التجارية الشائعة فى الزراعة ؛ للتأكد من تفوق إحداها أو بعضها قبل إطلاق زراعتها كصنف جديد .

تطبيق قانون هاردى - فينبرج على الانتخاب فى العشائر الخلطية التلقيح

يؤثر الانتخاب لصفة ما على توازن هاردى - فينبرج فى عشائر النباتات الخلطية التلقيح ، وذلك على النحو التالى :

١- حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد المتنحية الأصيلة :

سبقت مناقشة تأثير الانتخاب ضد صفة بسيطة متنحية فى نسب التراكيب الوراثية المختلفة فى عشائر النباتات الخلطية التلقيح (يراجع لذلك موضوع قانون هاردى - فينبرج فى الفصل الثالث) ، ونبين فيما يلى تأثير عملية الانتخاب على توازن هاردى - فينبرج .

إذا كانت النسب الأولية للأليلين A_1 ، و A_2 (وهما أليلان للجين A) فى العشيرة هى p ، و q على التوالى ، وكانت A_1 سائدة على A_2 ، وكان معامل الانتخاب coefficient of selection ضد الأفراد المتنحية الأصيلة A_2A_2 هو s ، فإنه يمكن الحصول على مساهمة كل تركيب وراثى - بعد إجراء عملية الانتخاب- فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى بضرب النسبة الأولية لكل تركيب وراثى فى قيمة التوافق fitness الخاصة به بعد الانتخاب ؛ كما يلى :

	التركيب الوراثى			
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	المجموع
النسبة الأولية	p^2	2pq	q^2	1
قيمة التوافق fitness	1	1	1-s	
المساهمة النسبية فى إنتاج الجاميطات	p^2	2pq	$q^2(1-s)$	$1 - sq^2$

يلاحظ أن مجموع مساهمات التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى لايساوى الواحد الصحيح ، بسبب حدوث فقدان قدره sq^2 ؛ نتيجة لإجراء عملية الانتخاب التى استبعدت فيها الأفراد المتنحية الأصيلة ، وعليه .. فإنه يحصل على

نسبة الآليل A_2 فى الجيل التالى (بعد إجراء عملية الانتخاب ضد الأفراد ذات التركيب الوراثى A_2A_2 بقسمة حاصل جمع مساهمة التركيب الوراثى A_2A_2 ونصف مساهمة التركيب الوراثى A_1A_2 على المجموع الجديد لمساهمات مختلف التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات (وهو $1-sq^2$) كما يلى :

$$q_1 = \frac{q^2 (1- s) + pq}{1- sq^2}$$

ويحسب التغير فى نسبة الآليل q(أو Δ q) بعد جيل واحد من الانتخاب كما يلـــــى:

$$\Delta q = q_1 - q$$

$$= \frac{q^2 (1- s) + pq}{1- sq^2} - q$$

$$= - \frac{sq^2 (1- q)}{1- sq^2}$$

ويعنى ذلك أن تأثير الانتخاب على نسب الجينات لايعتمد على شدة الانتخاب (s) فقط ، وإنما يعتمد -كذلك- على النسبة الأولية للجينات .

٢- حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد السائدة :

يعنى إجر لانتخاب ضد الأفراد السائدة أن قيمة التوافق تصبح 1- s لكل من التركيبين الوراثيين A_1A_1 ، و A_2A_2 . وعندما يكون الانتخاب تاماً -أى عندما تكون قيمة (s) واحداً صحيحًا- فإن التغير فى نسبة الآليل q (أو Δ q) بعد جيل واحد من الانتخاب يصبح كما يلى :

$$\Delta q = 1 - q$$

أى إنه لو سمح للأفراد ذات التركيب الوراثى المتنحى الأصيل فقط بالتكاثر .. فإن نسبة الآليل المتنحى تصبح واحداً صحيحًا بعد جيل واحد من الانتخاب .

٣- حالة السيادة غير التامة :

عندما يكون الفرد الخليط A_1A_2 وسطًا بين الأفراد الأصيلة .. فإن قيمة التوافق تصبح $1-\frac{1}{2}s$ للأفراد ذوى التركيب الوراثى A_1A_2 ، و $1-s$ للأفراد التى يجرى الانتخاب ضدها ، بينما تبقى قيمة التوافق واحدًا صحيحًا بالنسبة للأفراد التى تحمل التركيب الوراثى المرغوب .

٤- حالة الانتخاب لصالح الأفراد الخليطة :

تنتخب الأفراد الخليطة A_1A_2 فى حالات السيادة الفائقة Overdominance . وبينما تكون قمية التوافق واحداً صحيحًا بالنسبة للأفراد الخليطة فإنها تصبح ($1-s_1$) ، و($1-s_2$) للتركيبين الأصيلين A_1A_1 ، و A_2A_2 .

ويبين جدول (٦-١) التغير فى نسبة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة التى سبق بيانها (عن Falconer ١٩٨١) .

جدول (٦ - ١) : التغير فى نسبجة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة .

حالة السيادة	الآليلات أو التراكيب الوراثية المستبعدة	التراكيب الوراثية ونسبتها الأولية			التغير فى نسبة الآليل A2 (Δq أو)
		A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
		p^2	$2pq$	q^2	
		قيمة التوافق			
لا توجد سيادة	A2	1	$1-\frac{1}{2}s$	$1-s$	$-\frac{\frac{1}{2}sq(1-q)}{1-sq}$
السيادة تامة	A_2A_2	1	1	$1-s$	$-\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$
السيادة تامة	A_1	$1-s$	$1-s$	1	$+\frac{sq^2(1-q)}{1-s(1-q^2)}$
يوجد تفوق	A_1A_1 ، و A_2A_2	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$+\frac{pq(s_1p-s_2q)}{1-s_1p^2-s_2q^2}$

(أ) يمكن إهمال المقام إذا كانت قيمة (s) صغيرة ، ويعتبر البسط - حينئذ - ممثلاً لـ Δq .

تأثير النسب الأولية للأليلات فى كفاءة عملية الانتخاب

يوضح شكل (٦-١) مدى التغير فى نسبة الأليل مع الانتخاب (أوΔq) ، عند اختلاف نسبته الأولية ، مع معامل انتخاب (s) قيمته ٠,٢ ، وهى القيمة الشائعة - غالباً - بالنسبة للصفات الكمية . يمثل المنحنيان العلويان العلاقة فى حالة غياب السيادة ، بينما يمثلها المنحنيان السفليان فى حالة السيادة التامة . وبينما تعنى علامة (+) أن الانتخاب لصالح الأليل ذى النسبة الأولية q .. فإن علامة (-) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الأليل .

يتضح من الشكل ما يلى :

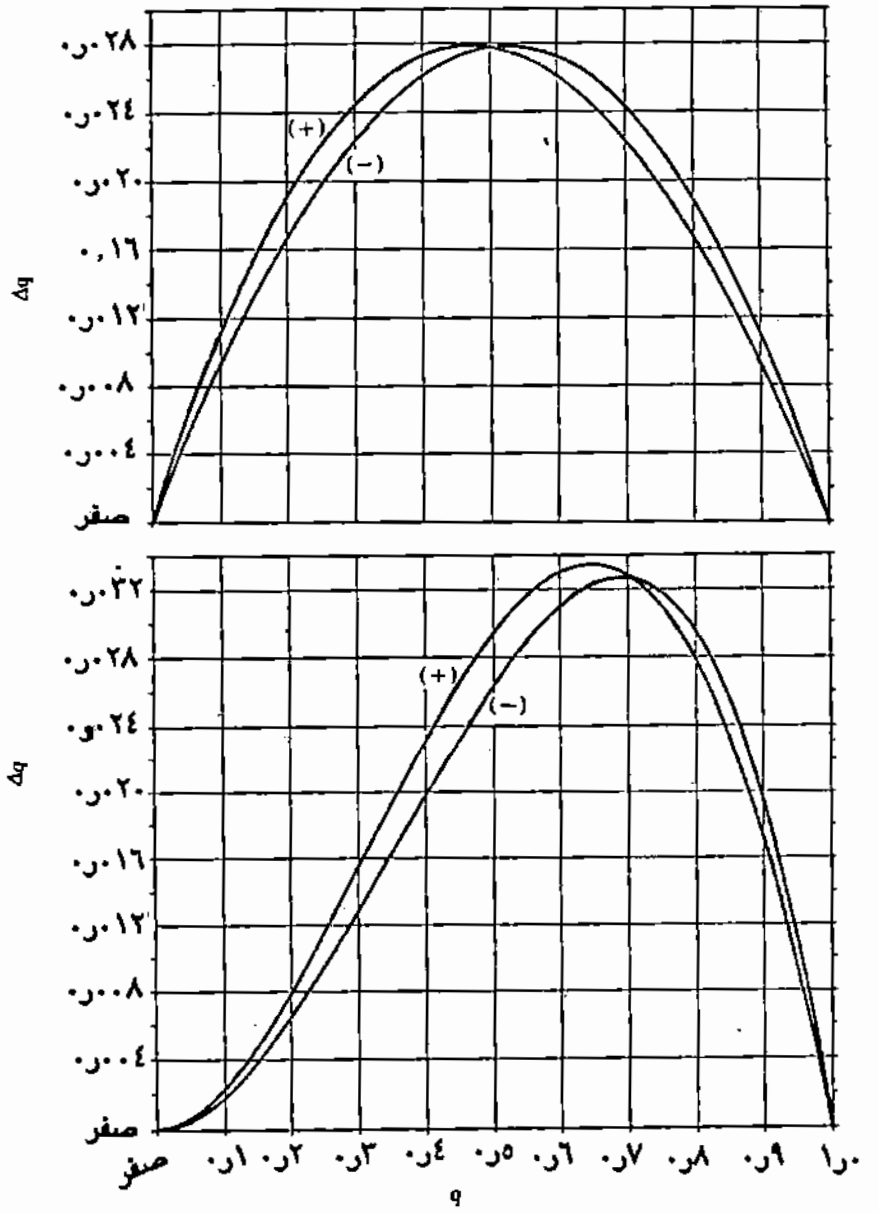
١- يكون الانتخاب أكثر فاعلية عندما تكون نسبة الأليلات وسطية ، وتقل كفاءته - تدريجيًا - بزيادة قيمة q أو نقصها .

٢- يكون الانتخاب قليل الفاعلية ضد الأليلات المتنحية ، عندما تكون نسبتها منخفضة فى العشيرة .

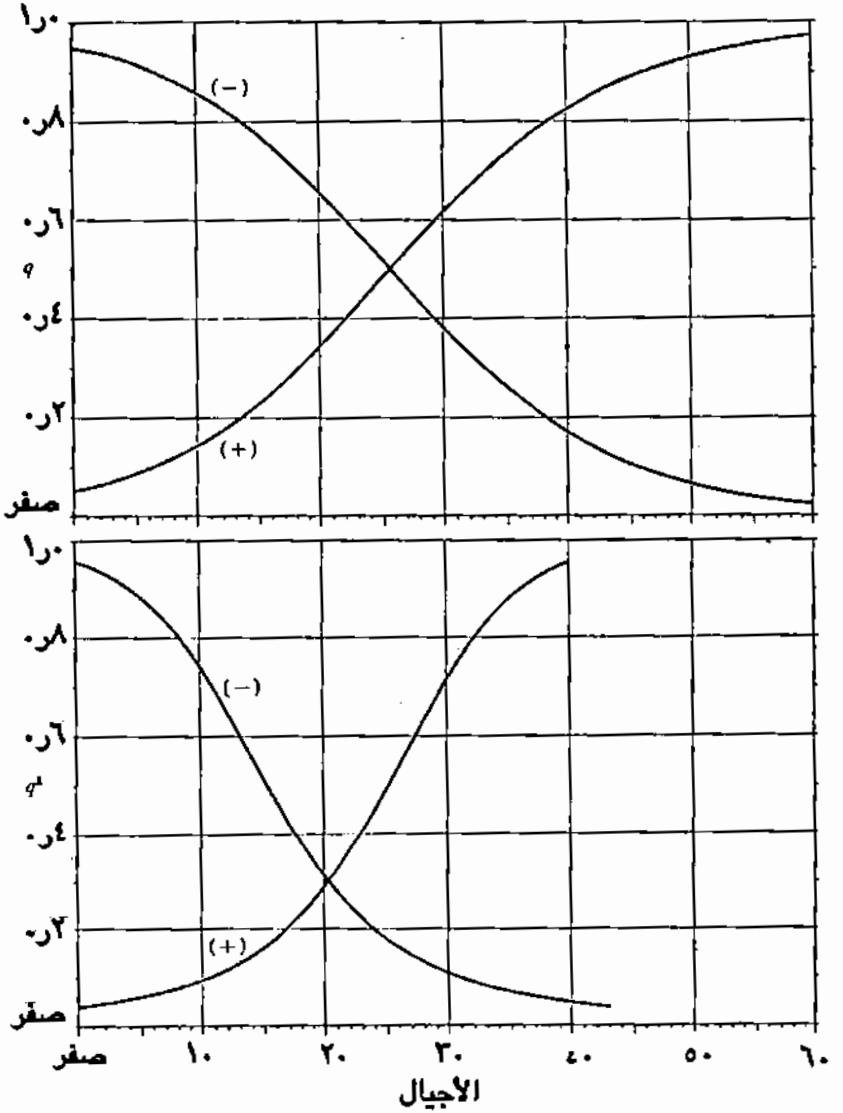
ويمكن التعبير عن التغير فى نسبة الأليلات مع الانتخاب ؛ ببيان العلاقة بين نسبة الأليلات وأجيال الانتخاب كما فى شكل (٦-٢) ، وهو الذى يمكن إعداده من شكل (٦-١) ، الذى بنى على أساس أن معامل الانتخاب s قيمته ٠,٢ ويمثل الشكلان العلويان التغير فى نسبة الأليل (q) مع الانتخاب ، بينما يمثل الشكلان السفليان التغير فى نسبة التركيب الوراثى الأصيل (q^2) مع الانتخاب . وبينما تعنى العلامة (+) أن الانتخاب لصالح الأليل ذى النسبة الأولية (q) .. فإن علامة (-) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الأليل ؛ لذا .. فإن قيمة q أو (q^2) تزداد فى الحالة الأولى وتقل فى الحالة الثانية .

يتضح من الشكل أن التغير فى نسبة الأليلات ، أو فى نسبة التراكيب الوراثية .. يكون بطيئاً للغاية فى بداية عملية الانتخاب عندما تكون هذه النسب منخفضة جداً أو مرتفعة جداً ابتداءً ، ولكن معدل التغير يزداد فى الحالات الوسطية لهذه النسب ، ثم ينخفض مرة أخرى بالقرب من نهاية عملية الانتخاب .

وكما سبق بيانه فى جدول (٦-١) .. فإنه يمكن الاستغناء عن المقام فى معادلات حساب قيمة Δq حينما تكون قيمة s أو q صغيرة جدا نظراً لأنه يكون قريباً جدا من



شكل (٦ – ١) : العلاقة بين النسبة الأولية للألليل (q) ، والتغير فى نسبته (Δq) عند الانتخاب مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمة ٠٫٢ . يراجع المتن للتفاصيل .



شكل (٦ – ٢) : التغير في نسبة الأليل (q) وفي نسبة التركيب الوراثي المتنحي الأصيل (q^2) مع الانتخاب مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمته ٠,٢ يراجع المتن للتفاصيل (عن Falconer ١٩٨١) .

الواحد الصحيح ، وتحسب قيمة Δq حينئذ بالمعادلات التالية :

١- في حالة غياب السيادة تصبح المعادلة :

$$\Delta q = \pm \frac{1}{2} s q (1-q)$$

٢- في حالة السيادة التامة تصبح المعادلة :

$$\Delta q = \pm s q^2 (1-q)$$

عدد أجيال الانتخاب اللازمة لإحداث التغيير المطلوب

يُطرح هذا السؤال -غالبًا- في برامج التربية : ما عدد الأجيال اللازمة من الانتخاب لإحداث التغيير المطلوب في نسبة الأليل غير المرغوب في العشيرة ؟ وتتوقف الإجابة على هذا السؤال على أربعة أمور ، هي :

١- حالة السيادة :

يتم اختيار المعادلة المناسبة لكل حالة من حالات السيادة - كما سبق بيانه - ففي حالة استبعاد النباتات المتنحية الأصيلة .. تكون المعادلة المناسبة كما يلي :

$$q_1 = \frac{q^2 (1-s) + pq}{1 - sq^2}$$

وهي المعادلة التي تحدد نسبة الأليل المتنحي بعد جيل واحد من الانتخاب ضده .

٢- شدة الانتخاب :

يتوقف عدد الأجيال اللازمة لإحداث التغيير المطلوب على شدة الانتخاب ، وهي التي تتوقف على درجة توريث الصفة ؛ فلو فرض أن استبعدت جميع النباتات المتنحية الأصيلة (أي كانت $s=1$) - كما هي الحال في حالات الانتخاب الطبيعي ضد الطفرات المتنحية المميتة ، وكما يحدث في برامج التربية عند الانتخاب ضد الصفات المتنحية غير المرغوبة - فإن المعادلة السابقة تصبح كما يلي :

$$q_1 = \frac{q}{1 + q}$$

وباستعمال الرموز q_0 ، و q_1 ، و q_2 ، و q_t لنسبة الآليل المتنحى بعد صفر ، و ١ و ٢، و t جيل من الانتخاب ضده .. فإنه يمكن التوصل إلى المعادلات التالية :

$$q_1 = \frac{q_o}{1+q_o}$$

$$q_2 = \frac{q_1}{1+q_1} = \frac{q_o}{1+2q_o}$$

$$q_t = \frac{q_o}{1+tq_o}$$

ويصبح – بالتالى – عدد الأجيال (t) اللازمة لتغيير نسبة الآليل من q_0 إلى q_t كما يلى (عن Falconer ١٩٨١) :

$$t = \frac{q_o - q_t}{q_o q_t}$$

$$= \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_o}$$

٣– النسبة الأصيلة للآليل (أو q_o) :

يكون التغير فى نسب الآليلات مع الانتخاب منخفضا للغاية ، عندما تكون نسبة الآليل منخفضة أو مرتفعة أصلاً كما سبق أن أوضحنا ؛ ففى حالة استبعاد جميع النباتات المتنحية الأصيلة (كما فى المثال السابق) .. فإنه يلزم ١٢ جيلاً لزيادة نسبة الآليل السائد من ٠,٩ إلى ٠,٩٥ ، بينما يلزم ٣٢ جيلاً أخرى لزيادة نسبته من ٠,٩٥ إلى ٠,٩٨ وإذا فرض أن معامل الانتخاب s كان ٠,٢ وهو ما يحدث عندما تكون درجة التوريث منخفضة .. فإنه يلزم فى هذه الحالة ٥٤ جيلاً لزيادة نسبة الآليل السائد من ٠,٩ إلى ٠,٩٥ ، و ١٥٥ جيلاً أخرى لزيادة نسبته من ٠,٩٥ إلى ٠,٩٨ ؛ هذا بفرض عدم ظهور الآليل غير المرغوب كطفرة أثناء إجراء عملية الانتخاب .

٤– عدد الصفات التى ينتخب لها المربى :

يؤثر عدد الصفات التى ينتخب لها المربى على شدة الانتخاب الممكنة ؛ حيث تقل شدة

الانتخاب مع كل زيادة فى عدد الصفات . فلو أن المطلوب هو انتخاب أفضل ٥٪ من النباتات فى عشيرة مكونة من ١٠٠٠ نبات مثلاً .. لأمكن – فعلاً – إجراء الانتخاب على أفضل ٥٪ من النباتات فى هذه الصفة . ولكن شدة الانتخاب تخف حدتها مع زيادة عدد الصفات التى ينتخب لها المربى ؛ حيث يلزم – حينئذ – إجراء الانتخاب على أفضل ٢٢٪ ، و٣٧٪ ، و ٥٥٪ ، و ٧٤٪ من النباتات عند الانتخاب لصفتين ، وثلاث ، وخمس ، وعشر صفات على التوالى ، بفرض تساوى شدة الانتخاب بالنسبة لجميع الصفات المنتخبة ؛ وذلك حسب المعادلة التالية :

النسبة المئوية لأفضل النباتات التى يجب الإبقاء عليها = $\sqrt[ن]{\text{س}} \times ١٠٠$

حيث إن :

ن = عدد الصفات المنتخبة .

س = نسبة الأفراد التى يجب الإبقاء عليها للمحافظة على حجم العشيرة (٥٪ فى المثال السابق) (عن Allard ١٩٦٤) .

تأثير الطفرات على توازن هاردى – فينبرج

تؤثر الطفرات على التوازن الذى تصل إليه الأليلات فى العشيرة بعد تحسينها بالانتخاب، ولكن يتوقف مدى هذا التأثير على ما إذا كانت هذه الطفرات نادرة الحدوث ، أم أنه يتكرر حدوثها باستمرار ؛ فالطفرات النادرة الحدوث non - recurrent mutations لايكون لها تأثير ينكر على نسبة الأليلات فى العشيرة ؛ لأن فرصتها فى البقاء تكون ضئيلة للغاية ، إلا إذا كانت قدرتها على البقاء أكبر من الصور الأخرى (الأليلات الأخرى) لنفس الجين ؛ فلو أن العشيرة كلها كانت ذات تركيب وراثى A_1A_1 ، وحدثت طفرة فى أحد الأفراد إلى A_2 .. فإن فرصة الفرد المطفر A_1A_2 فى التزاوج تكون ضئيلة جداً ؛ وإن لم يأخذ فرصته .. فإن الطفرة تنقرض ، وتعود العشيرة برمتها إلى التركيب الوراثى A_1A_1 كما كانت ؛ لذا .. فإن هذه الطفرات لاتحدث أى تغير فى نسب الأليلات فى العشيرة ، إلا إذا كان الانتخاب لصالحها .

ويختلف الأمر مع الطفرات التى يتكرر حدوثها recurrent mutations ؛ لأنها لاتفقد أبدا من العشيرة ؛ بسبب تكرر حدوثها بانتظام ؛ فإذا فرض وجود أليل A_1 ، وأنه يطفر

بانتظام إلى الأليل A_2 ؛ بمعدل قدره "u" فى كل جيل ، وإذا كانت نسبة A_1 فى جيل ما .. هى p_o فإن نسبة الأليل A_2 فى الجيل التالى تكون up_o ، وتصبح نسبة الأليل A_1 كما يلى :

$$A_1 = p_o - up_o$$

ويكون التغير فى نسبة الجين قدره : $(- up_o)$.

أما إذا حدثت الطفرة فى كلا الاتجاهين ، وبفرض وجود أليلين فقط للجين هما A_1 ، و A_2 ، وأن نسبتيهما الأولية p_o ، و q_o على التوالى ، وأن A_1 يطفر إلى A_2 ؛ بمعدل قدره u فى كل جيل ، بينما يطفر A_2 إلى A_1 بمعدل قدره v فى كل جيل .. فإن نسبة الأليل A_2 تزيد فى كل جيل بمقدار up_o ؛ بسبب الطفرة فى هذا الاتجاه ، وتقل بمقدار vq_o بسبب الطفرة فى الاتجاه الآخر ؛ وبذا .. يصبح التغير فى نسبة الأليلات (Δq) بعد جيل واحد كما يلى :

$$\Delta q = up_o - vq_o$$

يستمر هذا التغير فى نسبة الأليلات إلى أن يصل الأليلان إلى حالة توازن بينهما ، وهى التى يتساوى عندها up مع vq ؛ ذلك لأن زيادة نسبة أحد الأليلين – تدريجيًا – بسبب الطفرات .. تعنى تبقى نسبة أقل من الأليل الآخر الذى تحدث فيه الطفرة فى هذا الاتجاه ؛ فى الوقت الذى تتوفر فيه نسبة أعلى من الأليل ، الذى تحدث فيه طفرة فى الاتجاه المضاد . ونجد عند التوازن أن Δq تساوى صفرا .

هذا .. وتتراوح نسبة الطفرات فى الطبيعة –بوجه عام– من $١٠^{-٨}$ إلى $١٠^{-٤}$ فى الجيل الواحد . وتعد هذه النسبة ضئيلة جداً . وبرغم أنها قد تؤثر فى تطور الأنواع على المدى البعيد .. إلا أنها لاتؤثر فى نسبة الأليلات بشكل ملحوظ يمكن قياسه .

وتدل الحالات المشاهدة على أن معدل حدوث الطفرات من الطرز البرية wild types إلى الطرز المطفرة mutant types يكون ١٠ أضعاف المعدل فى الاتجاه العكسى ؛ وبذا .. فإن نسبة الأليلين عند وصولهما إلى حالة التوازن تكون ٠,١ للطرز البرية ، و٠,٩ لطرز الطفرات ؛ أى إن الطفرات تكون هى الأليلات الشائعة فى العشائر الطبيعية . كما تجدر الإشارة إلى أن أى تغير فى معدل حدوث الطفرات – مثل زيادة جرعة التعرض للإشعاعات – لايؤثر فى حالة التوازن مادام التغير واحداً فى كلا اتجاهى الطفور .

تأثير الهجرة إلى العشيرة فى توازن هاردى - فينبرج

تؤثر الهجرة migration إلى العشيرة على حالة التوازن الذى تصل إليه الأليلات فى العشيرة بعد تحسينها ، ويتوقف مدى هذا التأثير على معدل الهجرة ، وعلى الفرق بين نسبة الأليل فى الأفراد المهاجرة والأفراد الأصلية .

فلو فرض أن كانت نسبة الأفراد المهاجرة إلى عشيرة كبيرة فى الحجم هى m ونسبة الأفراد الأصلية (1-m) ، وأن نسبة أليل ما هى q_m بين الأفراد المهاجرة ، و q_o بين الأفراد الأصلية ، فإن نسبة الأليل فى العشيرة المختلطة (q_1) تصبح كما يلى :

$$q_1 = mq_m + (1-m)\, q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o) + q_o$$

ويصبح التغير فى نسبة الأليل (Δq) بعد جيل واحد من الهجرة كما يلى :

$$\Delta q = q_1 - q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o)$$

الانتخاب فى الصفات الكمية

يتوقف مدى التقدم الذى يمكن إحرازه عند الانتخاب للصفات الكمية على العوامل التالية :

١- مدى توفر الاختلافات الوراثية .
٢- درجة توريث الصفة .
٣- شدة الانتخاب للصفة .

ويعبر عن التقدم الوراثى فى كل دورة من دورات الانتخاب (G_c) بالمعادلة التالية :

$$G_c = h^2 D$$

حيث تمثل :

h^2 : درجة التوريث على النطاق الضيق .

D : الفارق الانتخابى Selection Differntial ، وهو الفرق بين متوسط الأفراد