لأن إجراء اختبار المقاومة لصدأ الساق أسهل كثيرًا من إجراء اختبار المقاومة للتفحم السائب، لذا يكفى – عادة – فى برامج التربية إجراء الانتخاب لمقاومة صدأ الساق، بينما يحدث الانتخاب لمقاومة التفحم السائب تلقائيًا.

تقدير نسبة العبور

لتقدير نسبة العبور يلقح الجيل الأول رجعيًا إلى الأب المتنحى فى الصفات المدروسة، ذلك لأنه فى حالة الانعزال الحر تكون الانعزالات الناتجة من هذا التلقيح بنسب متساوية؛ ولذا يعرف هذا التلقيح باسم التلقيح الاختبارى test cross. فإذا ما حصلنا من التلقيح الاحتبارى Aa Bb × aa bb على انعزالات بنسبة ٤ : ١ : ١ : ٤، فإن ذلك يعنى أن التراكيب الأبوية (ذوات النسب العالية) تمثل ٨٠٪ من المجموع، بينما تمثل التراكيب الانعزالية ٢٠٪؛ ويستدل من ذلك على أن قوة الارتباط بين العاملين هى ٨٠٪ (Gardner & Sunstead ١٩٨٤).

ويبين شكل (٤–١) وراثة عدد صفوف الأزهار بالسنابل ولون القنابات فى الشعير، مع بيان تأثير الارتباط بين الصفتين فى حالتى النظام الازدواجى والتنافرى على نسبة مختلف الأشكال المظهرية فى التلقيح الاختبارى لنباتات الجيل الأول.

التفوق

فى أحيان كثيرة يُشاهد انحرافًا فى النسب الوراثية المشاهدة عن النسب الأساسية المتوقعة على أساس الانعزال الحر للجينات دون وجود أى ارتباط بين الجينات؛ وهو ما يرجع إلى حدوث تفاعل بين الجينات المختلفة (غير الآليلية)، أو ما يعرف بالتفوق epistasis. وتعرف عدة أنواع من التفاعلات غير الآليلية تؤدى إلى حدوث حالات مختلفة من التفوق.

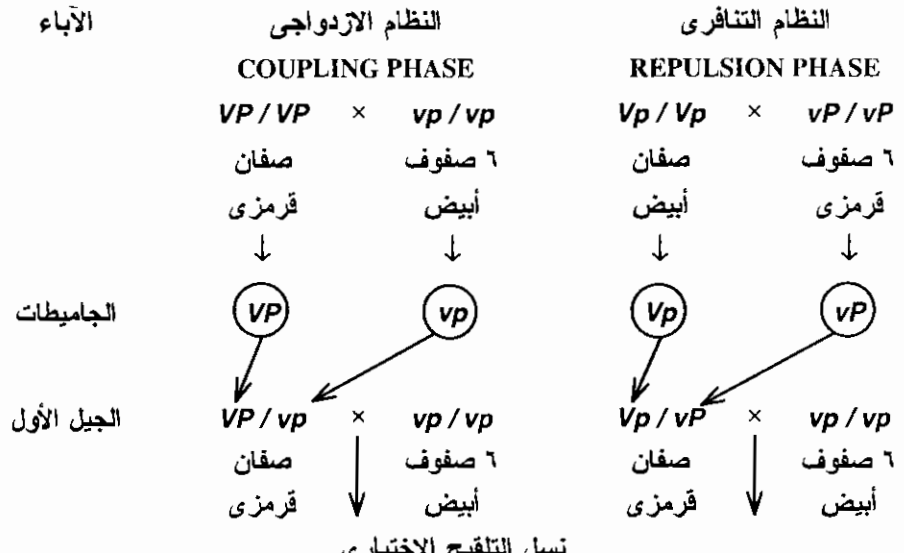
أنواع تفاعلات التفوق

من أمثلة حالات التفوق، ما يلى:

١ – الفعل المكمل:

يلزم فى حالة الفعل المكمل complementary action وجود جينين غير آليلين لظهور

الصفة. فمثلاً .. نجد فى الشوفان أن المقاومة لمرض crown rust لا تظهر إلاّ فى وجود آليل واحد سائد – على الأقل – من كل من الجينين A، و B؛ فيكون التركيب الوراثى A-B- مقاومًا، بينما تكون جميع التراكيب الأخرى (A-bb، و aa B-، و aa bb) قابلة للإصابة.



جاميطات الجيل الأول	جاميطات الأب	التركيب الوراثى	الشكل المظهرى	Frequency (%) Coupling	Frequency (%) Repulsion
Vp	*vp*	*VP/vp*	صفان – قرمزى	٤٠,٣	٩,٧
vp	*vp*	*vp/vp*	٦ صفوف – أبيض	٤٠,٣	٩,٧
Vp	*vp*	*Vp/vp*	صفان – أبيض	٩,٧	٤٠,٣
vP	*vp*	*vP/vp*	٦ صفوف – قرمزى	٩,٧	٤٠,٣

° فى الشعير .. تسود صفة صفين من الأزهار بالسنابل على ستة صفوف، وصفة القنابة البيضاء على القرمزية.

شكل (٤–١): وراثة عدد صفوف الأزهار بالسنابل ولون القنابات فى الشعير، مع بيان تأثير الارتباط بين الصفتين فى حالتى النظام الازدواجى والتنافرى على نسبة مختلف الأشكال المظهرية فى التلقيح الاختبارى لنباتات الجيل الأول (عن Singh ١٩٩٣).

٢ – الفعل المحور:

فى حالة الفعل المحور modifying action لا يُظهر الجين تأثيره إلا فى وجود جين آخر فى موقع جينى آخر. فمثلاً .. نجد فى الذرة أن الجين Pr يجعل طبقة الألليرون

حمراء اللون فى وجود جين آخر سائد هو R، ولكنه يكون عديم التأثير فى وجود الآليل المتنحى r؛ فيكون Pr R- قرمزى، و prpr R- أحمر، و Pr-rr و prpr rr عديما اللون.

٣ – الفعل المثبط:

نجد فى حالة الفعل المثبط inhibiting action أن أحد الجينات قد يعمل كمثبط لظهور فعل جين آخر. فمثلاً .. لا يؤثر الجين R الخاص باللون الأحمر لطبقة الألبرون فى الذرة فى وجود جين مثبط سائد هو I، فنجد أن التركيب الوراثى R-ii يكون أحمر اللون. بينما تكون التراكيب الوراثية (R-I-، و rrI-، و rrii) بيضاء اللون.

٤ – فعل الحجب أو الإخفاء:

نجد فى حالة فعل الحجب masking action أن أحد الجينات يحجب أو يخفى تأثير جين آخر عندما يتواجدان معًا. فمثلاً .. نجد فى الشوفان أن الجين السائد Y يعطى غطاء بذريًا بلون أصفر، وأن جينًا آخر B يعطى غطاء بذريًا بلون أسود. إلا أن الجين Y لا يظهر تأثيره فى وجود الجين B لأن لون الغطاء البذرى الأسود يخفى اللون الأصفر؛ فتكون التراكيب الوراثية B-Y- و B-yy سوداء، و bb Y- صفراء و bbyy بيضاء.

٥ – الفعل المتماثل:

نجد فى حالة الفعل المتماثل duplicate action أن أى من الجينين قد يعطى تأثيرًا متشابهًا، كما قد يظهر نفس التأثير عند وجودهما معًا. فمثلاً .. نجد أن ثمرة كيس الراعى (وهى كبسولة) تكون مثلثة الشكل فى وجود آليل واحد سائد – على الأقل – من أى من الجينين C، أو D، بينما تكون الثمرة بيضية الشكل فى التركيب الوراثى المتنحى الأصيل فى الجينين؛ فنجد أن التراكيب الوراثية C- D-، و C-dd، و ccD- ذات ثمار مثلثة، بينما يكون التركيب الوراثى المتنحى الأصيل ccdd ذات ثمار بيضية الشكل.

٦ – فعل الإضافة:

فى حالة فعل الإضافة additive effect يعطى كل جين نفس التأثير، إلاّ أن تأثيرهما معًا يكون متجمعًا. فمثلاً .. نجد فى الشعير أن أيًا من الجينين A، أو B يعطى سفًا متوسط الطول. بينما يعطى الآليلان السائدان معًا سفًا طويلاً. ويعطى الآليلان المتنحيان

سنابل تخلو من السفا؛ فنجد أن A-B- ذات سفا طويل، و A-bb، و aabb بهما سفاً متوسط الطول، و aabb عديم السفا.

٧ – التأثير المتعدد للجين:

تؤثر الجينات ذات التأثير المتعدد pleiotropic genes على أكثر من صفة فى الفرد (عن Poehlman & Sleper ١٩٩٥).

الانعزالات المتوقعة فى مختلف حالات التفوق

عندما يكون لدينا زوجان من العوامل الوراثية، فإن الانعزالات المتوقعة فى مختلف حالات التفوق تكون كما يلى:

حالة التفوق	النسبة الانعزالية المظهرية
التفوق المتنحى Recessive epistasis	٤:٣:٩
التفوق السائد Dominant epistasis	١:٣:١٢
التفوق المتنحى متماثل التأثير Recessive duplicate epistasis	٧:٩
التفوق السائد متماثل التأثير Dominant duplicate epistasis	١:١٥
التفوق السائد والمتنحى Dominant and recessive epistasis	٣:١٣
التفوق متماثل التأثير غير الكامل Incomplete duplicate epistasis	١:٦:٩

فإذا كان الانعزال فى الجيل الثانى لزوجين من العوامل الوراثية (A-B-) – فى حالة غياب التفوق والارتباط – هو: ٩ A-B- : ٣ A-bb : ٣ aaB- : ١ aabb، فإن الانعزال فى حالات التفوق المختلفة يكون كما يلى (علمًا بأن التراكيب الوراثيين التى بين القوسين تكون متماثلة فى شكلها المظهرى):

١ – التفوق المتنحى: A-B- : A-bb : (aabb + aaB-).

٢ – التفوق السائد: (A-B- + A-bb) : aaB- : aabb.

٣ – التفوق المتنحى متماثل التأثير: A-B- : (aabb+ aaB- + A-bb).

٤ – التفوق السائد متماثل التأثير: (A-B- + A-bb + aaB-) : aabb.

٥ – التفوق السائد والمتنحى: (A-B- + A-bb + aabb) : aaB-،

أو : (A-B- + aaB- + aabb) : A-bb.

٦ – التفوق متماثل التأثير غير الكامل: A-B- : (aaB- + A-bb) : aabb.

قوة الجين فى إظهاره للصفات التى يتحكم فيها

تتحدد قوة الجين فى إظهاره لتأثيره من خلال خاصيتين، كما يلى:

القدرة على إحداث التأثير

يطلق مصطلح penetrance على قدرة الجين على بإظهار لتأثيره فى الأفراد الحاملة له. فمثلاً .. يوجد فى فاصوليا الليما جينًا يحدث نقصًا جزئيًا فى الكلوروفيل بالأوراق الفلقية. ولكنه لا يظهر سوى فى حوالى ١٠٪ من الأفراد الحاملة له. وتعرف الحالات التى لا يظهر فيها تأثير الجين إلاّ فى بعض الأفراد الحاملة له فقط باسم incomplete penetrance، وأحيانًا .. يكون مرد ذلك الحاجة إلى التعرض لظروف بيئية معينة.

وتعرف الصفات التى لا تظهر فى الأفراد الحاملة لها إلاّ إذا تعرضت لظروف بيئية معينة باسم threshold characters؛ فمثلاً .. توجد طفرة ألبينو فى بادرات الشعير تظهر فقط فى حرارة تقل عن ٨°م، وفى حرارة تزيد عن ١٩°م تكون البادرات الحاملة للجين المطفر خضراء تمامًا وتنمو بصورة طبيعية.

وعمليًا .. لا تظهر كثير من الصفات – ولا يمكن التعرف على النباتات الحاملة لها – إلا عند توفر ظروف خاصة يتم توفيرها فى برامج التربية بتعريض النباتات لاختبارات خاصة، كما فى حالات المقاومة للأمراض والآفات، والرقاد، وتحمل الحرارة والبرودة ... إلخ.

القدرة على التعبير

يطلق مصطلح القدرة على التعبير expressivity على مدى تجانس ظهور الصفة الخاصة بجين معين فى الأفراد الحاملة له، فقد يكون ظهور الصفة متجانسًا فى كل الأفراد، وتلك حالة uniform expressivity، وقد لا يكون متجانسًا، وتلك حالة variable expressivity؛ فمثلاً .. نجد أن الجين المسئول عن النقص الجزئى للكلوروفيل فى الأوراق الفلقية للفاصوليا الليما قد يؤدى – حال ظهور تأثيره – إلى نقص متجانس فى الكلوروفيل فى كل الورقة الفلقية، أو فى قمتها فقط، أو فى حوافها، علمًا بأن تلك التباينات فى نقص الكلوروفيل لا تورث، حيث إن ما يورث هو صفة نقص الكلوروفيل بكل تبايناتها.