التأثيرات المتعددة للجين

يصعب – فى بعض الأحيان – معرفة إن كان الجين متعدد التأثير (أى إنه ذات pleiotropic effect)، أم أنه يرتبط بقوة بجينات أخرى. وبينما لا يكون لذلك أية أهمية – عمليًا – مادام المربى يحصل على الصفات المرغوب فيها، إلا أن الأمر يكون مختلفًا فى حالة ظهور صفات غير مرغوب فيها مع الصفة المرغوب فيها على الدوام؛ فينبغى فى هذه الحالة الاستغناء عن الجين إن كان ذا تأثير متعدد، أو محاولة كسر الارتباط غير المرغوب فيه إن وجد مثل هذه الارتباط (Allard ١٩٦٤).

ومن أبرز الأمثلة على التأثيرات المتعددة للجين تلك التى تحدثها الطفرات المتنحية التى تنشأ فى الخوخ وتحوله إلى النكتارين ذات الثمار الملساء؛ فمثلاً .. ظهرت فى عام ١٩٨٨ طفرة نكتارين فى صنف الخوخ TropicBeauty فى بستان التربية بجامعة فلوريدا. وقد أظهرت تلك الطفرة – وهى بسيطة ومتنحية ويؤدى وجودها بحالة أصيلة إلى إنتاج ثمار ملساء – أظهرت قدرًا أكبر من احتياجات البرودة وفترة أقصر لاكتمال تكوين الثمار. وفى عام ١٩٨٩ ظهرت طفرة أخرى فى أحد فروع سلالة الخوخ M3-1 فى نفس البستان، وبدا أنها أقرب فى صفاتها إلى الصفات المميزة للنكتارين. وقد قورنت هاتين الطفرتين بصنفى الخوخ الأصليين، وتبين أن لكل منهما تأثيرات متعددة أخرى حيث كانت ثمارها أصغر حجمًا، وأكثر استدارة، وأكثر عقدًا، وكان لونها أشدّ احمرارًا، كما ظهرت بها تغيرات فى محتواها من السكريات والأحماض العضوية مقارنة بأصليهما من الخوخ. كذلك أظهرت إحدى طفرتى النكتارين تأخّرًا فى الإزهار، وميلاً إلى التلون الأحمر للأوراق قبل سقوطها فى الخريف (Wen وآخرون ١٩٩٥).

الانعزالات الوراثية

إن الانعزالات الوراثية Genetic Recombinations هى المصدر الرئيسى للاختلافات الوراثية التى يستعملها المربى فى برامج التربية لأجل تحسين النباتات، كما أنها ترتبط ارتباطًا وثيقًا بطريقة التلقيح السائدة فى المحصول؛ ولذا .. فإن فهم الأساس الوراثى للعشائر النباتية وكيفية تداولها فى برامج التربية يتطلب إلمامًا تامًّا بكل ما يتعلق بالانعزالات الوراثية.

لا يحدث أى انعزال وراثى فى أفراد الجيل الأول F_1 generation مادامت الآباء المستخدمة فى التهجين أصيلة وراثيًا فى الصفات التى يراد دراستها، ويؤدى التلقيح الذاتى الطبيعى أو الصناعى إلى إنتاج نباتات الجيل الثانى، وهى التى يبدأ فيها ظهور الانعزالات الوراثية.

تحدث الانعزالات الوراثية فى الجينات غير المرتبطة تبعًا لقانونى مندل، وهما:

١ – قانون الانعزال Law of Segregation:

ينعزل عاملا أى زوج من الجينات الآليلية عن بعضها عند تكوين الجاميطات دون أن يحدث بهما أى تغيير.

٢ – قانون التوزيع الحر Law of Independent Assortment:

تستقل أزواج الجينات المختلفة فى إنعزالها، وتتوزع توزيعًا حرًا على الجاميطات.

وراثة الصفات البسيطة

تخضع وراثة الصفات البسيطة لأى من التفاعلات الآليلية التالية:

١ – السيادة dominance:

من المعروف أن أحد الآليلات قد يسود على آليل آخر فى الموقع الجينى الواحد. وإذا وجدت عدة آليلات فى ذات الموقع، فإنها قد تتدرج فى شدة السيادة، كما يلاحظ – على سبيل المثال – فى آليلات عدم التوافق S alles فى الصليبيات. كما قد تكون السيادة جزئية partial dominance.

٢ – عدم السيادة lack of dominance:

نجد فى حالة عدم السيادة أن الفرد الخليط فى تركيبه الوراثى Aa يكون وسطًا فى صفاته بين التركيبيين الوراثيين الأصيلين: AA، و aa.

٣ – السيادة الفائقة overdominance:

نجد فى حالة السيادة الفائقة أن الفرد الخليط يتفوق فى صفاته – بالنقص أو بالزيادة – على الفردين الأصيلين الأقل أو الأكثر إظهارًا للصفة، على التوالى.

٤ – السيادة المشتركة codominance:

نجد فى حالة السيادة المشتركة أن الفرد الخليط Aa يُظهر كلا الصفتين اللتان تظهران فى التركيبيين الوراثيين الأصيلين، كما فى بعض حالات عدم التوافق الاسبوروفيتى.

وتكون نسب الانعزالات المندلية القياسية فى التلقيحات المختلفة – فى حالة السيادة التامة – كما يلى:

العشيرة	النسبة
الجيل الثانى لفرد خلط فى جين واحد **monohybrid**	١:٣
التلقيح الاختبارى بين جيل أول خليط فى جين واحد والأب المتنحى **tetecross**	١:١
الجيل الثانى لفرد خليط فى عاملين وراثيين **dihybrid**	١:٣:٣:٩
التلقيح الاختبارى بين جيل أول خليط فى عاملين وراثيين والأب المتنحى **dihybrid testross**	١:١:١:١
الجيل الثانى لفرد خليط فى ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية **trihybrid**	١:٣:٣:٣:٩:٩:٩:٢٧

هذا .. ويتأثر الانعزال فى الجيل الثانى بالعوامل التالية:

١ – عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها الآبوان.

٢ – عدد آليلات كل جين ومستوى التضاعف.

٣ – شدة الارتباط ودرجة العبور.

كذلك تتأثر الانعزالات الوراثية بعد الجيل الثانى بمدى شدة التربية الداخلية.

تأثير عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها الأبوان فى الانعزالات بالجيل الثانى

يتوقف عدد التراكيب الوراثية المنعزلة فى الجيل الثانى على عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها الأبوان، وهى نفسها عدد المواقع الجينية التى تكون خليطة فى الجبل الأول. ويبين جدول (٤–٥) عدد أنواع الجاميطات التى تنتجها نباتات الجيل الأول، وعدد الأشكال المظهرية، والتراكيب الوراثية، ومجموع نسب التراكيب الوراثية

المتوقعة في الجيل الثاني في حالتي: السيادة التامة والسيادة غير التامة، بفرض اختلاف الأبوين في عدد قدره (ن) من العوامل الوراثية. ويمكن استنباط هذه القوانين بسهولة. بحساب أعداد ونسب التراكيب الوراثية والأشكال المظهرية عند اختلاف الآباء في زوج أو زوجين أو ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية (جدول ٤-٦). ويتضح من الجداول أن أعداد التراكيب الوراثية المنعزلة المتوقعة في الجيل الثاني تزيد زيادة كبيرة، بارتفاع عدد العوامل الوراثية التي يختلف فيها الأبوان (ن)؛ فنجد أنها تكون ٣ في حالة ن = ١، و ٩ في حالة ن = ٢، و ٢٧ في حالة ن = ٣، و ٨١ في حالة ن = ٤، و ٥٩٠٤٩ في حالة ن = ١٠، و ١٠٤٦٠٣٥٣٢٠٣ في حالة ن = ٢١.

جدول (٤-٥): عدد أنواع الجاميطات التي تنتجها نباتات الجيل الأول، وعدد الأشكال المظهرية، والتراكيب الوراثية، ومجموع نسب التراكيب الوراثية المتوقعة في الجيل الثاني في حالتي السيادة التامة والسيادة غير التامة، بفرض اختلاف الأبوين في عدد قدرة (ن) من العوامل الوراثية.

البيان المطلوب	في حالة السيادة التامة	في حالة غياب السيادة والتفوق
عدد أنواع الجاميطات التي تنتجها نباتات الجيل الأول	$٢^{ن}$	$٢^{ن}$
عدد الأشكال المظهرية المتوقعة في الجيل الثاني	$٢^{ن}$	$٣^{ن}$
عدد التراكيب الوراثية الأصيلة المتوقعة في الجيل الثاني	$٢^{ن}$	$٢^{ن}$
العدد الكلي للتراكيب الوراثية المتوقعة في الجيل الثاني	$٣^{ن}$	$٣^{ن}$
مجموع نسب التراكيب الوراثية المتوقعة في الجيل الثاني	$٤^{ن}$	$٤^{ن}$

ويمكن الحصول على نسبة أي تركيب وراثي بسهولة في الجيل الثاني من المعادلة التالية:

$$\text{نسبة التركيب الوراثي المرغوب فيه} = \frac{٢^{س}}{٤^{ن}}$$

حيث تمثل "س" عدد العوامل الوراثية الخليطة في التركيب الوراثي المرغوب فيه و "ن" عدد العوامل الوراثية التي يختلف فيها الأبوان.

أما نسبة الأفراد التي تكون ذات شكل مظهري معين .. فإنها تساوي $\frac{٢^{ص}}{٤^{ن}}$

حيث تمثل "ص" عدد الصفات المظهرية السائدة فى الفرد المطلوب سواء أكان أصيلاً، أم خليطاً فى تركيبه الوراثى عند كل من هذه الصفات، وتمثل "ن" عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها الأبون.

جدول (٤-٦): عدد أنواع الجاميطات والتراكيب الوراثية التى ينتجها الجيل الأول والجيل الثانى - على التوالى - عند تباين أعداد الجينات التى يختلف فيها الأبوان (مع افتراض عدم وجود ارتباط بين الجينات).

عدد الجينات التى يختلف فيها الأبوان	عدد أنواع الجاميطات التى ينتجها الجيل الأول	عدد التراكيب الوراثية فى الجيل الثانى	عدد الأفراد الكلى فى الجيل الثانى
١	٢	٣	٤
٢	٤	٩	١٦
٣	٨	٢٧	٦٤
٤	١٦	٨١	٢٦٥
١٠	١٠٢٤	٥٩٠٤٩	١٠٤٨٥٧٦
٢١	٢٠٩٧١٥٢	١٠٤٦٠٣٥٣٢٠٣	٤٣٩٨٠٤٦٥١١١٠٤
ن	$٢^{ن}$	$٣^{ن}$	$٤^{ن}$

تأثير عدد آليلات كل جين ومستوى التضاعف فى الانعزالات بالجيل الثانى

كان الافتراض - فى المناقشة السابقة - أن النبات ثنائى المجموعة الكروموسومية. وبذا فإن الفرد الواحد لا يمكن أن يحتوى على أكثر من آليلين لكل جين، ولو تعددت آليلات الجين. ولكن الأمر يختلف فى النباتات المتضاعفة، حيث يمكن أن يزيد عدد الآليلات عند كل موقع جينى، ويتوقف ذلك على درجة التضاعف، وعدد الآليلات المتوفرة من كل جين، ويتبع ذلك .. حدوث زيادة كبيرة فى عدد التراكيب الوراثية الممكنة فى الجيل الثانى.

ومع زيادة عدد الآليلات عند كل موقع جينى، يزداد عدد التراكيب الوراثية المحتمل ظهورها فى الجيل الثانى بدرجة أكبر. ففى حالة وجود عامل وراثى واحد له آليلين يكون لدينا فى الجيل الثانى تركيبيين وراثيين أصيلين، وتركيب وراثى واحد

خليط، لكن إذا ما وجد عدد k من الآليلات عند كل موقع جينى، فإنه يمكن أن يتكون لدينا عدد k من التراكيب الوراثية الأصيلة، وعدد: k(k-1)/2 من التراكيب الوراثية الخليطة، وعدد: k(k+1)/2 من إجمالى التراكيب الوراثية (جدول ٤-٧). هذا .. ويكون تأثير الآليلات المتعددة على عدد التراكيب الوراثية التى يحتمل ظهورها أكثر وضوحًا فى حالات التلقيحات المركبة التى يدخل فيها عديد من السلالات التى قد تختلف فيما تحمله من آليلات.

جدول (٤-٧): عدد التراكيب الوراثية المحتمل ظهورها فى الجيل الثانى عند جود آليلات متعددة للجين (بافتراض غياب الارتباط).

عدد المواقع الخليطة	عدد الآليلات فى كل موقع جينى	عدد التراكيب الوراثية المحتمل ظهورها فى الجيل الثانى
١	٢	٣
٢	٢	$٣^{٢}$
٣	٢	$٣^{٣}$
١	٣	٦
١	٤	١٠
١	١٠	٥٥
١	k	$[k(k+1)/2]^{1}$
٢	k	$[k(k+1)/2]^{2}$
٣	k	$[k(k+1)/2]^{3}$
n	k	$[k(k+1)/2]^{n}$

تأثير الارتباط بين الجينات فى الانعزالات بالجيل الثانى

يؤثر الارتباط بين الجينات – المحمولة على نفس الكروموسوم، والتى تتواجد قريبة من بعضها البعض – على الانعزالات الوراثية التى تظهر فى الجيل الثانى؛ حيث يؤدى إلى انعزالها معًا فى النسل؛ مما يعنى زيادة نسبة التراكيب الوراثية المماثلة للأبوين (التراكيب الأبوية) على حساب التراكيب الوراثية الجديدة (التراكيب العبورية)، وذلك لأن كل كروموسوم ينتقل كوحدة كاملة أثناء الانقسام الاختزالى. ويتوقف مقدار التأثير على درجة الارتباط بين الجينات، وعلى كيفية حمل الجينات المرتبطة معًا

على كروموسومات الجيل الأول، أتوجد السائدة معًا على كروموسوم، والمتنحية معًا على الكروموسوم الآخر (النظام الازدواجي AB/ab: coupling)، أم تتوزع الآليلات السائدة والمتنحية على الكروموسومين بالتبادل (النظام التنافري Ab/aB: repulsion)، وهو ما يتوقف – بطبيعة الحال – على التركيب الوراثي للآباء. ويؤثر الارتباط في قيمة العبور التي تكون دائمًا أقل من ٠.٥ (وهي قيمة العبور في حالة الانعزال الحر).

وتحسب نسبة التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة AA BB أو المتنحية aa bb في الجيل الثاني بالمعادلتين التاليتين:

- نسبة التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة أو المتنحية في حالة النظام الازدواجي:

$$= {}^{١}/_{٤} (١-ع)^{٢}$$

- نسبة التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة أو المتنحية في حالة النظام التنافري:

$$= {}^{١}/_{٤} ع^{٢}$$

حيث تمثل "ع" قيمة العبور بين الجينين.

ويتضح – لدى تطبيق المعادلة – أن نسبة التراكيب الوراثية الأصيلة لا تختلف بين حالتي التماثل والتنافر، عندما يكون الانعزال حرا (أي عندما تكون قيمة ع = ٠.٥)، بينما تزيد نسبة التراكيب الأصيلة بزيادة قيمة العبور في حالة النظام الازدواجي، وتقل في حالة النظام التنافري كما في جدول (٤–٨). والعبرة من ذلك .. أن الارتباط بين جينين أو أكثر يمكن أن يكون مفيدًا إذا وجدت الآليلات المرغوب فيها للجينات المرتبطة في النظام الازدواجي، بينما يكون الارتباط معوقًا لعمل المربي إذا وجدت الآليلات المرغوب فيها للجينات المرتبطة في النظام التنافري.

أهمية الارتباط للمربي

عمليًا .. يؤدي الارتباط إلى زيادة فرصة ظهور التراكيب الوراثية الأبوية في الجيل الثاني، بينما يقلل من فرصة ظهور انعزالات جديدة. ويتوقف ذلك على شدة الارتباط التي تزيد بانخفاض قيمة (ع).

وقد يكون الارتباط مرغوبًا فيه أو غير مرغوب فيه، ففي النباتات غير المستأنسة، والمحاصيل حديثة العهد بالزراعة .. يقلل الارتباط من احتمالات تحسين المحصول

لأنه يقلل من فرصة ظهور تراكيب وراثية جديدة، قد يستفاد بها فى تحسين المحصول. أما فى النباتات المزروعة – منذ أمد بعيد – فإن الارتباط يكون مرغوبًا فيه، لأنه يحافظ على ثبات التراكيب الوراثية فيها .. ويكون الهدف النهائى لأى برنامج للتربية هو جمع الصفات المرغوب فيها معًا، أى تشجيع الارتباطات بين الجينات المرغوب فيها، وهو ما يتم بصورة تدريجية.

جدول (٤–٨): تأثير الارتباط فى النظامين الازدواجى **coupling** والتنافرى **repulsion** على معدل ظهور التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة **AB/AB**، أو الأصيلة المتنحية **ab/ab** فى الجيل الثانى عند اختلاف قيمة العبور (ع).

قيمة العبور (ع)[أ]	نسبة ظهور التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة، أو الأصيلة المتنحية فى الجيل الثانى فى حالة	
	النظام الازدواجى (AB/ab)	النظام التنافرى (aB/Ab)
٠,٥ (انعزال حر)	٦,٢٥	٦,٢٥
٠,٤	٩,٠٠	٤,٠٠
٠,٣	١٢,٢٥	٢,٢٥
٠,٢٥	١٤,٠٦	١,٥٦
٠,٢٠	١٦,٠٠	١,٠٠
٠,١٠	٢٠,٢٥	٠,٢٥
٠,٠٥	٢٢,٥٦	٠,٠٦٢٥
٠,٠٢	٢٤,٠١	٠,٠١
٠,٠١	٢٤,٥٠	٠,٠٠٢٥
ع	١٠٠ × [١/٤ (١–ع)٢]	١٠٠ × (١/٤ ع٢)

أ– تمثل ع نسبة الجاميطات العبورية التى ينتجها الجيل الأول الخليط فى زوجين من العوامل الوراثية (AB/ab أو Ab/aB). وتتحدد تلك النسبة – عادة – بالتلقيح الاختبارى testcross (F_1 × ab/ab). وتكون نسبة الطرز الانعزالية فى التلقيح الاختبارى هى ع. وفى النظام الازدواجى تكون الطرز الانعزالية هى Ab، و aB، بينما فى حالة النظام التنافرى تكون الطرز الانعزالية هى AB، و ab.

وعندما يكون الارتباط شديدًا (عندما تقل نسبة العبور عن ١٪)، فإن الانتخاب لإحدى الصفتين المرتبطتين يكفى للانتخاب للصفة الأخرى المرتبطة معها. فمثلاً .. نجد فى الشعير ارتباطًا قويًا بين صفتى المقاومة لكل من صدأ الساق والتفحم السائب. ونظرًا

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