الفصل الثانى عشر

وراثة العشائر وتطبيقاتها فى مجال تربية النبات

قانون هاردى/فينبرج

يستخدم قانون هاردى/فينبرج Hardy-Weinberg Law فى دراسة العشائر المندلية Mendelian populations، وهى العشائر التى تتكون من أفراد تتزاوج مع بعضها جنسيًّا. وقد بدأت دراسة العشائر من الوجهة الوراثية منذ عام ١٩٠٨، حينما قدم كل من هاردى فى إنجلترا، وفينبرج فى ألمانيا (فى عام ١٩٠٩) قواعد جديدة لدراسة تكرار الجينات gene frequencies فى العشائر المندلية. ويُقصدَ بالتكرار الجينى لجين ما فى العشيرة .. توضيح إن كان هذا الجين نادرًا فى العشيرة أو غير نادر بالنسبة لآليلاته الأخرى الموجودة فى نفس العشيرة

وقد أظهر هاردى وفينبرج أن العشائر المندلية تحتوى على أى نسب لكل من الآليلات السائدة والمتنحية لأى جين دونما أية علاقة بالنسب المندلية المعروفة، وأن التكرار النسبى لكل آليل يبقى ثابتًا من جيل إلى آخر.

افتراضات القانون

يفترض تطبيق قانون هاردى/فينبرج، ما يلى:

١ – ألاّ يحدث انتخاب طبيعى، أو انتخاب بواسطة الإنسان لصالح أى من التراكيب الوراثية فى العشيرة، أو ضدها.

٢ – أن يكون التزاوج بين أفراد العشيرة عشوائيًّا random mating ويقصد بذلك أن يكون لكل نبات نفس الفرصة لأن يُلقَّح بحبوب لقاح من أى نبات آخر.

٣ – أن تكون العشيرة كبيرة بالقدر الذى يسمح بحدوث كل التزاوجات الممكنة بين أفرادها

٤ – ألا تحدث هجرة migration إلى العشيرة من عشائر مندلية أخرى.

٥ - أن يكون معدل حدوث الطفرات الشائعة واحدًا فى كلا الاتجاهين، أى بنفس المعدل من A إلى a مثلا، كما هو من a إلى A.

٦ - أن تتساوى جميع أفراد العشيرة فى حيويتها وخصوبتها

نص القانون

ينص قانون هاردى/فينبرج على أنه إذا كانت نسبة الآليلين A و a فى عشيره مندلية هى p و q على التوالى (حيث p + q =١) فإن نسب التراكيب الوراثية المختلفة تكون كما يلى

$$p^2 = AA$$

$$2pq = Aa$$

$$q^2 = aa$$

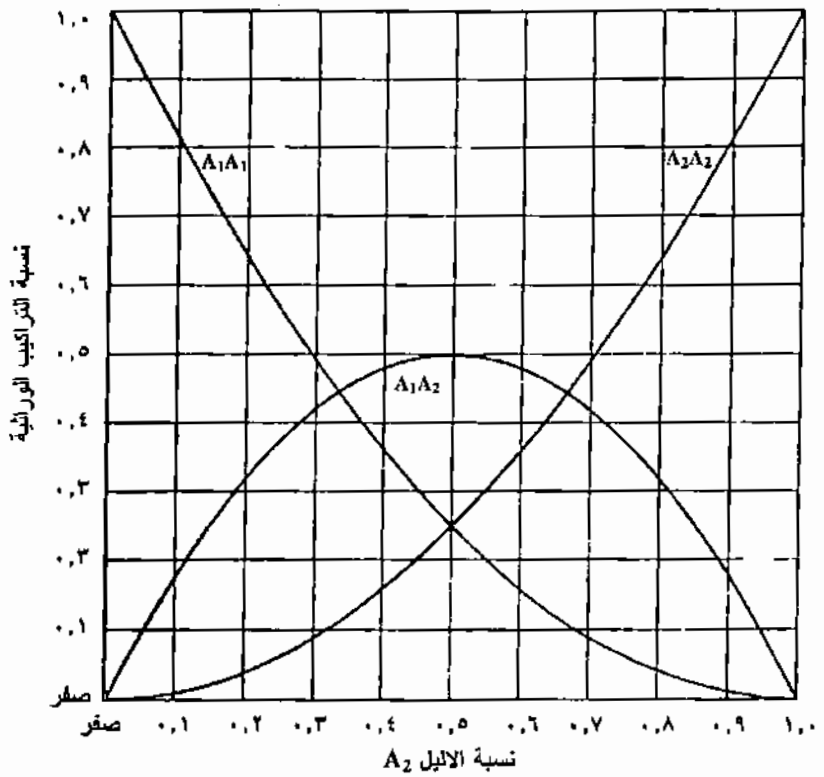
حيث $1 = q^2 + 2pq + p^2$

وتصل أية عشيرة إلى حالة التوازن الوراثى بعد جيل واحد من التزاوج العشوائى، وتظل على حالة التوازن هذه (من حيث نسب التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة، والخليطة، والأصيلة المتنحية لكل موقع جينى) ما دامت شروط القانون قد تحققت ويبين شكل (١٢ ١) نسب التراكيب الوراثية المختلفة الأصيلة والخليطة، التى تصل إليها حالة التوازن فى العشيرة عند النسب المختلفة لآليلى الجين.

إثبات القانون

يمكن إثبات قانون هاردى/فينبرج على النحو التالى إذا افترضنا وجود زوج من الآليلات A_1 و A_2 فى أحد المواقع الجينية، ورمزنا لنسب الآليلات والتراكيب الوراثية الأصيلة والسائدة كما يلى

الجينات		التراكيب الوراثية		
A_1	A_2	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
p	q	P	H	Q



شكل (١٢-١) نسب التراكيب الوراثية المختلفة الأصيلة والخليطة التى تصل إليها حالة التوازن فى العشيرة عند النسب المختلفة لأليلى الجين يبين المحور الأفقى نسبة الأليل A_2، أما نسبة الأليل A_1 فتكون قيمتها A_2-1 عند كل قيمة لنسبة الأليل A_2 (Falconer ١٩٨١)

فإن ذلك يعنى وجود ٩ تزاوجات عشوائية ممكنة بين التراكيب الوراثية المختلفة يمكن أن تأخذ الرموز التالية ·

التراكيب الوراثية ونسبتها فى الأم			التراكيب الوراثية ونسبتها فى الأب		
			A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
			P	H	Q
A_1A_1	P		P^2	PH	PQ
A_1A_2	H		PH	H^2	HQ
A_2A_2	Q		PQ	HQ	Q^2

ونظرا لأنه لا يهم مصدر الجاميطات أهى من الأب أم من الأم، لذا فإنه يمكن ضم أنواع ونسب الجاميطات معا، كما يظهر فى العمود الأيمن من جدول (١٢-١). يلاحظ فى الجدول أن تزاوج $A_1A_1 \times A_1A_1$ يحدث بنسبة p^2، وينتج منه تركيب وراثى واحد هو A_1A_1 تكون نسبه p^2 أيضا. أما التزاوج $A_1A_2 \times A_1A_2$ الذى يحدث بنسبة H^2 فإنه ينتج التراكيب الوراثيه الثلاثة A_1A_1 بنسبة $\frac{1}{4} H^2$، و A_1A_2 بنسبة $\frac{1}{2} H^2$، و A_2A_2 بنسبة $\frac{1}{4} H^2$. وبذا فإنه يمكن الحصول على التراكيب الوراثيه التى تنتج من كل تزاوج ونسبتها تظهر محصلة جميع التزاوجات أسفل الجدول، حيث يتبين أن نسبه التراكيب الوراثية المتحصل عليها من جميع التزاوجات هى p^2، و $2pq$، و q^2 للتركيب الوراثية A_1A_1، و A_1A_2، و A_2A_2 على التوالى، وهو ما يثبت وصول العشيره إلى حالة التوازن بعد جيل واحد من التلقيح العشوائى (Falconer ١٩٨١)

جدول (١٢-١) نسب التراكيب الوراثية المتحصل عليها بعد جيل واحد من تزاوج العشوائى لعشيرة يوجد فيها ثلاثة تراكيب وراثيه هى A_1A_1 بنسبة P، و A_1A_2 بنسبة H، و A_2A_2 بنسبه Q

التزاوج		التراكيب الوراثية التى تنتج من التزاوجات ونسبتها		
نوع التزاوج	نسبته	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$A_1A_1 \times A_1A_1$	P^2	P^2	- —	—
$A_1A_1 \times A_1A_2$	2PH	PH	PH	—
$A_1A_1 \times A_2A_2$	2PQ	—	2PQ	
$A_1A_2 \times A_1A_2$	H^2	$\frac{1}{4} H^2$	$\frac{1}{2} H^2$	$\frac{1}{4} H^2$
$A_1A_2 \times A_2A_2$	2HQ	-	HQ	HQ
$A_2A_2 \times A_2A_2$	Q^2	—-	—	Q^2
المجموع		$(P + \frac{1}{2} H)^2$	$2(P + \frac{1}{2} H)(Q + \frac{1}{2} H)$	$(Q + \frac{1}{2} H)^2$
		p^2	2pq	q^2

مثال على إثبات القانون

كمثال على ما تقدم ببانه نفترض أن المربى كون عشيرة بزراعة ٢٠ نباتا أصيلا متنحيًا (aa) مع ٤٠ نباتا خليطا (Aa)، و ٤٠ نباتا أصيلا سائدا (AA) فى إحدى

الصفات والمطلوب هو معرفة هل هذه العشيرة فى حالة توازن ؟ وإن لم تكن كذلك .. فمتى تصل إلى حالة التوازن ؟ وما حالة التوازن التى تصل إليها حينئذ ؟ وتتطلب الإجابة عن هذه الأسئلة أن نفترض حدوث تلقيح عشوائى بين هذه النباتات، لنعرف ما سيكون عليه وضع العشيرة فى الجيل التالى.

عندما تكوّن هذه العشيرة جاميطاتها المذكرة والمؤنثة .. فإنها تكون على النحو التالى: تنتج الآباء حبوب لقاح تحمل الآليل (A)، وتكون نسبتها p = ٠,٤ (من التركيب الوراثى AA) + ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٦، كما تنتج حبوب لقاح أخرى تحمل الآليل (a) تكون نسبتها q = ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) + ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٤ وتنتج الأمهات – فى نفس الوقت – بويضات تحمل الآليل (A) بنسبة p = ٠,٦، وبويضات تحمل الآليل (a) بنسبة q = ٠,٤ أيضًا. ويؤدى التزاوج الاعتباطى بينها إلى أن تصبح نسب التراكيب الوراثية المختلفة فى الجيل الثانى كما يلى:

	الأمهات	
الآباء	$A = p = ٠,٦$	$a = q = ٠,٤$
$A = p = ٠,٦$	$AA = p^2 = ٠,٣٦$	$Aa = pq = ٠,٢٤$
$a = q = ٠,٤$	$Aa = pq = ٠,٢٤$	$aa = q^2 = ٠,١٦$

أى إن $AA = p^2 = ٠,٣٦$، و $Aa = 2pq = ٠,٤٨$، و $aa = q^2 = ٠,١٦$ وتلك هى حالة التوازن التى تصبح عليها العشيرة، وهى التى تصل إليها بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى، تبعًا لقانون هاردى / فينبرج.

ولإثبات أن هذا الوضع الجديد هو – فعلاً – حالة التوازن التى تظل عليها العشيرة نفترض حدوث تلقيح خلطى مرة أخرى؛ لنعرف ما سيكون عليه وضع العشيرة بعد جيل آخر من التلقيح العشوائى. تنتج هذه العشيرة حبوب لقاح، تحمل الآليل (A) بنسبة q = ٠.٣٦ (من التركيب الوراثى AA) + ٠,٢٤ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٦٠، كما تنتج حبوب لقاح أخرى تحمل الآليل (a) تكون نسبتها q = ٠.١٦ (من التركيب الوراثى aa) + ٠,٢٤ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠.٤٠ وتنتج الأمهات – فى الوقت نفسه – بويضات تحمل الآليل (A) بنسبة p = ٠.٦، وبويضات تحمل الآليل

بنسبة q = ٤٠ أيضا ويلاحظ أن نسب الجاميطات المتكونة هى نفس النسب التى كانت عليها الجاميطات فى الجيل السابق؛ لذا . فإن التزاوج الاعتباطى بينها لا يغير من نسب التركيب الوراثية المختلفة فى العشيرة أى إن العشيرة كانت قد وصلت بالفعل إلى حالة التوازن الوراثى بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى، وتظل على هذا الوضع مادامت شروط تطبيق القانون قد تحققت

ولمزيد من التفصيل فإنه يمكن اختبار ما إذا كانت العشيرة فى حالة توازن أم لا بتحديد نسب الجينات (الجاميطات) التى تنتجها نسب معينة من التراكيب الوراثية التى تتكون منها العشيرة، واتحادها معًا عشوائيًا لإنتاج التراكيب الوراثية الممكنه فى الجيل التالى، وهى التى يمكن مقارنة نسبة كل منها بالعشيرة الأصلية (P) فإذا افترضنا وجود عشيره من عدد N من الأفراد التى تتباين فى موقع جينى ذى أليلين، هما A، و a، وتتكون من D من الأفراد السائدة الأصيلة، و H من الأفراد الخليطة، و R من الأفراد المتنحية الأصيلة، فإن نسبة الأليل A فى العشيرة (أى p) تكون كما يلى

$$p = (D + \tfrac{1}{2} H) / N = (2D + H) / 2N$$

كذلك تكون نسبة الأليل a (أى q) كما يلى:

$$q = (R + \tfrac{1}{2} H) / N = (2R + H) / 2N$$

ويعنى التزاوج العشوائى الاتحاد العشوائى بين جاميطات مذكرة واخرى مؤنثة ذوى أليلات A بنسبة p، و a بنسبة q، الأمر الذى يترتب عليه إنتاج عشيرة جديدة (P′) بعد جيل واحد من التليح الخلطى العشوائى، تكون كما يلى

$$P' = P^2(D') + 2pq(H') + q2(R')$$

حيث إن D′، و H′، و R′ تمثل نسب التراكيب الوراثية السائدة الأصيلة، والخليطة، والمتنحية الأصيلة – على التوالى – فى العشيرة الجديدة P′

يدل تساوى D مع D′، و H مع H′، و R مع R′ على أن العشيرة الأصلية كانت فى حالة توازن واستمرت تلك الحالة مع التزاوج العشوائى.

وحتى إذا لم تكن العشيرة الأصلية (P) فى حالة توازن فإنها تصل إليه بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى بالنسبة لجين واحد.

وكمثال .. إذا تكونت عينة من ١٠٠٠ نبات من ٣٥٠ فردًا AA + ٥٠٠ فرد Aa + ١٥٠ فردًا aa (أى كانت D = ٣٥، و H = ٥٠، و R = ١٥)، فإن نسبة الجينات فى تلك العشيرة تكون كما يلى:

$$A,\ p = (35 + 25)/100 = 0.60$$

$$a,\ q = (25 + 15)/100 = 0.40$$

ويؤدى التزاوج العشوائى (جدول ١٢-٢) بين تلك الأفراد إلى تكوين عشيرة جديدة كما يلى:

AA	$D' = (0.6)^2$	$= 0.36$
Aa	$H' = 2 \times 0.6 \times 0.4$	$= 0.48$
aa	$R' = (0.4)^2$	$= 0.16$

علمًا بأن ٠,٣٦ + ٠,٤٨ + ٠,١٦ = ١ لأن التراكيب الوراثية يعبر عنها كنسب. ويعنى ذلك أن العشيرة الأصلية لم تكن فى حالة توازن؛ لأن نسب مختلف التراكيب الوراثية لم تبق دون تغيير بعد جيل من التلقيح الخلطى العشوائى. ويمكن اختبار حالة التوازن فى العشيرة الجديدة بالحكم على نتيجة التزاوج العشوائى بين أفرادها (جدول ١٢-٣). ولكن ما أن تصل العشيرة إلى حالة التوازن الوراثى فإن مكوناتها لا تتغير بمزيد من التزاوج العشوائى كما يتبين من جدول (١٢-٤؛ عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢).

جدول (١٢-٢): المكونات الوراثية لعشيرة خلطية التلقيح فى ظل التزاوج العشوائى.

	العشيرة الأصلية		العشيرة بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		العشيرة بعد جيل ثان من التلقيح الخلطى العشوائى	
التركيب الوراثى	الرمز	النسبة	الرمز	النسبة	الرمز	النسبة
AA	D	٠,٣٥	D′	٠,٣٦	D″	٠,٣٦
Aa	H	٠,٥٠	H′	٠,٤٨	H″	٠,٤٨
aa	R	٠,١٥	R′	٠,١٦	R″	٠,١٦
الحالة	عدم توازن		توازن		توازن	
p		٠,٦		٠,٦		٠,٦
q		٠,٤		٠,٤		٠,٤

جدول (١٢-٣). تأثير جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى على عشيرة ليست فى حالة توازن (AA = ٠,٣٥، و Aa = ٠,٥٠، و aa = ٠,١٥).

العشيرة الأصلية		نسب التراكيب الوراثية فى النسل بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		
نوع التزاوج	النسبة	AA	Aa	aa
AA x AA	(٠,٣٥ × ٠,٣٥) = ٠,١٢٢٥	٠,١٢٢٥	صفر	صفر
AA x Aa	٢(٠,٣٥ × ٠,٥٠) = ٠,٣٥٠٠	٠,١٧٥٠	٠,١٧٥٠	صفر
AA x aa	٢(٠,٣٥ × ٠,١٥) = ٠,١٠٥٠	صفر	٠,١٠٥٠	صفر
Aa x Aa	(٠,٥٠ × ٠,٥٠) = ٠,٢٥٠٠	٠,٠٦٢٥	٠,١٢٥٠	٠,٠٦٢٥
Aa x aa	٢(٠,١٥ × ٠,٥٠) = ٠,١٥٠٠	صفر	٠,٠٧٥٠	٠,٠٧٥٠
aa x aa	(٠,١٥ × ٠,١٥) = ٠,٠٢٢٥	صفر	صفر	٠,٠٢٢٥
المجموع	١,٠	٠,٣٦	٠,٤٨	٠,١٦

التراكيب الوراثية	P	P′
AA	٠,٣٥	٠,٣٦
Aa	٠,٥٠	٠,٤٨
aa	٠,١٥	٠,١٦

تطبيق القانون عند وجود أكثر من آليلين للجين

يطبق القانون - أيضًا - فى حالة وجود ثلاثة آليلات للجين فى العشيرة، وينص القانون - فى هذه الحالة - على أنه إذا كانت نسبة الآليلات A_1، و A_2، و A_3 فى عشيرة مندلية هى p، و q، و r على التوالى (حيث $p + q + r = 1$) فإن نسب التركيب الوراثية المختلفة تكون كما يلى

$$p^2 = A_1A_1$$

$$q^2 = A_2A_2$$

$$r^2 = A_3A_3$$

$$2pq = A_1A_2$$

$$2pr = A_1A_3$$

$$2qr = A_2A_3$$

حيث $1 = 2qr + 2pr + 2pq + r^2 + q^2 + p^2$

جدول (١٢-٤): تأثير جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى على عشيرة فى حالة توازن (AA = ٠,٣٦، و Aa = ٠,٤٨، و aa = ٠,١٦).

العشيرة الأصلية		نسب التراكيب الوراثية فى النسل بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		
نوع التزاوج	النسبة	AA	Aa	aa
AA x AA	(٠,٣٦ × ٠,٣٦) = ٠,١٢٩٦	٠,١٢٩٦	صفر	صفر
AA x Aa	٢(٠,٣٦ × ٠,٤٨) = ٠,٣٤٥٦	٠,١٧٢٨	٠,١٧٢٨	صفر
AA x aa	٢(٠,٣٦ × ٠,١٦) = ٠,١١٥٢	صفر	٠,١١٥٢	صفر
Aa x Aa	(٠,٤٨ × ٠,٤٨) = ٠,٢٣٠٤	٠,٠٥٧٦	٠,١١٥٢	٠,٠٥٧٦
Aa x aa	٢(٠,٤٨ × ٠,١٦) = ٠,١٥٣٦	صفر	٠,٠٧٦٨	٠,٠٧٦٨
aa x aa	(٠,١٦ × ٠,١٦) = ٠,٠٢٥٦	صفر	صفر	٠,٠٢٥٦
المجموع	١,٠	٠,٣٦	٠,٤٨	٠,١٦

التراكيب الوراثية	P	P′
AA	٠,٣٦	٠,٣٦
Aa	٠,٤٨	٠,٤٨
aa	٠,١٦	٠,١٦

وتصل أية عشيرة إلى حالة التوازن الوراثى بعد جيل واحد من التزاوج العشوائى، وتظل على حالة التوازن هذه ما دامت شروط القانون قد تحققت.

وسواء وجدت ثلاثة آليلات أم أكثر من كل جين .. فإن اهتمام المربى يكون منصبا على آليل واحد منها وينظر إلى بقية الآليلات مجتمعة كآليل ثان وبذا يستمر استعمال القانون بنفس طريقة استعماله عند وجود آليلين فقط للجين.

هذا .. ويستفاد من قانون هاردى/فينبرج فى مجال تربية النبات فى عديد من الأوجه التى تتعلق بدراسة العشائر، والفعل الجينى، وتحسين الصفات الكمية.

تأثير الطفرات على توازن هاردى/فينبرج

تؤثر الطفرات على التوازن الذى تصل إليه الآليلات فى العشيرة بعد تحسينها