

المحاضرة التاسعة

وراثة العشائر Population Genetics

العشيرة Population : عبارة عن مجموعة من الافراد الحية والتي تشترك في خواص معينة، ووراثة العشائر بصفة عامة تهتم بدراسة العشيرة المنديلية Mendelian Population والعشيرة المنديلية: هي العشيرة التي تتكون من مجموعة كبيرة من الافراد اي عشيرة كبيرة الحجم، تشترك بخواص معينة تتكاثر جنسياً، ويجري التلقيح الخلطي بينها، أي يحدث التزاوج الجنسي فيها عشوائياً random mating ومن هذا يتبين لنا بان النباتات التي تتكاثر خضرياً أي التي تتكاثر لا جنسياً لا تعتبر من العشائر المنديلية.

وهنا لابد ان نشير الى النوع Species والذي يعتبر أكبر عشيرة منديلية لأنه يحدث داخله التزاوج بين الافراد بطلاقة وتشترك هذه الافراد مع بعضهما بمستودع جيني Gene Pool حيث ينقسم النوع الى عدة عشائر منديلية وكل عشيرة يمكن ان تحتوي على العديد من تحت العشائر Sub population. إذاً النوع Species هو أقصى امتداد للعشيرة المنديلية، والذي يحدد نطاق حدوث التلقيحات. وعادةً، لا يحدث التزاوج بين الأفراد التابعة لأنواع مختلفة، وعليه، فلا يطلق اسم عشيرة منديلية على مجموعة الافراد التابعة لأنواع مختلفة. أما في علم تربية النبات، فيمكن أن تطلق كلمة عشيرة على أفراد الجيل الأول، أو الأجيال التالية له في تهجين ما، فيقال عشيرة الجيل الأول F₁ population (ترمز F إلى كلمة Filial التي تعني تتابعاً بعد جيل الآباء)، وعشيرة الجيل الثاني F₂ ... الخ.

وفي العشائر الطبيعية للكائنات الحية تختلف افراد العشيرة عن بعضها من حيث التركيب الوراثي والشكل المظهري وعلى ذلك ففي اي عشيرة عندما يراد وصف التراكيب الوراثية لمجموعة من الافراد يجب القيام بالآتي:

- 1- تحديد و وصف التراكيب الوراثية Genotypes المختلفة الخاصة بأفراد العشيرة.
- 2- تحديد تكرار كل تركيب وراثي من هذه التراكيب الوراثية المختلفة Frequencies of genotypes

مفهوم التكرار الجيني : The Concept of Gene Frequency

سنشرح مفهوم التكرار الجيني في حالة موقع واحد One Lucas في أليل واقع على كروموسوم جسدي.

لنفرض بأننا نقوم بدراسة صفة معينة من عشيرة يتحكم فيها زوج واحد من الجينات ونفرض ان الاليلين هما a و A ونفرض ان عدد افراد هذه العشيرة هو N بحيث ان عدد الافراد ذات التركيب الممتحي aa هو N₀ وان عدد الافراد ذات التركيب السائد AA هو N₂ وان عدد الافراد ذات التركيب السائد الهجين Aa هو N₁.

$$D = \frac{N_2}{N} \text{ فإذا رمزنا لنسبة التركيب الوراثي AA بـ D فانه}$$

$$H = \frac{N_1}{N} \text{ ولنسبة التركيب الوراثي Aa بـ H اي ان}$$

$$R = \frac{N_0}{N} \text{ ولنسبة التركيب الوراثي aa بـ R فان}$$

لذا يمكن كتابة العشيرة هذه وكما يأتي:

المجموع	aa	Aa	AA	انواع التراكيب الوراثية
N	N ₀	N ₁	N ₂	عدد افراد التراكيب الوراثية
1	R	H	D	نسبة التراكيب الوراثية

نرمز لتكرار الجين A بالرمز P أي P = f(A)

$$P = \frac{\text{عدد الجين A في العشيرة}}{\text{العدد الكلي للجينات في العشيرة}} = A \text{ تكرار الجين}$$

اي ان $P = f(A) = D + \frac{1}{2}H$
 اي : تكرار الجين A = نسبة الافراد السائدة الاصلية + نصف نسبة الافراد الخليطة.

$$P = f(A) = \frac{N2 + \frac{1}{2}N1}{N}$$

وأيضاً نرسم لتكرار الجين a بالرمز q أي $q = f(a)$
 اي : تكرار الجين a = نسبة الافراد المتنحية الاصلية + نصف نسبة الافراد الخليطة.

$$q = f(a) = R + \frac{1}{2}H$$

$$q = f(a) = \frac{\frac{1}{2}N1 + N0}{N}$$

فتكرار اي جين ما هو الا نسبة تكرار او وجود ذلك الجين في العشيرة.
 يعرف تكرار تركيب وراثي بأنه النسبة المئوية لهذا التركيب الوراثي بين الأفراد
 وبالتالي فإن مجموع نسب أو تكرارات التراكيب الوراثية لموقع وراثي معين يساوي واحد أو

$$p + q = 1 \quad \%100$$

وعليه فان التكرار الجيني لأي جين يتراوح بين الصفر والواحد $1 \geq P \geq 0$.
 فإذا كانت نسبة الجين نادرة فإن قيمته تكون قريبة من الصفر اما اذا كان الجين موجود بكثرة
 في العشيرة فإن القيمة تكون قريبة من الواحد .

مثال: احسب تكرار الجين A و تكرار الجين a في العشيرة التالية :

AA	Aa	aa
363	634	282
N2	N1	N0

الحل :

ان عدد افراد هذه العشيرة هو : $N \rightarrow 363 + 634 + 282 = 1279$
 بما ان التراكيب الوراثية اعطيت على شكل اعداد فان :

$$P = f(A) = \frac{N2 + \frac{1}{2}N1}{N}$$

$$= \frac{363 + \frac{1}{2}(634)}{1279} = 0.53$$

$$q = f(a) = \frac{\frac{1}{2}N1 + N0}{N}$$

$$= \frac{\frac{1}{2}(634) + 282}{1279} = 0.47$$

$$q = f(a) = 1 - p = 1 - 0.53 = 0.47$$

مثال : احسب تكرار الجينين A و a في عشيرة تتكون من:

36% من الافراد هي افراد سائدة اصلية AA

48% من الافراد هي افراد خليطة Aa

16% من الافراد هي افراد متنحية aa

اي ان:

AA	Aa	aa
0.36	0.48	0.16

الحل: بما ان العشيرة اعطيت على شكل نسب فإن :

$$P = f(A) = D + \frac{1}{2} H$$

$$= 0.36 + \frac{1}{2} (0.48) = 0.6$$

$$q = f(a) = 1 - p = 1 - 0.6 = 0.4$$

التزاوج العشوائي Random Mating or Panmixia :

ويقصد بالتزاوج العشوائي بأن اي ذكر في العشيرة لديه نفس الفرصة كأى ذكر اخر لتلقيح أي انثى في العشيرة وعادة يكتب التوزيع الجاميطي Gametic Array بالشكل التالي: (PA + qa) واتحاد الجاميطات العشوائي في العشيرة يكون بالشكل التالي: لتكوين التوزيع الزايكوتي Zygotic Array او توزيع التراكيب الوراثية Genotypic Array

	الجاميطات المذكرة	
	A P	a q
الجاميطات المؤنثة		
A P	AA P ²	Aa pq
a q	Aa Pq	aa q ²

اي ان التوزيع الزايكوتي هو : $P^2AA + 2pqAa + q^2aa$

اي ان : AA Aa aa

P² 2pq q²

قانون هاردي - واينبرك The Hardy – Weinberg Law واتزان العشيرة:

في سنة 1908 توصل كل من العالمين الانكليزي G.H. Hardy المتخصص بالرياضيات والعالم الالماني W. Weinberg المتخصص بالفيزياء كل على حده الى القاعدة او القانون التالي: { في العشيرة الكبيرة المتزاوجة عشوائياً وفي غياب القوى التي تغير من تكرار الجين (الانتخاب والطفرات والهجرة) فإن تكرار الجين وتكرار التراكيب الوراثية في العشيرة يبقيان ثابتين من جيل الى اخر } ويطلق على هذه العشيرة بأنها في حالة توازن Equilibrium.

شروط اتزان العشيرة:

1. أن يتم التزاوج بين الأفراد في العشيرة بطريقة عشوائية بحيث يكون لكل فرد نفس الفرصة لأن يتزاوج مع أي فرد آخر.
 2. أن يكون عدد الأفراد في العشيرة كبيراً نسبياً.
 3. أن لا تحدث هجرة Migration من وإلى هذا المجتمع.
 4. أن لا يحدث أي نوع من الانتخاب Selection في المجتمع.
 5. كذلك يفترض عدم حدوث أي طفرة Mutation في المجتمع تؤدي إلى تغيير الاليلات.
- ان هذا القانون يعتبر الاساس الذي يبني عليه علم وراثية العشائر ولقد توصل الى هذه النتيجة كل من يول Yule في سنة 1902 وبيرسون Percon في سنة 1904 في حالة خاصة وهي $P = q = 0.5$ كما توصل الى نفس النتيجة العالم كاسل Castle في سنة 1903 لقيم اخرى

لكل من p و q ولكن العالمين هاردي - واينبرك توصلوا الى هذه النتيجة بصورة عامة لأي قيمة لـ p و q ولذلك سمي هذا القانون بإسميهما.
* إن التركيب الوراثي للأفراد في العشيرة الكبيرة والتي تتزوج عشوائياً مع تكراراتها هي كالاتي:

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ p^2 & 2pq & q^2 \end{array}$$

* فإذا تزوجت هذه الافراد تزواجاً عشوائياً فأننا نحصل على تكرار التزاوج Mating Frequency الاتي:

الجاميطات وتكراراتها	AA P^2	Aa $2pq$	aa q^2
AA P^2	P^4	$2 P^3 q$	$P^2 q^2$
Aa $2pq$	$2 P^3 q$	$4 P^2 q^2$	$2 P q^3$
aa q^2	$P^2 q^2$	$2 P q^3$	q^4

نجد من التزاوج العشوائي اعلاه بين جميع الافراد في العشيرة
* إن نسبة التراكيب الوراثية المختلفة في الجيل التالي (نسبة او تكرار الابناء الناتجة من التزاوج العشوائي) لا بد وأن تساوي تماماً النسبة الموجودة في جيل الآباء.
ومن هنا نرى:

$$\begin{array}{l} \text{أ - ان التكرار الجيني في جيل الاباء كان} \\ f(A) = P, \quad f(a) = q \\ P + q = 1 \end{array}$$

وان التكرار في جيل الابناء هو

اي ان تكرار الجين في جيل الاباء هو نفسه في جيل الابناء.

ب - ان تكرار التراكيب الوراثية في جيل الاباء كان :

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ p^2 & 2pq & q^2 \end{array}$$

وان تكرار التراكيب الوراثية في جيل الابناء هي :
مجموع الأنماط الوراثية AA يساوي

$$\begin{aligned} f(AA) &= p^4 + 2 p^3 q + p^2 q^2 \\ &= p^2 (p^2 + 2pq + q^2) \\ &= p^2 \end{aligned}$$

مجموع الأنماط الوراثية Aa يساوي

$$\begin{aligned} f(Aa) &= 2 p^3 q + 2 p^2 q^2 + 2 p^2 q^2 + 2 p q^3 \\ &= 2 p^3 q + 4 p^2 q^2 + 2 p q^3 \end{aligned}$$

$$= 2pq (P^2 + 2pq + q^2) = 2pq$$

مجموع الأنماط الوراثية aa يساوي

$$f(aa) = p^2q^2 + 2pq^3 + q^4 \\ = q^2 (p^2 + 2pq + q^2) = q^2$$

ومن هنا نرى أن تكرار التراكيب الوراثية من جيل الأبناء هي مساوية تماماً لنظيرتها من جيل الآباء أيضاً. ونستنتج من ذلك أن حالة التوازن الوراثي تبقى موجودة في الأبناء، كما كانت عليه في جيل الآباء، كلما كانت العشيرة المندلية تخضع لشروط توازن هاردي - واينبرغ. ونتيجة لهذا نرى ان:

1- العشيرة المتزنة يكون تكرار التراكيب الوراثية في اي جيل هو

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ D=p^2 & H=2pq & R=q^2 \end{array}$$

وعليه فللتعرف عما اذا كانت العشيرة او التوزيع الزايكوتي او نسب التراكيب الوراثية او التكرار الجيني في حالة اتزان (اتزان هاردي - واينبرك) ام لا فإنه يقارن نسبة الافراد الخليطة Aa اي H بالقيمة 2pq المحسوبة من العشيرة فإذا كانت:

* اذا كانت التراكيب الوراثية على هيئة نسب $H = 2pq$

* اذا كانت التراكيب الوراثية على هيئة اعداد $(N1)^2 = 4 (N2) (N0)$

اذا توفرت هذه الشروط فإن العشيرة تكون متزنة
2- ان تكرار التراكيب الوراثية للعشائر غير متزنة تصل الى حالة الاتزان بعد جيل واحد فقط من التزاوج العشوائي بغض النظر عن تكرار التراكيب الوراثية في الآباء.

امثلة:

مثال 1: اي من العشائر التالية في حالة اتزان ؟

العشائر	AA	Aa	aa
الأولى	0.81	0.18	0.01
الثانية	363	634	282
الثالثة	22	36	22

الحل:

**** العشيرة الأولى:** بما ان التراكيب الوراثية اعطيت على هيئة نسب لذلك فان العشيرة تكون متزنة اذا كانت

$$H = 2Pq = 0.18$$

$$P_{(A)} = 0.81 + \frac{1}{2} 0.18 = 0.9$$

$$q = 1 - p = 0.1$$

$$2pq = 2(0.9) (0.1) = 0.18$$

$$H=2Pq$$

اذن العشيرة متزنة.

**** العشيرة الثانية:** بما ان التراكيب الوراثية اعطيت على هيئة اعداد فأن العشيرة متزنة اذا كان

$$(N_1)^2 = 4 (N_2) (N_0)$$

$$(N_1)^2 = (634)^2 = 401956$$

$$4 (N_2) (N_0) = 4 (363) (282) = 409464$$

$$(N_1)^2 \neq 4 (N_2) (N_0) \quad \text{اذن العشيرة غير متزنة لأن}$$

**** العشيرة الثالثة:**

$$(N_1)^2 = 4 (N_2) (N_0)$$

$$(N_1)^2 = (36)^2 = 1296$$

$$4 (N_2) (N_0) = 4 (22) (22) = 1936$$

$$(N_1)^2 \neq 4 (N_2) (N_0) \quad \text{اذن العشيرة غير متزنة لأن}$$

مثال 2: احسب تكرار التراكيب الوراثية لأفراد العشيرة التالية (التي تتزاوج عشوائياً) بعد ثلاثة اجيال

AA	Aa	aa
0.70	0.20	0.10

الحل:

$$P = f(A) = D + \frac{1}{2} H$$

$$= 0.70 + \frac{1}{2} (0.20) = 0.80$$

$$q = f(a) = 1 - p = 1 - 0.80 = 0.20$$

$$2pq = 2 (0.8) (0.2) = 0.32$$

وعليه فان: $H_{(0.20)} \neq 2pq_{(0.32)}$ لذا فإن العشيرة غير متزنة.
إن تكرار التراكيب الوراثية لأفراد هذه العشيرة ستكون متزنة بعد جيل واحد فقط من التزاوج العشوائي وسوف تبقى هكذا بدون تغيير خلال الاجيال الاول والثاني والثالث..... الخ على النحو التالي:

$$G_1 = G_2 = G_3$$

AA

Aa

aa

$$p^2 = 0.64$$

$$2pq = 0.32$$

$$q^2 = 0.04$$

الوراثة السيتوبلازمية Cytoplasmic Inheritance

وتسمى أيضاً (الوراثة اللا نووية Extranuclear Inheritance ، الوراثة اللا صبغية، الوراثة اللا مندلية):

- وفيها يكون انتقال الصفات بواسطة البيضة (غالبا عن طريق أجسام سيتوبلازمية) ولكن السلوك الوراثي لهذه الصفات يكون محكوماً بجينات الأم وليس بالتركيب الوراثي للجنين، وتختلف الوراثة خارج الكروموزوم عن الوراثة المندلية في أنها لا تخضع للطرق المعتادة للتحليلات الوراثية، حيث تنتقل الصفة إلى النسل الناتج عن طريق الأم و المثال على ذلك وراثه صفة التخطيط في النبات : Striped Plants و الجينات القاتلة في البرامسيوم.

- مهدت دراسات Weismann أثناء النصف الأخير من القرن التاسع عشر لنشوء نظرية الكروموسومات. وبعد إعادة اكتشاف قوانين مندل للتوارث، استمر العديد من البيولوجيين بالاعتقاد أن هذه الحالة من التوارث ما هي إلا ظاهرة شاذة. وان مدلول التوارث الأكثر أهمية لا يزال بحاجة إلى المزيد من التقصي والاستكشاف وربما يكمن في الساييتوبلازم. إلا أن الاعتقاد بان نظرية الكروموسومات هي الأساس الوحيد للتوارث جاء نتيجة التقدم بالدراسات والتجارب الخاصة بنظرية الكروموسومات، والتي أثبتت أن الكروموسومات هي الجهاز المادي او الطبيعي للتوارث. لكن حقيقة أن الكروموسومات هي التي تحمل الجينات، لا تعني أن الكروموسومات هي الأداة الوحيدة الخاصة بالتوارث أو إنها الأداة الأساسية.

- تعد الوراثة اللا نووية أكثر تعقيدا من الوراثة النووية، وذلك لأن السلوك المنتظم للكروموسومات في كل من الانقسام الميوزي والإخصاب سهل تحديد التوارث لأي زوج من الصفات المظهرية المتقابلة. أما في المحتويات اللا نووية المطمورة في الساييتوبلازم فلا يوجد مثل هذا السلوك المنتظم للكروموسومات. إن احد المظاهر المهمة لسلوك الساييتوبلازم تكون في عملية إنتاج الجاميطات. إذ أن البيضة تحتوي على كمية اكبر من الساييتوبلازم مقارنة مع النطفة التي تحمل كمية قليلة من الساييتوبلازم. وهذا يقود إلى الاعتقاد أن نتائج التلقيح العكسي تكون مختلفة بالنسبة للصفات التي تورث عن طريق الساييتوبلازم. لذا فان مثل هذه الصفات تنتقل عن طريق الأم. وتهتم الوراثة اللا نووية في دراسة مثل هذه الظواهر. ولو أن Ephrussi افترض ان هذه ليست حقيقة مؤكدة، إذ أن الكمية الضئيلة من الساييتوبلازم التي تحملها النطفة قد تحتوي على المادة الأساسية لتوارث بعض الصفات. فقد تكون الميتوكوندريا التي تحتويها النطفة الذكرية ذات اثر فعال في الوراثة اللا نووية، لذا يتطلب معرفة إمكانية وجود عوامل بيولوجية أخرى تعمل على نقل الصفات من جيل الى آخر إلى جانب الكروموسومات الحاملة للجينات. وفي حال وجود مثل هذه العوامل يتطلب التعرف على مدى أهميتها في التوارث، وأي نوع من القوانين تتبع في سلوكها.

هنالك ثلاثة أنواع من المؤثرات؛ التي تؤثر على النمط المظهري للكائن الحي في الوراثة السيتوبلازمية، وهي :

- 1- التأثير الأمي الناتج عن تأثير نواتج المورثات النووية المخزونة في سيتوبلازم البيضة المخصبة؛ خلال فترة النمو الأولى.
- 2- التأثير الناتج عن وجود التعايش السلمي بين بعض الأحياء المجهرية والخلايا حقيقية النواة
- 3- التأثير الناتج عن وجود الأحماض النووية (الـ DNA) في الماييتوكوندريا والكلوروبلاست

أمثلة على التوريث السيتوبلازمي:

1- حالات تظهر التأثيرات الأمية:

* تم الحصول على سلالات من الفئران تختلف عن بعضها في معدل إصابتها بمرض سرطان الغدد اللبنية Mammary cancer عن طريق تربية داخلية مصحوبة بانتخاب مستمر. وجرت محاولة التعرف على الاختلافات الوراثية بين هذه السلالات المنتخبة. فعندما أجريت التلقيحات العكسية تبين أن النتيجة النهائية لإصابة النسل بالسرطان كانت تتوقف على الأم فقط ولم يكن للأب أي تأثير على معدل الإصابة. إذ كانت الإناث الناتجة في الجيل الأول تشبه أمهاتها تماماً في معدل إصابتها بسرطان الغدد اللبنية. وكانت هذه الصفة ثابتة حتى في الجيل الثاني، فلو افترضنا وجود جينات تتحكم في انتقال الاختلافات من جيل إلى آخر فيجب أن يعطي التلقيح العكسي النتائج نفسها. لذا تم التوصل على هذا الأساس إلى فرضية أن الاختلافات لا تتبع في سلوكها السلوك الاعتيادي للجينات، أي أنها لا تكون محمولة على الكروموسومات وأنها تكون لا نووية.

* عامل الحليب والانتقال عبر أغشية المشيمة Milk Factor and Placental Transmission وجد من التجارب التي أجريت على الفئران ان هناك عناصر وراثية خاصة تنتقل عن طريق الحليب من الأم إلى النسل. فقد أجرى Bettner، 1936 تلقيحاً بين إناث وذكور الفئران من سلالة ذات معدل مرتفع 70-80% من الإصابة بسرطان الغدد اللبنية، وقام بفصل الإناث من الجيل الأول عن أمهاتها بعد الولادة مباشرة. وقسمت إلى مجموعتين:

1- أرضعت إناث المجموعة الأولى من أمهات مرضعات Foster mothers من سلالة ذات معدل منخفض حوالي 5% من الإصابة بسرطان الغدد اللبنية فوجد أن معدل إصابتها كان منخفضاً ولم يتجاوز 5%.

2- تركت المجموعة الثانية ترضع من أمهاتها الأصلية وبعد مرور 400 يوماً وجد أن معدل إصابتها بسرطان الغدد اللبنية كان مرتفعاً ويقرب من 70%.

مما يشير إلى احتمال انتقال عنصر معين خلال الحليب يسبب فيما بعد مرض سرطان الغدد اللبنية، وقد أثبتت الدراسات أن هذا العنصر ينتقل أيضاً عن طريق اللعاب والبول وكل إفرازات الغدد الأخرى. كما أمكن عزل هذا العنصر ووجد انه يشبه الفيروس في خواصه، لذا فان الإصابة بمرض سرطان الغدد اللبنية في الفئران يعزى إلى فيروس أو عنصر شبيه بالفيروس في الأفراد ذات معدل الإصابة المرتفع. ويستدل على أن المناعة ضد هذا الفيروس تكون موروثية، أي أن السلالات ذات معدل الإصابة المنخفض تكون مختلفة وراثياً عن السلالات ذات معدل الإصابة المرتفع في وجود جينات محمولة على الكروموسومات.

* ومن الأمثلة المعروفة الأخرى ما وجد في الخيول، إذ لاحظ مربوا الخيول أن بعض الأفراس تكون نوعاً من عدم التوافق بينها وبين نسلها. فقد وجد انه بعد عدة مرات من الحمل والولادة ونمو النسل نمو اعتيادياً تجد بعض الأفراس صعوبة في الاحتفاظ بمهرها مما يؤدي إلى موت الكثير من النسل رغم انه يولد طبيعياً. وقد وجد بالفحص أن الموت يعزى إلى مرض الصفراء Jaundice، إذ تموت الأمهات بعد 96 ساعة من الولادة والرضاعة من أمهاتها. فإذا منع المهر المصاب بالصفراء من الرضاعة من أمه وأرضعته فرس أخرى فانه يتغلب على هذا المرض وينمو نمواً طبيعياً. كما أن تلقيح الفرس بحصان آخر مختلف فإنها لا تواجه صعوبة في الاحتفاظ بمهرها.

إن حالة تأثير حصان معين في ظهور المرض في النسل تجعل الحالة مختلفة عما لوحظ في الفئران. فضلاً عن عدم وجود دليل عن مسؤولية عنصر معين في حليب الفرس عن عدم التوافق ينتقل من جيل إلى آخر عن طريق النسل المصاب عند تغلب هذا النسل على المرض. أي أن هذا العنصر لا يمتلك القدرة على التكاثر الذاتي بطريقة مشابهة للفيروس المسبب لمرض سرطان الغدة اللبنية في الفئران.

أظهرت الدراسات أن حالة عدم التوافق في الخيول تعتمد على الاختلافات الجينية إلى حد كبير الشكل. إذ يرث المهر عن أبيه ضد جين R^+ غير موجود في دم الأم. وعند وصوله إلى الأم من خلال الدورة الدموية للجنين في المشيمة تكون الأم أجساماً مضادة R^+ تتفاعل مع ضد الجين المذكور وتكون نسبة المضاد R^+ ضئيلة جداً في دم الأم بعد مرات الحمل الأولى، لذا لا يتضرر المهر عند رضاعته من أمه. وتزداد كمية المضاد R^+ في حليب الأم مع كل مرة حمل جديدة، لذا يحصل المهر عند الرضاعة من أمه على المضاد R^+ الذي يتفاعل مع ضد الجين R^+ الموجود في دمه نتيجة للجين السائد R^+ الذي حصل عليه من أبيه، مما يؤدي إلى موت المهر. لذا فإن التأثير الشديد على المهر يعزى إلى عامل متصل بالتوارث مباشرة بسبب أن المهر يرث جينا معيناً من أبيه له القدرة على تكوين ضد الجين، ويتوقف على عامل غير مباشر ينشأ عن الوراثة المنديلية، أي أن الفرس التي تحتوي على الجين السائد تكون أجسام مضادة عند الحمل في جنين يحتوي على الجين السائد المكون لضع الجين. ولا تنتقل هذه الأجسام المضادة من خلال الخلايا الجنسية، لكنها تنتقل خلال الحليب مسببة العامل الثاني الضروري لحالة عدم التوافق بين الفرس ومهرها. (موت بعض أفراد الذرية نتيجة أجسام مضادة في لبن الأم تتفاعل مع كريات الدم الحمر الخاصة بالمهر).

التعيين المسبق Predetermination للجينات الأمية

من المتوقع أن نتائج أي تلقيح عكسي تكون متشابهة في الذكور والإناث، إذ أن كلاً من الجنسين له القدرة نفسها على نقل الصفات إلى الذرية. وذلك لأن كل من الجاميطات الذكرية والأنثوية تمتلك عدد متساو من الجينات.

وقد عرفت حالات كان فيها النسل الناتج عن تلقيحين عكسيين مختلفاً، إذ كان شبيهاً بالأم مما يدل على وجود صفات تنتقل عن طريق الجاميطات الأنثوية. من المعروف أن كمية الساييتوبلازم الذي تسهم به البيضة تكون أكثر من كميته الموجودة في النطفة الذكرية.

ومن الأمثلة الواضحة على تأثير الأم هي الحالة التي تخص لون جلد اليرقات والعيون في عثة الطحين *Ephestia kuheniella*. يعزى الاختلاف الأساسي في هذه الحالة إلى زوج من الجينات المتقابلة، إذ يسبب الأليل A تكوين الصبغة أما الأليل a فلا يعمل على تكوين الصبغة.

وقد وجد من تلقيح Aa ذكور × aa إناث

أن نصف اليرقات الناتجة كانت تحتوي على الصبغة الداكنة الخاصة بالجين A وهي صبغة Kynurenine وتوجد في السيتوبلازم.

بينما كانت كل اليرقات الناتجة من التلقيح العكسي aa ذكور × Aa إناث تحتوي على الصبغة الداكنة، مما يثبت أن سيتوبلازم الأم كان يحتوي على الصبغة نتيجة وجود الأليل A في تركيبها الجيني.

وبعد فترة النمو تبدأ بعض اليرقات في فقدان الصبغة تدريجياً حتى تصبح عديمة الصبغة، وقد تبين أن التركيب الجيني لهذه اليرقات هو aa. فسرت النتائج على أساس أن الأم ذات التركيب الجيني Aa تعطي حبيبات الصبغة لكل البيوض التي تنتجها، إلا أن اليرقات ذات التركيب الجيني aa تفتقر للجين A المسئول عن تكوين صبغة كاينورين في السيتوبلازم. لذا فإن هذه اليرقات لا تستطيع تكوين الصبغة بعد نفاذ ما تسلمته منها مع سيتوبلازم البيضة من الأم. يتضح هنا أن هذه التأثيرات هي تأثيرات جينية أمية وليس ضرورياً افتراض عناصر وراثية في السيتوبلازم لتوضيح مثل هذه الحالات.

ومن الأمثلة الأخرى عن التعيين المسبق للجينات الأمية، الحالة الخاصة باتجاه تحلزن صدفة قوقع الماء *Limnaea peregra*. إذ يوجد طرازين أحدهما يلتف باتجاه اليمين Dextral بينما يكون الالتفاف الحلزون في الطراز الثاني نحو اليسار Sinistral.

عند إجراء التلقيح العكسي يظهر أفراد الجيل الأول اتجاه مشابه لالتفاف حلزون الأم؛ أما عند تلقيح أفراد الجيل الأول ذاتياً تكون جميع أفراد الجيل الثاني يمينية الالتفاف. وعندما تترك أفراد الجيل الثاني للتلقيح الذاتي ينتج كل قوقع نسلأ معيناً بنسبة (1) ذو اتجاه أيسر : (3) ذو اتجاه أيمن، وهذا يشير إلى أن الاتجاه الأيمن هي الصفة السائدة. ويحدث الانعزال في الجيل الثالث بدلاً من حدوثه الاعتيادي في الجيل الثاني ويعرف بالانعزال المتأخر Delayed segregation

الموائمة الإنزيمية Enzymatic adaptation في الكائنات الدقيقة

تكون دراسة الأنظمة الكيموحيوية في الكائنات المجهرية سهلة في الغالب، إذ لا بد من وجود إنزيمات خاصة لاستمرار أي نوع من التفاعلات، وان الوراثة تتحكم بهذه الإنزيمات. وتعرف حالات لإنتاج إنزيم خاص بواسطة مستعمرات كائنات مجهرية ذات تركيب جيني معين. ويتوقف النجاح أو الفشل في إنتاج ذلك الإنزيم على وجود أو غياب المادة الأساس Substrate التي يعمل عليها الإنزيم في الوسط الغذائي. درست هذه الحالة التي تسمى بالموائمة الإنزيمية في الخميرة *Saccharomyces cerevisiae*، إذ تفشل الخميرة النامية على وسط غذائي خالي من سكر جلاكتوز في إنتاج الإنزيم Galactozemase الذي يحلل هذا السكر. وإذا نقل جزء من المستعمرة إلى وسط غذائي يحتوي على سكر جلاكتوز، يتكون إنزيم جلاكتوزيميز بسرعة ويتخمّر السكر. وعند نقل الخميرة بعد ذلك إلى بيئة خالية من جلاكتوز فإنها تفقد القدرة على إنتاج الإنزيم بعد ستة إلى سبعة أجيال من انقسام الخلية. يعتقد أن التركيب الجيني يحدد تكوين إنزيمات الموائمة، إلا أن هذه الإنزيمات تنتج بحالة غير نشطة عند غياب المادة الأساس، وتؤدي إضافة المادة الأساس إلى تغيير جزيئات الإنزيم إلى الحالة النشطة ويستمر ذلك تلقائياً.

2- التأثير الناتج عن وجود التعايش السلمي بين بعض الأحياء المجهرية والخلايا حقيقية النواة

مثال : البراميسيوم القاتل *Killer Paramecium*

(وجود جسيمات الكابا وهي البكتريا المتعايشة في سايتوبلازم البراميسيوم Symbiont : bacteria in Paramecium cytoplasm

تمتاز بعض سلالات البراميسيوم من نوع أوريليا (*Paramecium aurelia*) بقدرتها على افراز مادة قاتله (سامة) تنتشر في الوسط المائي تدعى (البراميسين Paramecin)، تقتل أفراد السلالات الأخرى العائده لنفس النوع عند وجودها في نفس الوسط، وذلك بتفجير فجوتها الغذائية عند ابتلاع تلك المادة .

يدعى البراميسيوم المنتج للبراميسين (المادة المميتة) بالبراميسيوم القاتل (Killer Paramecium) اما البراميسيوم الذي يموت ويُقتل بسببها فيدعى البراميسيوم الحساس (Sensitive paramecium) وقد أوضح Sanneborn أن هذه الصفة تتضمن نوعاً من الوراثة اللا نووية.

وقد شوهدت في سايتوبلازم البراميسيوم القاتل دقائق صغيرة سميت دقائق كبا (Kappa) التي اتضح فيما بعد انها بكتريا في حالة تعايش مع البراميسيوم واسمها العلمي هو: *Caedobacter taeniospiralis*.

توجد بكتريا كبا في البراميسيوم الحامل للأليل النووي السائد (K) ويكون البراميسيوم قاتلاً عندما يحتوي على بكتريا كبا وعلى الأليل النووي السائد K في الحالتين (Kk , KK)، بينما يكون البراميسيوم حساساً في الحالتين هما :

1- (kk) حتى لو احتوى على بكتريا كبا لأنه لا يستطيع الاحتفاظ بها حيث يفقدها بعد عدد قليل من الانقسامات.

2- (Kk , KK) في حالة عدم وجود بكتريا كبا لأن الأليل النووي السائد (K) لا يمكن أن يخلق بكتريا كبا من العدم

أظهرت التلقيحات بين أفراد من السلالة القاتلة مع أخرى من السلالة الحساسة أن هذه الصفة تعزى إلى وجود جين سائد K، فيعطي التلقيح $kk \times KK$ أفراد خليطة Kk وتكون أفراد المستعمرة جميعها قاتلة. ويجب أن يعطي التلقيح $Kk \times Kk$ النسبة 3 قاتلة: 1 حساس وذلك يشير إلى عدم وجود ظاهرة الوراثة اللا نووية.

إلا انه قد وجد أن فترة الاقتران القصيرة في التزاوج $kk \times KK$ تؤدي إلى أن المستعمرة الناتجة من الفرد kk تكون حساسة رغم أنها تحمل التركيب الجيني Kk، أما إذا كانت فترة الاقتران طويلة نسبياً فان المستعمرة الناتجة تكون قاتلة.

- فعندما يقترن فرد قاتل (KK) بأخر حساس (kk) في ظروف ملائمة (لتجنب قتل الفرد الحساس) يتم تبادل المادة النووية دون تبادل في السايتوبلازم (لان فترة الاقتران قصيره) . وبعد انتهاء الاقتران يعطي الفرد الحساس سلالة حساسة تحمل الأليل النووي السائد في الحالة متباينة الزيجة (Kk) لكن تنقصها بكتريا كبا، كما يعطي الفرد القاتل سلالة قاتله (Kk) تحمل الأليل السائد وبكتريا كبا مما يدل على ان صفة القتل لا تورث عن طريق النواة وان السلالة الناتجة من الفرد القاتل ترث بكتريا كبا بينما لا ترثها سلالة الفرد الحساس لأنه لم يحدث انتقال للسايتوبلازم .

وبما أن المحتويات النووية متماثلة في كلا الحالتين، فلا بد أن يعزى الاختلاف إلى التبادل السيتوبلازمي أثناء عملية الاقتران بين القاتل والحساس يسمى العامل اللازم لصفة القتل بعامل Kappa الذي يمكن أن ينتج ذاتياً بوجود الجين K. يمكن إثبات ذلك من دراسة المستعمرات kk الناتجة عن التزاوج $kk \times Kk$ ، فعندما تكون مدة الاقتران طويلة فان المستعمرات الناتجة تكون حاملة لكبا وتكون قاتلة لكنها تفقده بعد فترة وتصبح حساسة لأنها لا تستطيع إنتاج هذا المادة. فضلاً عن أن كبا لا يمكن أن ينشأ مع وجود الجين K إذا كانت مدة الاقتران قصيرة، لذا فان كبا هي جزيئات تعرف بالجينات البلازمية Plasmagenes وأنها ذات صفات خاصة وتحتوي على الحمض النووي DNA، وهي تتكاثر ذاتياً إلا أنها تعتمد على وجود الجين النووي K، الذي يعتقد انه ينتج عامل كيموحيوي ضروري لنمو وتكاثر كبا.

- وعندما تطول فترة الاقتران بين السلالتين يتم تبادل كميته كبيره من الساييتوبلازم بين الفردين المقترنين اضافة الى تبادل الماده النووية، وبعد اكتمال الاقتران تنتج سلالتان قاتلتان مما يدل على ان صفة القتل تورث عن طريق الساييتوبلازم .

- يظهر مما تقدم ان القدرة على بناء الماده القاتلة تكمن في بكتريا كبا وان وجود هذه البكتريا يخضع لسيطرة المورثات النووية لان بكتريا كبا لا يمكن ان تتكاثر الا اذا وجد الأليل النووي السائد (K) في النواة.

- الكائنات حقيقية النواة: هي الكائنات التي تحتوي خلاياها على نواة نموذجية .
- الماييتوكوندريا (بيوت الطاقة): توجد في جميع الخلايا حقيقية النواة تقريباً، وهي عضيات محاطة بغشاء مزدوج. يتألف من مطاو تشبه الصفائح او النبيبات على هيئة رفوف تدعى الأعراف، وهي تزيد من مساحة سطح الغشاء .

يحيط الغشاء الخارجي بالغشاء الداخلي ويكون خالياً من الطيات. ويمكن ان تعد الماييتوكوندريا اكياساً من الانزيمات، فهي في الواقع مركز لتحرير الطاقة في الخلية، فأنزيماتها تسيطر بصورة منتظمة على سلسلة التفاعلات المحطمة للشحوم والحوامض العضوية وغيرها من المواد محررة بذلك الطاقة التي تخزن على هيئة ادينوسين ثلاثي الفوسفات Adenosine Tri phosphate الذي يكتب اختصاراً ATP لذا فان الوظيفة الرئيسية للميتوكوندريا هي التنفس الخلوي. لهذا نرى الخلايا التي لها علاقة بالطاقة والتنفس تحتوي على عدد كبير من الماييتوكوندريا .

- للبراميسيوم من نوع اوريليا Paramecium aurelia نواتان صغيرتان ونواة كبيرة واحدة .

3- التأثير الناتج عن وجود الأحماض النووية (الـ DNA) في الماييتوكوندريا والكوروبلاست

في الكائنات حقيقية النواة توجد الغالبية العظمى من المعلومات الوراثية مشفرة في جزيئات DNA الموجودة في الكروموسومات وهكذا يمكن التنبؤ بعملية وراثه الصفات وظهورها في الافراد عن طريق معرفة سلوك الكروموسومات خلال الانقسام .

ولكن وجود DNA لا يقتصر على الكروموسومات، فقد تم اكتشافه في اوائل الستينات في بعض العضيات مثل البلاستيدات الخضراء وبيوت الطاقه (الماييتوكوندريا) والأجسام القاعدية للأسواط.

ويفسر هذا الاكتشاف بعض جوانب الوراثة الساييتوبلازمية Cytoplasmic inheritance والوراثة خارج النوية Extranuclear inheritance وتظهر جزيئات الـ DNA الساييتوبلازمية اختلافات واضحة في تسلسل النيوكليوتيدات عن DNA النواة . وهي مجردة من البروتين شأنها في ذلك شأن جزيئات DNA في بدائيات النواة كالبكتريا، وفي الرواشح (الفيروسات) وعملية تضاعف جزيئات DNA العضيات الساييتوبلازمية تشابه عملية تضاعفها في بدائيات النواة .

ان DNA العضيات الساييتوبلازمية ابعدها ما يكون عن الخمول اذ بينت الدراسات قيامه باستنساخ (mRNA) وقدرته على صنع البروتين ومضاعفة نفسه .

يحتوي ساييتوبلازم معظم الكائنات حقيقية النواة مكونات تدعى المتقدرات (الميتوكوندريا) mitochondria وفيها تُستخلص الطاقة energy من جزيئات الغذاء وتُخزن على هيئة ثالث فوسفات الأدينوزين adenosine triphosphate (ATP) لتستخدم في الخلية حين الحاجة.

تحتوي المتقدرات على جزيئات DNA خاصة بها، ويدعى DNA المتقدرات (mitochondrial DNA)، (mt DNA)، وهذه تحتوي على عدد قليل من المورثات الخاصة باستقلاب الطاقة (إضافة إلى ما هو موجود منها في الصبغيات).

إضافة إلى المتقدرات تحتوي الخلايا النباتية أيضاً على مكونات تدعى صناعات خضراء (كلوروبلاست) chloroplasts، يحدث فيها التركيب الضوئي photosynthesis. وهذه المكونات تحتوي أيضاً على جزيئات DNA تدعى DNA الكلوروبلاست (chloroplast DNA)، وهذا الـ DNA يحتوي على مورثات تُرمز لبعض البروتينات اللازمة للتركيب الضوئي.

تتحكم المورثات الموجودة في الصبغيات بالغالبية العظمى من صفات الكائن الحي، لكن هنالك شذوذ عن ذلك يتمثل في أن عدداً ضئيلاً من الصفات يخضع لمورثات موجودة في المتقدرات أو الكلوروبلاست في السيتوبلازم، وتدعى الوراثة آنذاك وراثه سيتوبلازمية cytoplasmic inheritance.

لا تمتلك الكلوروبلاستيدات والمتقدرات صبغيات، ولكنها تمتلك جزيئات من الـ DNA هي التي تحمل المورثات، وهي لا تبدي سلوكاً منتظماً حين الانقسام الخلوي، ومن ثم فإن توزيعها في خلايا النبات هو توزيع عشوائي يؤدي إلى كون الوراثة السيتوبلازمية غير منتظمة وتشذ عن القوانين الوراثة المعروفة.

يمتلك جزيء الـ DNA المتقدرات عند الإنسان نحو 16500 زوج من القواعد ويحتوي على 37 مورثة ضرورية لتنفيذ الوظائف الطبيعية للمتقدرات، ثلاث عشرة منها توفر المعلومات اللازمة لصنع إنزيمات مهمة ذات علاقة بالفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation، وهي العملية التي تستخدم الأكسجين والسكريات البسيطة لتكوين ثالث فوسفات الأدينوزين الذي يُعد المصدر الرئيس للطاقة في الخلية. أما المورثات المتبقية فهي توفر المعلومات اللازمة لصنع جزيئات الـ RNA الناقل transfer RNA والـ RNA الريباسي ribosomal RNA اللازمة لصنع البروتينات.

يمكن حدوث طفرات في DNA المتقدرات، وقد رُبط ذلك ببعض حالات السرطان في الثدي والقولون (المعي الغليظ) والكبد والمعدة والكلية، وكذلك بحالات من ابيضاض الدم (اللوكيميا) leukemia والورم اللمفي (اللمفوم) lymphoma.

كما يمكن أن تؤدي الاختلافات الموروثة في الـ DNA إلى حدوث مشكلات في النمو والتطور ووظائف الجسم. وغالباً ما تتأثر الأجهزة متعددة الأعضاء بالاختلالات الحادثة في DNA المتقدرات، ويحدث ذلك بوضوح في الأعضاء والأنسجة التي تتطلب قدراً كبيراً من الطاقة، مثل القلب والدماغ والعضلات. ويشمل بعض آثار الطفرات في DNA المتقدرات ضعفاً واستنزافاً عضليين، وصعوبات في الحركة، ومرض السكري، والخرف dementia، وفقد السمع، وفشلاً كلوياً، ومرض القلب، ومشكلات في العين والبصر.

وراثة البلاستيدات Chloroplast inheritance

تتبع معظم الصفات الخاصة بالبلاستيدات السلوك المنديلي في التوارث، إلا انه قد وجد بعض حالات لا يكون لنوع حبوب اللقاح المستخدمة في التلقيح أهمية في ذلك.

مثال: تبرقش أوراق نبات شب الليل البستاني (نبات الساعة الرابعة) *Mirabilis jalapa* هي من أقدم الصفات المدروسة للوراثة السيتوبلازمية، وجد كورنز Correns (1909) (وهو الذي اكتشف هذه الحالة) على نبات *Mirabilis jalapa*، نباتات تحمل فروعها أوراقاً باهتة (ذات أوراق بيضاء)، وأخرى خضراء (ذات لون أخضر طبيعي)، وثالثة ذات أوراق مبرقشة باللونين

معاً (مزيج من اللونين الأبيض والأخضر). وان حبوب اللقاح المنتجة من فروع ذات أوراق باهتة اللون او خضراء مبرقشة تسلك السلوك نفسه، إذ أن الأم هي العامل الوحيد المحدد. فتكون البذور الناتجة من أزهار محمولة على فروع وأغصان خضراء الأوراق تنتج جميعها نباتات خضر الأوراق، بغض النظر عن مظهر الأوراق في الأغصان التي أخذت حبوب الطلع منها، أي سواء كانت خضراء أم مبرقشة أم بيضاء.

وأنتجت بذور الأغصان بيضاء الأوراق نسلأ أبيض الأوراق بغض النظر عن مظهر الأوراق في الأغصان التي أخذت منها حبوب الطلع. ومات هذا النسل في مرحلة الإنتاش لعدم امتلاكه يخضوراً.

أما البذور الناتجة على الأغصان المبرقشة الأوراق فأنتجت بنسب مختلفة غير منتظمة نسلأ أخضر وآخر أبيض وثالثاً مبرقشاً، وذلك بغض النظر أيضاً عن مظهر أوراق الأغصان التي أخذت منها حبوب الطلع.

وهذا يشير إلى أن مظهر النسل يماثل دوماً الأم، في حين لم يسهم الأب الذي أنتج حبوب الطلع بأي شكل في مظهر النسل.

فسرت هذه النتائج على أساس وجود وحدات تنتقل من الأم وهذه الوحدات هي البلاستيدات الخضر التي تنشأ عن وحدات سايتوبلازمية صغيرة توجد في البذور تعرف ببادئة البلاستيدة Plastid primordi لها القدرة على التكاثر الذاتي والانتقال من جيل إلى آخر.

فالنبور المتكونة من أزهار محمولة على فرع ذو أوراق باهتة اللون تحتوي على بادئات البلاستيدات الخضر الباهتة، أما البذور المتكونة من أزهار محمولة على فرع أخضر الأوراق فتحتوي على بادئات البلاستيدات الخضر فقط. بينما تحتوي البذور المنتجة من أزهار محمولة على فرع ذو أوراق مبرقشة بلاستيدات ذات لون باهت او بلاستيدات ذات لون اخضر او كلا النوعين. ولا يكون للجاميطات الذكرية أو الأنثوية أي دور للتحكم في توارث هذا النوع من الاختلافات. لذا فهذه الحالة تعد مثلاً مباشراً للوراثة اللانوية.

بمعنى آخر: تُفسر هذه الوراثة بوجود المورثات ذات العلاقة في الكلوروبلاستيدات ضمن السيتوبلازم، وعادة تتلقى البويضات المخصبة zygotes في الكائنات حقيقية النواة معظم سيتوبلازمها من البويضة (العروس الأنثوية) وتسهم الأعراس الذكرية بنسبة قليلة جداً من السيتوبلازم. ومن ثم فإن أي مورثة في السيتوبلازم سَتُظهر وراثة أمومية maternal inheritance. ويعود تبرقش الأوراق في هذا النبات إلى احتوائها لكلوروبلاستيدات خضراء طبيعية وأخرى بيضاء لا تحوي كلوروفيلاً.

ويمكن لبادئات البلاستيدات الطفور إلى أي نوع من البلاستيدات بطريقة مشابهة لحالة الطفرة الجينية. وقد ثبت أن الجينات النووية تتحكم في طفور بادئة البلاستيدات، فعندما درس Rhoades (1946) الطافرة Iojap (ij) التي تظهر فيها الأوراق والساق لنبات الذرة مخططة بخطوط بيض وخضر، وجد أن معدل طفور بادئة البلاستيدة يزداد في النبات ذو التركيب الجيني الأصيل (متماثل) للجين ij وتظهر البادرات بهقاء Albino تقريباً وتموت في وقت مبكر، ولا تظهر بادئة البلاستيدة خاصة الطفور العكسي.

كما درس روديس صفة العقم الذكري السيتوبلازمي في نبات الذرة التي تتضمن اضمحلال معظم او كل حبوب اللقاح دون البويضات، فضلاً عن أن هذه الصفة تنتقل عن طريق الأم ولا تنتقل عن طريق حبوب اللقاح مطلقاً. وقد تمكن روديس من استبدال كل كروموسوم من السلالة

ذات العقم الذكري بكروموسوم من السلالة الطبيعية، ووجد أن العقم الذكري لا يرتبط بأي مجموعة من الجينات الارتباطية مما يدل على انه يخضع لعوامل سيتوبلازمية.

العقم وعدم التوافق الذاتي Sterility and Incompatibility

اولا - العقم Sterility :

عرف العالمان Crane و Lawrence العقم بصورة عامة بأنها الحالة التي يكون فيها عدم تكوين البذور راجعا الى عدم قدرة حبوب اللقاح او البويضات اي الجاميطات المؤنثة والجاميطات المذكورة من القيام بوظائفها في عملية الاخصاب بسبب عدم حيويتها، لان اي نقص في تكوين اي عضو من الاعضاء التناسلية قد يسبب حالة العقم. وقد يحدث العقم ايضا عند اجراء التهجين بين الانواع او الاجناس فنجد ان السبب هنا هو اختلاف اعداد الكروموسومات بين الانواع او الاجناس المستخدمة في التهجين حيث ان الكروموسومات لا يمكنها الازدواج اثناء الانقسام الاختزالي.

العقم الذكري : Male Sterility

وسببه ان الخلايا التناسلية الذكرية (الجاميطات الذكرية) تكون غير فعالة Non- functional اي عديمة الفاعلية مما ينتج عن ذلك عدم استطاعة النباتات العقيمة من انتاج البذور من دون استعمال ملحقات خارجية Pollinizer، والعقم الذكري صفة وراثية ذات قيمة اقتصادية كبيرة، حيث يمكن لمربي النبات ان يستغل هذه الظاهرة في انتاج هجن الجيل الأول بسهولة ويسر لأنه يوفر عليه مشقة عملية الخصي Emasculation والتي تعني ازالة اعضاء التذكير (المتوك) من الزهرة المراد تلقيحها وجعلها ام في عملية التهجين، وكذلك يقلل من تكاليف انتاج الهجن. وبصورة عامة يمكن اعتبار العقم الذكري عملية خصي وراثي طبيعي للنبات.

هناك ثلاثة حالات من العقم الذكري :

1- العقم الذكري الوراثي (النووي) Genetic male sterility

وهي الحالة التي تكون فيها حبوب اللقاح عقيمة بسبب سيطرة زوج واحد من الجينات المتنحية على هذه الصفة (صفة العقم الذكري)، ولظهور هذه الحالة يجب ان يكون كلا الأليلين متنحيين اي بصورة نقية اي Homozygous recessive ، وقد استعمل الرمز (ms) للإشارة الى الأليل المتنحي العقيم و (Ms) للإشارة للأليل السائد الخصب الذي لا يسبب العقم وعليه فان التركيب الوراثي للنبات العقيم ذكوريا يكون (ms ms)، والخصب ذكوريا يرمز له بالرموز (Ms Ms) للنقي السائد اي خصب اصيل و (Ms ms) للخصب الهجين. إن صفة العقم الذكري النووي يكون المسؤول عنه جينات واقعة في النواة لذلك سمي بالعقم الذكري النووي. وهذه الحالة موجودة في نباتات الخضر وخاصة في نباتات فاصوليا ليماس Lima beans وللمحافظة على السلالات العقيمة اي استمرار انتاجها يجب تضريبها مع سلالات معروفة خصبة هجينة اي ان تركيبها الوراثي يكون بصيغة (Ms ms) وفي هذه الحالة تكون نصف الأبناء الناتجة عقيمة والنصف الآخر تكون هجينة خصبة، وكما موضح في التضريب التالي :

سلالة عقيمة $Ms\ ms \times ms\ ms$ سلالة خصبة هجينة P: الأباء

↓

G : الجاميطات (Ms) + (ms)

↓

F₁ : Ms ms

ms ms

50% سلالة هجينة خصبة ذكوريا

50% سلالة عقيمة ذكوريا

2- العقم الذكري الساييتوبلازمي: Cytoplasmic male sterility

وهي الحالة التي تكون حبوب اللقاح عقيمة (غير فعالة) بسبب وجود عوامل وراثية في الساييتوبلازم وليس في النواة. والنباتات التي تحمل صفة العقم الذكري الساييتوبلازمي لا يمكن ان تلقح نفسها ذاتياً أو أن تكون البذور، إلا إذا لقحت بحبوب لقاح حيوية من أصناف أخرى. وفي هذه الحالة، اي عند تلقيح نبات عقيم (عقم ذكري ساييتوبلازمي) وجعله ام، مع نبات اخر اعتيادي أب سيكون النسل الناتج كله عقيم، والسبب في ذلك ان البيضة (الجاميطة المؤنثة) تحمل معظم الساييتوبلازم، اما حبة اللقاح فتكاد تخلو من الساييتوبلازم، لذلك فالجينات الموجودة في ساييتوبلازم الام هي المحددة لحالة العقم الذكري الساييتوبلازمي وكما موضح في المثال التالي:

سلالة عقيمة ساييتوبلازمياً (أب) ♂ × سلالة عقيمة ساييتوبلازمياً (أم) ♀



النسل الناتج % 100 عقيم

اي ان النسل الناتج يحمل ساييتوبلازم الام الذي بدوره يحمل جينات العقم الذكري لذلك فهو عقيم كما موضح في الشكل المرفق. ان حالات العقم هذه مهمة جدا في نباتات الزينة المزهرة، لأنه في حالة عدم حدوث التلقيح والإخصاب وعدم تكوين البذور يطيل من عمر الأزهار ويجعلها محتقظة بجماليتها وجاذبيتها لفترة اطول.

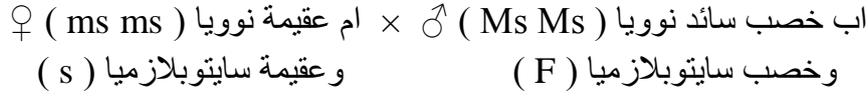
3- العقم الذكري الوراثي الساييتوبلازمي Genetic-Cytoplasmic male Sterility

في هذه الحالة يسيطر على صفة العقم الذكري نظام متداخل يشمل الجينات الواقعة في النواة (والذي سبق الكلام عنه في العقم الوراثي النووي، ويرمز لها بالرمز Ms و ms وحسب حالة السيادة والتتحي) مع الجينات الموجودة في الساييتوبلازم وسنرمز للساييتوبلازم الذي يحمل جينات العقم بالرمز S (Sterility) والساييتوبلازم الخصب إي الطبيعي (Normal) الذي لا يحمل جينات العقم يرمز له بالرمز F. وجد هذا النظام في العديد من المحاصيل الزراعية كالبصل وقصب السكر والذرة الصفراء والبيضاء والحنطة. وفي هذا النوع من العقم الذكري ليس بإمكان العوامل الساييتوبلازمية العقيمة لوحدها او الجينات المتتحية الموجودة في النواة لوحدها من انتاج او اظهار حالات العقم. ففي البصل مثلا تعود ظاهرة العقم فيه الى وجود زوج واحد من الجينات النووية وهو Ms وهو مسؤول عن العقم، اضافة الى وجود ms وأليله المتتحي Fertility عن صفة الخصوبة (S) نوعين من الساييتوبلازم حسب نوع العوامل الوراثية الموجودة فهو اما ساييتوبلازم عقيم ويمتاز البصل ايضا بان ظهور حالات (N) اوساييتوبلازم طبيعي (S) اي يحمل جينات العقم فيه، وان استعادة الخصوبة لا تتأثر بالعوامل البيئية ولا تخضع لتأثير جينات اخرى مقارنة بالمحاصيل الباقية، وكذلك يمتاز البصل بسهولة تشخيص النباتات العقيمة في الجيل الاول. لقد اثبتت الدراسات أن عملية الانقسام الميوزي تحصل بشكل طبيعي في النباتات العقيمة ذكراً، ولكن سبب حصول العقم قد يرجع الى زيادة او نقصان حوامض امينية في متوك النباتات العقيمة.

حالات العقم الذكري الوراثي - الساييتوبلازمي:

في الامثلة التالية وكذلك في المخططات المرفقة سوف تمثل الام السلالة العقيمة، وعليه فالتركيب الوراثي لجينات العقم الوراثي في النواة سيكون ms ms ، وفي الساييتوبلازم العقيم بالرمز S . اما الاب الخصب فاحتمال تركيبه الوراثي سيكون ضمن احد الاحتمالات الخمسة الآتية:

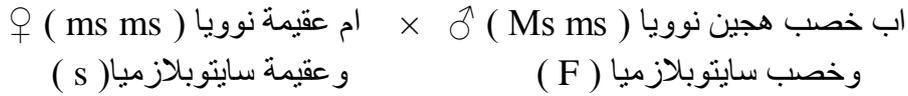
1. الاب خصب (العوامل الوراثية في النواة خصبة اصيلة Ms Ms والساييتوبلازم طبيعي F) وعند تضريبه مع الام العقيمة نوويا وساييتوبلازميا ستكون النتيجة كالآتي : الجيل 100% خصب كما موضح أدناه:



↓

النسل الناتج 100% خصب (النواة Ms ms والساييتوبلازم s)

2. الاب خصب (العوامل الوراثية في النواة خصبة هجينة اي Ms ms والساييتوبلازم طبيعي اي خصب F) . فتكون نتيجة التضريب مع الام العقيمة نوويا وساييتوبلازميا كالآتي:



↓

النسل الناتج: 50% خصب (النواة Ms ms والساييتوبلازم s)

+

50 % عقيم (النواة ms ms والساييتوبلازم s)

3. الاب خصب (العوامل الوراثية في النواة خصبة هجينة Ms ms والساييتوبلازم فيه جينات العقم اي غير طبيعي S) وكما في موضح أدناه :



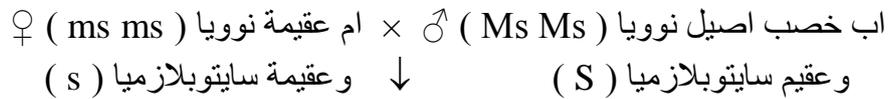
↓

النسل الناتج : 50 % خصب (النواة Ms ms والساييتوبلازم s)

+

50%عقيم (النواة ms ms والساييتوبلازم s)

4. الاب خصب (العوامل الوراثية في النواة خصبة اصيلة (Ms Ms) لكنه عقيم ساييتوبلازميا اي S) فتكون نتيجة التضريب مع الام العقيمة نوويا وساييتوبلازميا كالآتي . :



النسل الناتج: 100 % خصب (النواة Ms ms والساييتوبلازم s)

5. الاب خصب (مع انه عقيم وراثيا اي الجينات في النواة تكون متتحية اي (ms ms)، ولكن الساييتوبلازم فيه يكون طبيعي اي خصب F) فتكون نتيجة التضريب مع الام العقيمة وراثيا وساييتوبلازميا كالآتي:



↓

النسل الناتج: 100 % عقيم (النواة ms ms والساييتوبلازم s)

ثانيا : عدم التوافق الجنسي الذاتي Self – incompatibility

تطلق كلمة Incompatibility اي عدم التوافق الجنسي على الحالة التي تكون فيها جميع الاعضاء التناسلية تامة التكوين وسليمة وحبوب اللقاح والبويضات لها القدرة التامة على الاخصاب، ولكن عملية الاخصاب لا تتم بسبب مانع فسيولوجي يمنع او يبطأ من نمو الانبوبة اللقاحية داخل قلم الزهرة الملقحة ويعيق الانبوبة اللقاحية من الوصول الى البويضة في الوقت المناسب لإخصابها. وظاهرة عدم التوافق الجنسي الذاتي موجودة في كثير من المحاصيل الاقتصادية للخضر والفاكهة ونباتات الزينة، هذه الظاهرة في نباتات الجنس prunus الذي يضم الفاكهة ذات النواة الحجرية وجينس Malus الذي ينتمي له التفاح. وقد وجد ذلك كل من العالمين Lawrence و Grane سنة 1932 م واليهما يعود الفضل في التفريق بين حالات العقم وحالات عدم التوافق الجنسي، وفسرا هذه الظاهرة بوجود عوامل وراثية خاصة تسيطر على ظهورها. ان العديد من الانواع النباتية تمتلك نظاما طبيعيا لعدم التوافق مسيطرا عليه من قبل الجينات والذي يمنع او يعيق التربية الداخلية Inbreeding عن طريق الاخصاب الذاتي لنفس النبات او الاخصاب بين نباتات اخوية. ان انظمة كهذه قد تتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي وذلك لان التربية الداخلية عديمة الفائدة للانواع البرية لكونها تقود الى خفض قوة النمو في النبات واطهار العديد من الصفات الغير مرغوبة فيها.

هناك نظامين لعدم التوافق الذاتي:

اولا: نظام الـ Homomorphic :

وهو النظام الذي تكون فيه الاجزاء الزهرية متشابهة من الناحية المورفولوجية او بتعبير اخر متجانسة فيما يتعلق بأطوال الاعضاء الذكرية والأنثوية وهذه الحالة توجد في الأزهار الخنثى Hermaphrodite . وينقسم الى قسمين:

(1) - نظام عدم التوافق الجاميطي The Gametophytic incomparability system في هذا النظام تتم السيطرة على طبيعة سلوك حبة اللقاح عن طريق تداخل جينات من نوع (S) الموجودة في حبة اللقاح نفسها مع تلك الموجودة في مدقة النبات الذي يجري تلقيحه كما في الشكل (2) المرفق. ان غلق طريق الاخصاب يحدث من خلال النمو البطيء جدا للأنبوب اللقاحي وتوقفه كليا عن النمو قبل وصوله الى الكيس الجنيني. ان هذا النوع من عدم التوافق منتشر في نباتات العائلة البقولية والعائلة Onagraceae ونباتات papaver و Nemesia والعائلة الخشخاشية والعائلة الوردية والعائلة الزنبقية وفي عدد من نباتات البستنة مثل التفاح والكمثرى والكرز والبنندورة والبيتونيا والليليوم.

ان هذا النوع من انظمة عدم التوافق الذي يسيطر عليه وكما قلنا اعلاه جين يسمى (S) ويوجد (15) الجين لهذا الجين تسمى S1, S2, S3... S15 فإذا كانت حبة اللقاح تحتوي على أليلات من النوع S مشابهة للأليلات الموجودة في انسجة القلم للزهرة المراد تلقيحها سوف تحدث حالة عدم التوافق الذاتي، وهناك عدة حالات لعدم التوافق الذاتي:

(a) حالة عدم التوافق الذاتي التامة Full incommutability :

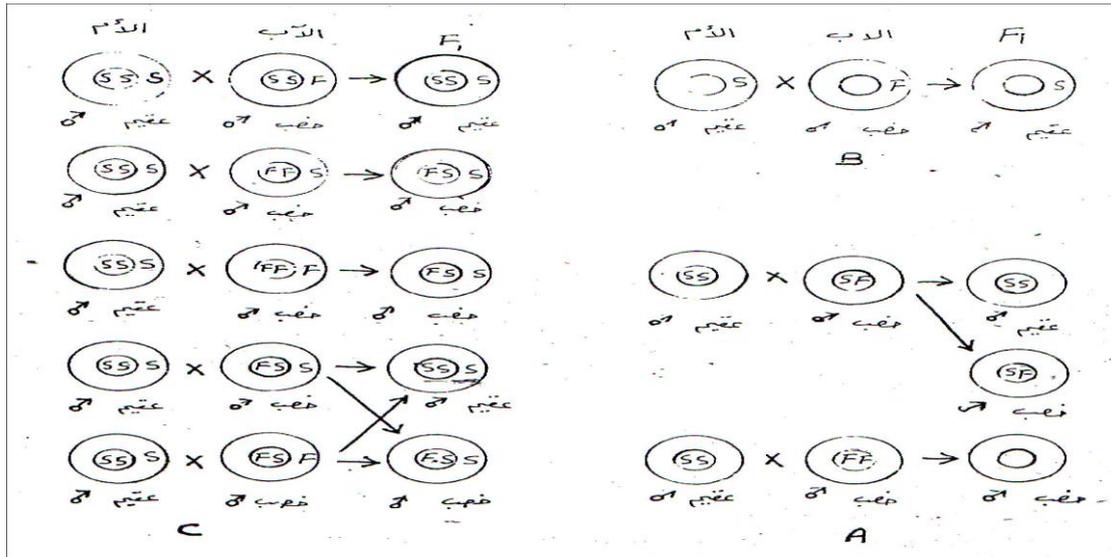
وكما موضح في الشكل 2 الجزء العلوي من الصورة رقم 1 ، حيث ان حبوب اللقاح التي تسقط على ميسم الزهرة المراد تلقيحها والتي يكون تركيبها الوراثي S1 و S2 والتركيب الوراثي لميسم الزهرة الملقحة أي S1 و S2 فان الانبوب اللقاحي سوف لن ينمو بل تحدث حالة عدم توافق تامة، وذلك لتشابه كلا الاليلين الموجودين في حبوب اللقاح مع نصيريهما في نسيج القلم.

(b) حالة عدم التوافق غير التام Half in computability : وهو موضح في الشكل 2 الجزء العلوي رقم 2 ، فإذا كان التركيب الوراثي لحبة اللقاح الساقطة على ميسم الزهرة S1 و S2 وتركيب الميسم الوراثي يحمل الأليلات S2 و S3، فإن حبة اللقاح التي تحمل التركيب الوراثي S1 هي التي تنمو فقط وتكون الأنبوب اللقحي. أما حبة اللقاح من نوع S2 فانها لا تستطيع ان تكون انبوب لقاحي لوجود الاليل المشابه لها في قلم الزهرة الملقحة.

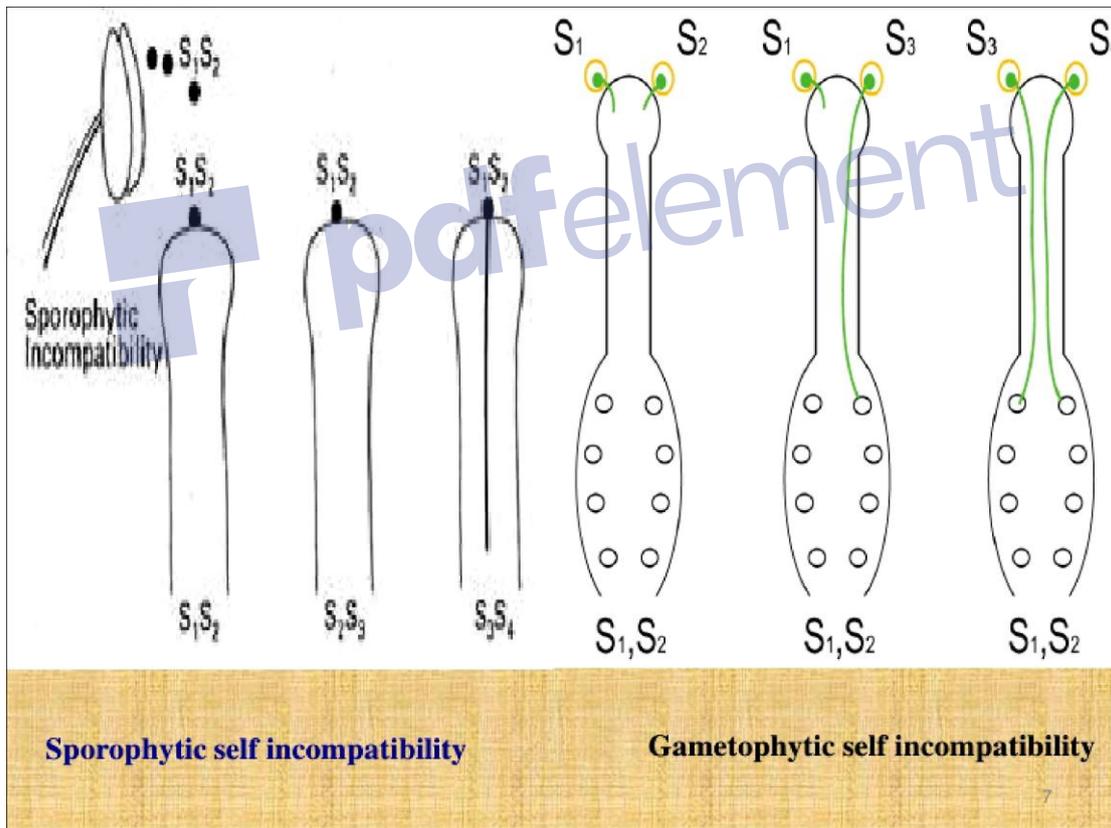
(c) الموافقة التامة Full commutability كما موضح في الشكل (2) الجزء العلوي رقم 3 حيث التركيب الوراثي لحبة اللقاح يحمل الأليلين S1 و S2 ، بينما نسيج القلم فان تركيبه الوراثي يحمل الأليلين S3 و S4 . لذلك فان كلا الجاميطين الذكريين وهما S1 و S2 سوف تتماوان و يكونان انوبيان لقاحيان يتمكنان من اخصاب البيوض و تكوين البذور لعدم تشابه أليلات حبة اللقاح مع أليلات نسيج قلم الزهرة الملقحة.

(2) نظام عدم التوافق السبوري: Saprophytic incompatibility يشابه هذا النظام من عدم التوافق نظام عدم التوافق الجاميطي من حيث ان السيطرة الوراثية على حالة عدم التوافق والتي تتم من قبل موقع جيني واحد (S) مكون من سلسلة من الأليلات المتعددة، ولكن الاختلاف هنا ان سلوك حبة اللقاح مسيطر عليه من قبل الأليلات نوع (S) للتركيب الوراثي للنبات الذي انتج حبوب اللقاح، وليس من قبل الأليلات نوع (S) لحبة اللقاح نفسها لذا فان جميع حبوب اللقاح الناتجة عن نبات معين يكون لها نفس السلوك من حيث طبيعة عدم موافقتها وكما موضح في الشكل (2) الجزء الاسفل فلاحظ وجود ثلاث حالات لعدم التوافق السبوري:

- A: حبوب اللقاح الناتجة من نبات تركيبه الوراثي S2 و S1 لا تنمو في نسيج قلم الزهرة الذي تركيبه الوراثي S1 و S2 .
- B: حبوب اللقاح الناتجة من نبات تركيبه الوراثي S2 و S1 لا تنمو في نسيج قلم الزهرة تركيبه الوراثي S2 و S3 وذلك لوجود S2 حيث ان سلوك حبيبي اللقاح متشابه باتجاه S2 ولذلك تحصل حالة عدم التوافق كما في الحالة الاولى ايضا.
- C: حبوب اللقاح الناتجة من النبات تركيبه الوراثي S2 و S1 وتنمو في نسيج قلم الزهرة الذي تركيبه الوراثي S3 و S4 . وهنا لا تحدث حالة عدم التوافق. ان هذا النظام يحدث في نباتات العائلة المركبة والصليبية مثل اللهانة والعائلة الشفوية.



شكل (2) طرق توارث الانواع الثلاثة من العقم الذكري:
(A) الوراثة ، (B) الساييتوبلازمي ، (C) الذكري الساييتوبلازمي.



شكل (2) عدم التوافق ، من اليسار السبوري ، ومن اليمين الجاميطي.

ثانيا :نظام الـ Hteromorphic :

وتكون الاجزاء الزهرية المذكرة والمؤنثة غير متجانسة او مختلفة من الناحية المورفولوجية كما في زهرة الربيع Primula وهي من الازهار الكاملة، تكون المدقات طويلة (اعضاء التانيث) والاسدية (اعضاء التذكير) قصيرة، الحالة الاولى تسمى pin والحالة الثانية تسمى Thrum . ففي هذه الحالة يرجع سبب عدم التوافق الذاتي الى الاختلاف المورفولوجي لكل من الاعضاء الزهرية الذكورية و الانثوية حيث يوجد شكلين لهذه الازهار:

(a) اما ان تكون الأسدية طويلة والقلم قصير وتسمى هذه الحالة Thrum . نباتات هذه المجموعة تحتوي على الاليل السائد S وعادة تكون هجينة اي Ss .

(b) او الأسدية قصيرة والقلم طويل وتسمى بـ Pin نباتات هذه المجموعة تحتوي على الاليل المتنحي s ويجب ان تكون نقية للاليلين لانها متنحية اي ss .

ان التلقيح الذاتي بين نباتين من نفس المجموعة اي ازهارهما من نوع Thurm او من نوع Pin ينتج عنة حالة عدم توافق اي لا تتكون بذور وكما موضح:

pin x pin ← الانبوب اللقحي لا ينمو (عقيم)

Thrum x Thrum ← الانبوب اللقحي لا ينمو (عقيم)

اما الحالات التي يتم فيها نجاح التلقيح والخصاب وتكوين البذور، فهي عندما تكون الازهار مختلفة اي الازهار الذكورية من نوع pin والازهار الانثوية من نوع Thrum او بالعكس وكما موضح:

Pin x Thrum ← الانبوب اللقحي ينمو (توافق)

ss Ss

Thrum x pin ← الانبوب اللقحي ينمو (توافق)

Ss ss

تأثيرات درجة الحرارة على ظاهرة عدم التوافق الذاتي:

إن لدرجة الحرارة تأثير شديد على ظاهرة عدم التوافق الذاتي فدرجة الحرارة المرتفعة لها تأثير بالغ في تقليل تكوين البذور كما اتضح ذلك في نبات اللهانة، ولذلك النتائج التي توصل لها كل من Odland و Nall توضح أهمية اختيار درجات الحرارة الباردة نوعا ما عند اكثر السلالات او الاصناف التي توجد بها ظاهرة عدم التوافق الذاتي.

وسائل التغلب على ظاهرة عدم التوافق الجنسي الذاتي:

(1) التلقيح في الطور البرعمي: وهو عبارة عن تلقيح البراعم الزهرية الصغيرة غير المتفتحة بحبوب لقاح من ازهار متفتحة وموجودة على النبات، وهي طريقة فعالة للتغلب على حالة عدم التوافق الذاتي في بعض محاصيل الخضر كما في اللهانة، وبواسطة هذه الطريقة تنهياً ظروف ملائمة لإنبات حبة اللقاح وذلك قبل افراز المادة المانعة في مبيض الزهرة. والجدير ذكره ان من تفسيرات حالات عدم التوافق هو وجود مواد على سطح الميسم تمنع حبة اللقاح من النمو وتكوين الانبوبة اللقحية.

(2) اضافة صفة الخصب الذاتي للنبات عن طريق التهجين.

(3) التلقيح قرب نهاية موسم التزهير.

(4) التلقيح في درجات حرارة منخفضة.

(5) استحداث طفرات صناعية للحصول على نباتات متوافقة.

6) معاملة مياسم الازهار بمعاملة مختلفة قبل وضع حبوب اللقاح عليه، فقد ذكر Allard ان ازالة سطح الميسم قبل وضع حبوب اللقاح عليه، قد ساعد على اتمام الاخصاب في اللهانة والفجل.

***** انتهت المحاضرة

