	cf	cc	chn	chp	
TrnN GUU-trnR ACC 1	2	14	لا	لا	لا	نعم	نعم	لا	لا	جنس
TrnN GUU-trnR ACC 1	92	17	لا	لا	لا	لا	نعم	نعم	لا	صنف
atpF-atpH	5	6	جامعة كاليفورنيا	جامعة كاليفورنيا	لا	نعم	نعم	نعم	نعم	الفصيلة الفرعية
petA-psbJ	16	36	لا	لا	نعم	لا	لا	لا	لا	الفصيلة الفرعية
psbC-trnS UGA	7	11	لا	لا	نعم	نعم	لا	لا	نعم	صنف
Rps16- rpl20	16	17	لا	لا	لا	نعم	نعم	نعم	نعم	الفصيلة الفرعية
Rps2- rpoC2	10	9	لا	لا	نعم	لا	لا	لا	لا	الفصيلة الفرعية
Rps4-trnT	2	7	لا	لا	لا	نعم	نعم	نعم	نعم	الفصيلة الفرعية
TrnS-trnG	3	12	لا	لا	لا	نعم	نعم	نعم	نعم	الفصيلة الفرعية
trnTGGU- pshD	4	7	لا	لا	نعم	نعم	نعم	لا	لا	جنس
انترون ndhA	8	11	لا	نعم	نعم	لا	لا	لا	لا	الفصيلة الفرعية
ن د ح	4	9	جامعة كاليفورنيا	جامعة كاليفورنيا	لا	نعم	لا	لا	لا	صنف
Rpl32- trnL	2	8	لا	جامعة كاليفورنيا	لا	نعم	نعم	لا	نعم	الفصيلة الفرعية

الجدول(5): ارتباطات الطفرات النوكليوتيدية المسافة الجينية للمناطق ذات الطفرات الهيكلية

مستوى	الفصيلة الفرعية	الفصيلة الفرعية	الفصيلة الفرعية	الفصيلة الفرعية	جنس	جنس	جنس	جنس	صنف	صنف
مقارنة										
الجينوم الكامل	ن	2664	2614	2647	2587	715	667	687	617	383
	س	250	449	264	260	46	41	49	44	17
	شمال/جنوب	10.66	10.50	10.03	9.95	15.54	16.24	14.02	14.02	22.53
	جي دي اس	0.031	0.031	0.031	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
	gdN	0.013	0.012	0.012	0.012	0.003	0.003	0.003	0.003	0.001
gdD/gdN	2.44	2.42	2.43	2.42	2.05	2.18	2.14	2.16	2.39	1.74
منطقة غير مشفرة	جي دي اس	0.031	0.030	0.030	0.030	0.008	0.007	0.007	0.007	0.004
	gdN	0.014	0.013	0.014	0.013	0.005	0.004	0.004	0.004	0.002
	gdS/gdN	2.17	2.24	2.12	2.20	1.37	1.60	1.57	1.75	1.69
منطقة الترميز	جي دي اس	0.032	0.032	0.032	0.032	0.006	0.005	0.007	0.006	0.004
	gdN	0.001	0.001	0.001	0.001	0.003	0.003	0.003	0.003	0.001
	gdS	2.5	2.5	2.6	2.6	1.9	1.9	2.1	2.1	2.5

معدلات الطفرات: تراوحت معدلات الطفرات لكل موقع سنويًا بين $0.14 - 0.34 \times 10^{-9}$ للطفرات النقطية، و 0.64×10^{-11} للإدخالات، و 1.0×10^{-11} للمتكررات.

معدلات الطفرات زادت عند المستويات التصنيفية الأدنى، حيث كانت الأعلى على مستوى الأنواع والأقل على مستوى الفصيلة.

*أظهرت الطفرات في جينوم البلاستيدات الخضراء أنماطًا واتجاهات واضحة، حيث تميزت الطفرات النقطية بانحياز معين، بينما كانت الطفرات الهيكلية مرتبطة بشكل أكبر بالطفرات النقطية.

مناقشة النتائج:

1/ غلبة المواقع ثنائية الأليات (98%):

تعكس هذه النتيجة أن معظم الطفرات في جينومات الكلوروبلاست مستقرة وغير متكررة. الطفرات متعددة الأليات والرجعية (الموازية) نادرة، مما يتماشى مع نتائج (Ossowski et al 2010) مما يسهل تتبع اتجاه التطور ويزيد من دقة التحليلات الوراثية.

2/ انحياز في طفرات الاستبدال:

لوحظ أن التحولات ($A \leftrightarrow G$ و $C \leftrightarrow T$) أكثر شيوعاً من التبدلات (مثل $A \leftrightarrow T$)، ما أشار إليه (Bakker et al 2000) و (Dong et al) وهو نمط معروف في جينومات الكلوروبلاست. يُعزى هذا الانحياز إلى آليات بيوكيميائية مثل إزالة الأمين من السيتوزين وتحويله إلى ثايمين، إضافة إلى تفضيل الجينوم لمحتوى A/T.

3/ توازن بين الطفرات المترادفة وغير المترادفة ($dN/dS \approx 1$):

يُظهر هذا أن الضغوط الانتقائية على الجينات ليست قوية جداً، مما يدل على أن معظم التغيرات الطفرية يمكن أن تُحتمل دون تأثير وظيفي كبير. إلا أن هذا التوازن يتغير حسب نوع الجينات؛ فمثلاً جينات الجهاز التمثيلي الضوئي تخضع لضغط انتقائي قوي (dN/dS منخفض)، وهذا ما أكدته دراسات (Matsuoka et al 2002) و (Weng et al 2016) مما يعكس أهميتها الحيوية.

4/ الطفرات البنيوية تُظهر اتجاهات واضحة:

الحذوفات أكثر شيوعاً من الإدخالات (نسبة حذف:إدخال $\sim 8.5:1$)، وهو نمط مماثل لما وثق (Yamane et al 2006) مما يتماشى مع اتجاهات النقل الجينومي المعروفة في الجينومات البلاستيكية. التكرارات تميل إلى الزيادة، وهذا قد يُعزى إلى أخطاء التكرار أثناء النسخ أو إعادة التركيب.

5/ الطفرات البنيوية تُحفز الطفرات النقطية:

لوحظ أن المناطق التي تحتوي على طفرات بنيوية لديها معدل أعلى من الطفرات النقطية، (McDonald et al 2011) ما يشير إلى وجود علاقة سببية محتملة أو أن الطفرات البنيوية تحدث في مناطق "ساخنة" من الجينوم.

6/ اختلاف واضح في معدل الطفرات حسب الرتبة التصنيفية:

المعدل الأدنى كان بين العائلات (أقدم انفصال تطوري)، والأعلى كان بين الأنواع (أحدث انفصال). هذا ما يتماشى مع دراسات سابقة مثل (Gaut et al., 2011) و (Donoghue & Smith., 2008) هذا الاختلاف قد يكون نتيجة لتراكم الطفرات حديثاً أو لتغيرات في دورة الحياة، حيث تميل النباتات القصيرة العمر إلى معدلات طفرات أعلى من الأشجار المعمرة.

2- المقال الثاني:

Mutational Dynamics of Aroid Chloroplast Genomes II

المؤلفون:

Abdullah, Henriquez CL, Croat TB, Poczai Pand Ahmed

تم نشر هذا المقال في سنة (2021) في مجلة Front.Genet.

doi: 10.3389/fgene.2020.610838

الهدف

تهدف هذه الدراسة إلى تحديد الارتباطات بين الأحداث الطفرية عبر عائلة Araceae، وذلك من خلال إجراء مقارنات على مستوى الجنس، والعائلة الفرعية، والعائلة، أي ضمن فترات تباعد تتراوح بين الانقسامات الحديثة نسبيًا والتبايدات العميقة. سيساهم هذا البحث في توضيح ما إذا كانت هذه الارتباطات، التي لوحظت بين الأنواع الخمسة في دراسة (أحمد وآخرون 2012) مجرد صدفة، أم أنها تمتد عبر أنواع مختلفة من عائلة Araceae على مستويات تصنيفية متعددة وفي موائل بيئية متنوعة.

المعايير المدروسة:**1/تعدد أشكال النوكليوتيدات المفردة (SNPs):**

وهي تغييرات في قاعدة واحدة ضمن تسلسل الحمض النووي.

2/عمليات الإدراج والحذف (InDels):

وهي أحداث طفورية تشمل إضافة أو حذف عدد قليل من القواعد النيتروجينية.

3/تكرارات الأوليغونوكليوتيد (Oligonucleotide Repeats):

وهي تكرارات قصيرة لمقاطع من الحمض النووي.

InDels والتكرارات

SNPs والتكرارات

4/معاملات الارتباط بين هذه الأحداث الطفرية:

قياس قوة العلاقة بين:

InDels و SNPs

5/التوزيع المكاني للطفرات:

من خلال تقسيم الجينوم إلى مقاطع (bins) بطول 250 زوجاً قاعدياً وتحليل توزيع الطفرات داخل هذه المقاطع.

6/المستوى التصنيفي للمقارنة

تمت المقارنات على ثلاثة مستويات:

مستوى العائلة (الفصيلة)

مستوى العائلة الفرعية

مستوى الجنس

7/الاختبارات الإحصائية:

اختبار الطبيعي للبيانات.

استخدام اختبار (Spearman rho).

8/التحليل النوعي للتزامن:

دراسة مدى تزامن ظهور الطفرات المختلفة (SNPs، InDels، والتكرارات) ضمن نفس المواقع.

النتائج المتحصل عليها:**1/على مستوى العائلة:**

تمت مقارنة 22 مجموعة عائلية، حيث أظهرت معظمها ارتباطات قوية جداً بين SNPs و InDels، باستثناء *Zamioculcaszamiifolia* و *Symplocarpusrenifolius*، اللذين سجلا ارتباطات قوية فقط (الشكل A). أما بالنسبة للارتباطات بين SNPs والتكرارات، فقد كانت قوية في جميع الحالات ما عدا *Stylochaetonbogneri*، الذي سجل ارتباطاً معتدلاً (الشكل A). من ناحية أخرى، كانت الارتباطات بين InDels والتكرارات قوية عبر جميع المقارنات.

سجل أعلى متوسط لمعاملات الارتباط بين SNPs و InDels (0.72)، تليها InDels والتكرارات

(0.48)، ثم SNPs والتكرارات (0.44)، وجميعها ذات دلالة إحصائية عالية ($p >$

0.0001). (Abdullah et al,2021).

2/على مستوى العائلة الفرعية (Aroideae)

في ثماني مقارنات داخل العائلة الفرعية، لوحظت ارتباطات قوية بين SNPs و InDels في سبع منها، بينما سجلت *Anubiasheterophylla* ارتباطاً قوياً جداً. أما SNPs والتكرارات، فقد أظهرت ارتباطات

قوية في ست مقارنات، بينما سجل *Aglaonemacostatatum* ارتباطاً معتدلاً، و *Amorphophallus*

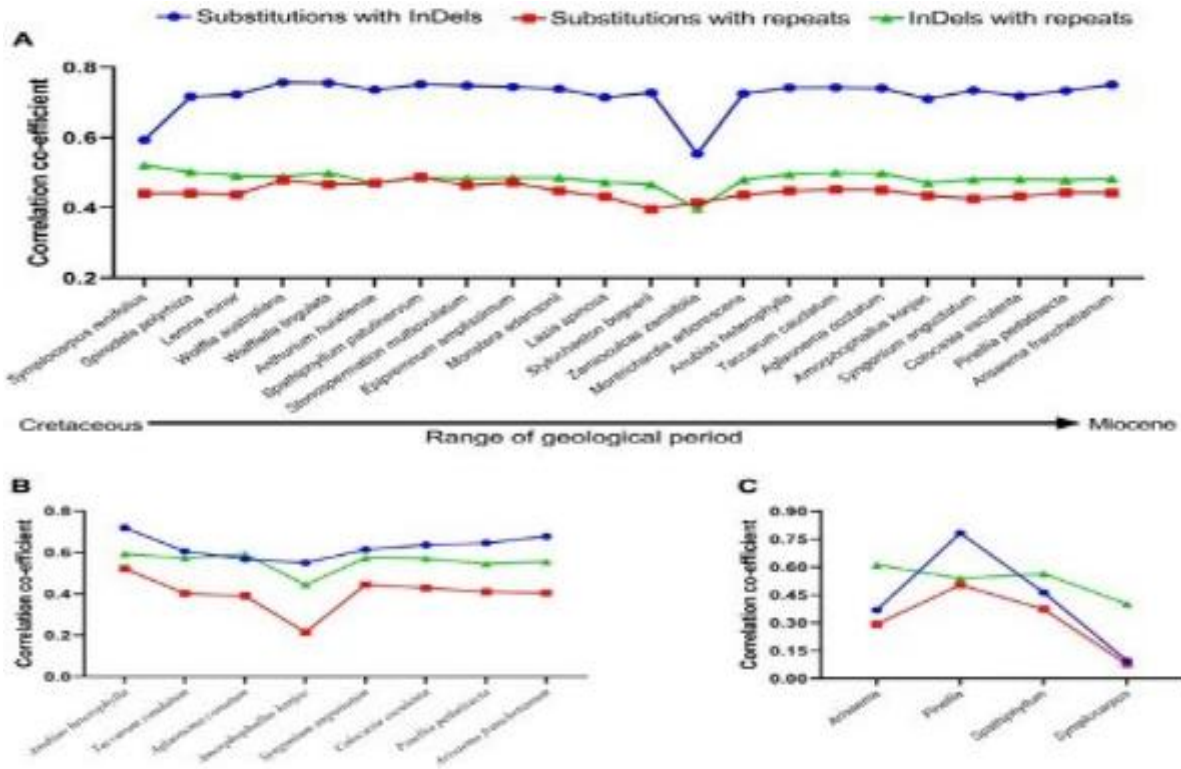
konjac ارتباطاً ضعيفاً (الشكل B)

كانت الارتباطات بين InDels والتكرارات قوية في جميع المقارنات، مع متوسط معاملات ارتباط مماثل لما تم تسجيله على مستوى العائلة، حيث بلغ 0.62 بين SNPs و InDels، و 0.55 بين InDels والتكرارات، و 0.40 بين SNPs والتكرارات، وجميعها ذات دلالة إحصائية عالية ($p > 0.0001$). (Abdullah et al,2021)

على مستوى الجنس

تم تحليل الارتباطات بين الأنواع داخل أربعة أجناس، حيث لوحظت اختلافات ملحوظة:

أظهرت *Pinellia* ارتباطات قوية جدًا بين SNPs و InDels، تليها *Spathiphyllum* بارتباطات قوية، بينما كانت معتدلة في *Arisaema*، وضعيفة في *Symplocarpus*. (الشكل C) بالنسبة للارتباطات بين SNPs والتكرارات، كانت قوية في *Pinellia*، معتدلة في *Spathiphyllum*، ضعيفة في *Arisaema*، وغير ذات أهمية في *Symplocarpus*. (الشكل C)



الشكل (17): تحديد معامل الارتباط بين الأحداث الطفرية باستخدام محاذاة زوجية. (A) مقارنات على مستوى العائلة، (B) مقارنات على مستوى العائلة الفرعية في *Aroideae*، (C) مقارنات على مستوى الجنس.

على العكس من ذلك، كانت جميع المقارنات بين InDels والتكرارات قوية.

بلغ متوسط معاملات الارتباط 0.52 بين InDels والتكرارات، و 0.42 بين SNPs و InDels، و 0.31 بين SNPs والتكرارات. وكانت جميعها ذات دلالة إحصائية عالية ($p > 0.0001$) باستثناء *Symplocarpus*، حيث كانت القيم أقل دلالة إحصائيًا ($p = 0.024$ و $p = 0.055$ على التوالي).

(Abdullah et al,2021)

التحليل النوعي لوجود InDels مع SNPs، والتكرارات مع SNPs و InDels تم قياس النسب المئوية للصناديق التي تحتوي على InDels وتتزامن مع SNPs، وكذلك الصناديق التي تحتوي على التكرارات وتتزامن مع InDels و SNPs:

99.47-100% من الصناديق التي تحتوي على InDel تضمنت أيضاً SNPs.

97.88-100% من الصناديق التي تحتوي على التكرارات أظهرت SNPs.

66.45-80.51% من الصناديق التي تحتوي على التكرارات تضمنت أيضاً InDels. (الجدول 2)

التشابه بين العائلة الفرعية والعائلة:

أظهرت النتائج تقارباً كبيراً بين مستوى العائلة الفرعية والعائلة. فقد وُجد أن 97.98%-100% من الصناديق التي تحتوي على InDels تضم أيضاً SNPs، بينما 94.95%-100% من الصناديق التي تحتوي على التكرارات تضم SNPs أيضاً. أما بالنسبة للعلاقة بين InDels والتكرارات، فقد احتوت 60.73%-80% من الصناديق التي تضم التكرارات على InDels (الجدول 2). (Abdullah et al, 2021)

الاختلافات بين الأجناس:

في التحليل على مستوى الجنس، أظهرت 71.08%-90.55% من الصناديق التي تحتوي على InDels أيضاً SNPs، بينما احتوت 42.66%-75.16% من الصناديق التي تحتوي على التكرارات على InDels. أما بالنسبة للعلاقة بين SNPs والتكرارات، فقد تراوحت النسبة بين 36%-86.51%. ومع ذلك، كان جنس *Symplocarpus* استثناءً، حيث كانت النسب أقل بكثير: 23.73% للصناديق التي تحتوي على InDels و SNPs، و 20.28% للصناديق التي تحتوي على التكرارات و InDels، و 15.66% للصناديق التي تحتوي على التكرارات و SNPs (الجدول 6).

الجدول (6): تواجد المشترك لـ InDels مع الاستبدالات، والتكرارات مع الاستبدالات و InDels في عائلة Araceae.

Species	(%) SNPs with InDeis	(%) InDels with repeats	(%) SNPs with repeats
Family level			
<i>Aglaonema costatum</i>	100	76,69	99,75
<i>Amorphophallus konjac</i>	100	75,00	100
<i>Anthurium huixtlense</i>	100	77,11	99,75
<i>Anubias heterophylla</i>	100	75,00	99,75
<i>Arisaema franchetianum</i>	100	75,85	100
<i>Colocasia esculenta</i>	100	76,27	100
<i>Epipremnum amplissimum</i>	100	77,00	100
<i>Lasias spinosa</i>	100	76,69	99,75
<i>Lemna minor</i>	100	78,72	100
<i>Monster adansonii</i>	100	77,11	100
<i>montrichardia aborescens</i>	100	74,57	99,75
<i>Pinellia pedatisecta</i>	100	75,00	99,75
<i>Spathiphyllum patulinervum</i>	100	76,69	100
<i>Spirodela polyrhiza</i>	100	78,39	100
<i>Stenospermation multiovulatum</i>	100	76,69	100
<i>Stylochaeton bogneri</i>	100	76,69	97,88
<i>Symplocarpus renifolius</i>	99,47	64,45	99,75
<i>Syngonium angustatum</i>	100	74,58	99,75
<i>Taccarum caudatum</i>	100	76,27	99,75
<i>Wolffia australiana</i>	100	80,51	100
<i>Wolffia lingulata</i>	100	80,10	100
<i>Zamioculcas zamiifolia</i>	99,63	80,50	99,75
Subfamily level			
<i>Aglaonema costatum</i>	100	66,00	98,66
<i>Amorphophallus konjac</i>	99,57	63,75	94,95
<i>Anubias heterophylla</i>	97,98	60,73	97,98
<i>Arisaema franchetianum</i>	100	79,80	98,99
<i>Colocasia esculenta</i>	100	67,11	100
<i>Pinellia pedatisecta</i>	99,57	66,10	98,66
<i>Syngonium angustatum</i>	100	64,76	99,33
<i>Taccarum caudatum</i>	100	66,10	99,33
Genus level			
<i>Arisaema</i>	85,71	75,16	81,36
<i>Pinellia</i>	71,08	42,66	36,00
<i>Spathiphyllum</i>	90,55	64,18	86,51
<i>Symplocarpus</i>	23,73	20,28	15,55

توزيع الاستبدالات و InDels: على مستوى العائلة: سجلت الأنواع البعيدة صلة عددًا مرتفعًا من التغيرات الجينية، حيث تم رصد 15,459-3,430 استبدالاً و InDels 1,156-456، مع تركيز أعلى لهذه التغيرات في الأنواع المائية من العائلة الفرعية Lemnoideae (الجدول 7).

الجدول (7): توزيع SNPs و InDels على مستوى العائلة والعائلة الفرعية والجنس.

species	SNPs	Indels
Family level		
<i>Aglaonema costatum</i>	9,283	991
<i>Amorphophalluskonjac</i>	9,849	956
<i>Anubias heterophylla</i>	10,533	1,007
<i>Arisaema franchetianum</i>	9,283	957
<i>Colocasia esculenta</i>	10,343	1,006
<i>Epipremnum amplissimum</i>	9,819	950
<i>Lasia spinosa</i>	9,826	989
<i>Lemna minor</i>	10,193	1,019
<i>Monstera adansonii</i>	13,424	1,060
<i>Montrichardia arborescens</i>	9,736	979
<i>Pinellia pedatisecta</i>	9,248	922
<i>Spathiphyllum patulinervum</i>	10,190	964
<i>Spirodela polyrhiza</i>	10,003	971
<i>Stenospermation multiovulatum</i>	11,624	1003
<i>Stylochaeton bogneri</i>	9,701	959
<i>Symplocarpus renifolius</i>	9,783	1,005
<i>Syngonium angustatum</i>	3,430	456
<i>Taccarum caudatum</i>	9,682	977
<i>Wolffia australiana</i>	9,712	964
<i>Wolffiella lingulata</i>	15,459	1,147
<i>Zamioculcas zamiifolia</i>	15,238	1,156
Subfamily Aroideae level		
<i>Aglaonema costatum</i>	3,639	571
<i>Amorphophallus konjac</i>	3,750	549
<i>Arisaema franchetianum</i>	5,859	537
<i>Colocasia esculenta</i>	5,592	765
<i>Pinellia pedatisecta</i>	4,704	638
<i>Syngonium angustatum</i>	5,161	707
<i>Taccarum caudatum</i>	4,308	620
Genus level		
<i>Arisaema ringens</i> vs. <i>Arisaema franchetianum</i>	1,335	303
<i>Pinellia temata</i> vs. <i>Pinellia pedatisecta</i>	1,793	173
<i>Spathiphyllum kochii</i> vs. <i>Spathiphyllum patulinervum</i>	1,662	352
<i>Symplocarpus nipponicus</i> vs. <i>Symplocarpus renifolius</i>	89	70

على مستوى العائلة الفرعية: أظهرت الأنواع المتباعدة 3,639-5,859 استبدالاً و InDels 765-537. على مستوى الجنس: تم تحديد 89-1,793 استبدالاً و InDels 352-70 بين الأنواع القريبة الصلة. كان جنس *Symplocarpus* الأقل في عدد التغيرات، حيث سجل 89 استبدالاً و InDels 70 فقط.

مناقشة النتائج؛:

على مستوى العائلة والعائلة الفرعية، أظهرت غالبية المقارنات وجود ارتباطات قوية إلى قوية جداً بين "InDels و SNPs"، و "SNPs والتكرارات"، و "InDels والتكرارات". وتؤكد هذه النتائج ما توصلت إليه دراستنا من وجود علاقات وثيقة بين الأحداث الطفرية في كل من المقارنات القريبة (على مستوى العائلة الفرعية) والبعيدة (على مستوى العائلة). ويشير التشابه الملحوظ في الأنماط الطفرية بين الأنواع المختلفة جغرافياً وبيئياً والمختلفة في وقت التباعد إلى أن هذه الارتباطات لا تتأثر بعوامل مثل التوزيع الجغرافي أو العادات أو الموائل.

ومن ناحية أخرى، قد تُعزى الارتباطات الضعيفة التي لوحظت في المقارنات على مستوى النوع إلى انخفاض عدد SNPs و InDels في الأنواع التي تباعدت حديثاً ضمن نفس الجنس. وقد تم تسجيل ارتباطات قوية مماثلة في عائلة (Malvaceae (Abdullah et al,2020). أما على مستوى الجنس، فقد تراوحت الارتباطات بين الأحداث الطفرية من ضعيفة جداً إلى قوية، وهي نتائج تم الإبلاغ عنها أيضاً في عائلة Malvaceae.

(Abdullah et al,2020)

وفيما يخص جنس *Symplocarpus*، فقد لوحظت ارتباطات ضعيفة للغاية بين الأنواع، حيث أظهر النوع تشابهاً كبيراً وعدداً قليلاً من الاستبدالات (89 و 70) InDels، مما يشير إلى أن هذه الارتباطات الضعيفة قد تعود إلى التباعد الزمني القصير بين هذه الأنواع. وقد تم توثيق نتائج مماثلة في أنواع قريبة من *Cephalotaxus* (Ahmed et al ,2012;Yi et و *Theobroma L.* (Abdullah et al,2020) (al,2013).

علاوة على ذلك، تبين أن الارتباطات بين "InDels والتكرارات" كانت أعلى من تلك المسجلة بين "SNPs و InDels" و "SNPs والتكرارات" في ثلاث من أصل أربع مقارنات. وقد لوحظت ملاحظات مماثلة في عائلة Malvaceae، حيث أظهرت أربع من أصل خمس مقارنات ارتباطاً كبيراً بين "InDels والتكرارات"، مقارنةً بالارتباطات الأخرى (Abdullah et al,2020). وتشير هذه النتائج على مستوى الجنس إلى أن معظم InDels تنشأ بفعل التكرارات أولاً، ثم تسهم كل من InDels والتكرارات لاحقاً في توليد SNPs على مدى زمني طويل.

التحليلات الكمية في هذه الدراسة أظهرت ارتباطاً قوياً بين SNPs و InDels، وكذلك بينهما وبين التكرارات (repeats) في نباتات عائلة Araceae. التحليلات النوعية بينت أن أكثر من 90% من InDels

تحتوي على SNPs، وما يصل إلى 100% من التكرارات كانت مرتبطة بـSNPs و80% بـInDels. النتائج تدعم دراسات سابقة أظهرت دور التكرارات في توليد الطفرات، وتُعزز الفرضية التي تقترح استخدام التكرارات كمؤشرات لتحديد مناطق التحور (mutational hotspots). وتم استبعاد نسخة من التكرارات المعكوسة لتجنب تحيز النتائج بسبب قلة التحور فيها. النتائج لها تطبيقات عملية في اختيار مناطق مناسبة للدراسات المقارنة والتطور الوراثي.

3- المقال الثالث:

Study of spontaneous mutations in the transmission of poplar chloroplast genomes from mother to offspring

المؤلفون:

HuixinPan, Guangping Wang, Sheng Zhu, Meng Xu, Haoran Wang
andMinrenHuang

تم نشر هذا المقال سنة 2018, في BMC Genomics

الهدف:

هو دراسة الطفرات التلقائية التي تحدث أثناء انتقال جينومات الكلوروبلاست من الأم إلى النسل في أشجار الحور (Populus)، وذلك على مستوى النيوكليوتيد المفرد، باستخدام تسلسل عالي التغطية وتقنيات تجميع متقدمة لتسلسل الجينوم الكامل للكلوروبلاست

المعايير المدروسة:

المعايير المعتمدة في الدراسة شملت ما يلي:

1/التغطية العالية جداً للتسلسل (أكثر من 8500 × لكل نسخة):

لضمان دقة وجودة النتائج عند تجميع جينوم الكلوروبلاست.

2/ تعدد المرور (multi-pass sequencing):

بمعدل 15-16 مرة لكل مستنسخة (clone): لتعزيز موثوقية البيانات.

3/استخدام استراتيجية مكونة من أربع مراحل:

المحاكاة (Simulation)

التجميع (Assembly)

الدمج (Merging)

التصحيح (Correction)

4/ اعتماد المقارنة بين جينومات الكلوروبلاست الكاملة:

باستخدام أدوات مثل MUMmer وQUAST.

5/ تحليل الفروق الجينية

بين النسخة الهجينة (NL895) وأبويناها (I69 - الأم و I45 - الأب) لتحديد الطفرات واختلاف الأنماط الجينية.

6/ تحديد الطفرات في المناطق:

وذلك في مناطق الكود الجيني وغير الكود الجيني، مع التركيز على جينات مثل rpoC1 التي لها دور في عملية التمثيل الضوئي.

النتائج المتحصل عليها:

1/ نجاح تجميع جينومات الكلوروبلاست:

تم تجميع الجينوم الكامل للكلوروبلاست بدقة عالية لكل من المستنسخات NL895 (النسل) و I69 (الأم) و I45 (الأب).

استخدمت تقنيات حديثة مثل CISA لدمج التجميعات وتحسين الجودة.

2/ اكتشاف الطفرات:

تم تحديد 401 متغيراً جينياً:

213 موقعاً من نوع SNP (استبدال قواعد).

108 حذفاً و 80 إدراجاً.

94 موقعاً فقط أظهرت اختلافات بين النسل والوالدين.

من بينها، طفرة واحدة فقط كانت مؤثرة (missense) في جين rpoC1 المسؤول عن وحدة من إنزيم بوليميراز RNA البلاستيدي.

3/ تأكيد الوراثة الأمومية:

النمط الجيني للنسل NL895 كان مطابقاً للأم I69 في جميع المواقع المتغيرة، مما يؤكد أن انتقال جينوم الكلوروبلاست يتم من الأم فقط في الحور.

4/ المناطق المحفوظة والمتغيرة:

الطفرات تركزت في المناطق غير المشفرة (intronic&intergenic).

مناطق التكرار المعكوس (IRa و IRb) كانت أكثر استقراراً ولم تظهر بها طفرات متغيرة بين النسخ الثلاثة.

مناقشة النتائج:

ناقش الباحثون نتائجهم بعمق من خلال عدة محاور رئيسية، أبرزها:

1/ أهمية بناء جينوم الكلوروبلاست عالي الجودة:

أوضح الباحثون أن بناء جينومات دقيقة للكلوروبلاست ضروري لفهم التغيرات الجينية داخل العائلات الكاملة (كالوالدين والنسل).

أكدوا على أن تحديات التجميع ناتجة عن تشابه تسلسلات مناطق التكرار المعكوس IRa و IRb (أكثر من 99.5% تشابه)، ما يصعب إعادة بناء هذه المناطق دون أخطاء. لذلك، استخدموا دمج التجميعات من عدة أدوات (مثل SPAdes و IDBA و ABySS) للحصول على تجميع نهائي أكثر اكتمالاً.

2/ الطفرات التلقائية خلال الانتقال من الأم للنسل:

ناقش الباحثون أن أغلب الطفرات حدثت في مناطق غير مشفرة، وبالتالي لا تؤثر غالباً على وظائف الجينات.

الطفرة الوحيدة المؤثرة (missense) حدثت في جين rpoC1، الذي يرمز لوحدة فرعية من إنزيم PEP المسؤول عن التمثيل الضوئي. لكن لم يتم ملاحظة أي تأثير في وظائف التمثيل الضوئي في المستنسخات المدروسة، ما يشير إلى أن الطفرة لم تؤثر على وظيفة الجين بشكل فعال.

3/ تأكيد الوراثة الأمومية:

أوضحت الدراسة أن النمط الجيني للنسل (NL895) يتطابق تماماً مع الأم (I69) ويختلف عن الأب (I45)، ما يؤكد أن الكلوروبلاست يُورث من الأم فقط في جنس الحور. هذه النتيجة تدعم دراسات سابقة استخدمت تقنيات بدائية مثل تحليل تقييد الشظايا (restriction fragment analysis)، لكنها الآن تم إثباتها على مستوى النيوكليوتيد المفرد وباستخدام تقنيات حديثة.

4/ الأهمية التطبيقية في برامج تربية الحور:

ناقش الباحثون كيف يمكن استخدام هذه المعلومات الجينية في تحسين اختيار الأمهات في برامج التهجين. اختلاف الصفات بين التهجينات العكسية (الأم والأب يتبادلان الأدوار) قد يُفسر من خلال الاختلاف في جينومات الكلوروبلاست وليس الجينوم النووي فقط.

5/ التخطيط للدراسات المستقبلية:

أشار الباحثون إلى أنهم يخططون لتوسيع الدراسة لتشمل 64 نسل إضافي من نفس العائلة الكاملة (I69 × I45)، مع ربط الطفرات البلاستيكية ببيانات النمو عبر 24 سنة

4- المقال الرابع:

Spontaneous Chloroplast Mutants Mostly Occur by Replication Slippage and Show a Biased Pattern in the Plastome of *Oenothera*

المؤلفون:ـ

Elena S Ulbricht- , Liliya Yaneva-Roder , Julia Schubert , AmidMassouh

Tommaso , Stephen I Wright , Marc TJ Johnson , Arkadiusz Zupok , Jones

Stephan Greiner , Ralph Bock , Johanna Sobanski , Pellizzer

تم نشر هذا المقال سنة 2016 في Plant Cell 911–929 (4)

الهدف:

تهدف الدراسة إلى فهم كيفية حدوث الطفرات التلقائية في جينوم البلاستيدات الخضراء (plastome) لنبات زهرة الربيع (*Oenothera*)، وذلك من خلال تحليل يشمل 51 طفرة تلقائية تركز على تحديد نوعية هذه الطفرات في جينوم والآليات الجزيئية المعنية.

المعايير المدروسة

1. المعيار الجزيئي للطفرات:

تحديد الطفرات من خلال التسلسل الكامل للبلاستوم (FullPlastomeSequencing).

تصنيف الطفرات إلى أنواع مختلفة مثل:

طفرات انزلاقية في التكرارات (Replication Slippage).

حذف أو إدخال قواعد (Insertions/Deletions).

تحولات نقطية نادرة (Point mutations).

طفرات في مواقع التكرار المباشر (Direct repeats).

2. المعيار البنيوي للجينوم:

تحليل مواقع الطفرات وتوزيعها على مناطق البلاستوم: مناطق النسخة المفردة الكبيرة (LSC)، النسخة

المفردة الصغيرة (SSC)، والمناطق المكررة المقلوبة (IR).

تحديد التكرارات الكبيرة والصغيرة في البلاستوم وارتباطها بمواقع الطفرات.

3. المعيار الوظيفي للجينات:

تصنيف الجينات إلى ثلاث فئات بناءً على نتائج دراسات سابقة على نبات *Nicotiana tabacum*:

الفئة I: جينات غير ضرورية للنمو في الظلام، والطفرات فيها تؤدي إلى تغير واضح في اللون (chlorotic)

(phenotype).

الفئة II: جينات لا تؤدي الطفرات فيها إلى تغير واضح.

الفئة III: جينات ضرورية للبقاء، والطفرات فيها قاتلة أو نادرة.

4. المعيار الإحصائي:

استخدام اختبارات إحصائية (مثل اختبار كاي-تربيع) لاختبار التوزيع غير العشوائي للطفرات. تحليل التحيز في الطفرات نحو مناطق جينية معينة أو تسلسلات متكررة.

5. المعيار الظاهري للنبات (الشكلي):

توثيق الأنماط الظاهرية للطفرات (مثل التبقع أو الشحوب أو تغيرات في التمثيل الضوئي). ربط الطفرات بمظاهر محددة في الأوراق حسب العمر أو الضوء أو العوامل البيئية الأخرى

النتائج المتحصّل عليها:

1. عدد ونوع الطفرات المدروسة:

تم تحليل 51 طفرة بلاستومية عفوية في نبات *Oenothera*.

معظم الطفرات ناتجة عن زلات في تكرار الـ (DNA) Replication Slippage.

(Gutman&Levinson.,1987)

عدد قليل من الطفرات ناتج عن إصلاح غير دقيق لانكسارات مزدوجة أو تلف تأكسدي.

(Rogozin&Kondrashov.,2004) و (Siggia,&Tanay.,2008)

2. أنواع الطفرات المصنفة:

تم تصنيف الطفرات إلى خمس فئات رئيسية:

1. تحولات قاعدة واحدة (Lovett Transversions.,2004)

2. إدخالات/حذوفات صغيرة (>10bp) عند تسلسلات أحادية القاعدة.

(Wolfson et al.,1991)

3. إدخالات/حذوفات صغيرة (>10bp) عند تسلسلات مكررة قصيرة.

4. إدخالات/حذوفات كبيرة (12-70bp) عند تسلسلات مكررة أطول.

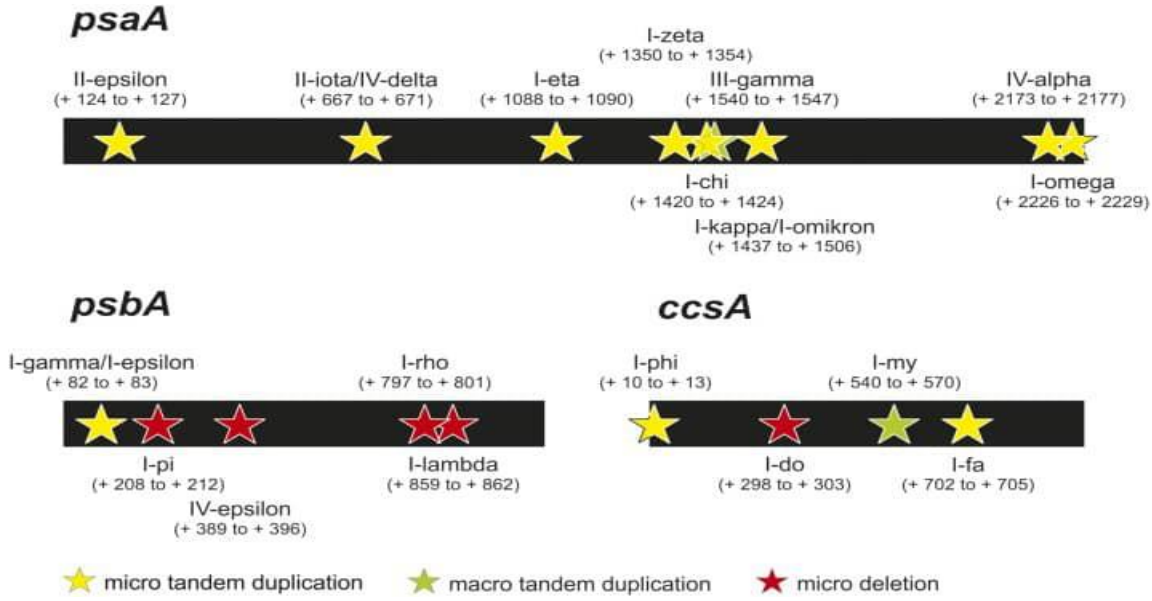
5. حذف كبير (1364bp) غير مرتبط بعناصر مكررة. (Greiner et al, 2008)

3. تحليل التوزيع الجيني للطفرات:

الطفرات غير موزعة بشكل عشوائي عبر الجينوم البلاستيدي. (Palmer, 1983)

معظم الطفرات تحدث في مناطق مشفرة للبروتين (44 من أصل 53). (Greiner et al, 2008)

هناك تركّز واضح للطفرات في جينات مثل *ccsA*, *psbA*, *psaA* (Bock&Scharff.2004)



الشكل (18): توزيع الطفرات في النقاط الساخنة الطرفية *psaA* و *psbA* و *ccsA*.

4. الآثار الجزيئية والوظيفية للطفرات:

37 طفرة أدت إلى إزاحة إطار القراءة (Frameshift).

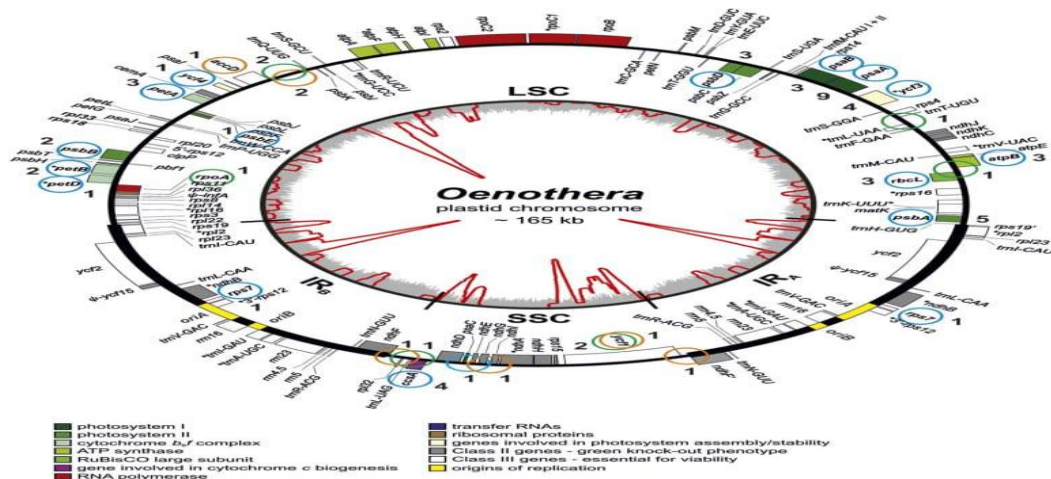
بعض الطفرات أثرت على تفسير الـ RNA أو استقراره. الجينات المتأثرة تشمل:

مجمعات التمثيل الضوئي PSI و PSII.

الريبولاز (*rbcL*).

Ycf3 و *ycf4* (مكونات تجميع PSI).

ccsA (بيوجينيس سينوكروم C). (Cappadocia et al., 2010؛ Kwon et al., 2010).



الشكل (19): توزيع الأليلات المتحولة في البلاستوم الخاص بـ *Oenothera* مع الإشارة إلى الدوائر الزرقاء: طفرات

تمنح النمط الظاهري المتحور. الدوائر البرتقالية: طفرات موقع ثانٍ قد تكون محايدة ظاهريًا. الدوائر الخضراء: طفرات

محايدة ظاهريًا في سلالات *O. elata* و *O. glazioviana*.

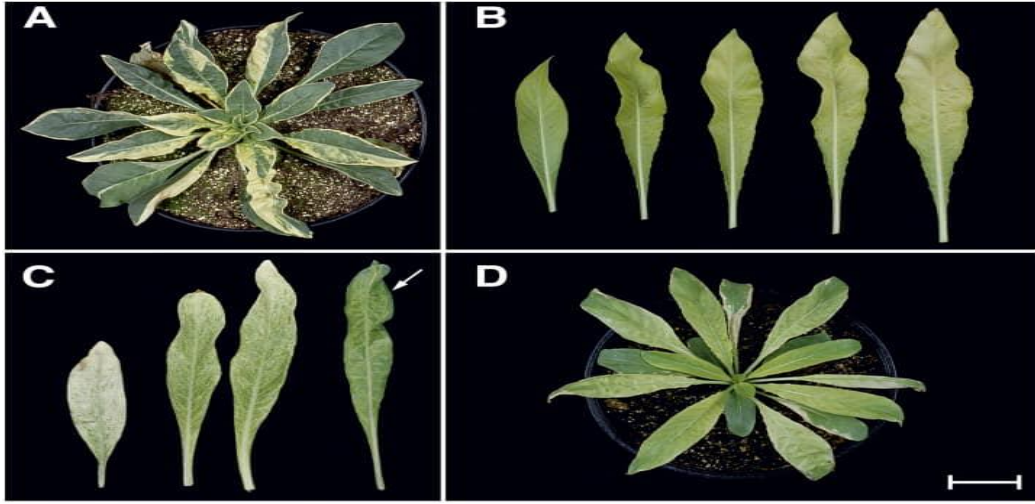
5. تحليل الطفرات الثانوية:

تم تحديد طفرات "ثانوية" في بعض العينات، معظمها في مناطق غير مشفرة أو مكررة ومعقدة مثل *accD* و *ycf1*.

لا يبدو أن هذه الطفرات الثانوية تساهم بشكل كبير في الطرز الظاهرية الملاحظة.

6. الطرز الظاهرية المرتبطة بالطفرات:

الطفرات تُظهر أنماطاً من الاصفرار، التبقع، أو التلون المتقدم مع تقدم عمر الورقة. بعض الطفرات مثل I-tau و I-iota تظهر تغييرات عمرية أو قابلة للعكس في اللون.



الشكل (20): النمط الظاهري التمثيلي في مجموعة الطفرات البلاستيكية الخضراء في *Oenothera*

(A) فرد متعدد الألوان، مع فرز مكتمل يؤدي إلى ظهور قطاعات بيضاء متجانسة (متحولة) وخضراء (بلاستوم الخضانة)

(B) سلسلة نمو لأوراق الإبيسلون المتجانسة ذات النمط الرابع، والتي تظهر تبييضاً مرتبطاً بالعمر.

(C) اخضرار ونمط مُرَقَط مرتبط بالعمر لأوراق نبات I-iota الطافر. من اليسار إلى اليمين: ورقة شابة متجانسة شبه بيضاء، وأوراق مُرَقطة متجانسة متوسطة العمر، وورقة خضراء قديمة. لاحظ أن أقدم ورقة تُظهر تبايناً لونياً. نتيجةً لعملية فرز كاملة، تكون نصل الورقة متجانساً بالنسبة لبلاستوم I-iota-شبه المُخضِر. أما الهامش فهو متجانس بالنسبة للبلاستيديات الخضراء من النوع البري (المُشار إليها بالسهم)

(D) I-tau ، ينمو ذاتيًا ضوئيًا في التربة كنبات متجانس. يُظهر هذا النبات نمطًا ظاهريًا للتبييض (التحول إلى اللون الأخضر)، حيث يُشكل أوراقًا مبيضة وخضراء بالتناوب.

مناقشة النتائج المتحصل عليها:

1. عدد ونوع الطفرات المدروسة :

دراسة 51 طفرة بلاستومية باستخدام التسلسل الكامل للبلاستوم يعد إنجازًا كبيرًا مقارنة بالقيود السابقة التي كانت تعتمد على التحليل الفسيولوجي. (Dekker, 2016) أن تكون معظم الطفرات ناتجة عن زلات التضاعف (replication slippage) هو أمر لافت لأنه يبرز دور التكرارات القصيرة والغير مستقرة في نشوء الطفرات، وليس فقط آليات تقليدية مثل إصلاح الانكسارات أو التحورات النقطية. (Mattoo et al., 1984)

2. أنواع الطفرات المصنفة

التصنيف الدقيق للطفرات إلى خمس فئات يكشف التنوع الكبير في آليات الطفرات. (Sharkey&Dekker.,1992) إدخال/حذوفات صغيرة عند التكرارات القصيرة شكلت النسبة الأكبر، مما يؤكد أن هذه العناصر الجينومية تشكل "نقاط ساخنة" hotspot للطفرات. (St. John&Pillai.,1981) الحذف الكبير غير المرتبط بتكرارات يعتبر استثناءً مثيرًا، وقد يشير إلى آلية مختلفة مثل إعادة التركيب غير المتجانس.

3. تحليل التوزيع الجيني للطفرات

عدم التوزيع العشوائي للطفرات يدعم وجود تحيز بنيوي أو وظيفي في البلاستوم، (Dekker, 1993) ويعني أن بعض الجينات أكثر عرضة للطفرات من غيرها. التركز في جينات مثل psbA و psbA و ccsA يعود إلى وجود تكرارات قصيرة فيها، كما أن فقدان وظيفتها يعطي نمطًا ظاهريًا مميزًا يسهل رصده، مما يعزز إمكانية انتقائها في الدراسات.

4. الآثار الجزيئية والوظيفية للطفرات

وجود 37 طفرة مسببة لإزاحة إطار القراءة (frameshift) يعكس خطورة هذه الطفرات وتأثيرها الفوري على إنتاج البروتين. (Ort&Ducruet.,1988) الطفرات التي أثرت على التفسير أو استقرار RNA تشير إلى أن الطفرات لا تقتصر على التأثير على تسلسل البروتين بل تمتد لتنظيم التعبير الجيني أيضًا. (Burmester,&Dekker1992) إصابة مجمعات PSI و PSII و rbcL تدعم العلاقة المباشرة بين الطفرات وتدهور التمثيل الضوئي، وهو ما يفسر المظاهر المبيضة للأوراق. (Dekker.,2016)

5. تحليل الطفرات الثانوية

معظم الطفرات الثانوية وُجدت في مناطق تكرارية مثل *accD* و *ycf1*، وهي مناطق معروفة بعدم استقرارها الوراثي. (Dekker et al., 1990)

عدم مساهمة هذه الطفرات الثانوية في النمط الظاهري يشير إلى أنها إما طفرات صامتة أو لا تغير وظيفة البروتين بشكل جذري، ما يؤكد أهمية التحقق من التأثير الفعلي وليس مجرد وجود الطفرة

6. الطرز الظاهرية المرتبطة بالطفرات

ارتباط الطفرات بأنماط تلون مختلفة (تدرجي، قابل للعكس، موضعي) يدل على تباين في شدة تأثير الطفرة ومرحلة ظهورها.

الطفرات مثل I-tau و I-iota تُظهر أهمية العمر والبيئة في التعبير عن الطفرات، وتسلط الضوء على التفاعلات الديناميكية بين الجينوم البلاستيدي والنمو. (Westfall&Dekker.,1987)

5- المقال الخامس:

High-throughput discovery of plastid genes causing albino phenotypes in ornamental chimeric plants

المؤلفون:

Hyun-Seung Park, Jae-Hyeon Jeon, Woohyeon Cho, Yeonjeong Lee, Jee Young Park, Jiseok Kim, Young Sang Park, Hyun Jo Koo, Jung Hwa Kang, Taek Joo Lee, Sang Hoon Kim, Jin-Baek Kim, Hae-Yun Kwon, Suk-Hwan Kim, Nam-Chon Paek, Geupil Jang, Jeong-Yong Suh, Tae-Jin Yang

تم نشر هذا المقال سنة 2023، في Horticulture Research،

DOI: 10.1093/hr/uhac246

الهدف:

تطوير منهجية عالية الإنتاجية (High-throughput) للكشف عن الطفرات في الجينوم البلاستيدي المرتبطة بظاهرة التلون غير المتجانس (chimerism) في النباتات الزخرفية، وذلك من خلال مقارنة دقيقة بين الأنسجة الخضراء والبيضاء داخل نفس النبات. تهدف هذه المنهجية إلى تسهيل وتسريع عملية تحديد الجينات أو الطفرات المسؤولة عن فقدان الجزئي للصبغة الخضراء، مما يمكن استخدامه لاحقاً في برامج التربية النباتية والتعديل الوراثي لإنتاج نباتات ذات أنماط لونية مرغوبة تجارياً.

المعايير المدروسة:

المقال يدرس عدة معايير أساسية بهدف تحديد الجينات البلاستيكية المسؤولة عن ظهور الصفات البيضاء (الألبينو) في النباتات الكيميرية، ومن أبرز هذه المعايير:

1. تسلسل الجينوم البلاستيكي الكامل (Plastome Sequencing):

تمت مقارنة تسلسل الجينوم البلاستيكي بين الأنسجة الخضراء والبيضاء في نفس النبات.

2. التحليل الطيفي (Mutation Analysis):

تحديد الطفرات (مثل الاستبدالات النوكليوتيدية، والحذف، والإدخال) في الجينات البلاستيكية ذات العلاقة بالبناء الضوئي أو البوليميراز البلاستيكي.

3. الاختلاف بين البلاستيدات في نفس النبات (Heteroplasmy vs. Homoplasmy):

التمييز بين النباتات التي تحتوي على نفس الجينوم في الأنسجة الخضراء والبيضاء (homoplasmic) وتلك التي تحتوي على جينومات مختلفة (heteroplasmic).

4. محتوى الكلوروفيل (Chlorophyll Content):

قياس مستويات الكلوروفيل في الأنسجة الخضراء مقارنة بالبيضاء لتحديد مدى تأثير الطفرات على البناء الضوئي.

5. بنية الخلايا والبلاستيدات (Cellular and Plastid Structure):

فحص الخلايا باستخدام المجهر الإلكتروني لتحديد الفروقات في البنية بين البلاستيدات الطبيعية والمتحولة.

6. تحليل التعبير الجيني (Gene Expression Analysis):

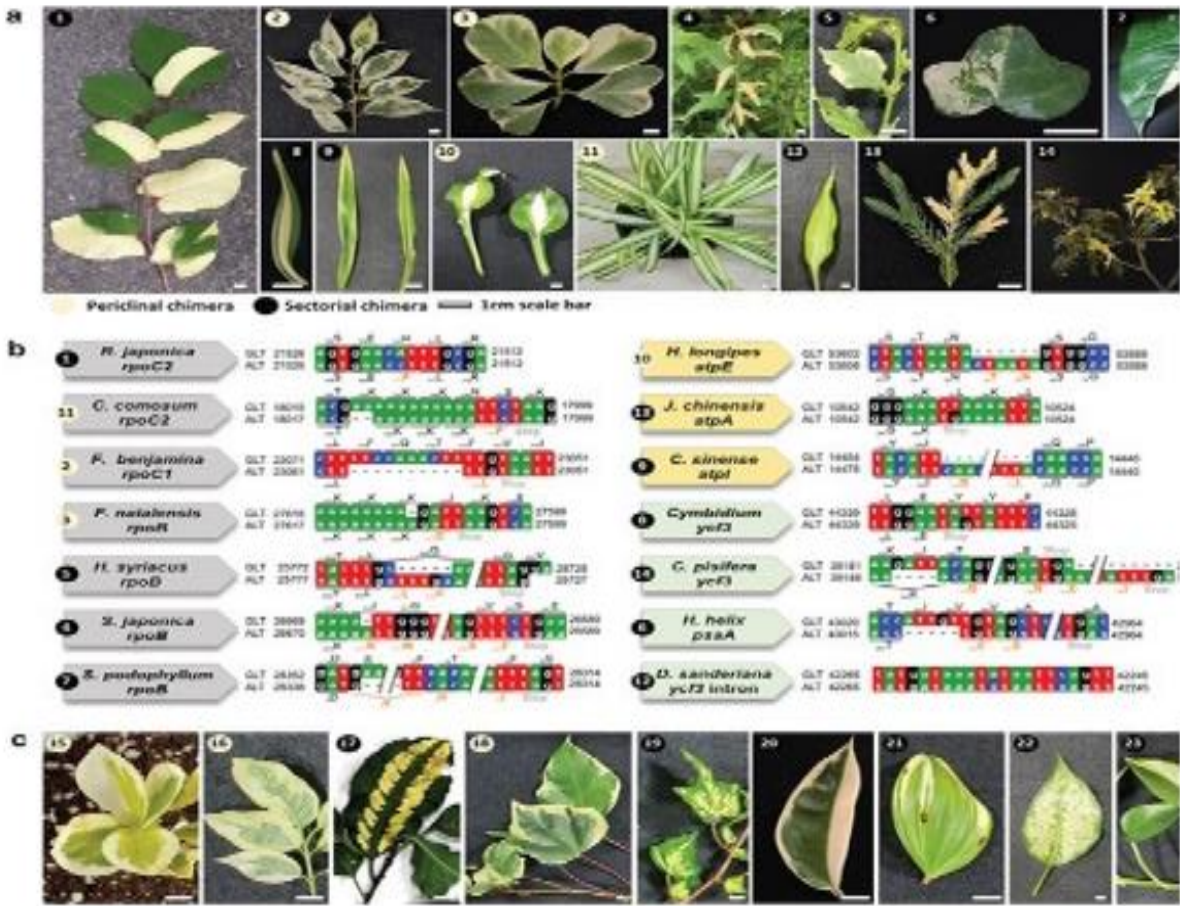
قياس مستويات التعبير للجينات البلاستيكية في الأنسجة الخضراء والبيضاء باستخدام RT-qPCR لتقييم تأثير الطفرات على عملية النسخ.

7. النمذجة البروتينية (Protein Modeling):

محاكاة بنية البروتينات المتأثرة بالطفرات (مثل RpoC2) لفهم الأثر البنيوي للطفرات على وظائفها.

النتائج المتحصل عليها:**1. الكشف عن 14 نباتًا كيمييريًا تحتوي على بلاستيدات غير متجانسة (Heteroplasmy):**

من بين 23 نباتًا كيمييريًا تنتمي إلى 20 نوعًا مختلفًا، تم تحديد أن 14 نباتًا تحتوي على طفرات في الجينوم البلاستيكي بين الأنسجة الخضراء والبيضاء، ما يدل على وجود heteroplasmy؛ بينما التسعة الآخرون كانت plastomes لديهم متطابقة (homoplasmic) (Park et al., 2007).



الشكل(21): المواد النباتية الكيميرية والتباين في البلاستومات بين القطاعات الخضراء والألبينو.

2. تحديد 14 طفرة في 8 جينات بلاستيديه مسؤولة عن ظاهرة الألبينو

الطفرات المكتشفة تضمنت:

10 طفرات إدخال/حذف (InDel) أدت إلى توقف مبكر في الترجمة (frameshift or nonsense mutations).

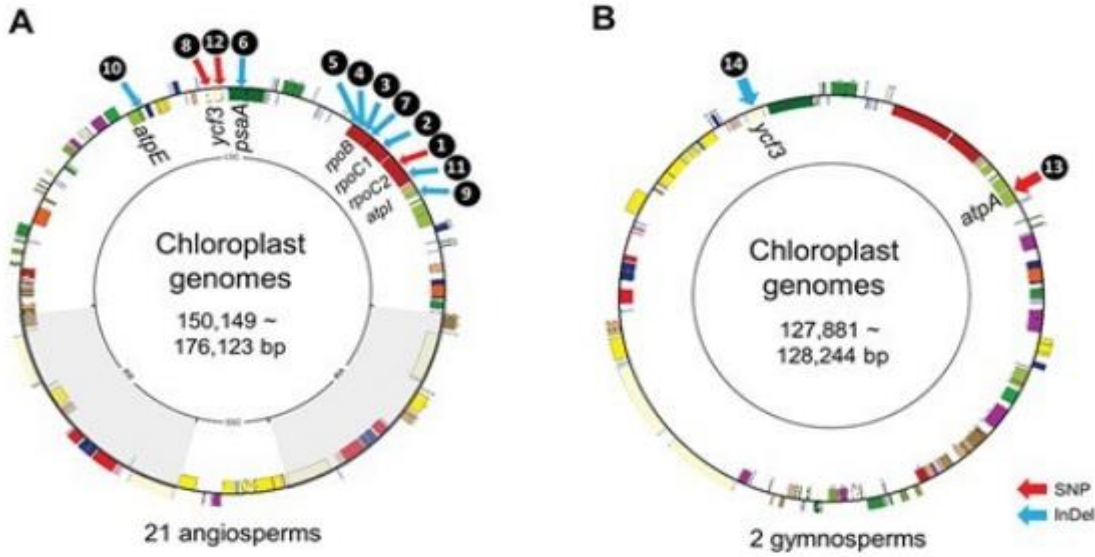
4 طفرات استبدال نوكلويد مفرد (SNPs)، شملت واحدة في intron لجين ycf3، وطفرة مسببة لتغيير حمض أميني في rpoC2 (07Park et al., 20)

الجينات المتأثرة هي:

rpoC1, rpoC2, rpoB (الوحدة الأساسية لـ PEP)،

ycf3, psbA (عناصر في نظام البناء الضوئي)،

atpI, atpE, atpA (الوحدة الفرعية لأنزيم ATP synthase) (07Park et al., 20)



الشكل (22): خرائط البلاستوم التوافقية وجينات الأليينو في 14 نباتًا هجينًا

3. التأثير الوظيفي للطفرات على النسخ والبناء الضوئي

تم توثيق أن الطفرات في جينات PEP (مثل *rpoB*, *rpoC1*, *rpoC2*) تؤدي إلى تثبيط كبير في نسخ الجينات البلاستيديّة، مما يسبب توقف أو خلل في تركيب أنظمة البناء الضوئي في الأنسجة البيضاء (Allison et al., 1996);(Börner et al. 2015);(Hajdukiewicz et al.2007).

4. دراسة حالة *R. japonica*: طفرة في *rpoC2*

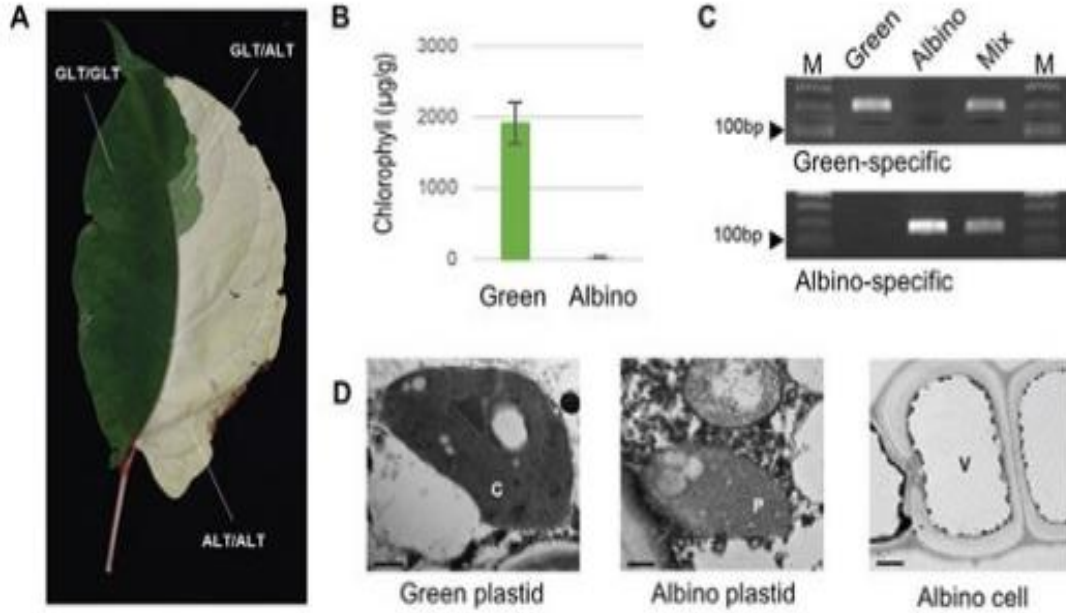
تم تحديد طفرة His114Pro في جين *rpoC2* في الأنسجة البيضاء، والتي تقع في قلب لولب ألفا أساسي للبروتين.

نمذجة بنيوية أظهرت أن هذا التغيير يؤدي إلى تصادم فراغي (steric clash) مع الحمض الأميني Ala110، مما يؤدي إلى عدم استقرار البنية الثانوية للبروتين (Vassylyev et al., 2002)

التحليل البنيوي أُجري باستخدام PDB 1IW7 وPhyre2، وأكد أن الطفرة قد تعيق تكوين RNAP بشكل طبيعي (Park et al., 2007).

5. انخفاض محتوى الكلوروفيل والتعبير الجيني

محتوى الكلوروفيل في ALT (الأنسجة البيضاء) كان 1.3% من مثيله في GLT (الأنسجة الخضراء). التعبير الجيني لجينات مثل *psbA* و *psaB* انخفض بمقدار 142 و 29 مرة على التوالي في ALT مقارنة بـGLT، وهي جينات تعتمد على PEP (Park NEP et al., 2007)



الشكل (23): مورفولوجيا، ومحتوى الكلوروفيل، وبنية الخلايا في قطاعات الأوراق الخضراء والألبينو لنبات رينوتريا جابونيكاً .

6. آلية تطور الخلايا البيضاء والاحتفاظ بها في النباتات الكيميرية:

الخلايا النباتية الكيميرية تحتفظ بالطفرات غير القاتلة في البلاستيدات في شكل غير متجانس (heteroplasmy)، ويتم توزيع البلاستيدات بشكل عشوائي عند الانقسام الخلوي، ما يؤدي أحياناً إلى خلايا تحتوي فقط على البلاستيدات المتطفرة وبالتالي ظهور مناطق ألبينو (Greiner, 2012) (Greiner et al., 2005) .

مناقشة النتائج:

1. التجميع عالي الإنتاجية للبلاستوم لتحديد التغيرات البلاستيدي

أظهر تسلسل وتجميع البلاستوم بدقة عالية وجود تغير بلاستيدي (heteroplasmy) في 14 نباتاً كيميرياً، من أصل 23 نباتاً دُرس، مع اختلاف واضح بين أنسجة الأوراق الخضراء والبيضاء. ولم يتم رصد أي اختلاف في الحمض النووي الريبوسومي (nrDNA)، مما يؤكد أن التغير محصور في الجينوم البلاستيدي

2. جينات الألبينو غير القاتلة المفضلة في البلاستوم للنباتات الكيميرية

تم التعرف على طفرات في جينات بلاستيديّة تؤثر على وظائف حيوية، خاصة وحدات PEP (rpoB)، وجينات متعلقة بالأنظمة الضوئية مثل psaA و ycf3. هذه الطفرات تؤدي إلى توقف في التمثيل الضوئي لكنها ليست قاتلة، ما يسمح بقائها في النباتات الكيميرية المتكاثرة خضرياً.

3. الأوراق البيضاء الناتجة عن استبدال الهيستيدين بالبرولين في اللولب α لوحدة RpoC2 في

نبات *R. japonica*

تمثل الطفرة His114Pro في جين rpoC2 تغيرًا مؤثرًا في بنية إنزيم بوليميراز RNA، إذ تؤدي إلى خلل في اللولب الحلزوني وتشوهه في الوظيفة الإنزيمية، مما يمنع التعبير السليم لجينات التمثيل الضوئي ويؤدي إلى ظهور الأنسجة البيضاء

4. الحفاظ على الأنسجة البيضاء وتطورها

تتطور الأنسجة الألبينو نتيجة الانقسام العشوائي للبلاستيدات، حيث يمكن أن تنتج خلايا تحتوي فقط على البلاستيدات المتطفرة. نمط التوزيع هذا يختلف بين الكيميرات المحيطة والقطاعية، مما يفسر التنوع في شكل التلون الورقي بين الأنواع المدروسة.

الخاتمة

كانت النباتات ومازالت ولا زالت قيد الدراسة ومحل اهتمام العلماء بها حول تركيبها، إضافة إلى إهتمام الانسان منذ القدم، حيث تؤكد منظمة الصحة العالمية أن حوالي 80% من سكان العالم خاصة في البلدان النامية يعتمدون على النباتات وذلك لأهميتها البالغة في جميع النواحي سواء كانت علاجية او غذائية او تزيينية

تركز إهتمامنا على أحد أهم العضيات الحيوية في الخلية النباتية، وهي البلاستيدة الخضراء نظرا لدورها المحوري في عملية التمثيل الضوئي، إضافة لاحتوائها على جينوم مستقل يجعلها عرضة لحدث طفرات قد تؤثر في كفاءتها الوظيفية. من خلال جرد وسرد الدراسات والمقالات المجرأة حول طفرة في جينوم البلاستيدات الخضراء، حيث كانت أهم النتائج التي توصلنا إليها مايلي :

-وجود بعض الطفرات التي لها أثر على جينات مهمة المشفرة مثلا كمجمعات التمثيل الضوئي PSI و PSII وقد إنعكست هذه الطفرات على النمط الظاهري للنبات حيث لوحظت مظاهر مثل التبقع والاصفرار وأيضا التلوين الغير متجانس على مستوى الورقة .

-نمط الجيني للنسل NL895 كان مطابقا للام 169 في جميع المواقع المتغيرة، مما يؤكد انت انتقال جينوم البلاستيدات يتم من الام فقط في نبات الحور .

-الطفرات البنيوية في جينوم البلاستيدات الخضراء لعائلة Calycanthaceae ، مثل الحذوفات والتكرارات، تُظهر أنماطاً واضحة وتُحفّز الطفرات النقطية، مما يدل على وجود مناطق "ساخنة" للطفرة تؤثر في مسار التطور الجيني داخل العائلة.

-وجد أن هناك ترابطاً وثيقاً بين الطفرات النقطية (SNPs) والطفرات الإدراج والحذف (InDels) وتكرار الحمض النووي في جينومات البلاستيدات وهو مايسهم في تعقب التغيرات الوراثية الدقيقة التي تحدث في الانواع النباتية هذا الترابط يمكن إستغلاله في تحليل التنوع الوراثي وفهم العلاقات التطورية بين الانواع .

-التوصيات:

-ضرورة تكثيف الأبحاث حول الطفرات التي تمنح صفات جديدة ومفيدة للنبات، مثل مقاومة الإجهاد البيئي أو تحسين جودة الإنتاج.

-تشجيع استخدام التقنيات الحديثة كـ CRISPR/Cas9 لدراسة تأثير الطفرات وتوجيهها بدقة نحو تحسين وظيفة جينات البلاستيدات الخضراء.

-الاستفادة من نتائج الدراسات السابقة التي بينت فعالية الطفرات في تطوير صفات مرغوبة كتسريع برامج التربية النباتية، وتحسين لون الأزهار وشكلها، وكذلك إنتاج أصناف ذات قدرة على النمو في بيئات غير ملائمة زراعيًا.

-ضرورة إنشاء قاعدة بيانات وطنية أو إقليمية للطفرات المفيدة المكتشفة في النباتات وربطها بالصفات الناتجة، لدعم جهود التحسين الوراثي

قائمة المراجع

المراجع العربية:

سلوم، م. ع و الصباح، خ، (2016). كيمياء النبات. ص، 162.

<https://almerja.com/reading.php?idm=52376>

• الباز، ي. م ، محروس ع. و، الناغى ع. م، هانى ع. م. م، عوض، ع. ه. م، (2008) اساسيات علم النبات. دار النشر مكتبة الدار العربية للكتاب. ط 1.

• شريف، ف. م، (2012): أمراض النباتات المتسببة عند النباتات الطفيلية. الذاكرة، بغداد، العراق، ص: 12-13

*محاضرات:

• هادي، م. ا، (2024). البلاستيدات والغشاء /البلازمي. كلية العلوم، جامعة ديالى.

*مقالات:

• بطرس، ض. ي، (2019). استحداث التغيرات الوراثية وتربية الطفرات في الانواع النباتية لزيادة الانتاج وتحسين النوعية. وزارة العلوم والتكنولوجيا/ دائرة البحوث الزراعية – مركز تربيته وتحسين النبات. لجنة الزراعة والري.

<https://www.iaea.org/ar/press>

• شهاب، ع. أ (2022). الطفرات ودورها في تربية النباتات. كلية الزراعة.

• جروني، ع، 2019 فيسيولوجيا البيئة والنبات، قسم بيولوجيا البيئة والنبات، كلية علوم الطبيعة والحياة، جامعة الاخوة منتوري قسنطينة 01.

*مذكرات:

• بده زكري، ن، بسر، ص، بلعروسي، س، شنيبة، ع. س، دراسة النشاطية البيولوجية للمستخلصات الخام للنبات الطفيلي الصحراوي الذنون Beck.(Desf)violaceae Cistanche.النامي في منطقة شمال افريقيا دراسة مقارنة ومراجعة. مذكرة ماستر، جامعة حمه لخضر، الوادي، ص: 1

المراجع الأجنبية :

*مواقع :

-Aryal.S (2023)Chloroplasts: Definition, Structure, Functions, Diagram Microbe Notes.

-<https://microbenotes.com/chloroplasts-structure-and-functions/>

-Srivastava,A.(2024)Chromoplasts: Characteristics, Types & Functions.Collegedunia.<https://collegedunia.com/exams/chromoplasts-biology-articleid-1541>

-Mallah.J,(2022). البلاستيدات توجد في خلية النباتية فقط-

-<https://www.almrsal.com/post/1253218>

-Al-Atoum.A,(2022) بنية أنواع البلاستيدات في النباتات e3arabi.<https://e3arabi.com> -العلوم-

الحياتية/بنية-أنواع-البلاستيدات-في-النباتات/

*كتب :

-Laurentin Tária, H.E. (2023). Chromosomal Mutations. In: Agricultural Genetics. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9_10

-Merrick, L., A. Campbell, D. Muenchrath, and S. Fei. (2016). Mutations and Variation. Crop Genetics. Iowa State University Digital Press. DOI: 10.31274/isudp.2023.130

-Suza, W. P., & Lee, D. J. (2024). DNA Mutations. LibreTexts. [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Genetics/Genetics_Agriculture_and_Biotechnology_\(Suza_and_Lee\)/01%3A_Chapters/1.03%3A_DNA_Mutations](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Genetics/Genetics_Agriculture_and_Biotechnology_(Suza_and_Lee)/01%3A_Chapters/1.03%3A_DNA_Mutations)

- Bhat T. A , Hakeem . K.R.(2023). Biotechnologies and Genetics in plant Mutation Breeding.CRC press. V(3)
- [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Genetics/Genetics_Agriculture_and_Biotechnology_\(Suza_and_Lee\)/01%3A_Chapters/1.03%3A_DNA_Mutation](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Genetics/Genetics_Agriculture_and_Biotechnology_(Suza_and_Lee)/01%3A_Chapters/1.03%3A_DNA_Mutation)
- Rascio.N.(2013).Chloroplasts.Encyclopedia of Biological chemistry.University of Padua,Padua,Italy.(P-p506-510)<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-378630-2.00141-9>
- Alberts. B, Johnson. A, Lewis. J, Roff. M,Roberts.K,Walter .P,(2002) Molecular Biology of the Cell. 4th edition. New York: Garland Science; Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21054/>
- Bartee.L,Shriner.W,Creech.C,(2017)The structure of the chloroplast.Principles of Biology.OpenOregon
- <https://openoregon.pressbooks.pub/mhccmajorsbio/chapter/8-2-main-structures-and-summary-of-photosynthesis/>
- Staehelin, L.A., van der Staay, G.W.M. (1996). Structure, Composition, Functional Organization and Dynamic Properties of Thylakoid Membranes. In: Ort, D.R., Yocum, C.F., Heichel, I.F. (eds) Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions. Advances in Photosynthesis and Respiration, vol 4. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-48127-8_2
- Cooper, G. M. (2000). The cell: A molecular approach (2nd ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates. Chloroplasts and other plastids. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK9905>.
- Gitzendanner .M.A,Soltis.P.S,Yi.T.S,Li.D.Z,Soltis.D.E.(2018)Chapter Ten - Plastome Phylogenetics: 30 Years of Inferences Into Plant Evolution.Advances in BotanicalResearch.V(85)P(293-313)<https://doi.org/10.1016/bs.abr.2017.11.01>

- Choi, H., Yi, T., & Ha, S. H. (2021). Diversity of Plastid Types and Their Interconversions. *Frontiers in plant science*, 12, 692024.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.692024>.
- Song, Y., Feng, L., Alyafei, M. A. M., Jaleel, A., & Ren, M. (2021). Function of Chloroplasts in Plant Stress Responses. *International journal of molecular sciences*, 22(24), 13464. <https://doi.org/10.3390/ijms222413464>.
- Serrano, I., Audran, C., & Rivas, S. (2016). Chloroplasts at work during plant innate immunity. *Journal of Experimental Botany*, 67(13), 3845–3854.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erw088>.
- Armbruster, U., Pesaresi, P., Pribil, M., Hertle, A., & Leister, D. (2011). Update on chloroplast research: New tools, new topics, and new trends. *Molecular Plant*, 4(1), 1–16.<https://doi.org/10.1093/mp/ssq060>
- Jan M, Liu Z, Rochaix J-D and Sun X (2022) Retrograde and anterograde signaling in the crosstalk between chloroplast and nucleus. *Front. Plant Sci.* 13:980237. doi: 10.3389/fpls.2022.980237
- Maai, E., Miyake, H., & Taniguchi, M. (2011). Differential positioning of chloroplasts in C4 mesophyll and bundle sheath cells. *Plant signaling & behavior*, 6(8), 1111–1113.<https://doi.org/10.4161/psb.6.8.15809>
- Michael.M,(2015) Molecular Expressions Cell Biology.Plant cell structure chloroplasts.Retrieved From
<https://micro.magnet.fsu.edu/cells/chloroplasts/chloroplasts.html>
- Ano name. (2019). Chloroplast Fact Sheet: Definition, Structure, Genome, and Function.CD Genomics Blog.<https://www.cd-genomics.com/blog/chloroplast-fact-sheet-definition-structure-genome-and-function/>

- Ano name.(N.D)Thylakoid/Citable
Version.https://citizendium.org/wiki/Thylakoid/Citable_Version
- Spetea, C., & Schoefs, B. (2010). Solute transporters in plant thylakoid membranes: Key players during photosynthesis and light stress. *Communicative & integrative biology*, 3(2), 122–129. <https://doi.org/10.4161/cib.3.2.10909>
- Trebst, A. (1978). Plastoquinones in photosynthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 284(1002), 591–599. <http://www.jstor.org/stable/2418136>
- Billah, M., Aktar, S., Sikder, R. K., Ahammed.G.J,Hu.W,Li.F,Young.Z, (2024). Exploring regulatory roles of plant thylakoid-bound proteins involved in abiotic stress responses. *Journal of Plant Growth Regulation*, 43, 1570–1591. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11207-5>
- Li, H., Culligan, K., Dixon, R. A., & Chory, J. (1995). CUE1: A Mesophyll Cell-Specific Positive Regulator of Light-Controlled Gene Expression in *Arabidopsis*. *The Plant cell*, 7(10), 1599–1610. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.10.1599>
- Loudya, N., Okunola, T., He, J., Jarvis, P., & López-Juez, E. (2020). Retrograde signalling in a virescent mutant triggers an anterograde delay of chloroplast biogenesis that requires GUN1 and is essential for survival. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 375(1801), 20190400. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0400>
- Haswell, E. S., & Meyerowitz, E. M. (2006). MscS-like proteins control plastid size and shape in *Arabidopsis thaliana*. *Current biology : CB*, 16(1), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.11.044>

- Loudya, N., Maffei, D. P. F., Bédard, J., Ali, S. M., Devlin, P. F., Jarvis, R. P., & López-Juez, E. (2022). Mutations in the chloroplast inner envelope protein TIC100 impair and repair chloroplast protein import and impact retrograde signaling. *The Plant cell*, 34(8), 3028–3046.
<https://doi.org/10.1093/plcell/koac153>
- de Vries, J., Sousa, F. L., Bölder, B., Soll, J., & Gould, S. B. (2015). YCF1: A green TIC? *The Plant Cell*, 27(7), 1827–1833.
<https://doi.org/10.1105/tpc.114.135541>
- Nakai M (2015b) YCF1: a green TIC: response to the de Vries et al. commentary. *Plant Cell* 27: 1834–1838 .<https://doi.org/10.1105/tpc.15.00363>
- Sjuts I, Soll J and Bölder B (2017) Import of Soluble Proteins into Chloroplasts and Potential Regulatory Mechanisms. *Front. Plant Sci.* 8:168. doi: 10.3389/fpls.2017.00168
- Liang QJ, Lu XD, Jiang L, Wang CY, Fan YL, Zhang CY (2010) EMB1211 is required for normal embryo development and influences chloroplast biogenesis in *Arabidopsis*. *Physiol Plant* 140: 380–394 <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01407.x>
- Kikuchi S, Bedard J, Hirano M, Hirabayashi Y, Oishi M, Imai M, Takase M, Ide T, Nakai M (2013) Uncovering the protein translocon at the chloroplast inner envelope membrane. *Science* 339: 571–574. DOI: 10.1126/science.1229262
- Kohler D, Montandon C, Hause G, Majovsky P, Kessler F, Baginsky S, Agne B (2015) Characterization of chloroplast protein import without Tic56, a component of the 1-megadalton translocon at the inner envelope membrane of chloroplasts. *Plant Physiol* 167: 972–990 <https://doi.org/10.1104/pp.114.255562>

- Schafer P, Helm S, Kohler D, Agne B, Baginsky S (2019) Consequences of impaired 1-MDa TIC complex assembly for the abundance and composition of chloroplast high-molecular mass protein complexes. *PLoS ONE* 14: e0213364.
- Dahlin C, Cline K (1991) Developmental regulation of the plastid protein import apparatus. *Plant Cell* 3: 1131–1140. <https://doi.org/10.1105/tpc.3.10.1131>
- Teng YS, Chan PT, Li HM (2012) Differential age-dependent import regulation by signal peptides. *PLoS Biol* 10: e1001416.
- Chu CC, Swamy K, Li HM (2020) Tissue-specific regulation of plastid protein import via transit-peptide motifs. *Plant Cell* 32: 1204–1217 <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00702>
- Ramundo S, Asakura Y, Salome PA, Strenkert D, Boone M, Mackinder LCM, Takafuji K, Dinc E, Rahire M, Crevecoeur M, et al. (2020) Coexpressed subunits of dual genetic origin define a conserved supercomplex mediating essential protein import into chloroplasts. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 32739–32749. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014294117>
- Wu GZ, Meyer EH, Richter AS, Schuster M, Ling Q, Schottler MA, Walther D, Zoschke R, Grimm B, Jarvis RP, et al. (2019) Control of retrograde signalling by protein import and cytosolic folding stress. *Nat Plants* 5: 525–538. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0415-y>
- Abdullah, Henriquez CL, Croat TB, Poczai P and Ahmed I (2021) Mutational Dynamics of Aroid Chloroplast Genomes II. *Front. Genet.* 11:610838. doi: 10.3389/fgene.2020.610838
- Abdullah, Henriquez, C. L., Mehmood, F., Carlsen, M. M., Islam, M., and Waheed, M. T. (2020a). Complete chloroplast genomes of *Anthurium huixtlense* and *Pothos scandens* (Pothoideae, Araceae): unique inverted repeat expansion

- and contraction affect rate of evolution. *J. Mol. Evol.* 2020:987859. doi: 10.1101/2020.03.11.987859
- Ahmed, I., Biggs, P. J., Matthews, P. J., Collins, L. J., Hendy, M. D., and Lockhart, P. J. (2012). Mutational dynamics of aroid chloroplast genomes. *Genome Biol. Evol.* 4, 1316–1323. doi: 10.1093/gbe/evs110
- Yi, X., Gao, L., Wang, B., Su, Y.-J., and Wang, T. (2013). The complete chloroplast genome sequence of *Cephalotaxus oliveri* (Cephalotaxaceae): evolutionary comparison of cephalotaxus chloroplast dnas and insights into the loss of inverted repeat copies in gymnosperms. *Genome Biol. Evol.* 5, 688–698. doi: 10.1093/gbe/evt042
- Bock, R. (2007). Structure, function, and inheritance of plastid genomes. *Cell and Molecular Life Sciences*, 64(16), 2401–2411.
- Green, B. R. (2011). Chloroplast genomes of photosynthetic eukaryotes. *The Plant Journal*, 66(1), 34–44.
- Greiner, S., Sobanski, J., & Bock, R. (2011). Why are most organelle genomes transmitted maternally? *BioEssays*, 33(2), 77–94.
- Kleine, T., Maier, U. G., & Leister, D. (2009). DNA transfer from organelles to the nucleus: the idiosyncratic genetics of endosymbiosis. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 115–138.
- Sugiura, M. (1992). The chloroplast genome. *Plant Molecular Biology*, 19(1), 149–168.
- Layth hamdi, A., Nashwan hazim, M., Ahmed saadi, H., Taha, T., (2023). Plastids. College of basic education, general sciences, university of Mosul.

- Helmenstine, A. M. (2020). Chlorophyll. Definition and Role in Photosynthesis . ThoughtCo. <https://www.thoughtco.com/chlorophyll-definition-role-in-photosynthesis-4117432>
- Hill, R.(1963). Chapter III-Chlorophyll. Comprehensive biochemistry..
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9781483197180500114>
- Song, Y., Feng, L., Alyafei, M. A. M., Jaleel, A., & Ren, M. (2021). Function of Chloroplasts in Plant Stress Responses. International journal of molecular sciences, 22(24), 13464. <https://doi.org/10.3390/ijms222413464> Yan
- Yan,L., jian, Y.,(2018). Chloroplasts at the Crossroad of Photosynthesis, Pathogen Infection and Plant Defense. International Journal of Molecular Sciences, 19(12), 3900.<https://www.mdpi.com/1422-0067/19/12/3900>
- Philip, M., Gregorio, G.,(2010). The role of reactive oxygen species in signalling from chloroplasts to the nucleus.Physiologia Plantarum, 138(4), 430-439.<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.2009.01331.x>
- Sarwar Khan, M.(2024).Introductory Chapter: Biology and Biotechnological Applications of Chloroplasts.Chloroplast Structure and Function.978-1-80356-384-8<https://www.intechopen.com/chapters/88460>
- Almaraz-Delgado, A., José, F., Víctor Hugo, P., Edgar, S., Jesús Agustín, B.,(2014). production roduction of therapeutic proteins in the chloroplast of chlamydomonas reinhardtii.AMB Express.57(4).
<https://link.springer.com/article/10.1186/s13568-014-0057-4>
- Daniell, H,(2006). Production of biopharmaceuticals and vaccines in plants via the chloroplastgenome.Biotechnology Journal. 10(1),1071-1079.

<https://analyticalsciencejournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/biot.200600145>

-Schmerker, J,(2024).Chloroplast: Structure, genome, and function.

<https://eu.idtdna.com/pages/community/blog/post/chloroplast-structure-genome-and-function>

-Li-Beisson, Y.,Gilles, P.,Philipp, K.,Thomas, H.,Anja, H.,(2014). Hydrogen and Biofuel Production in the Chloroplast.Advances in Plant Biology.(5), 585-595.https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4939-1136-3_19

-Pathirana, R.(2011).Plant mutation breeding In agriculture.CABI Reviews. 1-20.<https://doi.org/10.1079/PAVSNR20116032>

-Pyke, K. A., Rutherford, S. M., Robertson, E. J. & Leech, R. M. arc6, a fertile Arabidopsis mutant with only two mesophyll cell chloroplasts. Plant Physiol. 106, 1169–117 (1994)

-Robertson, E. J., Pyke, K. A. & Leech, R. M. Arc6, an extreme chloroplast division mutant of Arabidopsis also alters proplastid proliferation and morphology in shoot and root apices. J. Cell Sci. 108, 2937–2944 (1995).

-Gao, Y. et al. Arabidopsis FRS4/CPD25 and FHY3/CPD45 work cooperatively to promote the expression of the chloroplast division gene ARC5 and chloroplast division. Plant J. 75, 795–807 (2013).

-Jiang, XS. et al. Gibberellin indirectly promotes chloroplast biogenesis as a means to maintain the chloroplast population of expanded cells. Plant J. 72, 768–780 (2012)

- Chang, N., Gao, Y., Zhao, L., Liu, X. & Gao, H. Arabidopsis FHY3/CPD45 regulates far-red light signaling and chloroplast division in parallel. *Sci. Rep.* 5, 9612 (2015).
- Chang, N. et al. PDV2 has dosage effect on chloroplast division in Arabidopsis. *Plant Cell Rep.* 36, 471–480 (2017).
- Pogson, B. J., Ganguly, D. & Albrecht-Borth, V. Insights into chloroplast biogenesis and development. *Biochim. Biophys. Acta* 1847, 1017–1024 (2015).
- Possingham, J. V. & Lawrence, M. E. Controls to chloroplast division. *Int. Rev. Cytol.* 84, 1–56 (1983).
- Bakker FT, Culham A, Gomez-Martinez R, Carvalho J, Compton J, Dawtrey R, Gibby M. Patterns of nucleotide substitution in angiosperm cpDNA trnL (UAA)-trnF (GAA) regions. *Mol Biol Evol.* 2000;17(8):1146–55.
- Dong W, Liu H, Xu C, Zuo Y, Chen Z, Zhou S. A chloroplast genomic strategy for designing taxon specific DNA mini-barcodes: a case study on ginsengs. *BMC Genet.* 2014;15(1):138.
- Matsuoka Y, Yamazaki Y, Ogihara Y, Tsunewaki K. Whole chloroplast genome comparison of rice, maize, and wheat: implications for chloroplast gene diversification and phylogeny of cereals. *Mol Biol Evol.* 2002;19(12):2084–91.
- Weng M-L, Ruhlman TA, Jansen RK. Plastid-nuclear interaction and accelerated coevolution in plastid ribosomal genes in Geraniaceae. *Genome Biol Evol.* 2016;8(6):1824–38.
- Yamane K, Yano K, Kawahara T. Pattern and rate of indel evolution inferred from whole chloroplast intergenic regions in sugarcane, maize and rice. *DNA Res.* 2006;13(5):197–204.

- McDonald MJ, Wang WC, Huang HD, Leu JY. Clusters of nucleotide substitutions and insertion/deletion mutations are associated with repeat sequences. *PLoS Biol.* 2011;9(6):e1000622.
- Smith SA, Donoghue MJ. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science.* 2008;322(5898):86–9.
- Gaut B, Yang L, Takuno S, Eguiarte LE. The patterns and causes of variation in plant nucleotide substitution rates. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2011;42:245–66.
- Ossowski S, Schneeberger K, Lucas-Lledo JI, Warthmann N, Clark RM, Shaw RG, Weigel D, Lynch M. The rate and molecular Spectrum of spontaneous mutations in *Arabidopsis thaliana*. *Science.* 2010;327(5961):92–4.
- Basshan,J.A, Lambers,H (2025 April) .Emcyclopedia Baritannicea.
- Stirbet,A.Lazár,D.Guo,Y.Govimdjee,G.(2020).photosynthesis: Basics histoire and modelling, *Annals of botany* 126(4),511-537
- Simkin,A.J.Faralli,M.Ramanorthy,S.Lawson,T.(2020).Photosynthèse In non foliar tissues : For cell and moléculaire biologie,101(4),1001-1015
- Hieke, S. , Menzel, C.M. and Ludders, P. (2002) Effects of leaf, shoot and fruit development on
- photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*). *Tree Physiol.* 22, 955–961.
- Calvin, M. and Benson, A.A. (1948) The path of carbon in photosynthesis. *Science*, 107, 476–480
- Barsan, C. , Zouine, M. , Maza, E. et al . (2012) Proteomic analysis of chloroplast-to-chromoplast transition in tomato reveals metabolic shifts coupled

- with disrupted thylakoid biogenesis machinery and elevated energy-production components. *Plant Physiol.* 160, 708–725.
- Alonso-Blanco, C., Koornneef, M. (2004). Naturally occurring genetic variation in *Arabidopsis thaliana*. *Trends in Plant Science*, 9(5), 135–139. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.02.006>
- Jiang, J., Wendel, J. F. (2002). Evolution of the cotton genome. *Nature Reviews Genetics*, 3(5), 537–549. <https://doi.org/10.1038/nrg821>
- Maheshwari, S. A., Joshi, A. L., Kothari, K. S. (2008). *Mutations In plants and their role in plant breeding*. Springer Science & Business Media.
- Meyer, J. R., Turner, P. E. (2006). Field evolution of phage resistance In *Pseudomonas aeruginosa*. *Evolution*, 60(4), 660–669. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01145.x>
- Salisbury, F. B ,Ross, C. W. (1992). *Plant physiology* (4th ed.). Wadsworth Publishing
- Hew, C.-S., Krotkov, G., et Canvin, D. T. (1969). Effects of temperature on photosynthesis and CO₂ evolution in light and darkness by green leaves. *Plant Physiology*, 44(5), 671–677.
- Kromdijk, J., & McCormick, A. J. (2022). Genetic variation In photosynthesis: many variants make light work. *Journal of Experimental Botany*, 73(10), 3053-3056
- Matthew P. Johnson; *Photosynthesis. Essays Biochem* 31 October 2016; 60 (3): 255–273. Doi

-Duy, D., Wanner, G., Meda, A. R., Von Wiren, N., Soll, J., and Philippar, K. (2007). PIC1, an ancient permease in Arabidopsis chloroplasts, mediates iron transport. *Plant Cell* 19, 986–1006. doi: 10.1105/tpc.106.047407

-Yu, H., Wang, Q., Zhang, Z., Wu, T., Yang, X., Zhu, X., Yu, Y., Leng, J., Yang, S., & Feng, X. (2022). Genetic mapping of the Gmpgl3 mutant reveals the function of GmTic110a in soybean chloroplast development. *Frontiers in Plant Science*, 13, Article 892077. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.892077>

-Zhu, S., Xu, M., Wang, H., Pan, H., Wang, G., & Huang, M. (2018). Study of spontaneous mutations in the transmission of poplar chloroplast genomes from mother to offspring. *BMC Genomics*, 19, Article 411. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4813-8>