أخرى كثيرة ذات تأثير بسيط ، يطلق عليها اسم polygenes (وتسمى – أحيانا – الجينات الثانوية minor genes) . وتعد الجينات الثانوية أكثر تأثراً بالعوامل البيئية من الجينات الرئيسية ، ولكن لايمكن قياس تأثير البيئة على كل عامل منها على حدة. وبينما يكون تأثير الجينات الرئيسية فى الشكل المظهرى كبيراً .. فإن تأثير الجينات الثانوية لايظهر إلا بعد تجمع عدد كبير منها فى التركيب الوراثى ، وتعد هى الأساس فى التطور وعملية الانتخاب الطبيعى .

تتميز الجينات الثانوية – أيضا – بأنها تنعزل بكثرة ، وتتوزع على أعداد كبيرة من التراكيب الوراثية (= ٣ ^{ن} حيث ن هى عدد أزواج الجينات التى يختلف فيها الأبوان) ، وتتميز كذلك بأن الشكل المظهرى لا يتأثر كثيراً بإحلال جين محل آخر. لذا .. فإن تراكيب وراثية كثيرة يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى ؛ كما تكون معظم العشائر الخلطية التلقيح خليطة إلى حد كبير فى هذه العوامل . وأخيرا .. فإن هذه الجينات الثانوية (أو الـ polygenes) .. قد تكون ذات تأثير متعدد على الشكل المظهرى ، وقد تكون محورة لفعل جينات أخرى modifiers ، أو مثبطة لها suppressors .

ومن أهم خصائص الوراثة الكمية – أيضا – مايعرف بالانعزال الفائق الحدود transgressive segregation حيث يظهر فى الجيل الثانى لبعض التلقيحات أفراد تزيد عن الأب الأعلى ، أو تقل عن الأب الأقل فى الصفة المدروسة . ويحدث ذلك عندما يختلف الأبوان فى الجينات المسئولة عن الصفة ، أو فى بعضها ، مما يؤدى إلى انعزال أفراد فى الجيل الثانى ، تحتوى على أليلات من تلك التى تزيد من الصفة ، تزيد عن تلك الموجودة فى الأب الأعلى أو تتركز فيها الأليلات التى تخفض من الصفة .

تحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثية والمظهرية فى الجيل الثانى للصفات الكمية

يتبين من دراستنا لخصائص الوراثة الكمية أن عدة تراكيب وراثية يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى؛ فعلى سبيل المثال .. لو أن صفة كمية يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية هى : Aa ، و Bb ، و Cc ، وكانت الأليلات السائدة هى التى تزيد من الصفة .. فإن الشكل المظهرى – الذى يكون مرده إلى وجود خمسة أليلات سائدة – يمكن

أن يظهر فى أى من التراكيب الوراثية التالية :

Aa BB CC ، أو AA Bb CC ، أو AABBCc

ونظراً لأن أياً من هذه التراكيب الوراثية يظهر فى الجيل الثانى بنسبة $\frac{\text{س}^{٢}}{\text{٤}^{\text{ن}}}$ (حيث س ، ن هى عدد المواقع الجينية الخليطة فى كل من التركيب الوراثى المراد معرفة نسبته ، وفى الجيل الأول ، على التوالى) = $\frac{١}{٣}^{٢} = \frac{٢}{٦٤}$ ؛ لذا .. فإن نسبة ظهور هذه التراكيب الوراثية مجتمعة = ٣ × $\frac{٢}{٦٤} = \frac{٦}{٦٤}$.

وتوجد طريقتان رئيسيتان لتحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثية والمظهرية فى الجيل الثانى للصفات الكمية – التى يتساوى فيها تأثير الجينات المختلفة على الصفة – هما: باستخدام المعادلة ذات الحدين ، وباستخدام مثلث باسكال .

المعادلة ذات الحدين

يمكن معرفة نسب الانعزالات فى الجيل الثانى من مفكوك المعادلة ذات الحدين (س+ص) $^{\text{ن}}$ ؛ حيث تمثل (س) الأليلات التى تؤثر على الصفة فى أحد الاتجاهات (كأن تزيد من الصفة مثلا) ، وتمثل (ص) الأليلات التى تؤثر على الصفة فى الاتجاه الآخر (كأن تنقص من الصفة مثلاً) ، وتمثل (ن) عدد الأليلات الموجودة (تلك التى تزيد والتى تنقص من الصفة)؛ فمثلا إذا تحكم فى الصفة خمسة أزواج من الجينات (أى عشرة أليلات) .. فإن المعادلة تصبح : (س + ص) ^{١٠} ، ويكون مكفوكها كما يأتى :

س^{١٠} + ١٠س^{٩}ص + ٤٥س^{٨}ص^{٢} + ١٢٠ س^{٧}ص^{٣} + ٢١٠س^{٦}ص^{٤} + ٢٥٢ س^{٥}ص^{٥}

+ ٢١٠ س^{٤} ص^{٦} + ١٢٠ س^{٣}ص^{٧} + ٤٥ س^{٢} ص^{٨} + ١٠ س ص^{٩} + ص^{١٠} .

وبذا تكون نسب الانعزالات هى : ١ : ١٠ : ٤٥ : ١٢٠ : ٢١٠ : ٢٥٢ : ٢١٠: ١٢٠ : ٤٥ : ١٠ : ١ .

ويمكن الحصول على المعامل العددى لكل حد من مفكوك المعادلة ذات الحدين بالطريقة التالية :

١– يكون المعامل العددى لكل من الحدين : الأول والأخير دائما عبارة عن الواحد الصحيح .

٢- يؤخذ أس (س) للحد الأول أى (ن) ، ويمثل هذا المعامل العددى للحد الثانى.

٣- يضرب المعامل العددى للحد الثانى فى أس (س) لهذا الحد ؛ أى (ن —١) ويقسم على ٢ ليعطى المعامل العددى للحد الثالث .

٤- يضرب المعامل العددى للحد الثالث فى أس (س) لهذا الحد ؛ أى (ن-٢) ، ويقسم على ٣ ليعطى المعامل العددى للحد الرابع ... وهكذا . هذا .. ويعنى مفكوك هذه المعادلة أنه يوجد تركيب وراثى واحد ، يحتوى على الأليلات العشرة التى تزيد من الصفة ، وعشرة تراكيب وراثية ، يحتوى كل منها على تسعة أليلات من تلك التى تزيد من الصفة ، وأليل واحد من تلك التى تنقص من الصفة، و٤ تركيباً وراثياً، يحتوى كل منها على ثمانية أليلات ، من تلك التى تزيد من الصفة ، وأليلين من تلك التى تنقص من الصفة ... وهكذا. ويكون المجموع الكلى لنسب التراكيب الوراثية هو ١٠٢٤ ، وهو الذى يمكن الحصول عليه – أيضا – من المعادلة ٤ ن حيث تمثل (ن) عدد أزواج العوامل الوراثية الخليطة فى الجيل الأول ؛ وبذا .. يكون مجموع النسب فى هذا المثال ٤ ٥ = ١٠٢٤ .

مثلث باسكال

يمكن الاستعانة بمثلث باسكال Pascal's Triangle المبين أدناه فى تحديد نسب الانعزالات فى الجيل الثانى ؛ حيث يكون كل معامل عددى عبارة عن مجموع المعاملين العددين الموجودين أعلاه على اليمين واليسار كما يلى :

عدد الأليلات	المعاملات العددية للفئات المظهرية
١	١ ١
٢	١ ٢ ١
٣	١ ٣ ٣ ١
٤	١ ٤ ٦ ٤ ١
٥	١ ٥ ١٠ ١٠ ٥ ١
٦	١ ٦ ١٥ ٢٠ ١٥ ٦ ١
٧	١ ٧ ٢١ ٣٥ ٣٥ ٢١ ٧ ١
٨	١ ٨ ٢٨ ٥٦ ٧٠ ٥٦ ٢٨ ٨ ١

ومن الطبيعى أنه لا يستعمل من المعاملات العددية بالمثلث ، إلا ما يقابل العدد الزوجى من الآليلات ، وهو الذى يمثل عدد أزواج العوامل الوراثية التى تتحكم فى الصفة ؛ فلو أن الصفة يتحكم فيها – مثلا – ٣ أزواج من العوامل الوراثية .. نبحث فى المثلث مقابل ٦ آليلات ، لنجد أن نسب المعاملات العددية للفئات المظهرية هى ١ : ٦ : ١٥ : ٢٠ : ١٥ : ٦ : ١.

توزيع الانعزالات المظهرية فى الجيل الثانى

تتأثر طريقة توزيع الانعزالات المظهرية للصفات الكمية – فى الجيل الثانى – بعوامل كثيرة ، نذكر منها مايلى :

١- عدد الجينات التى تتحكم فى الصفة .

٢- كون هذه الجينات ذات سيادة غير تامة ، أم سائدة .

٣- كون الجينات مرتبطة ، أم تتوزع توزيعاً حراً .

٤- كون الجينات متساوية فى تأثيرها فى الصفة ، أم غير متساوية .

٥- وجود علاقة تفوق بين الجينات المتحكمة فى الصفة ، والجينات الأخرى فى النبات، أو عدم وجودها .

٦- كون الجينات المتحكمة فى الصفة تتأثر بجينات أخرى محورة ، أو لا تتأثر .

٧- مدى نفاذية الصفة penetrance ، ودرجة التعبير عنها experssivity فى التراكيب الوراثية المختلفة .

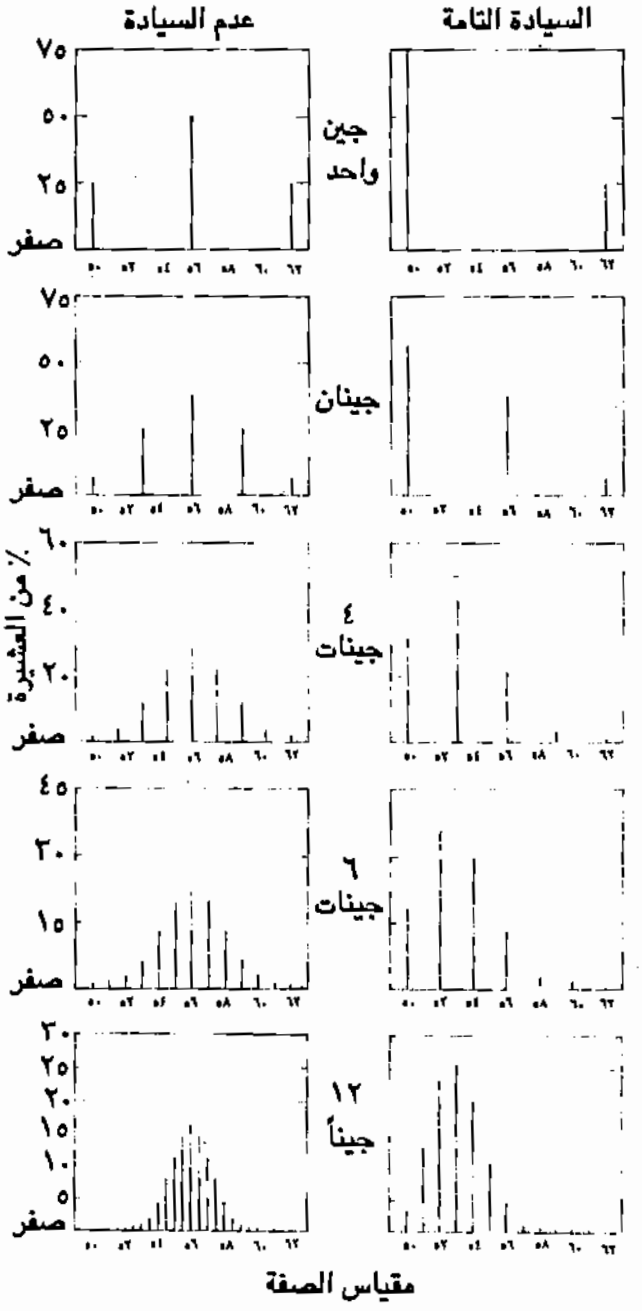
٨- مدى تأثر الصفة بالعوامل البيئية .

وأغلب الظن أن كثيراً من هذه العوامل تتداخل فى التأثير على الصفات الكمية ، بل إن السلوك الوراثى للجينات المتحكمة فى الصفة الواحدة قد يختلف من جين إلى آخر ، وهو مايعد أقصى درجات التعقيد . وتعد أبسط الحالات .. تلك التى تكون فيها الجينات المتحكمة فى الصفة غير مرتبطة ببعضها ، ومتساوية فى تأثيرها، ولا تتفاعل مع الجينات الأخرى فى النبات أو تتأثر بها، وذات نفاذية تامة، وتعبر عن نفسها بوضوح وبدرجة واحدة ، ولاتتأثر بالعوامل البيئية . وإذا توافرت كل هذه الشروط – وهو أمر نادر الحدوث– فإن الانعزالات التى تحدث فى الجيل الثانى تكون مماثلة لتلك التى فى شكل (٤-١) الذى تظهر به التوزيعات فى حالتى غياب السيادة (التوزيعات التى على الجانب

الأيسر من الشكل) ، والسيادة التامة (التوزيعات التى على الجانب الأيمن من الشكل) ، وعندما تكون الصفة بسيطة – أى يتحكم فيها جين واحد – وعندما تكون الصفة كمية ويتحكم فيها ٢ ، أو ٤ ، أو ٦ ، أو ١٢ جيناً (التوزيعات من أعلى إلى أسفل فى الشكل). ويتضح من هذه التوزيعات مايلى :

١– عندما تكون الصفة ذات سيادة غير تامة .. فإن التوزيعات تكون متساوقة ، أى متماثلة ومنتظمة حول الشكل المظهرى ، الذى يأخذ القيمة الوسطية ، والذى يكون توزيعه أعلى التوزيعات ، ويكون كل شكل مظهرى معبراً عن تركيب وراثى ، أو مجموعة من التراكيب الوراثية التى تتساوى فى عدد الأليلات التى تؤثر فى الصفة . ويمكن الحصول على هذه التوزيعات من مفكوك المعادلة ذات الحدين ، أو باستخدام مثلث باسكال . وبينما يمكن تمييز فئات التوزيعات المختلفة فى الصفات البسيطة ، والصفات التى يتحكم فيها جينان أو ثلاثة جينات .. فإن فئات التوزيعات تقترب من بعضها مظهرياً – بشدة – كلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة بحيث يصعب تمييزها عن بعضها ، كما تأخذ شكل منحنى التوزيع الطبيعى. ويصاحب كل زيادة فى عدد الجينات المتحكمة فى الصفة نقص كبير فى نسبة الأفراد المشابهة للأبوين ، الأمر الذى يستلزم زراعة عدد كبير من نباتات عشيرة الجيل الثانى للحصول على نبات واحد أصيل فى الصفة ومماثل لأحد الأبوين .

٢– عندما تكون الصفة سائدة سيادة تامة .. فإن التوزيعات تكون منحرفة أو مائلة skewed نحو الشكل المظهرى للأليلات السائدة . وبينما تزيد عدد فئات التوزيعات المظهرية مع زيادة عدد الجينات المتحكمة فى الصفة.. فإن عدد الفئات يبقى أقل مما فى حالة غياب السيادة عند نفس العدد من الجينات . ويكون من السهل تمييز الفئات المظهرية عن بعضها فى الصفات التى يتحكم فيها من ١ – ٤ جينات ، إلا أن فئات التوزيعات تتقارب مع بعضها ، ويصبح من الصعب تمييزها بعد ذلك . وكلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة .. بدا التوزيع أقرب إلى التوزيع الطبيعى؛ أى كلما قل وضوح الجنوح ظاهريا ؛ ذلك لأن نسب الفئات التى تتجمع فيها الأليلات المتنحية تنخفض بشدة ؛ بحيث لاتمثل شيئاً يذكر إلى جانب بقية العشيرة التى تبدو طبيعية إلى حد ما فى توزيعها برغم أنها تكون منحرفة – بشدة – نحو الصفة السائدة . ويلاحظ – أيضا – أن الفئات المظهرية المنعزلة لاتمثل تراكيب وراثية متشابهة ؛ بسبب وجود السيادة .



شكل (٤ –١) : التوزيعات المتوقعة في الجيل الثاني لصفة يتحكم فيها (من أعلي لأسفل في الشكل) ١ ، و٢ ، و ٤ ، و٦ ، و ١٢ جيناً فى حالتى السيادة التامة (العمود الأيمن) ، وغياب السيادة (العمود الأيسر) علماً بأن درجة توريث الصفة ١٠٠٪ (عن Allard ١٩٦٤) .

ويبين جدول (٤-٢ ، نقلا عن Simmonds ١٩٧٩) كيف أن زيادة عدد الجينات المتحكمة فى الصفة الكمية - عند غياب السيادة - يجعل توزيع فئات الأشكال المظهرية يقترب من التوزيع الطبيعى . أما شكل (٤-٢ ، نقلاً عن Falconer ١٩٨١) فإنه يبين كيف أن التوزيع فى حالة السيادة التامة يبدو أقل جنوحاً كلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة . ويوضح الشكل التوزيع المتوقع من الانعزال الحر لأزواج الأليلات ، عندما يتحكم فى الصفة ٦ جينات (شكل أ) ، أو ٢٤ جيناً (شكل ب) علما بأن السيادة تامة لأحد الأليلات على الأليل الآخر فى كل موقع جينى ، ونسبة جميع الأليلات ٥٠ ، ويؤدى كل موقع جينى متنح أصيل إلى خفض قيمة الصفة بمقدار وحدة كاملة فى الشكل (أ) وربع وحدة فى الشكل (ب) ، كما يظهر على المحور الأفقى الذى تتوزع عليه فئات التراكيب الوراثية ، التى تختلف فى عدد المواقع الجينية المتنحية الأصيلة . أما المحور الرأسى .. فيمثل النسبة المئوية المتوقعة لكل فئة مظهرية ، وقد حسبت من مفكوك المعادلة ذات الحدين $(\frac{١}{٤} + \frac{٣}{٤})^{ن}$ حيث تمثل (ن) عدد المواقع الجينية .

تعد صفة وزن الثمرة فى الطماطم مثالاً جيداً للصفات الكمية التى يسود فيها أحد أليلى كل جين على الآخر ، ويبين شكل (٤ - ٣) توزيعاً حقيقياً لمتوسط وزن الثمرة بالجرام، حُصِلَ عليه فى الجيل الثانى للتلقيح ، بين سلالة الطماطم رقم (٩٠٢) ذات الثمار الكبيرة نسبياً ، والسلالة البرية Red Current ذات الثمار الصغيرة جداً. ويظهر من الشكل سيادة صفة الثمار الصغيرة ، واقتراب متوسط وزن الثمرة فى الجيلين الأول والثانى من المتوسط الهندسى المحسوب ، وابتعادهما كثيراً عن المتوسط الحسابى ، وهو مايدل على أن الجينات ذات تأثير متجمع ، وأن تأثير إضافة أى جين هو زيادة وزن الثمرة بنسبة معينة ، وقد يمكن تفسير الجنوح المشاهد فى التوزيع - فى هذا المثال - على أساس سيادة الجينات التى تتحكم فى وزن الثمرة الصغيرة .

تقدير عدد الجينات المتحكمة فى الصفات الكمية

تستخدم بعض المعادلات فى تقدير عدد الجينات التى تتحكم فى الصفات الكمية ، نذكر منها مايلى :

** $$N = \frac{D^2}{8(VF_2 - VF_1)}$$