حالات عدم التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها ثلاثة أزواج من الجينات

اكتشفت حالات عدم التوافق الجاميطى التى يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية فى عدد قليل من الأنواع النباتية، منها: *Ranunculus acris*، و *Beta vulgaris*، و *Lolium* spp.، و *Briza spicata*. وكما فى حالة النظام الثنائى العوامل، فإن النظام الثلاثى العوامل ينتج عنه عددًا أكبر من التراكيب الوراثية المتوافقة خلطيًا فى النسل، حيث يمكن أن ينتج $٤^{٦}$ = ٦٤ تركيبًا وراثيًا متوافقًا من تلقيح واحد، مقارنة بـ ١٦ تركيبًا فى النظام الثنائى الجينات، و ٢٥٦ تركيبًا فى النظام الرباعى الجينات (عن Richards ١٩٨٦).

عدم التوافق الاسبوروفيتى

اكتشفت ظاهرة عدم التوافق الاسبوروفيتى sporophytic incompatibility عام ١٩٥٠ بواسطة Hughes & Babcock فى نبات *Crepis foetida*، وبواسطة Gerstol فى نبات الجوايال guayule (*Parthenium argentatum*).

توجد هذه الظاهرة فى بعض العائلات؛ مثل الصليبية، والمركبة، ولكنها أقل انتشارًا من ظاهرة عدم التوافق الجاميطى. ومن بين أهم الأنواع النباتية التى تعرف فيها الظاهرة، ما يلى:

Cosmos bipinnatus
Cardamine pratensis
Lberia amara
Brassica spp.

وراثة عدم التوافق الاسبوروفيتى

الآليلات المتعددة لعامل عدم التوافق

يتحكم فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى جينًا واحدًا (S) متعدد الآليلات. حيث تأخذ آليلاته أرقامًا متسلسلة، مثل S_1، و S_2، و S_3 .. إلخ. وبصفة عامة فإن عدد آليلات S فى هذا النظام لعدم التوافق أقل مما فى النظام الجاميطى. وقد أمكن – على سبيل المثال – تحديد ٥٠ آليلا مختلفًا لعامل عدم التوافق S فى مختلف محاصيل النوع *Brassica oleracea*، وذلك بعد استبعاد جميع الآليلات المتكررة (Ockendon ٢٠٠٠).

التأثير الاسبوروفيتى

تبعًا لهذه الظاهرة .. فإن التركيب الوراثى للنبات الذى ينتج حبة اللقاح هو الذى يحدد إن كانت حبة اللقاح يمكنها الإنبات على ميسم معين، أم لا يمكنها؛ ذلك لأن الجدار الخارجى لحبة اللقاح exine – وهو أمّى المنشأ – هو الذى يتفاعل مع مياسم الأزهار؛ أى إن التركيب الوراثى لحبة اللقاح ذاتها لا يحدد سلوكها على مياسم الأزهار المختلفة؛ لأن هذا السلوك قد تحدد – سلفًا – بالنبات الذى أنتجها. كما أن جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات الواحد تسلك مسلكًا واحدًا، حتى لو كانت مختلفة وراثيًا عن بعضها البعض.

يتبين مما تقدم أن الطور الاسبوروفيتى هو الذى يتحكم فى هذا النظام لعدم التوافق. ونظرًا لأن المواد المسئولة عن سلوك حبة اللقاح تنتج قبل الانقسام الاختزالى للخلايا الوالدة للجراثيم الصغيرة microspore mother cells .. فإن معاملة المتوك بالعوامل المطفرة لا يؤثر على سلوك حبوب اللقاح المنتجة، حتى لو حدثت بها طفرات. وكما فى عدم التوافق الجاميطى .. فإن سلسلة طويلة من آليلات العامل S تتحكم كذلك فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى. وتأخذ الآليلات الرموز S_1، و S_2، و S_3 ... إلخ، ويصل العدد فى بعض الأنواع إلى أكثر من خمسين آليلاً.

ويترتب على السلوك الاسبوروفيتى لآليلات عدم التوافق، ما يلى:

١ – تسلك جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات الواحد مسلكًا واحدًا على جميع مياسم أزهار النبات الواحد.

٢ – نظرًا إلى أن التحكم فى سلوك حبوب اللقاح يأتى من المتك الثنائى التضاعف، فإن السيادة تظهر عادة؛ بمعنى أن الشكل المظهرى (سلوك حبوب اللقاح من حيث التوافق من عدمه على ميسم ما) يتحدد بواحد فقط من الآليلين اللذان يوجدان فى المتك. وهو الآليل السائد. ويترتب على ذلك أن الشكل المظهرى لحبة اللقاح قد يختلف عن الشكل المظهرى الخاص بآليل عدم التوافق الذى تحمله فعلاً.

٣ – يترتب على ذلك السلوك الوراثى تكوّن التراكيب الوراثية الأصيلة إلى جانب الخليطة.

٤ – كما يترتب على ذلك السلوك الوراثى – أيضًا – أن عدد الطرز المتوافقة فى النسل يقل عن $٤^{ن}$. حيث إن (ن) هى عدد العوامل الوراثية.

أنواع التفاعلات الآليلية

توجد – فى هذا النظام لعدم التوافق – ثلاثة أنواع من التفاعلات الآليلية. هى التى تتحكم فى سلوك حبوب اللقاح. وقدرتها على الإنبات على مياسم الأزهار (عن Wallace & Nasrallah ١٩٦٨، و Dickson & Wallace ١٩٨٦)، وهى كما يلى:

١ – تفاعل السيادة Dominance:

يسود أحد الآليلين – فى النبات الثنائى – على الآخر، وتسلك جميع اللقاح التى ينتجها النبات مسلك الآليل السائد، أيًا كان الآليل الذى يوجد بها. كما يتحدد الشكل الظاهرى للميسم بالآليل السائد أيضًا. ويرمز إلى حالة السيادة بين آليلين بالعلامة (>). فلو كان التركيب الوراثى للنبات هو S_1S_2 وكان الآليل S_1 سائدًا على S_2 .. يكتب التركيب الوراثى هكذا: $S_1 > S_2$.

٢ – تفاعل السيادة المشتركة Co-dominance:

يظهر تأثير الآليلين – معًا – فى الفرد، فتسلك جميع حبوب اللقاح التى ينتجها النبات (الثنائى)، كما لو كانت تحمل الآليلين الموجودين فى النبات (الطور الاسبوروفيتى). برغم أنها – أى حبوب اللقاح – تكون أحادية، ولا تحمل سوى آليل واحد منهما. كما يتحدد الشكل المظهرى للميسم بالآليلين معًا أيضًا. ويرمز لحالة السيادة المشتركة بين آليلين بالعلامة (=)، فلو كان التركيب الوراثى للنبات هو S_3S_4. وكانت بينهما سيادة مشتركة .. فإن التركيب الوراثى يكتب هكذا: $S_3 = S_4$.

٣ – تفاعل الإضعاف المتبادل Mutual Weekening:

يُضعف كل آليل تأثير الآليل الآخر فى النبات (الثنائى)، وتكون نتيجة ذلك أن يصبح النبات متوافقًا ذاتيًا، ومتوافقًا – كذلك – مع أى نبات آخر. ذلك لأن جميع حبوب اللقاح التى ينتجها نبات كهذا تبدو فى سلوكها، كما لو كانت خالية من عوامل عدم التوافق. رغم أنها تحمل أحد الآليلين فى تركيبها الوراثى، كما يسمح ميسم النبات بإنبات حبوب اللقاح التى تصل إليه، أيًا كان تركيبها الوراثى. ويرمز إلى حالة

الإضعاف المتبادل بالعلامة (×)؛ فلو كان التركيب الوراثى للنبات هو S_3S_4، وكان بين الآليلين إضعاف متبادل فإن التركيب الوراثى يكتب هكذا: $S_3 \times S_4$.

٤ – قد يتفاعل آليلا عدم التوافق لينتجا شكلاً مظهريًا لآليل ثالث؛ فمثلاً .. قد يكون التركيب الوراثى S_1S_2، ولكن الشكل المظهرى قد يكون للآليل S_3 (عن Richards ١٩٨٦).

خصائص التفاعلات الآليلية

من خصائص التفاعلات الآليلية التى سبق بيانها .. ما يلى:

١ – قد يختلف نوع التفاعل فى متوك الزهرة عنه فى مياسم النبات نفسه؛ فمثلاً .. قد يكون النبات ذا تركيب وراثى S_4S_5، وفيه S_4 سائد على S_5 ($S_4 > S_5$) فى الميسم، بينما قد توجد بين الآليلين سيادة مشتركة ($S_4=S_5$)، أو إضعاف متبادل ($S_4 \times S_5$) فى حبوب اللقاح. وعندما يكون أحد الآليلين سائدًا على الآليل الآخر فى الميسم، بينما تكون السيادة عكسية فى حبوب اللقاح .. فإن النبات يصبح متوافقًا ذاتيًا، ويطلق على هذه الحالة اسم السيادة العكسية Reciprocal Dominace.

٢ – لكل آليلين تفاعل خاص بهما؛ فبينما قد يكون الآليل S_1 سائدًا على S_2 ($S_1 > S_2$) .. فإنه قد يكون ذا سيادة مشتركة مع S_6 ($S_1=S_6$)، وقد يكون ذا إضعاف متبادل مع S_7 ($S_1 \times S_7$)؛ فمثلاً .. نجد فى الكيل أنه توجد سيادة مشتركة بين الآليلين S_1 و S_6 ($S_1 = S_6$) وبين الآليلين S_6، و S_{24} ($S_6 = S_{24}$)، بينما يسود الآليل S_{24} على الآليل S_1 ($S_1 < S_{24}$).

٣ – تختلف درجة السيادة بين الآليلات المختلفة؛ فلو كانت درجة السيادة تتناقص – تدريجيًا – فى الآليلات الخمسة: S_7، و S_{35}، و S_1، و S_{20}، و S_4 .. فإن علاقة السيادة بينها تكتب هكذا: $S_4 < S_{20} > S_1 > S_{35} > S_7$ حيث يكون S_7 – فى هذه السلسلة – أشدها سيادة، بينما يكون S_4 أضعفها.

وفى محاولة لتعليل هذه التفاعلات الآليلية .. نفترض وجود ثلاثة آليلات هى S_1. و S_2. و S_3، وأن كلا منها يعد مسئولاً عن إنتاج أحد المركبات التى تحدث حالة عدم

التوافق بسرعة. وبكمية معينة. ونفترض – كذلك – أن إنتاج S_1 للمادة المسئولة عن عدم التوافق يكون أسرع قليلاً من S_2، وأن إنتاج S_2 أسرع قليلاً من S_3؛ وعليه تظهر سيادة مشتركة بين الآليلين S_1، و S_2، وبين S_2، و S_3، لأن كل آليل فى الفرد الخليط قد ينتج كمية من المركب المسئول عن عدم التوافق، تكفى لإظهار تأثيره. ولكن قد يظهر S_1 سائدًا على S_3 فى الفرد الخليط؛ لأن S_1 ربما يكون قادرًا على إنتاج المركب المسئول عن عدم التوافق بسرعة، تصل – بتركيزه – إلى الحد الحرج، قبل أن ينتج الآليل المتنحى S_3 المركب الخاص به (عن Ryder ١٩٧٩).

أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة وغير المتوافقة

يبين جدول (٨–٢) أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة وغير المتوافقة فى النظام الاسبوروفيتى. آخذين فى الاعتبار كل ما أسلفنا بيانه بخصوص وراثة الصفة.

جدول (٨–٢): أمثلة لبعض حالات التلقيحات المتوافقة وغير المتوافقة فى النظام الإسبوروفيتى.

الأب		الأم		
التركيب الوراثى	الشكل الظاهرى	التركيب الوراثى	الشكل الظاهرى	النسل
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 > S_2$	S_1	غير متوافق
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 = S_2$	S_2 ، S_1	غير متوافق
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 < S_2$	S_2	S_2S_2 ، S_1S_2 ، S_1S_1
$S_1 > S_2$	S_1	$S_2 > S_3$	S_2	S_2S_3 ، S_2S_2 ، S_1S_3 ، S_1S_2
$S_1 > S_2$	S_1	$S_1 \times S_4$	---	S_2S_4 ، S_1S_2 ، S_1S_4 ، S_1S_1
$S_1 = S_2$	S_2 ، S_1	$S_1 > S_2$	S_1	غير متوافق
$S_2 = S_3$	S_3 ، S_2	$S_3 < S_4$	S_4	S_3S_4 ، S_3S_3 ، S_2S_4 ، S_2S_3

ومما يزيد من تعقيد حالة عدم التوافق الاسبوروفيتى تأثرها بالجينات المحورة، التى يصعب فصل تأثيرها عن آليلات العامل S، والتى يعتقد أنها ذات تأثير كمى. كما اكتشف عامل آخر غير العامل S، يؤثر على الأخير، ويوقف نشاط بعض آليلاته. وربما يفسر ذلك التدرجات الملحوظة لتأثير آليلات عدم التوافق. التى تتراوح من صفر إلى

١٠٠٪ (Dickson & Wallace ١٩٨٦). كما تختلف شدة حالة عدم التوافق من محصول إلى آخر، فنجد فى الصليبيات – مثلاً – أن عدم التوافق يكون ضعيفًا فى القنبيط، وقويًا فى الكيل (عن Riggs ١٩٨٨).

مقارنة بين الأنواع المختلفة لعدم التوافق

إن من أهم خصائص نظام عدم التوافق الجاميطى الذى يتحكم فيه جين واحد عديد الآليلات، ما يلى:

١ – يتحدد سلوك حبة اللقاح بتركيبها الوراثى.

٢ – تتشرب حبة اللقاح بالرطوبة عند ملامستها لإفرازات الميسم الذى تسقط عليه.

٣ – تنبت حبة اللقاح، وتنمو الأنبوبة اللقاحية مخترقة الميسم سواء أكان التلقيح متوافقًا أم غير متوافق.

٤ – تنمو حبوب اللقاح فى التلقيحات غير المتوافقة بين الخلايا فى القلم، ولكنها سريعًا ما تتوقف عن النمو.

أما فى نظام عدم التوافق الاسبوروفيتى .. فإن توقف نمو حبوب اللقاح غير المتوافقة يحدث مبكرًا جدًا عند سطح الميسم، مما يعنى أن العوامل المسئولة عن تفاعل التوافق تُحمل سطحيًا على الميسم. ولقد أمكن التعرف على جليكوبروتينات glycoproteins – خاصة بعوامل S معينة – ولها خصائص الليكتين lectin .. أمكن التعرف عليها فى مياسم الأزهار (عن Richards ١٩٨٦).

هذا .. ونقدم فى جدول (٨–٢) مقارنة بين النظم المختلفة لظاهرة عدم التوافق فى النباتات الزهرية، كما نقدم فى جدول (٨–٣) بيانًا بالاختلافات المورفولوجية والفيزيائية التى تميز بين نظامى عدم التوافق الجاميطى والاسبوروفيتى.

طبيعة ظاهرة عدم التوافق

النظريات التى قدمت لتفسير الظاهرة

اقترح Ferrari & Wallace عام ١٩٧٧ نظرية لتفسير حالات عدم التوافق فى الصليبيات (عن Ryder ١٩٧٩)، وبيان هذه النظرية كما يلى: