

المحاضرة السادسة

تفاعل المورثات (الفعل الجيني) Gene Interaction

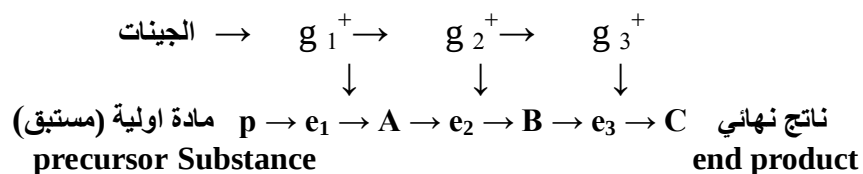
مقدمة :

تعرفنا من خلال دراستنا للوراثة المنديلية على السلوك الوراثي لزوج واحد أو زوجين من الجينات فالجين له استقلالته في الانعزال خلال الانقسام الاختزالي وله القابلية في التعبير عن نفسه من خلال النمط الظاهري الخاص بأشكاله المتعددة (الأليلات) فقد تكون له صفة السيادة (A أو B) أو التتحي (a أو b) ومن دراستنا للسلوك الوراثي لزوجين من الجينات لاحظنا استقلالية كل جين في انعزاله عن الجين الآخر وفي إعطاء النمط الظاهري الخاص لكل منهما، ونتيجة لتضريب الهجينين (Aa Bb × Aa Bb) نحصل على النسبة الخاصة للأنماط الظاهرية الخاصة بهذا التزاوج والمتمثلة بـ 1 : 3 : 3 : 9 .

وفيما يلي سنتعرف على التداخلات التي يمكن حدوثها بين فعل زوجين من الجينات، وقبل أن نأتي على ذكر الأمثلة المختلفة وأنواع التداخلات الجينية بين زوجين من الجينات يستحسن أن نوضح باختصار كيفية حصول مثل هذه الظاهرة.

من فرضيات مندل التي بنى عليها قانون التوزيع الحر ان كل عامل وراثي ينتقل من جيل لآخر كوحدة مستقلة، في الحقيقة ليس هناك مثل هذه الاستقلالية التامة في تحديد الصفات المظهرية، أي ليس هناك جين معين يكون وحده مسؤولاً عن ظهور صفة معينة، والطرز المظهري لا يمكن تفسيره دائماً بموجب الوراثة المنديلية، فالطرز المظهري للكائن الحي عبارة عن محصلة نواتج سلوك عدة جينات في ظروف بيئية معينة؛ إذاً يتولد النمط الظاهري نتيجة تعبير النواتج الجينية عن نفسها في محيط معين (Environment) ويشمل المحيط هنا كل العوامل الخارجية External Environment (خارج الخلية) مثل الحرارة و الضوء والرطوبة والتغذية وغيرها من العوامل المحيطة بالكائن الحي، وهناك عوامل بيئية داخلية Internal environment (داخل الخلية) مثل الوظائف الفسلجية للجسم والهرمونات والإنزيمات. إضافة لذلك فهناك تداخلات بين فعل زوجين من الجينات أو أكثر لتخليق أو تكوين مادة نهائية معينة End product والجينات تحدد تركيب البروتينات ونوعيتها بموجب فعل الإنزيمات وهي بروتينات أيضاً لذلك يجب أن تتوفر كافة

الجينات اللازمة لا تمام سلسلة تخليق أو بناء حيوي معين Biosynthetic pathway إن التفاعلات البايوكيميائية التي تحصل في الخلية تشكل ما يسمى بالأيض الوسطى Intermediary Metabolism. وتحدث هذه التفاعلات البايوكيميائية على أساس التغيير التدريجي Stepwise Conversion من مادة إلى مادة أخرى أي تتم هذه التفاعلات في خطوات متتالية، وفي كل خطوة يتم تحويل مادة معينة إلى مادة أخرى وكل خطوة تتحقق من التي قبلها بواسطة إنزيم معين. وإن مجموع الخطوات التي تحول المادة الأولية (Precursor Substance) إلى ناتج نهائي (صحيح) End Product تشكل مسار البناء الحيوي (سلسلة تخليق أو بناء حيوي) Biosynthetic Pathway وإن مثل هذا المسار يحتاج إلى النواتج الجينية الإنزيمية والتي تعود لجينات متعددة حيث إن كل ناتج أبيض (Metabolite) (مثل A و B و C) يتكون بواسطة العامل المساعد للإنزيمات (Ex) والداخلية في المسار والتي تعين بواسطة عدد من الجينات البرية المختلفة (Gx). والمخطط التوضيحي التالي يمثل هذه السلسلة، وهو توضيح للتفاعل بين عدة أزواج من الجينات:



من المخطط المذكور أعلاه نلاحظ ان كل مادة من المواد الوسيطة A, B, C تنتج من عمل الانزيمات e_1, e_2, e_3 وهذه الانزيمات تتحدد بواسطة جينات طبيعية مثل g_1^+, g_2^+, g_3^+ أي مورثات برية الطراز wild type genes .

تداخل الفعل الجيني (تفاعل المورثات) Gene Interaction هو تفاعل أو اشتراك زوجين أو أكثر من الجينات غير الأليلية لإظهار صفة مظهرية معينة. ويستخدم المصطلح تداخل الفعل الجيني ليشير الى عدد من العمليات الوراثية المختلفة ومنها الحالة التي يعتمد فيها جينات على بعضها لإظهار صفة معينة حيث ان احدهما يكمل الآخر او يستخدم في وصف عمل الجينات في تحويل شكل او شدة صفة ما، كما يشمل أيضاً تأثير العوامل المانعة والمثبطة. وهناك امثلة كثيرة على تداخل فعل زوجين من الجينات وتداخل فعل اكثر من زوجين من الجينات، كما يتضمن تأثير الجينات المميطة والتأثير المتعدد للجينات.

ان التفاعل الجيني (التفاعل الوراثي) genetic interaction يحدث عندما يقرر جينان أو أكثر الأنزيمات الداخلة في مسار البناء الحيوي لمادة معينة. فمثلاً، في حالة تكوين بروتين معين يتحكم في مسار بنائه ثلاثة أزواج من الجينات، فإن وجود أحد هذه الأزواج بصورة متنحية سيؤدي إلى توقف عملية البناء. ويسمى مثل هذا الجين جيناً متفوقاً epistatic gene ، ويعرف بأنه : "جين يمنع ظهور أثر جين آخر غير مقابل له يسمى جيناً غير متفوقاً.

فإذا كانت المادة C تعتبر مادة أساسية وضرورية لإنتاج نمط ظاهري طبيعي وعادي (Normal phenotype) وكانت الجينات g_1^+ و g_2^+ و g_3^+ هي جينات غير طبيعية جينات طافرة (أي الأليلات الطافرة المتنحية) فإنها تكون غير قادرة على إنتاج الانزيمات السليمة اللازمة للتفاعل الكيماوي الصحيح بل تنتج إنزيمات (معيبة، ناقصة Defective)، وعليه فإن الشكل المظهري الغير طبيعي أو الغير عادي أي الطافر (النمط الظاهري الطافر) سوف ينتج من التركيب الوراثي النقي المتنحي الأصيل المتماثل الزيجة (Recessive Homozygous Genotype) لأي موقع من المواقع الجينية الثلاثة أعلاه.

فإذا كان الجين المتماثل g_3 هو الجين الطافر، فإن الناتج الجيني e_3 سوف يكون معيباً ولا يؤدي إلى تحول المادة B إلى المادة C أي أن عملية تحويل المادة B إلى المادة C ستتوقف لذا سوف تتراكم المادة B وتتجمع تجمعاً تراكمياً، وبكميات زائدة عن الحاجة داخل الخلية. وإذا كان الجين المتماثل الطافر هو g_2 فإن المادة A سوف تتراكم بكميات زائدة داخل الخلايا. ونتيجة لذلك يقال ان الطفرات Mutants تؤدي إلى إعاقة أيضية (Metabolic block) عبارة عن أعاقة أو سد في طريق التمثيل الحيوي، أي إن هذه المورثات الطافرة تنتج موانع ايضية.

فإذا كان الكائن الحامل للطفرة g_2 تركيبه الوراثي g_2g_2 فإنه يستطيع اظهار الشكل المظهري الطبيعي أي يعطي نمطاً ظاهرياً طبيعياً إذا أعطى أحد المادتين B أو C، أما الكائن الحامل للطفرة g_3 تركيبه الوراثي g_3g_3 فإنه يحتاج المادة C فقط لكي يعطي نمطاً ظاهرياً طبيعياً، وإذا كان التركيب الوراثي للفرد $g_3g_3^+$ أي تركيب هجين (خليط) فإن عملية التمثيل الكيماوي سوف تتم وفق تسلسلها الطبيعي وينتج طراز او شكل مظهري طبيعي.

ومن هذا نستطيع القول إن الجين البري (الطبيعي) g_3^+ يعتمد على الجين البري (الطبيعي) g_2^+ لكي يتمكن من اظهار تأثيره على إنتاج الشكل المظهري (النمط أو الطراز الظاهري) الطبيعي، وفي حالة النمط الوراثي g_2g_2 أي جين طافر متنحي متماثل الزيجة للأليل المتنحي g_2 فإن عملية التخليق وطريق البناء الحيوي سوف تتوقف وتنتهي بعد إنتاج المادة A فقط ، لذلك فليس للجين g_3 ولا الأليل g_3 أي تأثير على النمط الظاهري أعلاه، أي أن النمط أو التركيب الوراثي g_2g_2 سوف يخفي تعبير الشكل المظهري (النمط الظاهري) للأليل في الموقع g_3 ، الذي يمكن ان ينتج من تأثير الأليلات الموجودة في الموقع g_3 سواء كانت سائدة g_3^+ او متنحية g_3 ، ويطلق على هذه الحالة من التفاعل الجيني بالتفوق Epistasis.

يسمى العامل أو الجين المثبط أو المخفي لعمل جين آخر في موقع آخر أو الجين الذي يمنع جيناً آخر في موقع اخر غير اليلى من اظهار تأثيره **بالجين المتفوق Epistatic gene** إذاً يمكننا

القول ان المورثة او الموقع الذي يكبت او يحجب فعل مورثة او موقع اخر انه متفوق **Epistatic**، أما الجين الآخر أو الموقع المثبط (بفتح الباء) الذي لم يستطع من اظهار تأثيره فيسمى **بالجين المكبوت أو المتفوق عليه Hypostatic gene**.

ومن الجدير ذكره هنا ان ظاهرة السيادة **dominance** والتي أشرنا إليها سابقاً هي عبارة عن حالة تفوق داخل الموقع الجيني الواحد (تفوق ضمنى **intra-locus epestate**)، وبتعبير اخر هي حالة تفوق تحصل بين الأليلين في الموقع الجيني الواحد وهذا النوع من التفاعل الجيني يسمى **Intra-allelic interaction**، وفيه يمنع او يخفي الاليل السائد تأثير الاليل المتنحي عند وجودهما معا في الفرد الخليط، إذاً هي عبارة عن كبح جيني أليلي ضمنى **Intra-allelic gene suppression** أو إخفاء تأثير أليل عندما يعبر الأليل الآخر عن نمطه الظاهري في نفس الموقع الجيني. فالسيادة التامة هي منع جين معين ظهور أثر جين مقابل له في الموقع نفسه على الكروموسوم المماثل. وبمعنى آخر، فإن السيادة هي تفاعل الجينات المتقابلة الواقعة في الموقع الكروموسومي نفسه، والمتحكم بالصفة نفسها مع بعضها بعضاً.

أما ظاهرة **التفوق Epistasis** فهي كبت أو اخفاء **Suppress** تأثير تعبير جين عندما يعبر جين آخر في موقع جيني آخر عن نفسه (تفوق بيني **Inter-allelic epistasis**) فهي عبارة عن كبح جيني بيني **Inter-allelic gene suppression**، ويعرف هذا النوع من التفوق الجيني **inter allelic interaction**.

- التفوق الجيني هو عملية منع ظهور أثر جين بجين متفوق غير مقابل له، وقد يكون الجين المتفوق سائداً، وفي هذه الحالة يكفي جين سائد واحد لمنع ظهور أثر جين آخر غير مقابل له.
- التفوق الجيني هو تفاعل جينات غير متقابلة تقع في مواقع مختلفة من الكروموسوم نفسه أو كروموسوم آخر.

تعبير وتداخل فعل الجينات **The expression & interaction of genes**

بعد ادراك قوانين التوارث لمندل لوحظ ان الصفات اما ان تسلك في توارثها قوانين مندل عندئذ يطلق عليها صفات مندلية **Mendelian characters** او تشذ عن تلك القواعد فتسمى صفات لا مندلية **Non-Mendelian characters** مما يدل ان استعمال قانوني مندل للوراثة سوف لن يكون عاماً في التطبيق في توارث الصفات لجميع الكائنات الحية. وحالياً يمكن تفسير معظم الاستثناءات الظاهرة، اذا فرضنا ان كثير من الصفات تتأثر بزوجين او اكثر من الجينات التي تتداخل تأثيراتها المظهرية، على الرغم من بقاء القوانين الاساسية لمندل تطبق على كيفية انعزال جيناتها، غير ان النسب المظهرية لتلك الصفات تتحور بطرق مختلفة نتيجة للتفاعل بين الجينات وذلك تبعاً لنوع التداخل (هنا تشذ النسب المظهرية لقانون مندل الثاني وهي (1:3:3:9) والتي تعبر عن السيادة التامة والتي تظهر في الجيل الثاني **F2** من الهجونة الثنائية والنتيجة من دراسة زوجين من الصفات، أي أن هذه النسبة سوف تتحور الى نسب اخرى، أي تتغير هذه النسبة لتعطي تراكيب مظهرية جديدة تحت تأثير التفاعلات الوراثة (نتيجة ظاهرة التداخل بين فعل الجينات **gene interaction**).

تفاعل المورثات **genetic interaction**:

توضحت مع بداية القرن العشرين ظاهرة تفاعل المورثات؛ التي أظهرت عمل عدة مورثات لإظهار صفة من صفات الكائن الحي ولوحظ خلال التفاعل المذكور تحورات عن النسب المندلية وذلك لأن التفاعل يتم بين مورثات غير قرينة **Non - allelic** (A مع B) تمييزاً له عن تأثير السيادة، والتي تعتبر تفاعلاً بين مورثات قرينة **Allelic** (R مع r و Y مع y).

ومن نماذج تفاعل المورثات وصيغ الانفصال بالطابع الظاهري في الجيل الثاني **F2**:

1- التفاعل المتم للمورثات: (7:9 // 1:6:9 // 4:3:9 // 1:3:3:9)

2- التفوق:

أ- السائد: (3:13 // 1:3:12)

ب- المتنحي: (4:3:9).

3- الوراثة الكمية (تعدد المورثات):

أ- الأثر التراكمي للمورثات (1:4:6:4:1)

ب- الأثر غير التراكمي للمورثات (1:15)

1- التفاعل المتمم للمورثات complementary genes:

هو تهجين بين كائنين يعطي في الجيل الأول F_1 صفة غير موجودة عند الأبوين وفي الجيل الثاني F_2 تكون النسب { 1:3:3:9 // 4:3:9 // 1:6:9 // 7:9 } . وتجتمع دائماً في أفراد الجيل الأول F_1 و 9 أفراد من الجيل الثاني F_2 المورثتان السائدتان (مثلاً $B + A$) لتعطيا (صفة 1) في حين يؤدي عمل كل مورثة سائدة لوحدها ($A-bb$ و $aa-B$) لإعطاء الصفات الأبوية الدالة في التهجين (صفة 2 أو صفة 3) وأما اجتماع المورثات المتنحية ($aa\ bb$) فيعطي صفة أحد الأبوين (صفة 2 أو صفة 3) أو صفة جديدة (صفة 4). وتجدر الإشارة أننا سنحصل على النتائج السابقة نفسها، عندما نهجن بين الأفراد النقية السائدة والمتنحية (أي $AABB \times aabb$)، لكن أفراد F_1 تكون من صفتي أحد الأبوين لاجتماع المورثات السائدة في الجيل الأول $AaBb$ والمتشابهة ظاهرياً مع الأب $AABB$ ، أي نحصل على إحدى النسب السابقة من التهجين ($AaBb \times AaBb$) أو ($aabb \times AABB$)، لكن يعطي النموذج الأول في F_1 صفة غير موجودة عند الأبوين، ويعطي النموذج الثاني في F_1 صفة موجودة عند أحد الأبوين، إذ يكون في كلتا الحالتين الطابع الوراثي $AaBb$.

أ- النسبة (1:3:3:9) تفاعل متمم للمورثات :

أبسط صور التداخل لفعل الجينات تظهر عندما يؤثر زوجان من الجينات على نفس الصفة، ومن أشهر الامثلة على التفاعل بين الجينات وراثية صفة شكل العرف $Comb$ في الدجاج، في هذه الحالة لا تتحول النسبة غير أننا نلاحظ تغيير في مظهر أفراد الجيل الأول مقارنة بمظهر شكل العرف في الآباء بمعنى آخر يؤدي التداخل بين فعل الجينات إلى ظهور أشكال مظهرية جديدة في النسل الناتج لم تكن موجودة في الآباء. من دراسة شكل العرف الناتج من تهجين سلالات مختلفة من الدجاج في أوائل القرن العشرين اكتشفت أول حالة من حالات التفاعل بين الجينات (تفاعل المورثات genetic interaction) كالاتي:

1- سلالات الواندوت Wyandotte لها عرف يسمى بالعرف الوردي $rose\ comb$.

2- سلالات البراهما Brahma ولها عرف بازلائي $Pea\ comb$.

3- سلالات الليجهورون Leghorn ولها عرف مفرد $single\ comb$

4- سلالات أخرى ذات عرف جوزي Combed – Walnut

بإجراء التلقيحات بين السلالات وباستعمال الرموز: R للعرف الوردي؛ P للعرف البازلاني أولاً: وفي تهجين بين طيور

مفردة العرف $\times$ وردية العرف $\xleftarrow{F_1}$ كله وردي $\xleftarrow{F_2}$ 3 وردي : 1 مفرد
هذه النتيجة تدل على ان صفة شكل العرف الوردي سائدة سيادة تامة على صفة العرف المفرد، ويتحكم بها زوج واحد من الاليلات أي موقع جيني واحد، ويحدث عادة الانعزال في الجيل الثاني ليعطي 3 وردي : 1 مفرد

P_1 Single $\times$ Rose
rr $\times$ RR

F_1 100% Rr وردي

$F_1 \times F_1$ Rr $\times$ Rr

1rr : 2Rr : 1RR

Single 1 : Rose 3

3 وردي : 1 مفرد

ثانياً: وفي تهجين بين طيور

مفردة العرف × باز لائيه العرف $\xrightarrow{F_1}$ كله باز لائي العرف $\xleftarrow{F_2}$ 3 باز لائي: 1 مفرد
هذه النتيجة تدل على ان صفة العرف البازلاني وصفة العرف المفرد عبارة عن زوج من الصفات المتضادة وان صفة العرف البازلاني سائدة سيادة تامة على صفة العرف المفرد وان هناك زوج واحد من الاليلات أي موقع جيني واحد يتحكم في وراثة هاتين الصفتين، كذلك ظهرت نتيجة الجيل الثاني 1:3.

مفرد العرف باز لائي العرف
P₁ Pea comb × Single comb
PP × pp
F₁ باز لائي Pp
F₁ × F₁ Pp × Pp
1pp: 2Pp:1PP
3 باز لائي : 1 مفرد

ثالثاً: وردي × باز لائي $\xrightarrow{F_1}$ كله جوزي $\xleftarrow{F_2}$ (9 جوزي : 3 وردي : 3 باز لائي: 1 مفرد)
وحسب قانون مندل الثاني فان ظهور هذه النسبة يدل على وجود زوجين من العوامل الوراثية وليس زوجاً واحداً أي ان الالباء في هذا التلقيح وهم ورديو الاعراف وبازلانيو الاعراف لابد انهم يختلفون عن بعضهم بزوجين من الجينات وان افراد الجيل الاول F₁ ذوي الاعراف الجوزية لابد ان يكونوا خليطين لزوجين من العوامل الوراثية Dihybrid.

عند اجراء تضريب دواجن ذات عرف باز لائي مع دواجن ذات عرف وردي يكون الناتج عرف جوزي الشكل Walnut comb

(Wyandottes (rose comb) × (Brahmas (pea comb)
دجاج باز لائي العرف دجاج وردي العرف

P₁ RR pp × rr PP
↓
G₁ (Rp) (rP)
↓
F₁ RrPp walnut comb %100
دجاج جوزي العرف
P₂ = F₁ × F₁ Rr Pp × Rr Pp تلقح ذاتي
↓
G₂ RP, Rp, rP, rp × RP, Rp, rP, rp
F₂ 9/16 R- P- , 3/16 R- pp , 3/16 rr P- , 1/16 rr pp
Walnut comb rose comb pea comb single comb
جوزي العرف باز لائي العرف وردي العرف مفرد العرف

ان عدد افراد F₂ يدل على أن صفة شكل العرف يتحكم فيها شفعان من المورثات غير القرينة، وتنطبق نتيجة التهجين مع التعريف العام للتفاعل المتمم للمورثات، ففي الجيل الأول كانت الصفة جديدة، وفي F₂ توزعت الأفراد على أربعة طوابع ظاهرية (9 عرف جوزي : 3 عرف باز لائي : 3 عرف وردي : 1 عرف مفرد)

لقد اظهر تلقيح الوردي مع البازلاني طراز جديد من العرف يعرف بالجوزي وهذا يتوقف على وجود تفاعل interaction للجينين السائدين PR حيث ان الجينين المسؤولين يظهران تغيراً مهماً في نفس العضو من الكائن. إذاً إن اجتماع الجينين P , R أدى الى ظهور صفة جديدة غير موجودة اصلاً في الآباء (العرف الجوزي Walnut comb) وفي حالة غيابهما ووجود اليلاتهما المتنحية فقد أدى الى ظهور صفة أخرى أيضاً غير موجودة في الآباء (العرف المفرد single comb) وبقيت النسبة 9 : 3 : 3 : 1 .

ويتضح من هذا المثال بان هناك فروق اساسية تميز هذه الحالة عن حالة الهجونة الثنائية المندلية السابقة (ملساء صفراء × مجعدة خضراء ← ملساء صفراء ← (9 ملساء صفراء: 3 ملساء خضراء: 3 مجعدة صفراء: 1 مجعدة خضراء) بالآتي:

- 1- لايشبه افراد الجيل الاول F_1 أي من الابوين.
- 2- ظهور صفة جديدة في الجيل الأول F_1 بدلاً من ظهور صفتين سائنتين في الوراثة المندلية.
- 3- يتحقق الانفصال بصفة واحدة في جميع أفراد نسل الجيل الثاني F_2 وليس بصفتين كما هو الحال في الوراثة المندلية.
- 4- ظهور صفة جديدة ثانية في الجيل الثاني F_2 غير موجودة في الآباء الاصلية.
- 5- الصفة تتحدد بشفعين من المورثات وفي الوراثة المندلية كل صفة تتحدد بشفع واحد (الملساء RR الصفراء YY).

بناءً على ماسبق تكون الاستنتاجات كمايلي:

- 1- الأفراد الذين ظهوروا في F_2 بنسبة $1/16$ يجب ان يكونوا متماثلي العوامل الوراثة لذا يكون التركيب الوراثي للأفراد المفردة العرف في الجيل الثاني هو rpp
- 2- الأفراد الذين ظهوروا في F_2 بنسبة $9/16$ يجب ان يحملوا الصفتين السائنتين لذا فتركيبهم الوراثي لابد ان يحتوي على أليل واحد سائد على الأقل من كل زوج من زوجي الأليلات، فالأفراد الجوزيو الأعراف في F_2 يكون تركيبهم الوراثي (R- P-).
- 3- الأفراد ذوو الأعراف الوردية الذين ظهوروا بنسبة $3/16$ في F_2 لابد انهم يحتون على زوج متنحي من الأليلات، وزوج آخر سائد من الأليلات، وحيث أن صفة العرف الوردي سائدة على صفة العرف المفرد سيادة تامة فلا بد أن يكون التركيب الوراثي لهؤلاء الأفراد (R- pp).

- 4- الأفراد ذوو الأعراف البازلانية الذين كانت نسبتهم بين أفراد F_2 $3/16$ لابد انهم يحتون على زوج متنحي من الأليلات، وزوج آخر سائد من الأليلات، وبما ان صفة العرف البازلاني سائدة سيادة تامة على صفة العرف المفرد فلا بد ان يكون تركيبهم الوراثي (rr P-).

*إن ظهور صفة العرف المفرد يتوقف على فعل زوجين مختلفين من الجينات كل زوج منهما له علاقة بصفة شكل العرف، لذا فصفة العرف المفرد لا تظهر الا اذا كانت الجينات المسؤولة عن صفة العرف الوردي وتلك المسؤولة عن صفة العرف البازلاني موجودة بصورة متنحية ونقية معاً، وإذا كان هناك أليل واحد على الأقل من الجينات المسؤولة عن صفة العرف الوردي في حالة سائدة (R-) و الأليلات المسؤولة عن العرف البازلاني بصورة متنحية فيكون العرف الناتج عرفاً وردياً. بينما وجود أليل واحد على الأقل من الجينات المسؤولة عن صفة العرف البازلاني في حالة سائدة (P-) مع الأليلات المسؤولة عن صفة العرف الوردي بصورة متنحية ينتج أفراد بعرف بازلاني. وفي حالة وجود أليل واحد من الأليلات المسؤولة عن العرف الوردي على الأقل في حالة سائدة (R-) مع أليل واحد على الأقل من الجينات المسؤولة عن العرف البازلاني في حالة سائدة (P-) فيكون الناتج عرفاً جوزياً.

ونلاحظ النسبة السابقة نفسها عند التهجين بين طيور الببغاء Molepsittacus undulates السماوية والصفراوية، إذ تكون أفراد F_1 خضراء اللون، وفي F_2 كان الانفصال بنسبة (9 أخضر: 3 سماوي: 3 أصفر: 1 أبيض)

الخلاصة: إن الفعل الجيني يعني العمليات الوراثية المشتركة بين الجينات مثل:
 1- اعتماد جينين على بعضهما لإظهار صفة معينة أي هناك تداخل تكميلي بين الجينين.
 2- التداخل في عمل جينين أو أكثر لتحويل شكل معين مثل شكل العرف في الدجاج كما في المثال السابق.

ب- النسبة (9 : 3 : 4) تفاعل متمم للمورثات + التفوق المتنحي (الارتداد) Recessive Epistasis :

عندما الأليلات المتنحية في موقع واحد تخفي تعبير الأليلات على حد سواء (السائدة والمتنحية) في موقع آخر، هذا يعرف بالتفوق المتنحي. كما ان هذا النوع من التداخل الجيني أيضا معروف بالتفوق التكميلي.

1- وهناك مثال جيد على هذا التداخل الجيني: لون الحبوب في الذرة الصفراء. اللون الأرجواني يتطور بوجود اثنين من الجينات السائدة (R و P)، اللون الأحمر في وجود الجين السائد R، والأبيض في حالة متنحية متماثل (pprr).

التضريب بين الأرجواني (PPRR) والأبيض (pprr) للون الحبوب لسلاسل من الذرة الصفراء (maize) تنتج نباتات ذات اللون الأرجواني في F₁. التضريب بين نباتات الجيل الأول F₁ تنتج ذرية ذات حبوب أرجواني وأحمر وأبيض في F₂ بنسبة 9 : 3 : 4.

Parents		Purple Grains PPRR		x	White Grains pprr	
		↓			PpRr Purple Grains	
F ₁		PR	Pr	pR	pr	
F ₂	PR	PPRR [P]	PPRr [P]	PpRr [P]	PpRr [P]	
	Pr	PPRr [P]	PPrr [W]	PpRr [P]	Pprr [W]	
	pR	PpRR [P]	PpRr [P]	ppRR [R]	ppRr [R]	
	pr	PpRr [P]	Pprr [W]	ppRr [R]	pprr [W]	

P = Purple, R = Red, and W = White grains

Fig. 8.2. Recessive epistasis for grain colour in maize. The normal dihybrid segregation ratio of 9 : 3 : 3 : 1 is modified to 9 : 3 : 4 in F₂.

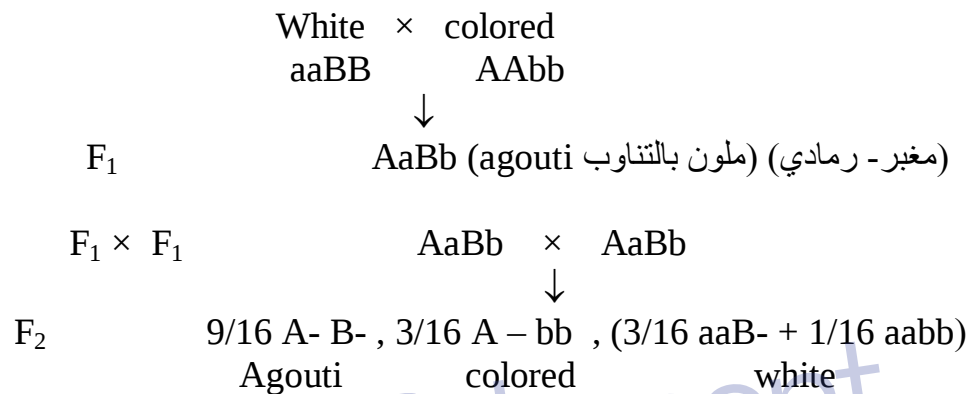
Ratio = 9 purple : 3 Red : 4 White

يوجد في الذرة عدد من الاصناف للبعض منها بذور غير ملونة (بيضاء) والبعض الآخر قرمزي Purple بسبب وجود صبغة الانثوسيانين Anthocyanin ولكي يظهر اللون القرمزي يلزم وجود اليلات سائدة لعدة جينات معينة وليس لجين واحد بينما البيضاء لا تحتوي هذه الجينات ويعزى تكون لون الانثوسيانين القرمزي الى تداخل فعل الجينات السائدة لعدة جينات وعملها مكمل Complementary أي ان كل اليل يحكم خطوة اساسية في تكوين الصبغة وغياب أي منها يسبب اختلافا في كل الجهاز المسؤول عن تكوين الانثوسيانين في النبات ويشل عمله.

****** هناك حالات معينة يمنع فيها النمط الوراثي المتنحي المتمائل الزيجة Homozygous تعبير او نفاذ الاليلات الاخرى في الموقع الاخر، ولذلك يطلق عليه بالتفوق المتنحي، ولا تستطيع الاليلات الاخرى ان تعبر عن نفسها الا عندما يكون الاليل الاول من النوع السائد.

مثال: يمنع النمط الوراثي المتنحي المتمائل الزيجة (aa) التعبير المظهري للاليلات في الموقع B. لذلك نقول ان الموقع A يظهر تفوقاً متنحياً على الموقع B. تستطيع الاليلات في الموقع B التعبير عن نفسها عندما يكون الاليل السائد حاضراً في الموقع A. لهذا السبب نجد ان كل من النمطين الوراثيين aa bb و aa B- سوف تنتج نمطاً مظهرياً متشابهاً إضافة الى الأنماط الظاهرية الخاصة لكل من A- B- و A- bb لذلك نحصل على نسبة الأنماط الظاهرية 9 : 3 : 3 : 1 بدلاً من النسبة 9 : 3 : 3 : 1.

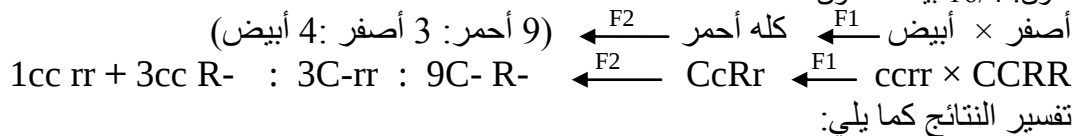
مثال2: لون الفئران mice coat color



يمنع النمط الوراثي المتنحي المتمائل الزيجة (aa) التعبير المظهري للاليلات في الموقع B حيث ان الاليل a تفوق على الاليل B وأدى الى ظهور صفة اللون الأبيض كما هو الحال في الطراز الوراثي aabb بحيث انه لا يستطيع B التعبير عن نفسه الا بوجود A لإعطاء اللون الأرجواني . تحورت النسبة بدلا من 9 : 3 : 3 : 1 الى 9 : 3 : 4 :

مثال3: تظهر النسبة السابقة أيضاً في نبات البصل Allum cepa :

أثناء التهجين بين بصل ذي قشرة بيضاء وآخر ذي قشرة صفراء ينتج في الجيل الاول بصل أحمر القشرة ويكون الانفصال في الجيل الثاني وفق النسب التالية 16/9 حمراء اللون: 16/3 صفراء اللون: 16/4 بيضاء اللون



تفسير النتائج كما يلي:

الجين C يسبب الصبغة ، وأليله المتنحي c لايسبب الصبغة، والجين R يحدد لون الصبغة الحمراء وأليله المتنحي r يحدد اللون الاصفر،ولذلك التراكيب الوراثية للسلالة الحمراء هي CCRR وللسلالة البيضاء هي ccrr، التركيب الوراثي للجيل الاول هو CcRr ،اما افراد الجيل الثاني فتكون:

- 9 حمراء - C-R -
- 3 صفراء - C-rr
- 3 بيضاء - cc R-
- 1 ابيض - ccrr

والنتيجة نحصل على ثلاثة أشكال مظهرية 9 أحمر و 3 أصفر و 4 أبيض ومن هنا نلاحظ ان كل من الجينين R,r لا يستطيعان تكوين اللون الا في حالة وجود الجين C الخاص بتكوين الصبغة، اما في حالة وجود الجين المتنحي c فيصبح تأثير الجين المكون للون منعداً كما في التراكيب الوراثية ccR- و ccrr

مثال 4 : وراثة لون الفئران :

إن الأسس البايوكيميائية لوراثة الأنماط الظاهرية للون الفئران لا زالت غير معروفة ولكن يظهر إن هناك طريقاً ما للتخليق الحيوي يؤدي الى الألوان الملاحظة في الفئران . ويسيطر على وراثة لون الفئران زوجين من الجينات التي تنعزل عن بعضها بصورة حرة وهما (c) و (a) .
 إن الفئران المتمثلة الزيجة للجين المتنحي (c) لا تستطيع صنع الصبغة في أي مكان من جسم الفأر ولذلك تملك شعراً أمهقاً (Albino) في حين إن الفئران المتمثلة الزيجة للجين (a) تنتج شعراً أسوداً، وعند تزواج فأر اسود اللون مع فأر أمهق اللون يكون ناتج الجيل الأول عبارة عن فئران رمادية اللون والمعروفة بالأجوتية (Agouti) ويمثل التزاوج :

$$\begin{array}{rcccl}
 P_1 & AA \ cc & \times & aa \ CC & \text{(مهلكة) (سوداء)} \\
 G_1 & A & c & \downarrow & a \ C \\
 F_1 & Aa & Cc & & \text{(فئران أجوتية)} \\
 F_1 \times F_1 & AaCc & \times & AaCc & \\
 & \downarrow & & & \\
 F_2 & 9/16 \ A- \ C- & , & 3/16 \ A- \ cc & , \ (3/16 \ aaC- + 1/16 \ aacc) \\
 & 9 \text{ أجوتية} & & 3 \text{ سوداء} & 4 \text{ مهلكة}
 \end{array}$$

تحورت النسبة بدلا من 9 : 3 : 3 : 1 الى 9 : 3 : 4

أن الشعرة الأجوتية تكون سوداء اللون مع حزمة (Band) صفراء قرب قمة الشعرة (Tip) ، وعند تزاوج فئران الجيل الأول مع بعضها فإن الأنماط الظاهرية في الجيل الثاني (F₂) تكون 9 أجوتية و 3 سوداء و 4 مهلكة وأفضل تفسير لهذه النتائج الافتراض القائل بأن الموقع (c) يمثل الجين التركيبي (Structural gene) للـ (Tyrosine oxidase) وهو الإنزيم الذي يعمل مبكراً في مسار البناء الحيوي للميلانين وبالنسبة للجين (a) فنفتراض اشتراكه بوضع صبغة الميلانين في الشعرة، فعند تواجد الجين (a) لوحده فإن صبغة الميلانين سوف تنتشر في كل الشعرة، وعند تواجد الأليل البري لهذا الجين فإنه سوف ينظم انتشار الصبغة (الأصباغ) منتجاً التصبغ (التلوين) الخاص بالشعرة الأجوتية.

في وراثة لون الجسم في الفئران، هناك سلالات أخرى بيضاء لكن اللون في الطبيعة يكون رمادي و الفئران التي يكون فيها الشعر اسود فإنها تحوي حلقة صفراء في الاعلى تضيفي اللون الرمادي، وهي حالة أخرى من تداخل وتفاعل الجينات لإظهار الصفات الوراثية. تظهر مثل هذه الحالة عند دراسة اللون في القوارض كالفئران وغيرها. اللون الطبيعي لهذه الحيوانات هو اللون البري الرمادي Agawti ويلاحظ ان الفئتين الاخيرتين اتحدتا في المظهر وكونتا فئة واحدة هي الالبينو Albino

مثال 5 : تظهر النسبة السابقة أيضاً عند وراثة لون الارانب :

الآباء: أرانب سماوية اللون $aaBB \times AAbb$ أرانب بيضاء اللون

$$\begin{array}{rcccl}
 & & \downarrow & & \\
 F_1 & AaBb & & \text{أرانب سوداء اللون} &
 \end{array}$$

$$\begin{array}{rcccl}
 & \text{أرانب سوداء اللون} & & \text{أرانب سوداء اللون} & \\
 F_1 \times F_1 & AaBb & \times & AaBb & \\
 & \downarrow & & &
 \end{array}$$

$$F_2 \quad 9/16 \ A- \ B- \ , \ 3/16 \ A- \ bb \ , \ (3/16 \ 3aaB- + 1/16 \ aabb)$$

4/16 بيضاء اللون : 3/16 سماوية اللون : 9/16 سوداء اللون

وقد تبين أن المورثة A- تتركب أنزيم الـ Tyrosinase الذي ينظم تركيب الميلانين، والمورثة aa تؤدي إلى غياب الميلانين بسبب انتاجها الانزيم السابق بحالة غير فعالة، أما المورثة B-

فتعطي اللون الاسود، والمورثة bb تعطي اللون السماوي، والمورثة aa متفوقة على المورثة B- والمورثة bb لذا يظهر اللون الأبيض.

ج- النسبة (9: 6 : 1) تفاعل متمم للمورثات + التفوق المتماثل التأثير غير الكامل كما يطلق عليها جينات مكررة ذات تأثير تجمعي او تسمى أيضاً الجينات المتضاعفة (المتماثلة)

Duplicate Genes with Cumulative Effect

تتحور النسبة الكلاسيكية للأنماط المظهرية (9 : 3 : 3 : 1) في F₂ وتصبح 9 : 6 : 1 وتتم بصورتين:

(أ) - إذا كان أياً من الموقعين A (في النمط الوراثي A-bb) أو B (في الحالة - aa B) وفي حالتها السائدة يعطيان نفس النمط الظاهري.

مثال : اشكال الثمار في نبات القرع الصيفي :

يتعين شكل ثمرة القرع الصيفي بواسطة زوجين من الجينات وتتقرر صفة (الشكل الكروي) السائدة على الشكل المتطاوول بواسطة أليل عائد لأي من الجينين A أو B ، وعندما تتواجد أليلات الشكل الكروي لكلا الجينين معاً نحصل على نمط ظاهري جديد لشكل الثمرة وهو القرصي (Disc Shape) لذلك فإن التضريب التالي AA bb × aa BB يعطي ثماراً قرصية الشكل في الجيل البنوي الثاني: 9/16 قرصية و 6/16 كروية و 1/16 متطاولة.

إذا كان الجينين السائدين A, B ينتجان نفس النمط المظهري (كروية) في حين تراكم تأثير كل من الجينين السائدين يعطي نمط جيني مغاير (قرصية) اما عندما لا يوجد أي جين سائد فنحصل على نمط مغاير (متطاولة)

كروية الثمار AABB × aabb متطاولة الثمار
↓
AaBb 100% قرصية الثمار

AaBb × AaBb
↓
9/16 A-B- , 6/16 (3/16 A-bb + 3/16 aaB-) , 1/16 aabb
9 قرصية الثمار 6 كروية 1 بيضوي،طويلة

نبات قرع كروي الثمار aaBB × AAbb نبات آخر من القرع كروي الثمار

F₁: AaBb نبات قرع قرصي الثمار

F₁ × F₁ AaBb × AaBb

9/16 A-B- , 6/16 (3/16 A-bb + 3/16 aaB-) , 1/16 aabb
9/16 قرصية الثمار 6/16 كروية الثمار 1/16 بيضوية (متطاولة الثمار)

(ب)- إذا كان وجود A و B معاً في النمط الوراثي (A- B-) يعطي تأثيراً تراكمياً للمواد الجينية الناتجة .

المثال في الخنازير :

رملّي × رملّي F₁ ← كله احمر F₂ ← RrSs ← F₂ ← R- S- ← F₂ ← rrss : (rrS- + R-ss)
1 أبيض 6 رملّي: 9 احمر: 6 رملّي: 1 أبيض

عندما تتحول النسبة الى 9:6:1 فإن التراكيب - aaB , A-bb تضيف وحدة حجم واحدة للطراز او الصيغة aabb. أما - A-B تضيف 2 وحدة للتأثير التجمعي للأليلين B+A وذلك يكون الحجم أكبر .

تسمى النسبة (9:6:1) أيضاً بالعوامل المضافة (فعل الجين المتعدد).

في هذه الحالة هناك جينان يسيطران على الصفة تنتج نفس الشكل الظاهري عندما تكون وحدها أي مع حالته المتنحية للجين الآخر. ولكن عندما يكون كل من الجينيين موجودين معاً، تأثيرهما على الشكل الظاهري يزداد كما لو كان تأثير الجينيين تراكمية أو إضافية. وتجدر الإشارة إلى أنه في هذه الحالة كل من الجينيين تظهران سيادة تامة.

مثال: في الشعير اثنين من الجينات ذات السيادة التامة (A و B) تؤثر على طول السفا (awns)، سفا امتداد لجينات القنابة A و B وحده (على سبيل المثال Aabb و aaBB يعطي ارتفاع للسفا متوسط الطول، وتأثير A هو نفسه الذي لـ B . ولكن عندما يكون كلا الجينيين (A و B) متواجدين معا ينتجان سفا طويلة إشارة إلى تأثير الجينيين (A و B) في طول السفا هما يضيفان معاً، الأفراد المتنحية النقية لكل من هذه الجينات هي أقل طول سفا.

P. AABB × aabb
 سفا طويل سفا قصير

F₁ AaBb
 سفا طويل

♂ ♀	AB	Ab	aB	a b
	AB	Ab	aB	a b
AB	AABB سفا طويل	AA Bb سفا طويل	AaBB سفا طويل	AaBb سفا طويل
Ab	AABb سفا طويل	AAbb سفا متوسط الطول	AaBb سفا طويل	Aabb سفا متوسط الطول
aB	AaBB سفا طويل	AaBb سفا طويل	aaBB سفا متوسط الطول	Aa Bb سفا متوسط الطول
ab	AaBb سفا طويل	Aabb سفا متوسط الطول	aaBb سفا متوسط الطول	Aabb سفا قصير

1سفا قصير: 6 سفا متوسط الطول: 9 سفا طويل

د- النسبة (9 : 7) تفاعل متمم للمورثات + التفوق المتنحي متماثل التأثير :

وتسمى أيضاً الجينات المزدوجة المتنحية Duplicate Recessive Genes

كما يطلق عليها (العوامل أو الجينات المكملة)

وهي عندما يعطي كل من التركيبين الوراثيين المتنحيين aa و bb للموقعين الجينيين أنماطاً ظاهرية متشابهة فإن النسبة في F₂ تصبح 9 : 7 حيث أن الأنماط الظاهرية للأنماط الوراثية aaB- و A-bb و aabb تنتج نمطاً ظاهرياً واحداً متشابه، وعندما يتواجد الأليلان السائدان معاً A- B- سوف يكمل أحدهما الآخر ويعطيان نمطاً مظهرياً مختلفاً.

مثال: وراثة لون الأزهار في *Lathyrus odoratus* (نبات البسلة او ما يسمى بالبزاليا الحلوة أو نبات الجلبان العطري):

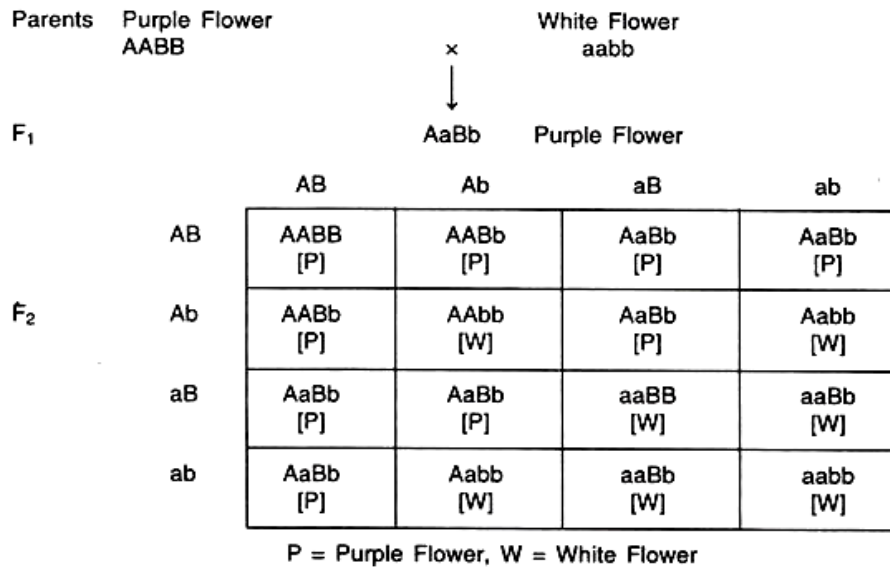


Fig. 8.5. Duplicate recessive epistasis for flower colour in sweet pea. The normal dihybrid segregation ratio 9 : 3 : 3 : 1 is changed to 9 : 7 in F_2 .

Complementary genes in sweet peas 7:9 الجينات المكملة في نبات بازلاء الزهور

وهي جينات تشترك معا وتكمل فعل بعضها البعض لإظهار صفة معينة عند تلقيح سلالتين بيضاء التويج لنباتات بازلاء الزهور. السلالتان متشابهتان في مظهرهما ومختلفتان في تركيبهما الوراثي وظهور اللون البنفسجي يتوقف على اجتماع جينين مختلفين في التركيب الوراثي للفرد وان غياب اللون الابيض نشأ نتيجة غياب احدهما او كلاهما ولكن عند اجتماعهما يظهر اللون البنفسجي (القرمزي) حيث يكمل كل منهما عمل الآخر.

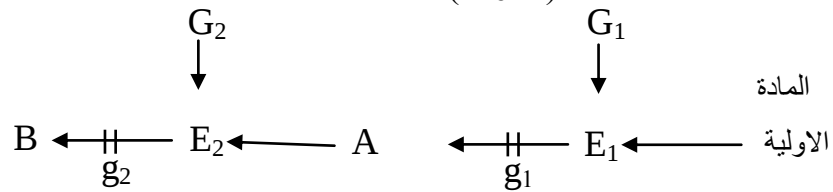
يتقرر لون أزهار هذا النبات بجينين وهما A و B حيث يشتركان معاً في إنتاج الأنثوسيانين (Anthocyanin) والنواتج الجينية لهذين الجينيين مكملة لبعضهما وهذا يعني إن اللون الأرجواني (القرمزي) للأزهار سوف ينتج عند وجود النواتج الجينية لكل من A و B معا وعند غياب أحدهما أو كلاهما (عند تواجد الآليات المتتحية لأي منهما أو لكليهما) ينتج اللون الأبيض، وعند تضرير نباتين بيض الأزهار ($AA\ bb \times aa\ BB$) فإن أزهار الجيل الأول F_1 تكون أرجواني اللون ($Aa\ Bb$) وفي ذرية الجيل الثاني F_2 تتوزع الأزهار على اللونين الأرجواني والأبيض بنسبة 9 : 7 .

$$\begin{array}{ccccccc}
 & & & & F_1 & & \\
 & & & & \swarrow & & \\
 & & & & \text{قرمزي} & \xleftarrow{F_2} & 9 \text{ قرمزي} : 7 \text{ ابيض} \\
 & & & & \nwarrow & & \\
 & & & & Aa Bb & \xleftarrow{F_2} & 9A-B- : (3A-bb + 3aaB- + 1aabb)
 \end{array}$$

بازلاء ذات ازهار بيضاء $\times$ بازلاء ذات ازهار بيضاء
 $aaBB \times AAbb$
 $\downarrow$
 F_1 $AaBb$ أرجوانية purple
 $F_1 \times F_1$ $AaBb \times AaBb$
 $\downarrow$
 F_2 9 A-B- (3 A-bb + 3 aaB- + 1 aabb)
 9purple 7 white

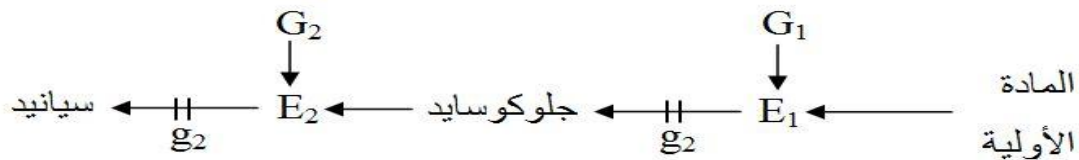
ان جمع اليدين متشابهين متنحيين aa او bb يؤدي الى عدم ظهور اللون الارجواني وتتحور النسبة من 9:3:3:1 الى 9:7 حيث ان شرط ظهور اللون الارجواني هو وجود اليدين مختلفين وتسمى الجينات المكملة complementary genes وقد فسر هذا التفاعل الجيني على اساس كيميائي يفرض ان الجين قد ينتج صبغات غير ملونة ولكنها اساسية لتكوين اللون وهذه تتحول الى اللون القرمزي بواسطة الانزيم الذي ينتجه الجين P حديثاً تبين مختبرياً بأن مستخلص الأزهار الأبوية من نباتين بيضاء لكل من CC pp و cc PP يكون عديم اللون ولكن ينتج اللون القرمزي Purple إذا ما خلط هذين المستخلصين .

إذاً إن النسبة الكلاسيكية للأنماط الظاهرية (9 : 3 : 3 : 1) الحاصلة في النسل الناتج لتزاوج ثنائي الهجين (AaBb × AaBb) لا تظهر بهذه الصورة وتصبح محورة عند حصول ظاهرة التداخل بين فعل الجينين (A و B) .



مثال: التداخل الجيني في البرسيم الأبيض white clover :

يلاحظ التداخل الجيني في البرسيم الأبيض بصورة جلية، فبعض سلالات هذا النبات تكون ذات محتوى عالي للسيانيد وأخرى تحتوي على كميات قليلة من هذه المادة، إن النسل الناتج من تضريب سلالتين ذات محتوى قليل للسيانيد يكون ذا محتوى عالي للسيانيد في الأوراق، والنسل الناتج من F_1 يعطي النسبة التالية: 9 عالية السيانيد : 7 قليلة السيانيد وينتج السيانيد من المادة الأولية الجلوكوسايد مولد السيانيد Cyanogenic glucoside وذلك بواسطة تفاعل إنزيمي وتمتلك إحدى سلالات البرسيم الأبيض هذا الإنزيم Linamarase ولكن لا تحتوي على المادة الأولية، وأما السلالة الأخرى فتنتج المادة الأولية ولكن لا تستطيع أن تحوله إلى سيانيد . ويبين المخطط التالي طريق البناء الحيوي للسيانيد :



لقد تبين من خلال التحليل الوراثي أن السيانيد يتشكل من مادة Glucoside Linamarine تحت تأثير أنزيم Linamarase . فالطابع الوراثي L-hh يركب المادة (أي أن المورثة L هي التي تشكلها)، أما الطابع الوراثي ll-H فيركب الإنزيم المذكور (أي أن المورثة H هي التي تشكلها)، وبالتالي فاجتماع المورثتين L-H يؤدي إلى الحصول على نباتات غنية بالسيانيد، وبالتالي جميع الطوابع الوراثية الأخرى تكون فقيرة بالسيانيد.

صنف فقير بالسيانيد صنف فقير بالسيانيد

P: llHH × LLhh

↓

F₁: LlHh نباتات غنية بالسيانيد

F₁ × F₁: LlHh × LlHh

↓

$$\begin{array}{l} F_1: \text{ 7/16 فقيرة بالسيانيد} \qquad \qquad \qquad \text{9/16 غنية بالسيانيد} \\ (llhh \text{ 1/16} + llH- \text{ 3/16} + L-hh \text{ 3/16}) \qquad \qquad \qquad L-H \end{array}$$

****** وتلاحظ نتائج الانفصال نفسها عند التهجين بين سلالتين من دودة الحرير شرانقها بيضاء اللون، إذ تكون شرانق الجيل الأول F_1 صفراء اللون (صفة غير موجودة عند الأبوين)، وفي الجيل الثاني F_2 نحصل على 9/16 صفراء اللون: 7/16 بيضاء اللون.

أمثلة أخرى عن نسب الأنماط الظاهرية الناتجة عن طريق التداخلات بين أفعال زوجين من الجينات : في حالة حدوث التداخلات بين أفعال موقعين جينيين فإن عدد الأنماط الظاهرية التي سوف تنتج في النسل الآتي من تضريب ثنائي الهجين تكون أقل من أربعة وفيما يلي نورد عدداً من هذه النسب :

ثانياً: التفوق Epistasis وهو ان جين يخفي تأثير جين آخر غير أليله، إن هذه الظاهرة تسمى التفوق، ويظهر تأثير التفوق بتحويل النسب المندلية للمظاهر الخارجية المتحصل عليها في الجيل الثاني تبعاً لكون التفوق سائداً أو متنحياً وتبعاً للعلاقة التفاعلية بين الجينات غير الأليلية إذا كانت متبادلة أو غير متبادلة.

يشبه التفوق تماماً حالة السيادة التامة، غير أن التفوق يكون بين جينات غير أليلية ويظهر التفوق تأثيرها بتحويل النسب المندلية للأشكال المظهرية المتحصل عليها في الجيل الثاني أي تغيير النسب المظهرية عن النسب المندلية 9 : 3 : 3 : 1

إذا تواجدت علاقة تفوق بين موقعين وراثيين فإن عدد الطوائع الظاهرية التي تظهر في النسل الناتج من أبوين كلاهما ثنائي الهجين يكون أقل من أربعة.

أنواع التفوق Typ of Epistasis :

1- التفوق السائد Dominant Epistasis:

أ- النسبة (12 : 3 : 1)

تحدث هذه الظاهرة عندما يعطي الأليل السائد لجين معين A نمطه الظاهري الخاص، مخفياً بذلك النمط الظاهري للجين الآخر B وبأية حالة أليلية يوجد فيها الـ B (بحالاته الأليلية المختلفة)، لذلك نقول إن الجين A يملك تفوقاً على الجين B ، ولا تستطيع الأليلات التحت تفوقية Hypostatic من التعبير عن نفسها إلا عندما يكون الموقع المتفوق A محتلاً من قبل الأليل المتنحي المتماثل الزيجة aa، أي لا يمكن للجين B أن يعبر عن نفسه إلا بوجود الأليلين aa بصورة متنحية Homozygous وهكذا فإن النمطين الوراثيين A-B- و A-bb تنتج نفس الأنماط الظاهرية، بينما الأنماط الوراثية aa B- و aabb تنتج نمطين ظاهريين مختلفين نتيجة لذلك فإن النسبة الكلاسيكية 9 : 3 : 3 : 1 تتحول وتصبح 12 : 3 : 1 .

ومن الأمثلة على التداخل الجيني، تداخل أثر الجينات المسؤولة عن لون ثمار نبات القرع الصيفي Summer Squash: الظاهرة التي تحدد العلاقة بين الجينات غير الأليلية ان الجين الذي يحجب تأثير جين آخر يسمى الجين المتفوق ان هذه الحالة معروفة في لون الثمرة في القرع الصيفي حيث يوجد في القرع الصيفي ثلاثة أصناف من الثمار من حيث اللون هي ثمار بيضاء (عديمة اللون) وصفراء وخضراء وقد وجد من التلقيحات بين نباتات بيضاء الثمار وأخرى صفراء وبين بيضاء وأخرى خضراء أن صفة الثمار البيضاء دائماً هي الصفة السائدة.

وكذلك وجد من التلقيحات بين نباتات صفراء الثمار وأخرى خضراء أن صفة الثمار الصفراء هي الصفة السائدة، فنجد من ذلك أن الثمار الصفراء متنحية أمام البيضاء وسائدة على اللون الأخضر. وقد دلت التحليلات الوراثية على وجود جين سائد W متفوق على اللونين الأصفر والأخضر، وطالما أن هذا الجين موجود في التركيب الوراثي للفرد فإنه يمنع تكوين أي لون في الثمرة، وذلك لأن الأليل W يتفوق على Y حيث ان الأليل Y مسؤول عن اللون الأصفر أي ان الأليل W قد حجب تأثير Y ومنع ظهور اللون، اما اذا كان متنحياً أي (ww) يظهر اللون الأصفر في وجود الجين السائد Y ، ويظهر اللون الأخضر في وجود أليله المتنحي y في حالة متماثلة، وتبعاً لذلك يكون التركيب الجيني للثمار الصفراء هو (wwY-) وللثمار الخضراء هو (ww yy) . بينما التركيب الجيني للثمار البيضاء هو إما (W-Y-) أو (W-yy)

بيضاء × خضراء $\xrightarrow{F_1}$ كله أبيض $\xrightarrow{F_2}$ (12 بيضاء: 3 صفراء: 1 خضراء)
 $wwyy \times WWYY \xrightarrow{F_1} WwYy \xrightarrow{F_2} wwyy : wwY- : W---$
 فعندما أجري تلقیح بین ثمار خضراء (ww yy) وأخرى بيضاء (WW YY) وجد أن ثمار الجيل الأول كانت بيضاء اللون (Ww Yy) ووجد في الجيل الثاني ثلاث مجاميع مظهرية:
 12 W-Y- ، W-yy ، بيضاء (الجين العامل W يعطي اللون الأبيض)
 3 ww Y- صفراء (الجين العامل Y يعطي اللون الأصفر بشرط وجود ww)
 1 ww yy خضراء (الجين العامل ww yy يعطي اللون الأخضر)
 أي تكون النتائج المتحصل عليها هي نسبة 12 بيضاء : 3 صفراء : 1 أخضر .
 لثمرة القرع الصيفي ثلاثة ألوان (أبيض- أصفر- أخضر) الأبيض يسود على الأصفر و الأصفر يسود على الأخضر. أبيض < الأصفر < الأخضر .

P_1 أخضر ww yy × أبيض WW YY
 F_1 Ww Yy (بيضاء هجينة white %100)
 $P_2 = F_1 \times F_1$ Ww Yy × Ww Yy تلقیح ذاتي

$\begin{matrix} \text{♂} \\ \text{♀} \end{matrix}$	W Y	W y	w Y	w y
WY	WW YY أبيض	WW Yy أبيض	Ww YY أبيض	Ww Yy أبيض
Wy	WwYy أبيض	WWyy أبيض	WwYy أبيض	Ww yy أبيض
wY	WwYY أبيض	Ww Yy أبيض	ww YY أصفر	ww Yy أصفر
wy	Ww Yy أبيض	Ww YY أبيض	ww Yy أصفر	ww yy أخضر

F_2 (9/16 W-Y- + 3/16 W-yy) , 3/16 wwY- , 1/16 wwyy
 12white 3 yellow 1 green

نسبة الطرز الشكلية للأفراد الناتجة: 12 نبات أبيض الثمار : 3 نباتات صفراء الثمار : نبات واحد أخضر الثمار. تحورت النسبة بدلا من 1 : 3 : 3 : 9 الى 1 : 3 : 12

ب- النسبة (3 : 13) التفوق السائد المتنحي (تداخل الفعل السائد والمتنحي)

Dominant And Recessive Interaction

في هذا النوع من التفوق، الأليل السائد على موقع واحد يمكن أن يخفي تعبير كل من كلا من الأليلين (السائد والمتنحي) على الموقع الثاني. وهذا يعرف أيضا بالتداخل الجيني المثبط. وقد تم العثور على مثال لهذا النوع من التداخل الجيني لصبغة الأنثوسيانين (anthocyanin pigmentation) في الأرز. اللون الأخضر للنباتات محكوم بواسطة الجين I الذي هو سائد على اللون الأرجواني. اللون الأرجواني مسيطر عليه من قبل الجين السائد P. يتم التحكم في اللون الأرجواني من الجين السائد P. عندما يتم التضريب بين نبات ذات لون أخضر (IiPp) وآخر أرجواني (iiPP) ، كان F_1 أخضر. ويمكن تفسير ذلك على النحو التالي.

Parents		Green Plant IIPP		x	Purple Plant iiPP	
		↓				
F ₁		IiPp		Green Plant		
		IP	Ip	iP	ip	
F ₂	IP	IIPP [G]	IIPp [G]	IiPP [G]	IiPp [G]	
	Ip	IIPp [G]	Iipp [G]	IiPp [G]	Iipp [G]	
	iP	IiPP [G]	IiPp [G]	iiPP [P]	iiPp [P]	
	ip	IiPp [G]	Iipp [G]	iiPp [P]	iiPP [G]	

G = Green Plant, P = Purple Plant

Fig. 8.4. Inhibitory epistasis for anthocyanin pigmentation in rice. The normal dihybrid ratio is modified to 13 : 3 ratio in F₂ generation.

Ratio = 13 Green : 3 Purple

** عندما يعطي النمط الوراثي السائد في أحد الموقعين مثل A- والنمط الوراثي المتنحي للموقع الآخر bb نفس النمط الظاهري، فإننا نحصل على النسبة 13 : 3 بدلاً من النسبة الكلاسيكية 9 : 3 : 3 : 1 . وهكذا نلاحظ إن A- B- و A- bb و aa bb تنتج نمطاً ظاهرياً مختلفاً .

مثال 2 : لون الريش في بعض سلالات الدجاج chickens color

في الدجاج لا يتكون اللون في الريش في حالة الأليل السائد للجين A أو عند وجود الأليل المتنحي في حالة تماثل الزيجة للجين B لذلك فإن التضريب التالي Aa Bb × Aa Bb سوف يعطي في النسل الناتج 3 دجاج ملون (aa B-) والدجاج غير الملون سوف يحتوي على A ونسبته 12 أو bb ونسبته 1 .

دجاج الليكهورن ابيض اللون × دجاج البليموث روك ابيض اللون $\xrightarrow{F_1}$ كله ابيض $\xrightarrow{F_2}$ 13 ابيض : 3 ملون
 $13/16 (1wwcc : 3W-cc : 9W-C-) : 3/16 wwC- \xleftarrow{F_2} WwCc \xleftarrow{F_1} wwcc \times WWCC$
 13/16 أبيض اللون 3/16 ملون

دجاج البليموث روك ابيض اللون		دجاج الليكهورن ابيض اللون	
wwcc		WWCC	
		×	
		↓	
F ₁		WwCc 100% دجاج ابيض اللون	
F ₁ × F ₁		WwCc × WwCc	
		↓	
F ₂		(9/16 W-C- : 3/16 W-cc : 1/16 wwcc) : 3/16 wwC-	
		9White 3White 1White 3colored	
		13/16 أبيض اللون 3/16 ملونة	

تدل هذه النتيجة على أن دجاج الليكهون وعلى الرغم من امتلاكه مورثة التلون؛ فإنه يكون أبيض اللون لوجود المورثة المتفوقة W - والتي تمنع التلون، فإذا اعتبرنا المورثة C - مسببة للتلون و cc تعطي عدم التلون والمورثة المتفوقة المانعة للتلون بـ W - و ww لا تأثير لها، نصل إلى النتائج الموجودة في مخطط التهجين.

إذاً W يمنع C المسؤول عن اللون في الدجاج ولا يتكون اللون في الريش في حالة الاليل السائد للجين W أو عند وجود الاليل المتنحي في حالة متماثل الزيجة للجين C (يسمى هذا النوع بالجينات المانعة $inhibitory\ genes$) وهي جينات تؤثر في عمل جينات أخرى فتمنعها من اظهار صفات معينة مما يؤدي الى حصول تغيير في النسبة المظهرية المتوقعة

2- التفوق المتنحي Recessive Epistasis النسبة (4 : 3 : 9)

في حالات معينة يمنع النمط الوراثي المتنحي المتماثل الزيجة (aa) التعبير المظهري للأليلات في الموقع B . لذلك نقول ان الموقع A يظهر تفوقاً متنحياً على الموقع B . تستطيع الأليلات في الموقع B التعبير عن نفسها عندما يكون الأليل السائد حاضراً في الموقع A . لهذا السبب نجد إن كل من النمطين الوراثيين $aa\ B-$ و $aa\ bb$ سوف تنتج نمطاً مظهرياً متشابهاً إضافة الى الأنماط الظاهرية الخاصة لكل من $A-\ B-$ و $A-\ bb$ لذلك نحصل على نسبة الأنماط الظاهرية 9 : 3 : 4 بدلاً من النسبة 9 : 3 : 3 : 1 مثل وراثة لون الفئران ، ألوان الشعر في الأرانب. (تم شرحها سابقاً ضمن المحاضرة).

ثالثاً: توريث الصفات الكمية (وراثة الجينات المتعددة Polygenic Inheritance)

أ- الأثر التراكمي للمورثات (1:4:6:4:1)

كانت الصفات المندلية الكلاسيكية صفات نوعية Qualitative traits سهلة التصنيف الى مجاميع متميزة من الأنماط الظاهرية ونتجت هذه الصفات من تأثير جين أو جينين بالإضافة الى الصفات النوعية يوجد الكثير من الصفات المهمة في النباتات والحيوانات والإنسان لا يمكن تصنيفها الى مجاميع متميزة. ولكن يمكن قياسها والتعبير عنها بوحدات قياس المسافة أو الوزن أو الحجم وبذا تشكل اختلافات مستمرة. وتكون هذه الصفات كمية Quantitative traits في طبيعتها وتنتج من فعل وتفاعل عدة جينات تتراوح من 10 – 100 جين أو أكثر من ذلك، وكذلك تتأثر هذه الصفات بعوامل البيئة المختلفة. ومن الأمثلة على الصفات الكمية هي الصفات المهمة زراعياً واقتصادياً في الكثير من النباتات والحيوانات: كإنتاج الحبوب وإرتفاع النبات إنتاج الحليب والبيض . ولذا فإن معظم التجارب في المحطات الزراعية التجريبية في سورية وفي بقية أنحاء العالم تدور حول دراسة هذه الصفات وتحسينها. ومن الصفات الكمية في الإنسان هي القامة أو صفة الطول ودرجة الذكاء، وزن الجسم و لون القرنية ولون بشرة الجلد:

- إن تدرج لون بشرة الإنسان يخضع لتأثير ثلاث أزواج من الجينات على الأقل فالشخص الأسود يكون تركيبه الجيني $AA\ BB\ CC$ أما الشخص الأبيض، فيكون تركيبه الجيني $aa\ bb\ cc$ ، أما الشخص الذي يكون تركيبه الجيني $Aa\ Bb\ Cc$ فتكون درجة اللون وسطاً بين الأسود والأبيض، وكلما زاد عدد الجينات ذات الحرف الكبير، زادت درجة قتامة اللون، أي زادت نسبة الميلانين وهذا ما يسمى الوراثة الكمية Quantitative genetic. فالصفات الكمية تخضع لوراثة تعدد الجينات.

ومن أمثلة تعدد الجينات في النبات وراثة لون حبة القمح، فالحبوب ذات اللون الأحمر يكون تركيبها الجيني $AA\ BB\ RR$ ، أما الحبوب ذات اللون الأبيض فيكون تركيبها الجيني $aa\ bb\ rr$. كانت بذور الجيل الأول ذات لون متوسط بين الأبوين، حيث كانت أفتح من البذور الحمراء للصفة الأبوي الأول ولكن أغمق من البذور البيضاء للصفة الأبوي الثاني. وعند ترتيب بذور الجيل الثاني حسب كثافة اللون، لوحظ تدرج مستمر من الأحمر الى الأبيض وكانت من بذور الجيل الثاني النسب: بحوالي 16\1 حمراء مثل الأب الأحمر البذور وبحوالي 16\1 بيضاء وبحوالي 16\14 متوسط اللون أي تتراوح بين لوني الأبوين .

وعندما صنف بذور الجيل الثاني ذات اللون المتوسط بصورة أدق على أساس كثافة اللون، شوهدت النسب: بحوالي 16\4 ذات لون أعمق من لون بذور الجيل الأول وبحوالي 16\6 ذات لون متوسط مثل لون بذور الجيل الأول وبحوالي 16\4 ذات لون أفتح من لون بذور الجيل الأول. تدل هذه النتائج على إنعزال مستقل لزوجين من الجينات أو الجينات المضاعفة Duplicate genes التي تؤثر على نفس الصفة وذات تأثير متجمع.

16\1 أبيض + 16\4 أحمر باهت + 16\6 أحمر + 16\4 أحمر داكن + 16\1 أحمر داكن جداً كذلك أجرى نلسن تضريريات أخرى بين صنفين آخرين من الحنطة: الأول ذو حبوب حمراء والثاني ذو حبوب بيضاء . كانت بذور الجيل الأول ذات لون متوسط .

ولكن بذور الجيل الثاني كانت نسبها حوالي 64\1 ذات بذور حمراء وحوالي 64\1 ذات بذور بيضاء ، وحوالي 64\62 ذات بذور متدرجة في اللون بين لوني الأبوين ، وعندما صنف هذه البذور بصورة أدق شوهدت النسب حوالي 64\6 ذات لون أحمر أفتح قليلاً من الأب الأحمر البذور ، وحوالي 64\15 ذات لون أفتح من لون بذور الجيل الأول ، وحوالي 64\20 ذات لون متوسط مثل لون بذور الجيل الأول وحوالي 64\15 ذات لون أفتح من لون بذور الجيل الأول وحوالي 64\6 ذات لون أعمق قليلاً من بذور الأب الأبيض .

ونتائج هذا التضرير تشابه نتائج التضرير المنديلي الثلاثي الهجين من حيث الأساس، ولذا فرض نلسن وجود ثلاثة أزواج من الجينات المستقلة لتفسير هذه النتائج بدلاً من زوجين في التضرير الأول، ومن الواضح بأن زوج واحد الذي أنعزل في التضرير الثاني كان متماثلاً الزيجة في كل من الأبوين في التضرير الأول .

يلاحظ أن الجينات السائدة R_2, R_1 تزيد من شدة اللون الأحمر كلما زاد عددها من 1 إلى 4.

أحمر داكن جداً	4	$R_2 R_2 R_1 R_1$	أليلات سائدة
أحمر داكن	3	$R_2 r_2 R_1 R_1$	أليلات سائدة
أحمر	2	$r_2 r_2 R_1 R_1$	أليلان سائدان
أحمر باهت	1	$r_1 r_2 r_2 R_1$	أليل سائد
أبيض	0	$r_1 r_1 r_2 r_2$	لا يوجد أي أليل سائد

إن الانعزال بنسبة (1:15) يدل على أن هناك زوجين من الجينات يتحكمان في صفة لون الحبة في القمح، في حين أن أصناف أخرى من القمح في تجارب تهجين مشابهة بين صنفين أحمر وأبيض الحبوب كشفت عن نسبة إنعزال في الجيل الثاني (1:3) وهذا يعني أن جين واحد فقط هو المتحكم بهذه الصفة، وفي تهجينات أخرى أعطى الجيل الثاني النسبة (1: 63) وهي تدل على وجود 3 أزواج من الجينات

ب- الأثر غير التراكمي للمورثات النسبة (1:15)

تسمى أيضاً التفوق السائد المتماثل التأثير أو الجينات المتضاعفة السائدة أو الجينات

المتكررة السائدة: Dominant duplicate epistasis

في هذه الحالة تتحول النسبة 9 : 3 : 3 : 1 إلى 15 : 1 . وهنا تنتج الأليلات السائدة لكل من الموقعين الجينيين A و B نفس الشكل المظهري (النمط الظاهري) Phenotype ودون أن تظهر تأثيراً تراكمياً. تعرف هذه الحالة باسم الجينات المتكررة السائدة Duplicate Dominant Genes بمعنى أنها ذات تأثير متماثل بمعنى أن وجود زوج واحد من زوجي الجينات بحالة سائدة يؤدي إلى تكوين الصفة ويعني ذلك أن وجود زوجين معاً بحالة متنحية يمنع الصفة من التكوين فقد وجد في بعض النباتات أو الحيوانات أن زوجين أو أكثر من الجينات غير الأليلية متماثلة التأثير، بمعنى أن الجين A سائد على a وكذلك الجين B سائد على b والذي يماثل بدوره في تأثير الجين a ووجود أي من A أو B بحالة سائدة يؤدي إلى تكوين الصفة وعلى ذلك يتوقع الحصول على النسبة 15 : 1 حيث أن هناك حالة واحدة فقط في الجيل الثاني التي لا تحتوي على أي من الجينين بحالة سائدة أي أن تركيبها الوراثي هو aa bb .

والمثال على تلك الحالة هي صفة شكل محفظة البذرة (الكبسولة، العلبة) **Seed Capsule**

في ثمرة نبات كيس الراعي **Capsella Bursa-pastoris**

يوجد في النبات البري جينان يقرران شكل محفظة البذرة حيث توجد سلالتان تختلفان في نوع الكبسولة فهناك سلالة ذات كبسولة مثلثية الشكل (مثلث الثمرة) والأخرى بيضاوية الشكل (بيضاوي الثمرة). والأليلات المسببة للشكل المثلثي **Triangular** تكون سائدة على الأليلات التي تقرر النمط الظاهري البيضاوي **Ovoid**،

عند إجراء تلقيح بين سلالة مثلثية الشكل وأخرى بيضاوية الشكل. ظهرت أفراد الجيل الأول كلها مثلثية الكبسولة اما نسب الأنماط الظاهرية لـ (F_2) الناتجة من تضريب ثنائي الهجين للمثلثي (Triangular**) $(Aa Bb \times Aa Bb)$ سوف تتوزع إلى 15 مثلثي و 1 بيضاوي مما يدل على وجود زوجين من العوامل يتحكم في توارث هذه الصفة .

 	AB	Ab	aB	a b
AB	AABB	AA Bb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	Aa Bb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

ويمكن كتابة الرموز بصيغة أخرى:

مثلث الثمرة × بيضاوي الثمرة $\xrightarrow{F_1}$ مثلث الثمرة $\xrightarrow{F_2}$ (15 مثلث الثمرة : 1 بيضاوي الثمرة)
 $t_1t_1t_2t_2 \times T_1T_1T_2T_2 \xrightarrow{F_1} T_1t_1T_2t_2 \xrightarrow{F_2} T_2- : T_1- : t_1t_1t_2t_2 : --$

امثلة: مثال 1- في تزاوج بين حيوانات سوداء وبيضاء كان الجيل الأول كلهم سوداء اللون وعند إجراء التزاوج بين افراد الجيل الأول كان النسل 436 اسود : 17 ابيض . وضح هذه الحالة من التفوق؟

$$453 = 17 + 436$$

$$28.31 = 16/453$$

$$15 \text{ الاسود} = 28.31/436$$

$$1 \text{ ؟} = 28.31/17 \text{ الابيض}$$

$$15 \text{ اسود} : 1 \text{ ابيض}$$

تنطبق هذه الحالة مع حالة التفوق (تفوق سائد متضاعف التأثير) (1:15)

**** مثال 2:** وجود أكثر من جين واحد يؤثر على نفس الصفة علما بان هذا التأثير يكون بدرجات متساوية مثل وراثة وجود الريش على الارجل في الدجاج

عارية الأرجل من الأرياش $AABB \times aabb$ مغطاة الأرجل بالأرياش



F_1 : مغطاة الأرجل بالأرياش $Aa Bb$

$F_1 \times F_1$: $AaBb \times AaBb$

F_1 : $1aabb : (3aaB- : 3A-B- : 9A-bb)$

1 عارية

15 مغطاة

يسبب او ينتج وجود احد الجينين السائدين او كلاهما بحالة خليطة او اصلية نفس الطراز المظهري بدون تأثير تجميعي (الأثر غير تراكمي).

التداخلات الجينية لثلاثة أو أكثر من العوامل الوراثية

إن هناك أكثر من ناتج جيني يشترك في أي مسار للتخليق الحيوي لذلك فإن التداخلات بين فعل الجينات قد تكون أيضاً بين ثلاثة أو أربعة أو أكثر من الجينات، وعلى الأغلب فإن الجينات تعتمد بدرجات متفاوتة على الجينات الأخرى لتظهر فعلها ، فإذا ما حدث تداخل الفعل الجيني بين ثلاث جينات فإن نسبة الأنماط الظاهرية في النسل الناتج من تزاوج ثلاثي الهجين (Thrihybrid)

$Aa Bb Cc \times Aa Bb Cc$ سوف تتحور ولا نحصل على النسبة المندلية الكلاسيكية وإنما نحصل

على النسبة 1 : 3 : 3 : 3 : 9 : 9 : 9 : 27

(27ABC, 9ABC, 9AbC, 9aBC , 3Abc, 3aBc, 3abC, 1abc)

AaBbCc	ABC	ABc	AbC	aBC	Abc	aBc	abC	abc
AaBbCc	AABBCc	AABBCc	AABbCc	AaBBCC	AABbCc	AaBBCC	AaBbCC	AaBbCc
ABc	AABBCc	AABBcc	AABbCc	AaBBCC	AaBbcc	AaBBcc	AaBbCc	AaBbcc
AbC	AABBCc	AABbCc	AAbbCC	AaBBCC	AabbCc	AaBbCc	AabbCC	AabbCc
aBC	AaBBCC	AaBBCC	AaBbCC	aaBBCC	AaBbCc	aaBBCC	aaBbCC	aaBbCc
Abc	AABbCc	AABbcc	AAbbCc	AaBbCc	Aabbcc	AaBbcc	AabbCc	Aabbcc
aBc	AaBBCC	AaBBcc	AaBbCc	aaBBCC	AaBbcc	aaBBcc	aaBbCc	aaBbcc
abC	AaBbCC	AaBbCc	AabbCC	aaBbCC	AabbCc	aaBbCc	aabbCC	aabbCc
abc	AaBbCc	AaBbcc	AabbCc	aaBbCc	Aabbcc	aaBbcc	aabbCc	aabbcc

التأثير المتعدد للجين الواحد Pleiotropism

وتسمى تعدد النمط الظاهري أو تعدد الأشكال أو تعدد التأثير الوراثي Pleiotropy هي حالة وراثية غير اعتيادية تتضمن وجود اثنتان أو أكثر من العلامات والآثار الشكلية غير المترابطة والتي تنتج عن اضطرابات الجين الواحد "single gene disorders".

توضح لدينا فيما سبق إن للجين تأثيراً واضحاً ومحدداً على صفة معينة وقد يكون للجين أكثر من تأثير على صفات الكائن. واكتشفت حالات عديدة توضح التأثير المتعدد للجين ويمكننا أن نقول إن كل الجينات لها مثل هذا التأثير، فنرى في الدروسوفلا إن عدد النتوءات في العين العودية سوف يتغير كثيراً بوجود الجينات التي تؤثر على الأهداب (Bristles) أو الجناح وغيرها ، والشفرة الجينية للعين البيضاء يؤثر على شكل أعضاء خزن الحيامن، ويتوضح التأثير المتعدد للجين أيضاً في الإنسان فالطفرة في الجين المسؤول عن الهيموغلوبين سوف تغير من شكل كريات الدم الحمراء مؤدية بذلك إلى سرعة تكسرها وتجمعها مما يؤثر على جريان الدم وبالتالي الضرر بالدماغ والرئة والقلب.....الخ. ومن أمثلة هذه الظاهرة مرض فقر الدم المنجلي، مرض الثلاسيميا، مرض الرقاص العصبي، نقص الأصبغة والانخفاض الشديد لمعامل الذكاء في الأفراد المصابين بحمض الفينيلكيتونيوريا.

مثال: مرض الثلاسيميا Thalassemia :

يتحكم به مورثة متنحية، ويسمى كذلك فقر دم البحر الأبيض المتوسط، وفي الحالة الطبيعية ينتج الجنين نوعاً خاصاً من الهيموجلوبين يدعى الهيموجلوبين الجنيني (Fetus Haemoglobin (HbF) وبعد الولادة يتم تكوين هيموجلوبين يدعى هيموجلوبين البالغين (Adult Haemoglobin (HbA) خلال الأشهر الأولى من حياة الطفل. في الأطفال المصابين بالثلاسيميا لا يتم إنتاج الهيموجلوبين الطبيعي للبالغين منهم. ويستمر إنتاج الهيموجلوبين الجنيني، لذا تكون خلايا الدم الحمراء هشة سريعة التحطم في أثناء مرورها بالكبد والطحال، وذات كفاءة منخفضة لنقل الأكسجين وتظهر أعراض المرض قبل أن يبلغ الطفل السن الثانية من عمره، إذ يصاب بفقر دم حاد ويبدو شاحباً

ويقل نموه ويتضخم لديه الطحال، ويتراكم الحديد في أعضاء مختلفة من الجسم مما يؤدي إلى حدوث مشاكل في القلب والكبد والغدد الصماء وضعف في الجهاز المناعي كذلك يحدث تشوه في نمو العظام وتصبح هشّة، وفي حالة متوسطي الإصابة تظهر الأعراض السابقة في مراحل عمرية أكبر ولكن بدرجة أقل. ويتم توارث هذا المرض نتيجة وجود الأليل (H^F) المسؤول عن إنتاج الهيموجلوبين الجنيني أما الأليل (H^A) فهو مسؤول عن إنتاج هيموجلوبين البالغين.

التركيب الجيني التركيب الظاهري
 $H^A H^A$ غير مصاب
 $H^A H^F$ إصابة متوسطة
 $H^F H^F$ مصاب



النسب المندلية المحورة Modified Mendelian Ratio

عادة لا تعمل الجينات بمعزل عن بعضها البعض، كما انها تتفاعل مع البيئة. لوحظ في بعض الصفات أنه يشترك زوجان أو أكثر لإنتاج صفة واحدة، مما يسبب تغير (تحور) في النسب المظهرية المتوقعة في النسل حسب قوانين مندل.

أولاً: التحور في النسب المظهرية الناتجة عن زوج واحد من الجينات

I- وجود جينات ذات سيادة غير تامة (Incomplete Dominance Genes):

عرفنا انه، حسب قانون مندل الأول فإن أي صفة يحكمها زوج واحد من الجينات له سيادة تامة، يكون : * الجيل الأول كله ذا نمط مظهري واحد .

* الجيل الثاني ينعزل النسل بنسبة 1:3 .

في بعض الحالات، يكون:

* الجيل الأول ذا نمط مظهري وسط بين الأبوين.

* الجيل الثاني ينعزل النسل بنسبة 1:2:1 .

أمثلة: * تهجين بين نباتين من نوع "حنك السبع"

احمر التويج RR × ابيض التويج rr

$F1$ جميعها ذات لون وردي Rr

* تزاوج بين رجل (مجعد الشعر) مع أنثى (ناعمة الشعر) نتج عنه أولاد ذوي شعر مموج.

* تزاوج بين ديك أندلسي (اسود الريش) مع دجاجة (بيضاء الريش) نتج عنه افراد ذوي ريش ازرق.

في الأمثلة السابقة نجد أن:

- النسل له صفة وسطية بين الأبوين. و هذا معناه أن النسل له (نمط مظهري خليط) و غير نقي للصفة وراثياً (نمط جيني متباين) لأن الأليل السائد له سيادة غير تامة. و بالدراسة وجد أن هناك بعض العوامل (المسببات) التي تؤثر على الجينات التي لها سيادة غير تامة، نوضحها فيما يلي:-

أولاً:- عوامل خارجية (ظروف بيئية):

أ- تأثير درجة الحرارة:

- في نبات حنك السبع، أن بذور التهجين ($RR \times rr$) :

إذا زرعت تحت درجة حرارة منخفضة، كان لأفراد الجيل الأول أزهار حمراء

إذا زرعت تحت درجة حرارة مرتفعة، كان لأفراد الجيل الأول أزهار عاجية

ب- تأثير الضوء:

- في نبات الداتورة، أن بذور التهجين ($RR \times rr$)

إذا زرعت تحت درجة إضاءة ضعيفة، كان لأفراد الجيل الأول سيقان خضراء

إذا زرعت تحت درجة إضاءة شديدة، كان لأفراد الجيل الأول سيقان حمراء قرمزية

ثانياً:- عوامل داخلية:

أ- العمر:

- في "خنازير غينيا"، عند تهجين أنثى صغيرة في السن يأتي النسل ذو إصبع زائدة.

عند تهجين نفس الأنثى بعد تقدمها في السن يأتي النسل له العدد الطبيعي من الأصابع.

ب- الجنس:

- رغم أن كل جينات الذكر و الأنثى متماثلة التركيب، إلا أن وجود هرمونات خاصة بكل منهما

يؤثر على الصفات، وعليه نجد أن هناك

1- صفات محددة بالجنس:

لون الجسم في فراشة البرسيم (فرشة أبي دقيق)

التركيب الوراثي الشكل الظاهري

إناث WW أبيض

ذكور ww أصفر Ww

2- صفات متأثرة بالجنس:

صفة الصلع في الإنسان:

يكون الجين (B_2B_2) مسئول عن ظهور الصلع، و الأليل B_2 يسود على الأليل B_1 و لكن:

* في النمط الجيني غير المتماثل (B_1B_2) يظهر الصلع على الذكور فقط و لا يظهر في الإناث

رغم أنهن يحملن نفس التركيب الجيني و لكن يحملن صفة الصلع لأبنائهن الذكور.

* في النمط الجيني المتماثل السائد (B_2B_2) يظهر الصلع في كلا الجنسين.

** تأثيرات البيئة على عمل المورثة:

* الطفرات التي تؤثر على عمليات الأيض: هي تلك الطفرات التي تحدث خللاً في عمليات

التمثيل الغذائي لبعض المركبات في الجسم نتيجة لنقص إنزيم معين. وهناك ثلاثة طفرات من هذا

النوع، حيث يؤثر كل منها على إنزيم معين في دورة التمثيل الغذائي للحامض الأميني فينيل

ألانين phenylalanine.

1- مرض البول الفينولي (الفينولكيتونيوريا phenylketonuria (PKU)) حيث يؤدي إلى

حدوث طفرة متحيزة على الكروموسوم رقم 12 في الجين المسئول عن إنتاج إنزيم

phenylalanine hydroxylase مما يؤدي إلى تعطيل خطوة تحويل حامض الفينيل ألانين

إلى تيروسين. و يؤدي ذلك إلى تراكم حامض الفينيل ألانين في البول و الدم.

سبب المرض وجود طابع وراثي متنحي pp وعامل بيئي (الفينيل ألانين)

- 2- مرض المهاق أو الالبينو Albinism أو عدو الشمس نظرا لعدم قدرته على مواجهه ضوء الشمس لغياب صبغة الميلانين في الجلد و في الجفون و العيون. تحدث الطفرة تغيير في الجين المسئول عن إنتاج انزيم Tyrosinase المسئول عن إنتاج صبغة الميلانين.
- 3- مرض البول الأسود Alcaptonuria طفرة متنحية تؤثر على الجين الخاص بإنتاج انزيم Homogentisic oxidase مما يؤدي الى عدم أكسدة حامض الهوموجينيتيسك الى ثاني أكسيد كربون وماء و بالتالي يتراكم الحامض في الدم و البول و عندما يتعرض البول للهواء يأخذ اللون الاسود نتيجة تأكسد حمض Homogentisic بفعل الهواء.

II- وجود جينات محورة (Modifying Genes):

تتأثر جينات الصفة بجينات أخرى تسبب تغير في الشكل المظهري (تحويل في النمط المظهري): في "فئران المعامل" ذات النمط الجيني (WW) يكون لون الشعر أبيض و العيون السوداء كصفة سائدة

* الفئران ذات النمط الجيني (Ww) يكون لون الشعر رمادي مبغ بالون الأبيض كصفة مظهرية خليطه.

* الفئران ذات النمط الجيني (ww) يكون لون الشعر رمادي كصفة متنحية لولحظ أن:

* درجة التبع في الفئران الخليطة (Ww) تكون متغيرة حسب عدد الجينات المحورة التي كلما زاد عددها كلما زادت درجة التبع بالون الأبيض.

* في الفئران ذات النمط الجيني المتنحي المتماثل (ww) ينعدم وجود أي من الجينات المحورة فيكون لون شعر الفئران رمادي.

* كلما كانت درجة التبع كبيرة تنج عنه فئران بيضاء

III- وجود جينات مميتة (الجينات القاتلة Lethal Genes):

- للحصول على النسب المحددة للجيل الثاني، فقد اشترط مندل ان تكون جاميطات الأبوين المتزاوجين على درجة كبيرة من الحيوية، و بالتالي لو حصل نقص في حيوية جاميطات أحد الأبوين فإن التركيب الجيني لابد و ان يتغير مما يغير نسبة الانعزال في الجيل الثاني.

مثال: في حالة صفة يتحكم فيها زوج واحد من الجينات ذو سيادة غير تامة (و ليكن Ss) و كانت الجاميطة s أقل حيوية من الجاميطة S فإنه:

- تتحور النسبة المندلية 1:2:1 المتوقعة في الجيل الثاني إلى 1:3 بسبب ضعف الحيوية في الأفراد ذوي التركيب الجيني المتماثل المتنحي ss ، و لذلك يعتبر الجين s مقل للحيوية (Sub Vital gene).

- لو تسبب ضعف الحيوية في موت أكثر من نصف الأفراد ذات النمط الجيني ss أعتبر الجين

شبه مميت (Semi Lethal Gene) والجينات شبه المميتة هي تلك الجينات التي يؤدي وجودها في الكائنات الحية المكونه لعشيرة ما الى موت نسبة من هذه الافراد (وليس كلها)، فهي الجينات التي تتسبب في موت أكثر من 50% من افراد الذرية قبل الوصول الى مرحلة النضج الجنسي.

- لو تسبب ضعف الحيوية في موت جميع الأفراد ذات النمط الجيني ss أعتبر الجين مميتاً (Lethal gene).

- و الجينات المميتة هي الجينات التي تتسبب في موت الكائن الحي خلال مرحلة معينة من مراحل تكوينه الجنيني (قبل الولادة) او عند الولادة او بعدها بقليل (قبل وصوله

فترة البلوغ الجنسي). ويمكن ان تكون سائدة مميتة وهذه يتعذر دراستها اذ انها تتسبب في موت كل الأفراد الحاملة لها بالتراكيب الوراثية النقية والهجينة او متنحية مميتة وبها تتحور النسبة

المندلية من 1:2:1 الى 2:1

مثال للدلالة على وجود الجينات المقللة للحيوية:

في ذبابة "الدروسوفيل" تعتبر صفة (الجناح الطويل) صفة برية، أما صفة (الجناح المختزل) فتعتبر صفة متنحية. وجد بالتجربة أن التهجين بين فردين من كلا النمطين يعطي:

1- تحت ظروف بيئية جيدة:

* جيل أول جميع افراده مظهرياً (طويل الجناح) و تركيبها الجيني غير متمائل.
* بالتزاوج بين افراد الجيل الأول يظهر في الجيل الثاني أفراد (طويل الجناح) و أخرى (مختزل الجناح) بنسبة 1:3

2- تحت ظروف بيئية رديئة:

* جيل أول جميع افراده مظهرياً (طويل الجناح) و تركيبها الجيني غير متمائل.
* بالتزاوج بين افراد الجيل الأول يظهر في الجيل الثاني زيادة عدد الأفراد (طويل الجناح) و قلة عدد الأفراد (مختزل الجناح) بسبب ان جين صفة (الجناح المختزل) له تأثير مقلل للحيوية.
مثال للدلالة على وجود الجينات شبه المميطة:

في الإنسان وجد أن ظهور مرض إيبيلويا Epiloia (ظهور نموات غير طبيعية على الجلد مع تخلف عقلي شديد و صرع و أورام خبيثة في القلب و الكلى مما يؤدي إلى موت الفرد في سن مبكرة) و ينتج هذا المرض عن جين شبه مميت.

* تزواج (فرد مصاب له التركيب الجيني Ee) مع فرد (عادي له التركيب الجيني ee) فنتوقع الحصول على أبناء تشابة الآباء بنسبة 1:1.

* وجود تأثير شبه مميت للأليل E في الجين Ee ، يسبب موت بعض الأبناء ذوي التركيب الوراثي Ee فتنعدل النسبة في الأبناء لتصبح 1: أقل من 0.5 .

مثال للدلالة على وجود الجينات المميطة Lethal Genes**1- العوامل المميطة السائدة**

* أشار Cuenot في مطلع هذا القرن الى إن وراثة اللون الأصفر للفئران لا يتبع النسب المندلية المعروفة ، فعند إجراء التضرير التالي : عمل تهجين بين فأرين لونهما أصفر فحصل على نسل كان بنسبة 2 أصفر : 1 غير أصفر (رمادي) وقد فسر هذه النتيجة بأن الآباء تكون خليطه للون الأصفر وأن الفئة الحاملة لعامل اللون الأصفر بصورة أصيلة تموت

فأراً أصفر × فأراً أصفر ← فإن النسل الناتج يتكون من 23 صفراء : 13 أجوتي عوضاً عن النسبة المندلية لتضرير ثنائي الهجين وهي 34 أصفر : 14 أجوتي، وعند تضرير النسل الأصفر مع الأجوتي لم يلاحظ وجود فئران صفراء متماثلة الزيجة في الأفراد الناتجة حيث كانت متباينة الزيجة؛ وبينت أبحاث علماء آخرين إن 25٪ من الأجنة تكون ميتة من التزاوج أعلاه وهذه الأجنة تكون متماثلة الزيجة للون الأصفر. حيث شُرِحت الإناث عقب فترة من تلقيحها فوجد في رحمها ربع عدد الأجنة متوقف عن النمو في المرحلة الجنينية المبكرة و باقى الأجنة حية. أحيانا تظهر في الدجاج حالة تكون الدجاجة ذات أرجل قصيرة ملتوية ولا تستطيع أن تحمل جسمها بعيداً عن الأرض ويطلق عليه الدجاج الزاحف إذ تعاني الأفراد الحاملة للتركيب الوراثي النقي (الأفراد المصابة) من تشوهات شديدة تنتسبب في موتها أما الأفراد الهجينة فإنها تكون غير قادرة على المشي لذا فإن الطيور الزاحفة الهجينة تعيش وتتكاثر أما الطيور الزاحفة النقية فإنها تموت في عمر مبكر. ويلاحظ هنا تغيير النسب المندلية إذ تكون 1: 2 بدلاً من 1: 3

وعند عمل تزاوج بين اثنين من هذا الدجاج يفقس عدد من البيض المحضن يبلغ حوالى ثلاثة أرباع العدد الكلى فقط بينما تموت الأجنة فى الربع الباقي وبالفحص اتضح أن موت الأجنة يكون فى مرحلة مبكرة (حوالى اليوم الرابع للتخصين) أما الصيصان الناتجة فيكون عددها حوالى 2 زاحفا والثالث الباقي عادى وتظل هذه الأفراد العادية صادقة التوالد فلا يظهر فى نسلها أى دجاج زاحف كما يتضح من التحليل الآتى:

التلقيح الاختباري للدجاج الزاحف

Cc	X	Cc
زاحف		زاحف
1CC :	2Cc :	1cc
عادي :	زاحف :	زاحف نقي يموت

Cc	X	cc
زاحف		عادي
1Cc :		1cc
زاحف		عادي

* وبعد ذلك أكتشفت الجينات المميتة في النباتات، ففي نبات حلق السبع (Antirrhinum majus) يعود النمط الظاهري الأصفر للأوراق لنمط وراثي سائد (أوريا aurea)، ولوحظ عند إجراء التضريب التالي للنبات الأصفر الأوراق (aurea) :
 أوريا aurea × أوريا (aurea) ← فإن النسل الناتج يكون مشتملاً على نباتات خضراء والأوريا المتباينة الزيجة ونسبة 1 : 2 وذلك لأن الأوريا المتماثلة الزيجة ليس لها القابلية على صنع الكلوروفيل ونتيجة لذلك فإنها تموت قبل الأنبات أو كبادرات (Seedling). وتتغير قوة نفاذية الجينات المميتة فمنها ما يكون تعبيره ونفاذيته جيداً بحيث لا يسمح لبقاء ما بعد المرحلة الجنينية وأخرى تكون شبه مميتة أو مقللة للحياة حيث تسمح لعدد أكبر من الأفراد الحاملة للأنماط الوراثة المتأثرة بالعيش .

- العوامل المميتة المتنحية

يحدث الالبينو أو فقد المقدرة على تكوين الصبغة في كل من الإنسان والحيوان والنبات وفي الإنسان لا تكون هذه الطفرة مميتة حيث يكون في مقدرة الأفراد الذين يعانون منها وقاية أنفسهم من التأثير الضار لأشعة الشمس بلبس الملابس مثلاً وكذلك في الحيوان حيث يمكنه المعيشة في الأماكن المظلمة كما أن الفراء يحميه من أشعة الشمس .
 أما في النباتات الخضراء فإن طفرة الالبينو تفقدها المقدرة على تكوين صبغة الكلوروفيل الضرورية لحياتها فالبادرات البيضاء تعجز عن القيام بعملية التمثيل الضوئي وتكوين النشا فتتموت بمجرد نفاذ الغذاء المخزن في البذرة، وتكون نسبة البادرات الالبينو في البذور المزروعة لنباتات الذرة والقمح والشعير والبنندورة وغيرها حوالى الربع مما يدل على أن الالبينو صفة متنحية وأن الآباء المنتجة لها تكون خليطة في زوج من العوامل المتحكممة في هذه الصفة .
 في نبات الذرة، وجد ان الجين GG (مسئول عن إنتاج صبغة الكلوروفيل ليتمكن النبات من عمل التمثيل الضوئي) وله سيادة تامة. النباتات ذات التركيب الجيني Gg تستطيع تكوين صبغة الكلوروفيل. النباتات ذات التركيب الجيني gg لا تستطيع تكوين صبغة الكلوروفيل و تكون اوراقها بيضاء مصفرة. تبعاً لذلك، تتحور نسبة إنعزال النسل في الجيل الثاني من 1:2:1 إلى 2 خضراء نقية : 1 خضراء غير نقية، بسبب موت النباتات ذات التركيب الجيني gg.
 - الجينات المتنحية المميتة مثل الجين المسبب لمرض الخلايا المنجلية إذ غالباً ما يموت الفرد النقي الحامل للتركيب الجيني ss وبذلك لا يمكن الحصول على أفراد حية نقية للجين المسبب للمرض.

ثانياً : التحور في النسب المظهرية الناتجة عن زوجين من الجينات

عرفنا أن انعزال زوجين من الجينات في الجيل الثاني يكون بنسبة 1:3:3:9 ، و لكن لو كان بين الجينين ارتباط أو تداخل في الوظائف فسوف تتغير نسبة الانعزال في الجيل الثاني تبعاً لنوع المؤثر كما يلي:

I- وجود جينات ذات سيادة غير تامة (Incomplete dominance genes):

1- جينات متفوقة (Epistasis genes):

* التفوق ”هو نوع من التداخل في النشاط بين جينين بحيث يستطيع احدهما إخفاء تأثير الآخر“
 وهناك نوعان من التفوق هما:

أ- جينات متفوقة سائدة (Epistasis dominance genes):

” تفوق و سيادة أحد الجينين (و ليكن AA) على الجين الآخر (و ليكن BB) و لن يستطيع الجين B التعبير عن نفسه إلا إذا كان أليلا الجين AA متتحيين (أي في الأنماط الجينية aaBB, aaBb)، أما النمط الجيني (aabb) فلن يظهر ضمن نسل الجيل الثاني فتتحور نسبة الانعزال إلى 1:3:12 .

ب- جينات متفوقة متنحية (Epistasis recessive genes):

” تفوق و سيادة أحد الجينين (و ليكن AA) على الجين الآخر (و ليكن BB) و لن يستطيع الجين A التعبير عن نفسه إلا:

* إذا كان احد أليل الجين BB في حالة سيادة (أي في الأنماط الجينية AAbb . AaBB . AaBb) و لن يظهر أي تأثير للجين A في الأنماط الجينية (aaBB . aaBb . aabb) ضمن نسل الجيل الثاني
 * فتنحور نسبة الانعزال إلى 4:3:9 ، يسمى هذا النوع من الجينات بـ "جينات الإضافة Additive genes".

II- وجود جينات مميتة (Lethal genes):

لاحظنا سابقاً أن الجينات المميتة تحدث نقصاً في عدد الأنماط المظهرية المتوقعة، و في التهجينات لزوجين من الجينات فإن النسبة تتحور في الجيل الثاني إلى 3:9 بسبب ظهور تأثير الجين المميت.

III- وجود الجينات المكملية (Complementary genes):

يتحكم كلا الجينين في الصفة، و لابد من وجود أليل واحد من كل جين في حالة سيادة. و بالتالي لن تظهر الصفة في الأنماط الجينية (AAbb . Aabb . aaBb . Aabb). و تتحور النسبة في الجيل الثاني إلى 7:9.

IV- وجود الجينات المتطابقة (Duplicate genes):

يتحكم كلا الجينين في الصفة، و لكل منهما نفس القوة مما يجعل نتاج الجيل الثاني ذو نمط مظهري واحد عدا النمط المتماثل المتنحي (aabb)، و تكون نسبة الانعزال 1:15.

V- وجود الجينات الماحقة (Suppressor genes):

يتحكم كلا الجينين في الصفة، و لكن لا يستطيع أي أليل للجين (AA) التعبير عن نفسه حتى لو كان في حالة سيادة تامة حيث يمنعه من ذلك وجود احد أليلي الجين (BB) سائداً. و يظهر أثر الجين AA في الأنماط الجينية التي يكون فيها أليل الجين BB في حالة متنحية (Aabb . AAbb) و تكون نسبة الانعزال في الجيل الثاني 3:13.

***** انتهى المحاضرة