الباب الرابع

التحورات عن النسب المندلية

Modifications of Mendelian ratios

درسنا فيما سبق قانونى مندل الأول والثانى وأخذنا فكرة عن انعزال وتوزيع العوامل الوراثية عن بعضها مما أدى إلى تفهم . ميكانيكية انتقال الصفة من الاباء إلى الابناء وكان الأساس فى دراسة وراثة زوج أو زوجين أو ثلاثة من العوامل الوراثية هى السيادة التامة أو Complete Dominance حيث وجدنا أن الأفراد الخليطة Aa مثلا تشبه الأفراد السائدة الأصيلة تماما AA مظهريا نتيجة أن العامل A يسود سيادة تامة على العامل المتنحى a ويمنعه من اظهار تأثيره وبالتالى لايمكن التفريق مظهريا بين الأفراد ذات التركيب الوراثى AA أو Aa . أى أنه قد ساد الاعتقاد بأن السيادة التامة هى القاعدة فى مثل هذه التجارب .

هذه فى الواقع كانت من الأسس القوية التى وجدها مندل فى تجاربه وأطلق كما سبق القول على العوامل الخاصة بصفة واحدة أو العوامل AA ، aa أو Aa بأنها اليلات لبعضها .

كذلك كان من الشروط أو الفروض التى وضعها مندل فى تجاربه أن حيوية جميع الزيجوتات الناتجة متماثلة أى لايوجد فرق مثلا فى الحيوية بين الأفراد الحاملة للعوامل الوراثية بحالة سائدة AA أو تلك الموجودة بحالة متنحية aa أو بحالة خليطة Aa أى لايوجد تأثير ضار لأى من هذه التراكيب الوراثية السائدة أو المتنحية أو الخليطة على حيوية الزيجوتات الناتجة .

ولكن فى الواقع لم تكن هذه هى الحال فى جميع التجارب التى درست بعد ذلك وقد كان من حسن حظ مندل أنه لم يقابله فى دراسته على نبات البسلة أى

اختلافات أو تحورات كان من الممكن أن تقف حائلا دون ظهور نتائجه الحالية كذلك أيضا فى دراستنا للقانون الثانى لمندل أو فى دراستنا لوراثة زوجين من العوامل الوراثية لم يحدث أى تداخل بين عوامل زوجين غير اليلومورفين أى مثلا بين الزوج الخاص بصفة شكل البذرة أو الخاص بصفة طول الساق بل أن عاملى أى زوج من العوامل الوراثية المختلفة كانت مستقلة فى انعزالها وتوزيعها يكون توزيعا حرا على الجاميطات .

بتطور وتقدم علم الوراثة بعد ذلك وجدت حالات كان الوضع فيها مختلفا حيث تداخلت أزواج العوامل الغير اليلومورفية مع بعضها مما أدى إلى تحور نتائج مثل هذه التجارب عن نتائج تجارب مندل . وعلى ذلك ممكن أن تقسم تلك التحورات إلى الآتى :

أولا ــ العوامل المميتة Lethal Factors

كان من أهم الفروض التى وضعها مندل فى تجاربه أن حيوية الجاميطات سواء المذكرة أو المؤنثة متماثلة وإن وجود الجين أو العامل الوراثى سواء بحالة سائدة أو بحالة متنحية فى الجاميطة لايؤثر على حيويتها أو خصوبتها . كان أيضا من أهم الفروض إن حيوية الزيجوتات الناتجة متماثلة وليس هناك أى تأثير ضار على الزيجوتات الناتجة سواء وجدت العوامل الوراثية بها بحالة أصيلة سائدة AA أو بحالة أصيلة متنحية aa أو بحالة خليطة Aa .

لكن دلت الابحاث والتجارب التى أقيمت بعد اكتشاف قوانين مندل بفترة وجيزة أن هناك بعض الحالات التى تحتوى على عوامل وراثية مقللة للحيوية Subvital فمثلا إذا كان هذا العامل المقلل للحيوية متنحى (a) فانه يؤثر على حيوية الجاميطات المذكرة والمؤنثة الحاملة له وبالتالى لايكون له نفس فرصة الاخصاب المواتية للعوامل الأخرى الموجودة بحالة سائدة فيكون عدد الأفراد الحاملة للعوامل aa أقل من العدد المفروض وبالتالى تتحور النسبة المندلية من ٣ : ١ إلى ٣: أقل من واحد .

هناك حالات أخرى يكون فيها العامل الوراثى مميت Lethal gene ومتنحى أى أنه إذا وجد هذا التركيب الوراثى المتنحى لهذا الجين المميت فانه يؤدى إلى موت الفرد الحامل له بينما وجوده بحالة خليطة ليس له تأثير ضار نتيجة السيادة التامة للجين A على a كما أن وجوده فى الجاميطة بحالة مفردة ليس له تأثير ضار أيضا .

لنفرض مثلا أن هناك العامل الوراثى a مميت فاذا كان هناك فردين خليطين أى Aa وباجراء تلقيح بينهما فالمفروض طبقا لقوانين مندل الحصول على النسبة .

1 aa : 2 Aa : 1 AA

ولكن نظرا لأن وجود العامل المتنحى المميت هنا بحالة أصيلة فان الأفراد ذات التركيب aa كلها تموت وبدلا من الحصول على النسبة ٣ : ١ تحصل على النسبة ٣ : صفر .

وعموما هذه العوامل يكون لها تأثير مظهرى على الفرد الحامل لها بحالة خليطة أى ممكن التفريق بين الافراد ذات التركيب السائد الأصيل والأخرى ذات التركيب السائد الخليط ويوضح ذلك أكثر بالمثال التالى :

ا ــ الفيران الصفراء (مثال العامل المميت ذو التأثير المظهرى السائد)

Dominant gene withrecessive lethal effect

وجدت أن هذه الأفراد تكون دائما ذات تركيبا وراثيا خليطا والدليل على ذلك أن إجراء تهجين بين فيران صفراء وأخرى صفراء أيضا أن النسل الناتج يعطى فيران صفراء وغير صفراء (رمادى) بنسبة ٢ : ١ .

ووجد أيضا أن تزاوج فأر أصفر مع انثى غير صفراء أعطى النسبة ١ صفراء: ١ غير صفراء .

وجد أيضا أن الفئران غير الصفراء نقية فى تركيبها الجينى وبتزاوج فأر غير أصفر مع آخر غير أصفر أعطى باستمرار فيران غير صفراء . وجد أن فى هذه الحالة نحن أمام صفة مميتة سائدة مظهريا وممكن تمثيلها كالآتى :

نفرض أن عامل صفة اللون الأصفر يرمز له بالرمز Y وعلى ذلك عند تهجين فأران صفراوان .

فأر أصفر فأر أصفر

Yy x Yy

YY : Yy Yy : yy

١ غير صفراء : ٢ صفراء (خليطة) : ١ صفراء سائدة أصيله يموت

وبالرجوع إلى الأمثلة السابقة عند التهجين بين أصفر × غير أصفر

فأر غير أصفر فأر أصفر

Yy x yy

Yy Yy : yy yy

1 1

فيران غير صفراء فيران صفراء

بينما فى حالة الفأران الغير صفراوان :-

yy x yy

yy النسل باستمرار غير أصفر

من هذه النتائج نجد أن الجين Y الخاص باللون الأصفر فى الفيران سائد سيادة تامة على الجين y من ناحية الشكل المظهرى . فبينما من ناحية الحيوية فإن الجين y يسود على الجين Y وبذلك فان التركيب الخليط يكون تام الحيوية ومساو للتركيب المتنحى الأصيل yy . أما التركيب السائد الأصيل YY يعمل على موت الفرد الحامل له . وهذه الأفراد كما رأينا فى المثال الخاص بالتهجين بين فأرين صفراوين تكون نسبتها فى النسل ١/٤ .

ولقد أثبتت مثلا صحة هذا الفرض وذلك بفحص وتشريح الأمهات بعد

فمثلا باجراء تلقيح بين نباتين أخضرين خليطين .

نبات أخضر نبات أخضر

Ww x Ww

W w Ww Ww ww

نبات البينو 0 : 3 نبات أخضر

يموت

بعد المرور بطور

البادرة

ثانياً : السيادة غير التامة Incomplete dominance

من دراستنا لوراثة صفة شكل البذرة المستديرة والمجعدة أو لأى صفة تناولها مندل بالدراسة وجدنا أن الأفراد فى الجيل الأول ذات التركيب الوراثى مثلا Ww كانت مستديرة البذرة وظهر فى الجيل الثانى مجموعتا شكل ظاهرى بالرغم من وجود ثلاثة مجاميع تركيب وراثى ولكن نظرا لوجود حالة سيادة تامة لصفة الاستدارة أو اللون الأصفر أو الطول مثلا ظهرت الأفراد ذات التركيب الوراثى الخليط Ww تشبه تماما مظهريا الأفراد ذات التركيب الوراثى الأصيل WW ولهذا ظهرت مجموعتا شكل ظاهرى فى الجيل الثانى ومجموعة شكل مظهرى فقط فى الجيل الأول نظراً لظهور تأثير الجين W واختفاء أثر الجين w فى الأفراد الخليطة .

لم تكن هذه هى القاعدة مع جميع الصفات التى قام العلماء بعد ذلك بدراستها وكما كان الوضع فى حالة العوامل المميتة والشبه المميته والتى وجدنا فيها تحوير للنسب المندلية العادية كان الوضع أيضا بالنسبة لحالة السيادة غير التامة . فى هذه الحالة لم تكن هناك السيادة تامة تماما لعامل على عامل آخر بل ظهرت صفة وسطية بين الأبوين المستخدمين فى التجربة فى أفراد الجيل الأول وسوف يظهر ذلك واضحاً من المثال الآتى :

صفة لون الأزهار فى نبات حنك السبع Snapdragon

عند إجراء تهجين بين نباتات حامله لصفة لون الأزهار الحمراء الأصيلة red بأخرى بيضاء الأزهار white أصيله أيضا ظهرت أفراد الجيل الأول لا هى حمراء ولا هى بيضاء الأزهار بل ظهرت جميع أفرادها تحمل صفة اللون القرنفلى pink وهى صفة وسطية بين صفتى الأبوين .

وبأخذ بذور من أفراد الجيل الأول وزراعتها ثم اجراء تلقيح ذاتى لنباتاتها حصلنا على الجيل الثانى حيث كانت هناك ثلاثة مجاميع شكل ظاهرى بنسبة ١ : ٢ : ١ كما يلى :

حمراء الأزهار ١ .
قرنفلى الأزهار ٢ .
بيضاء الأزهار ١ .

وأمكن تعليل ذلك بأن الأفراد الخليطة لم يظهر عليها أى صفة من صفات الأبوين وإنما ظهرت صفة جديدة هى صفة وسط بين صفتى الأبوين مما يدل على أنه ليس لأى جين من زوج الجينات تأثير متأئد على الجين الآخر وعليه تكون السيادة غير تامة بين الاليلين وتوضيح ذلك بالمثال التالى :

أحمر الازهار WW × أبيض الازهار ww

F_1 قرنفلى الازهار Ww

F_2	WW	Ww Ww	ww
	أحمر الازهار	قرنفلى الازهار	أبيض الازهار
	١	: ٢ :	١

ثالثاً : السيادة العامة Codominance

تشبه هذه الحالة حالة السيادة الغير تامة من حيث تحوير النسب المندلية فى الجيل الثانى وظهر شكل مظهرى جديد فى أفراد الجيل الأول ولكن هذا الشكل المظهرى يختلف عما وجد فى حالة السيادة الغير تامة فى أنه فى حالة السيادة العامة يظهر تأثير كل جين على الشكل المظهرى فى أفراد الجيل الأول . فلتفهم هذه الحالة نجد من الواضح فى المثال التالى وهو الخاص بوراثة صفة لون الشعر فى ماشية الشورتهورن Shorthorn . فى هذه الماشية نجد أن صفة لون الشعر الأحمر ولون الشعر الأبيض يتحكم فيها جينات معينة . وبالتهجين بين أفراد بيضاء اللون مع أخرى حمراء اللون فان أفراد الجيل الأول ذكورا وأناثا يكون لون الشعر فيها طوبى roan اللون . وقد يبدو من أول وهلة أن هذه الحالة تشابه حالة السيادة الغير تامة التى تمتاز بأن أفراد الجيل الأول لها صفة واحدة فقط وسط بين صفتى الأبوين لكن بالفحص الدقيق لهذه الأفراد نجد أن أفراد الجيل الأول يغطى جلدها مخلوط من الشعيرات الحمراء تماما والشعيرات البيضاء تماما وبالتلقيح بين ذكور وأناث من الجيل الأول يظهر لنا الجيل الثانى بنسبة ١ حمراء : ٢ طوبى : ١ بيضاء مثلما تحصلنا عليه فى حالة السيادة الغير تامة . ومن هذا نجد أن حالة السيادة العامة يظهر كل جين تأثيره فى الأفراد الخليطة والتحليل الوراثى يوضح لنا هذه الحالة:

الاباء	$r_2 r_2$ أحمر	×	أبيض $r_1 r_1$			
F_1	طوبى		$r_1 r_2$			
F_2	1 $r_1 r_1$	:	2 $r_1 r_2$	:	$r_2 r_2$	
	أبيض		طوبى		أحمر	

هناك أيضا أمثلة أخرى للسيادة العامة منها توارث مجموعتى الدم MN والتى سوف نتكلم عنها فيما بعد .

العوامل التى تؤثر على السيادة :

السيادة فى الواقع هى علاقة بين جين واليله والجين السائد يخفى تأثير الجين المتنحى ويمنعه من اظهار فعله أو أثره فى الأفراد الخليطة هذه السيادة ليست صفة من صفات الفرد بل هى حالة من حالات تتأثر بعوامل كثيرة مثل العوامل البيئية المحيطة بالفرد أو بعوامل فسيولوجية داخل الفرد نفسه .

فمثلا وجد أن الظروف البيئية فى بعض الحالات لها تأثير ملحوظ على السيادة حيث وجد أن صفة لون الساق القرمزى فى نبات الداتورا تسود سيادة تامة على اللون الأخضر فى النباتات فى درجة حرارة عالية ويحدث العكس فى درجة الحرارة المنخفضة أى يسود اللون الأخضر سيادة تامة على اللون القرمزى فى الحالة الأخيرة.

ومن أمثلة الظروف الداخلية التى تؤثر على حالة السيادة الموجودة للفرد هو عمر الفرد نفسه فمثلا كلما زاد عمر الأم يؤثر على سيادة صفات معينة أو تنحيتها فى النسل الناتج ومن أشهر التجارب فى ذلك تجارب Wright فى الخنازير.

كذلك الجنس يؤثر على ظهور صفات تظهر بحالة سائدة فى الذكر ومتنحية فى الانثى ومن أشهر الأمثلة على ذلك صفة الصلع فى الانسان Baldness وصفة القرون فى الأغنام .

كل هذه الدراسات السابقة على السيادة التامة والغير تامة والعامة كانت تفاعلات داخل زوج واحد من الاليلات أو ما يطلق عليه allelic genes ولكن هناك حالات لوحظ فيها التداخل بين الجينات الغير اليليه وهو مايطلق عليها اسم mon - allelicgenes .

رابعاً : التفاعل بين الجينات الغير اليليه Interaction between non-allelic genes

سبق فى دراستنا لوراثة زوجين أو ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية ولقانون مندل الثانى وهو قانون التوزيع الحر للعوامل أن توصلنا إلى أن كل زوج من زوجى

العوامل مستقل تماما فى انعزاله وتوزيعه عن الزوج الآخر الخاص بصفة أخرى وحصلنا فى الجيل الثانى فى حالة دراستنا لزوجين من العوامل على النسبة ٩:٣:٣:١ ولكن بتقدم علم الوراثة وجدت حالات حدث فيها تداخل بين زوجى الجينات أى بين اليلات مختلفة تتداخل مع بعضها فى تأثيرها لاظهار صفة أو صفات معينة وبالتالى نجد أنه فى حالة زوجين من العوامل الوراثية يحدث تحوير للنسب المندلية عن النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١ المتوقعة فى حالة السيادة التامة والاختلاف فى زوجين من العوامل الوراثية .

وفى الواقع بتقدم علم الوراثة وجد أن الجين عموما لايعمل بمفرده بل على العكس فان الشكل المظهرى لأى صفة وراثية ما هو فى الواقع إلا عبارة عن تداخل بين العوامل الوراثية مع بعضها وكذلك مع البيئة المحيطة بها وسوف نتحدث عن بعض الحالات التى حدث فيها تحور النسب المندلية فى الجيل الثانى المتحصل عليها نتيجة هذا النوع من التداخل بين الجينات الغير اليليه .

١ ــ وراثة شكل العرف فى الدجاج Comb-shape in fowls

اكتشفت هذه الحالة من حالات التداخل الجينى لأول مرة بواسطة العالمان Bateson & Punnett فى أوائل القرن الحالى حيث وجد أن هناك سلالات أصيلة فى الدجاج تختلف عن بعضها فى شكل العرف . هذه السلالات هى :

١ ــ توجد سلالة أصيلة ذات عرف وردى Rose-Combed كما فى سلالة Wyandotte .

٢ ــ توجد سلالة أصيلة أخرى ذات عرف بازلاء Pea-Combed كما فى سلالة البراهما Brahma .

٣ ــ توجد سلالة أخرى أصيلة ذات عرف مفرد single-combed كما فى سلالة Leghorn .

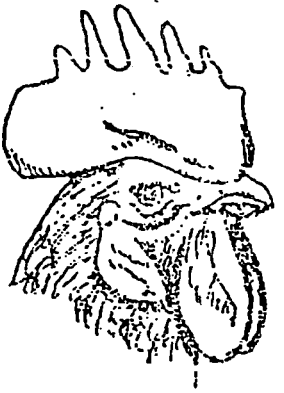
كما هو موضح فى الشكل التالى :

Pea – combed

عرف بازلائى

Rose-combed

عرف وردى



Single-combed

عرف مفرد

Walnut-combed

عرف جوزى

شكل رقم (1): أشكال العرف الأربعة فى الدجاج

وعندما قام العالمان بتجاربهما على هذه السلالات وجد أنه

(ا) عند إجراء تهجين بين ديك دو عرف بازلائى مع دجاجة ذات عرف مفرد وجدت سيادة تامة للعرف البازلائى على العرف المفرد فى أفراد الجيل الأول وفى الجيل الثانى ظهرت مجموعتا شكل مظهرى بنسبة ٣ بازلائى : ١ مفرد مما يدل على وجود زوج من العوامل الوراثية تتحكم فى هذه الصفة لهذا التهجين وسيادة العرف البازلائى على المفرد .

(ب) عند إجراء تهجين بين أفراد ذات عرف وردى وأخرى مفردة ظهرت فى F_1 صفة العرف الوردى فقط وفى الجيل الثانى ظهرت مجموعتان الأولى ذات عرف وردى والأخرى ذات عرف مفرد بنسبة ٣ : ١ مما يدل على وجود زوج واحد من العوامل يتحكم فى هذه الصفة لهذا التهجين وسيادة العرف الوردى على المفرد .

(جـ) عند إجراء تهجين بين أفراد ذات عرف بازلائى وأخرى وردية ظهرت فى الجيل الأول صفة جديدة لم توجد فى الأباء وهى صفة العرف الجوزى Walnut (وفيها يظهر العرف مشابه لنفس ثمرة الجوز وهى صفة توجد فى سلالات الـ Malay) وعند تهجين ديك ودجاجة من الـ F_1 للحصول على F_2 ظهرت أربع مجاميع شكل ظاهرى فى F_2 بنسبة :

٩ ذات عرف جوزى
٣ ذات عرف وردى
٣ ذات عرف بازلائى
١ ذات عرف مفرد .

مما يدل على وجود زوجين من العوامل الوراثية فى هذه الحالة الأخيرة وجد من نتائج التلقيحين الأولين أى ما بين البازلائى والمفرد وما بين الوردى والمفرد دل على وجود زوج واحد من العوامل لكل منهما ولكى تتمشى نتائج الثلاث تجارب معا أمكنهما وضع الرموز وتفسير هذه الحالة كالآتى .

وجدنا من نتائج التهجين (ا) أن العرف البازلائى سائد سيادة تامة على العرف المفرد فى الجيل الأول ويوجد شكلان مظهريان بنسبة ٣ بازلائى : ١ مفرد فى الجيل الثانى . من هذه النتيجة يمكن القول أن السلالة البازلائية العرف ذات تركيب وراثى PP والسلالة المفردة العرف ذات تركيب وراثى pp .

وبالمثل وجدنا من نتائج التهجين (ب) أن العرف الوردى سائد سيادة تامة على العرف المفرد فى الجيل الأول ويوجد شكلان مظهريان بنسبة ٣ وردى : ١ مفرد فى الجيل الثانى . هذه النتيجة أيضا تدل على أن العرف الوردى يختلف عن المفرد فى زوج واحد فقط من الجينات فاذا رمز للعرف الوردى بالرمز RR فبالتالى يكون التركيب الوراثى للعرف المفرد هو rr .

وبما أن السلالة المفردة العرف هى نفس السلالة المستخدمة فى التهجين فى التجربة ا وكذلك فى التجربة (ب) . إذا فلابد وأن تكون هذه السلالة ذات تركيب وراثى rr pp . هذا التركيب الوراثى الأخير للعرف المفرد قد تأيد أيضا من نتائج التهجين (حـ) حيث نجد أن الأفراد المفردة العرف تظهر بنسبة $\frac{١}{١٦}$ بالنسبة لجاميع الشكل المظهرى فى الجيل الثانى . وهذه النسبة عرفنا أنه من الممكن الحصول عليها إذا كان الأبوان يختلفان عن بعضهما فى زوجين من العوامل الوراثية وهذه أيضا تدل على أن التركيب الوراثى للشكل المظهرى الخاص بها متنحى فى زوجى العوامل الوراثية .

من هذه النقاط جميعا نجد أننا قد توصلنا إلى منتصف الطريق الذى يؤدى بنا إلى استكمال تحليل هذه النتائج جميعا ، وعليه بأخذ هذه النقاط السابقة فى الاعتبار نجد أن التركيب الوراثى الكامل للعرف البازلائى هو PP rr .

والتركيب » » » الوردى هو ppRR ،

» » » » المفـــرد هو pp rr .

فاذا ما اكملنا التحليل تبعا لكل تهجين على حدة نجد ان :-

جيل الاباء بازلائى العرف × مفرد العرف

pp rr PP rr

الجيل الأول F_1 بازلائى العرف P p rr

الجيل الثانى F_2 1 PP rr : 2 P p rr : 1 pp rr

بازلائى العرف مفرد العرف

ومن هذا التحليل نجد أن الفروض والاستنتاجات السابقة صحيحة حيث أننا تحصلنا فى الجيل الثانى على مجموعتى شكل مظهرى بنسبة ٣ بازلائى : ١ مفرد كالنتيجة المشاهدة .

(ب) كان التهجين بين سلالة وردية العرف مع أخرى مفردة العرف

جيل الاباء وردى العرف × مفرد العرف

pp rr pp RR

الجيل الأول F_1 وردى العرف pp R r

الجيل الثانى 1 pp RR : 2 pp R r : 1 pp rr

وردى العرف مفرد العرف

من هذا التحليل أيضا نجد توافق بين النتائج المتوقعة تبعا لاستنتاجاتنا السابقة مع النتائج المشاهدة من التهجين نفسه .

(حـ) كان التهجين الثالث بين سلالة وردية العرف مع سلالة أخرى بازلائية

العرف ولقد لوحظ أن الشكل المظهرى فى الجيل الأول له عرف لم يكن موجودا فى جيل الأبوين هذا الشكل المظهرى هو العرف الجوزى . وبمقارنة نتائج الجيل الثانى كذلك وجدنا أن هناك أربع أشكال مظهرية فى هذا الجيل ظهرت بنسبة

٩ عرف جوزى
٣ عرف وردى
٣ عرف بازلائى
١ عرف مفرد .

وكما علمنا من دراستنا السابقة نجد أن الحصول على النسبة ٩:٣:٣:١ فى الجيل الثانى ما هو إلا نتيجة لاختلاف الأبوين فى زوجين من العوامل الوراثية . أو بمعنى آخر نجد أن وراثة شكل العرف فى الدجاج فى تجربتنا هذه يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية وبناء عليه أيضا نجد أن أفراد الجيل الأول هنا فى هذا النهجين تكون خليطة فى هذين الزوجين ويكون لها شكل مظهرى وهو العرف الجوزى كما هو موضح فى التحليل التالى :

الآباء عرف وردى × عرف بازلائى
pp RR PP rr

الجيل الأول F_1 عرف جوزى Pp Rr

الجيل الثانى F_2

٩	عرف جوزى	P - R -
٣	عرف وردى	pp R -
٣	عرف بازلائى	P - rr
١	عرف مفرد	pp rr

من هذا أيضاً نستطيع القول بأن ظهور العرف الجوزى يتوقف على وجود زوجين من العوامل الوراثية كل منهما سائد على الأقل ويتفاعل هذين العاملين معا تفاعلا جينيا يعملان على أظهار هذا الشكل المظهرى الجديد . كذلك فان

ظهور صفة العرف المفرد يتوقف على وجود هذين العاملين معاً بصورة متنحية كذلك نجد أن العرف الوردى يتوقف على وجود العامل R بصورة سائدة والعامل P بصورة متنحية أما العرف البازلائى فيتوقف ظهوره على التفاعل مابين r ، P على التوالى .

من كل هذا أيضاً نستطيع القول بأن وراثة شكل العرف فى الدجاج لايختلف عن الوراثة المندلية العادية وإنما الاختلاف هو فى طريقة تفاعل الجينات المختلفة مع بعضها مما يؤدى بالتالى إلى ظهور صفة جديدة فى F_1 « العرف الجوزى » وكذلك ظهور صفة جديدة أخرى فى F_2 « العرف المفرد » لم يكونا موجودين فى الآباء .

التفـــوق Epistasis

من تتبع سلوك توارث شكل العرف فى الدجاج وجدنا أنها تمثل حالة من أبسط الحالات للتفاعل الجينى بين عاملين هما R ، P مستقلين فى تأثيرهما على الصفة ولكن يلزم تواجدهما معاً لظهور الأشكال المظهرية المختلفة للعرف . أما التفوق فيعرف بأنه عبارة على أن عاملا وراثيا معينا يمنع تأثير عامل وراثى آخر غير البلومورفى ويعرف العامل الذى يخفى تأثير العامل الآخر باسم العامل المتفوق Epistatic والعامل الذى يختفى تأثيره باسم العامل المتفوق عليه hypostatic .

وحالة التفوق تشبه تماما حالة السيادة ولكن السيادة تكون تداخل أو علاقة بين عاملين اليلومورفين بينما التفوق فهو بين عوامل غير اليلومورفية وعلى ذلك يؤثر التفوق فى تغير النسب المندلية فى الجيل الثانى F_2 عن النسب المندلية المعروفة فى حالة زوجين مثلا وهذا التحور فى النسب يتوقف على ما إذا كان التفوق من النوع المتنحى أو السائد أو النوعين . وسوف نتناول بالتفصيل الحالات المختلفة من التفوق فيما يلى :

١ ــ التفوق المتنحى Recessive epistasis ٩ : ٣ : ٤

تتحور النسبة المندلية فى الجيل الثانى وهى ٩ : ٣ : ٣ : ١ إلى نسبة جديدة وهى

٩ : ٣ : ٤ فى هذا النوع من التفوق الذى أطلق عليه اسم تفوق متنحى نتيجة أن المجموعتين اللتين من المفروض أن تظهرا بنسبة ٣ : ١ ظهرتا كمجموعة واحدة بنسبة ٤ ، أى حدث تفوق للحالة المتنحية والمثال التالى يوضح ذلك حيث وجد فى البصل العامل C بسبب ظهور اللون وهو سائد على العامل c الذى يجعل لون البصله بيضاء يوجد أيضاً عامل وراثى آخر R بسبب ظهور اللون الأحمر فى البصل وهو سائد على العامل r الذى يسبب ظهور اللون الأصفر .

عندما أجرى تلقيح بين سلالتين أصيلتين من البصل الأولى حمراء CC RR والأخرى بيضاء cc rr ظهرت أفراد الجيل الأول كلها حمراء وظهرت فى الجيل الثانى النسبة ٩ حمراء : ٣ صفراء : ٤ بيضاء كما هو موضح فى الشكل التالى :

		سلالة بيضاء	سلالة حمراء
الاباء		cc rr	× CC RR
الجيل الاول F_1	أحمر	Cc Rr	
الجيل الثانى F_2	9	C- R-	حمراء
	3	C - rr	صفراء .
4	3	cc R-	بيضاء
	1	cc rr	بيضاء

وتفسير هذه الحالة كالآتى :

كلا العاملان R . r الخاصان بتكوين اللون الأحمر واللون الأصفر على التوالى لايمكنهما تكوين اللون إلا فى وجود العامل الوراثى C بحالة سائدة وإذا وجد العامل cc بحالة متنحية فانه يمنع تكوين اللون حتى فى وجود العامل R أو العامل r وعلى ذلك ظهرت أفراد الجيل الأول حمراء وذلك لوجود العامل R السائد على r ووجود العامل C بحالة سائدة والذى يؤدى إلى تكوين الصبغة .

وفى الجيل الثانى ظهرت المجموعة الأولى بنسبة ٩ حمراء وهى تشبه الجيل الأول والمجموعة الثانية بنسبة ٣ وبهذه ظهرت صفراء لوجود عامل اللون r ووجود العامل C بحالة سائدة فلا يمنع لون وظهرت المجموعة الثالثة بنسبة ٤ حيث يوجد فيها العامل cc بحالة متماثلة وبذلك يخفى تأثير العامل R أو r الخاصين باللون الأحمر والأصفر على التوالى وبذلك نجد أن المجموعة التى ظهرت بنسبة $\frac{٤}{١٦}$ تكون بيضاء اللون .

لون الفراء فى القوارض

لون الفراء فى الحيوانات القارضة البرية (رمادى ـــ بنى) وبفحص الشعر بدقة نجد أن كل شعرة تحتوى على لونين متتاليين فأغلب الشعره سوداء اللون إلا حلقة صفراء فى طرفها ولون البطن افتح ويظهر أصفر اللون وقد أطلق على هذا اللون اسم اللون الاجوتى Agouti (الفيرانى تقريبا) . وهذا التلوين موجود فى أغلب الفيران والأرانب البرية وخنازير غنيا .

بجانب اللون الاجوتى توجد ألوان أخرى مثل اللون الأبيض الالبينو Albino ويظهر هذا اللون نتيجة غياب صبغة الميلانين وهذه السلالة دائما أصيلة وهى متنحية أمام صفة اللون الاجوتى وتسلك سلوك مندلى بسيط معها وتوجد صفة أخرى وهى صفة اللون الأسود وهذا ناتج عن غياب الحلقة الصفراء من طرف الشعرة الموجودة فى حالة اللون الاجوتى وهذه الصفة متنحية أيضا أمام صفة اللون الاجوتى .

إذا أجرى تلقيح بين فرد أسود أصيل وآخر البينو وجد أن أفراد الجيل الأول كانت كلها أجوتى وظهرت الأشكال المظهرية فى الجيل الثانى بنسبة اجوتى ٩ : أسود ٣ : أبيض ٤ .

فهذه النسبة تدل على وجود زوجين من العوامل الوراثية وعلى وجود حالة من حالات التفوق المسؤولة عن سلوك هذه الصفة . ولتفهم كيفية الحصول على مثل

هذه النتائج وجد أن هناك فى القوارض الجين C اللازم وجوده لتكوين اللون وهو سائد على الجين c الذى يمنع تكون اللون وهو فى حالة متماثلة . يوجد أيضاً الجين الخاص بصفة اللون الاجوتى A أى تكوين الحلقة الصفراء فى قمة الشعرة وهو سائد على الجين a المسؤول عن غيابها .

وعلى ذلك ممكن تفسير التلقيح أو التهجين السابق كالآتى :

إذا كان هناك فرد أسود فلابد من وجود العامل C لظهور صفة اللون الأسود مع وجود العامل aa الخاص بعدم تكوين الحلقة الصفراء .

لقح هذا الفأر آخر البينو فعلى ذلك يكون تركيبه الوراثى حاملا الجين c بحالة متنحية cc ولكن نظرا لظهور صفة الاجوتى ثانيا فى الجيل الأول فهذا دليل على أن هذه الأفراد الالبينو حاملة لصفة الحلقة الصفراء AA ولكنها لم تظهر فى الأفراد الالبينو لوجود العامل cc الخاص بالصفة وعندما أجرى تلقيح بين الفردين يمكن تمثيل ذلك كالآتى :

البينو أسود

الآباء CC aa X cc AA

الجيل الأول F_1 اجوتى Cc Aa

الجيل الثانى F_2 اجوتى 9 C _ A _

اسود 3 C _ aa

3 cc A _

أبيض 4 1 cc aa

وعلى ذلك فالالبينو أما أن يكون cc aa أو cc AA

ولايمكن التفريق بينهما مظهريا ولكن ذلك ممكن باجراء تلقيح مناسب .

ومن المثالين السابقين الخاصين بصفتى التلوين فى البصل وفى القوارض نجد أن الجين المتنحى من أحد زوجى الجينات تفوق على الزوج الآخر من الجينات

واخفى تأثيره مما أدى إلى تحور النسبة المندلية البسيطة إلى النسبة الخاصة بالتفوق المنتحى وهى ٩ : ٣ : ٤ .

(٢) التفوق السائد Dominant epistasis ١٢ : ٣ : ١

يوجد فى القرع الصيفى Summer Squash ثلاثة ألوان من الثمار وهى :

١ ــ ثمار بيضاء .
٢ ــ ثمار صفراء .
٣ ــ ثمار خضراء .

ووجدان صفة اللون الأبيض للثمار سائده على كل من اللونين الأصفر والأخضر كذلك وجدان اللون الأصفر سائد على اللون الأخضر .

وجد من الدراسة الوراثية أن هناك عامل وراثى W متفوق على اللونين الأصفر (YY) والأخضر (y y) وعندما يوجد بحالة سائدة أى ــ W يمنع تكوين أى لون فى الثمرة أما إذا وجد فى حالة متنحية أصيلة w w مع عامل آخر وهو Y والذى يكون بدوره بحالة سائدة فانه يؤدى إلى تكوين اللون الأصفر ولكن إذا وجد مع y الذى يكون بدوره بحالة متنحية فانه يؤدى إلى تكوين اللون الأخضر . عمل تلقيح بين نبات ذو ثمار بيضاء ذو تركيب WW yy وآخر ذو ثمار صفراء ww YY فطبعا يكون الجيل الأول أبيض الثمار وفى الجيل الثانى ظهرت النسبة ١٢ أبيض : ٣ أصفر : ١ أخضر كالآتى :

أصفر ww YY × أبيض WW yy

الجيل الأول F_1 أبيض Ww Yy

الجيل الثانى F_2

W- Y - 9	أبيض	12
W- yy 3		
ww Y - 3	أصفر	3
ww yy 1	أخضر	1

هذه الحالة التفوق فيها ناحية العامل السائد W فقط . وسبق أن ذكرنا مثالا عن حالة تفوق تجاه عامل متنحى واحد فقط لكن هناك حالات كانت فيها العلاقة بين العاملين المختلفين كاملة أو متبادلة كما فى الحالة الآتية :

(٣) التفوق المتنحى متماثل التأثير أو العوامل المكملة ٩ : ٧

Recessive duplicate epistasis, Complementary genes

فى هذه الحالة لكى تظهر الصفة لابد أن يوجد الجينان الغير اليلومورفيان معا بحالة سائدة أى لابد أن يكون التركيب A- B- حتى تظهر الصفة ووجود أحد الجينين أو العاملين أو كليهما بحالة متنحية تؤدى إلى عدم ظهور الصفة وعلى ذلك لابد أن نتوقع أن تكون النسبة المحتملة فى الجيل الثانى هى ٩ : ٧ بدلا من ٩ : ٣ : ٣ : ١ .

ومثال على ذلك كما فى بسله الزهور Lathyrus odoratus حيث توجد سلالات حمراء الأزهار وأخرى بيضاء الأزهار .

وعندما أجرى تهجين بين سلالتين كل منهما بيضاء الازهار وجد أن الجيل الأول أعطى نباتات حمراء الازهار وظهرت فى الجيل الثانى النسبة ٩ حمراء : ٧ بيضاء الازهار مما يدل على وجود زوجين من العوامل الوراثية يتحكمان فى وراثة هذه الصفة ويمكن تعليل هذه الحالة كالآتى :

يوجد زوجان من الجينات أحدهما C - c والآخر P - p لازمان لتكوين صفة اللون الأحمر ووجود أحدهما أو كلاهما بحالة متنحية يؤدى إلى ظهور اللون الأبيض وعلى ذلك فان السلالتين البيضاوين كانت احداهما تحتوى على أحد الجينين فقط بحالة سائدة والأخرى تحتوى على الجين الآخر فقط بحالة سائدة وعند تلقيحهما معا ظهر فى الجيل الأول كلا الجنين بحالة سائدة مما أعطى اللون الأحمر وحدث انعزال فى الجيل الثانى وأعطى النسبة ٩ : ٧ كالآتى .

أبيض الازهار cc PP × CC pp أبيض الازهار الآباء

Cc Pp الجيل الأول F_1 أحمر الازهار

9 C— P— أحمر الازهار الجيل الثانى F_2

3 C — pp أبيض الازهار

3 cc P— أبيض الازهار

1 cc pp أبيض الازهار

(٤) التفوق السائد المتماثل التأثير أو الجينات المتضاعفة أو المكررة Duplicate factors ١٥ : ١ و Dominant duplicate epistasis

يمكن معرفة هذه الحالة من تسميتها فهى ذات تأثير متماثل بمعنى أن وجود زوج واحد من زوجى الجينات بحالة سائدة يؤدى إلى تكوين الصفة ومعنى ذلك أن وجود زوجين معا بحالة متنحية يمنع الصفة من التكوين بمعنى أن الجين A سائد على a والجين B سائد على b ووجود أى من A أو B بحالة سائدة يؤدى إلى تكوين الصفة وعلى ذلك يتوقع الحصول على النسبة ١٥ : ١ حيث أن هناك حالة واحدة فقط فى الجيل الثانى التى لا تحتوى على أى من الجينين بحالة سائدة أى أن تركيبها الوراثى هو aabb .

والمثال التقليدى على تلك الحالة هى صفة شكل الكبسولة فى نبات كيس الراعى Shephard's - purse يجب ملاحظة أن هناك حالات يمكن أن يرمز للعاملين الوراثين بنفس الحرف ولكن نظراً لاختلاف الزوجين من العوامل يعطى رقما أسفل الحرف حتى نميز بين العامل الوراثى الأول والعامل الوراثى الثانى فمثلاً إذا كان هناك جينين A_1 , A_2 هنا نفس الحرف للعامل الوراثى وحتى يميزان عن بعضهما سمى الأول A_1 والثانى A_2 .

هناك فى كيس الراعى سلالتان تختلفان فى نوع الكبسولة فهناك سلالة ذات كبسولة مثلثة والأخرى بيضاوية الشكل .

أجرى تلقيح بين سلالة مثلثة الشكل وأخرى بيضاوية الشكل . ظهرت أفراد الجيل الأول كلها مثلثة الكبسولة وظهر فى الجيل الثانى نباتات بيضاوية الكبسولة ومثلثة الكبسولة بنسبة ١ : ١٥ مما يدل على وجود زوجين من العوامل يتحكمان فى توارث هذه الصفة كما هو موضح فى التحليل التالى :

بيضاوية الكبسولة $t_1t_1t_2t_2$ × مثلثة الكبسولة $T_1T_1T_2T_2$

مثلثة الكبسولة $T_1t_1T_2t_2$ الجيل الأول F_1

الجيل الثانى F_2

مثلثة	$T_1__T_2__$ — 9	
مثلثة	$T_1__t_2t_2$ 3	15 مثلثة الكبسولة
مثلثة	$t_1t_1T_2__$ — 3	
بيضاوية	$t_1t_1t_2t_2$ 1	1 بيضاوية الكبسولة

أى أن وجود أى من الجنين — T_1 أو — T_2 بحالة سائدة يعطى نفس الشكل المظهرى للكبسولة المثلثة الشكل ولكن وجود العاملين معا بصورة متنحية يعطى نباتات بيضاوية الكبسولة .

(٥) التفوق السائد المتنحى أو العامل المانع السائد ١٣ : ٣

Dominant and recessive epistasis

المثال على هذه الحالة هو لون الريش فى الدجاج والتى وجدها العالم Snyder وأعطى الاصطلاح التفوق السائد المتنحى .

وجد فى سلالة اللجهورن أن الريش الأبيض سائد على جميع الألوان الأخرى ووجد فى سلالات أخرى مثل الـ White Wyndott والبليموث روك White plymoth

rock أن لون الريش الأبيض يرجع إلى عامل أو عوامل مختلفة عن عامل اللون الأبيض الموجود فى اللجهورن .

عندما أجرى تلقيح بين سلالة اللجهورن البيضاء الريش وسلالة الروك البيضاء الريش أيضا وجد أن أفراد الجيل الأول ظهرت بيضاء ولكن ظهرت فى الجيل الثانى نسبة جديدة وهى النسبة ١٣ : ٣ أى ١٣ أبيض : ٣ ملون . فسرت هذه الحالة على أساس تفاعل زوجين من الجينات فيوجد العامل I وهذا عامل مانع يمنع تكوين اللون عندما يوجد بحالة سائدة ووجد أنه سائد على العامل i الذى إذا وجد بحالة أصيلة يظهر اللون فى وجود عامل التلوين C . ووجد أن العامل C سائد على العامل c الذى يؤدى إلى عدم تكوين لون إذا وجد بحالة متماثلة متنحية .

ومن الممكن توضيح ذلك كالآتى :

روك ابيض	ii cc × II CC	لجهورن ابيض
أبيض لوجود العامل c بحالة متنحية بالرغم من أن العامل المانع موجود بحالة متنحية .		أبيض لوجود العامل I بالرغم من وجود العامل C بحالة سائده الخاص بتكوين الصبغة

Ii Cc	ابيض	F_1 الجيل الأول
9 — I — C	ابيض	F_2 الجيل الثانى
3 I — cc	ابيض	١٣ ابيض : ٣ ملون
3 ii CC	ملون	
1 ii cc	ابيض	

على ذلك نجد أن كلا من الحالة السائدة I — C والحالة المتنحية ii cc اعطنا شكلا مظهريا واحدا وعلى ذلك فهو تفوق سائد متنحى .

(٦) التفوق المتماثل التأثير غير الكامل ٩ . ٦ : ١

Incomplete duplicate epistasis

وفى هذه الحالة وجود أي من زوجى الجينات بحالة سائدة والآخر بحالة متنحية يعطى شكلا مظهريا واحدا فتتعدل النسبة فى الجيل الثانى من ٩:٣:٢:١ إلى ٩:٦:١ .

وذلك نتيجة أن الحالتين اللتين من المفروض أن تظهر كل منهما بنسبة ٣ يعطيان معاً شكلا مظهريا واحدا .

والمثال على ذلك فى سلالة من الخنازير وجد أن اللون الأحمر سائد على اللون الرملى (الأصفر الباهت) Sandy ويرجع ذلك إلى وجود زوج واحد من الجينات .

وعندما أجرى تلقيح بين حيوانين رماليين من مناطق مختلفة وجد أن الجيل الأول كان أحمر اللون ووجد فى الجيل الثانى ثلاثة مجاميع شكل مظهرى وظهرت صفة جديدة وهى بيضاء اللون بنسبة ٩ : ٦ : ١ مما دعى إلى الاعتقاد بوجود تداخل بين زوجين من الجينات .

ووجد أن هناك العاملين R سائد على العامل r والعامل S سائد على s يتحكمان فى توارث هذه الصفة .

ويتكون اللون الأحمر فى وجود العاملين S,R بحالة سائدة ويتكون اللون الأبيض إذا وجد كلا العاملان بحالة متنحية ويتكون اللون الرملى إذا وجد أحد العاملان بحالة سائدة والآخر بحالة متنحية ويمكن تمثيل ذلك كالآتى :

الآباء رملى RR ss X rr SS رملى

F_1 الجيل الأول R_S_ أحمر

F_2 الجيل الثانى ٩ R_S_ أحمر

:

٣ R __ ss

٦ رملى

٣ rr S-

:

١ أبيض rr ss

وهذا نوع متماثل التأثير فى الحالة الغير كاملة من التفوق لأحد الزوجين دون الزوج الآخر .

ومن المفيد هنا أن نلخص جميع التحورات التى تحدث فى نسب الأشكال المظهرية ٩ : ٣ : ٣ : ١ الخاصة بانعزال زوجين من العوامل الوراثية فى F_2 نتيجة للتداخل الجينى كما يلى :

نوع التفوق	النسبة المحررة	الأشكال المظهرية ونسبتها المتوقعة
		AB ٩ : Ab ٣ : aB ٣ : ab ١
١ ـ التفوق المتنحى	٩ : ٣ : ٤	٩ : ٣ : ٤
٢ ـ التفوق السائد	١٢ : ٣ : ١	١٢ : ٣ : ١
٣ ـ التفوق المتنحى متماثل التأثير	٩ : ٧	٩ : ٧
٤ ـ التفوق السائد المتماثل التأثير	١٥ : ١	١٥ : ١
٥ ـ التفوق السائد والمتنحى	١٣ : ٣	١٣ : ٣
٦ ـ التفوق المتماثل غير كامل التأثير	٩ : ٦ : ١	٩ : ٦ : ١