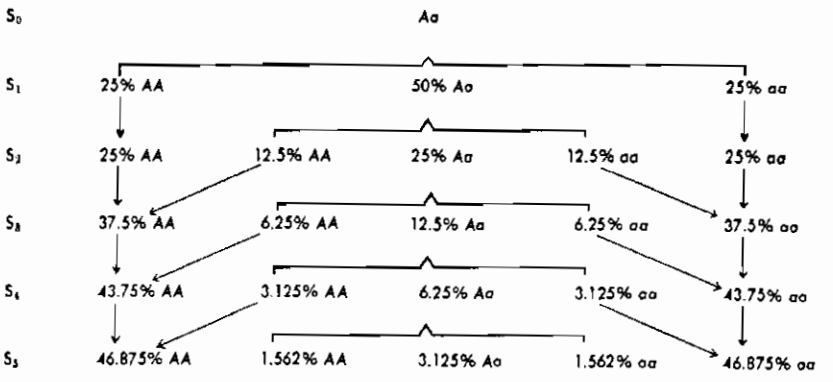
حيث $\bar{F}_1$ ، $\bar{F}_2$ هما متوسطا الجيلين الأول والثانى على التوالى، مع العلم بأن نباتات الجيل الأول تُلقح ذاتيًا لإنتاج الجيل الثانى (عن Mather & Jinks ١٩٧٧).

تأثير التربية الداخلية فى التركيب الوراثى

فسرت نتائج دراسات East & Jones على اعتبار أن التربية الداخلية تؤدى إلى انعزال سلالات أصيلة وراثيًا هى السلالات المرباة داخليًا inbred lines، وهى التى تتكون بنفس الطريقة التى تنشأ بها السلالات النقية pure lines، التى سبقت مناقشتها فى فصل آخر، فكلاهما ينشأ بالتلقيح الذاتى المستمر، والفرق الوحيد بينهما أن السلالات المرباة داخليًا تنشأ بالتلقيح الذاتى الصناعى فى النباتات الخلطية التلقيح بطبيعتها، بينما تنشأ السلالات النقية بالتلقيح الذاتى الطبيعى فى النباتات الذاتية التلقيح، وتكون نباتات أى من نوعى السلالات على درجة عالية جدًا (تصل إلى ١٠٠٪ فى السلالات النقية) فى كل من الأصالة الوراثية homozygosity والتجانس الوراثى homogenity.

انعزال السلالات الأصيلة وراثيًا مع التلقيح الذاتى المستمر

لبيان كيفية تكوين سلالات أصيلة وراثيًا بالتلقيح الذاتى المستمر .. نفترض وجود فرد خليط فى زوج واحد من الجينات، وليكن Aa. ويمثل هذا الفرد الجيل S_0 الذى لم تخضع آباؤه للتلقيح الذاتى selfing بعد. فإذا أجرى التلقيح الذاتى لهذا الفرد .. فإن نسله يمثل الجيل S_1، وهو أول جيل ينتج من التلقيح الذاتى، الذى نجد فيه أن نصف الأفراد تكون خليطة Aa، بينما تكون ربع الأفراد أصيلة سائدة AA، وربعها الآخر أصيلة متنحية aa. وباستمرار التلقيح الذاتى لنباتات الجيل S1 وأجيال التلقيح الذاتى التالية (S_2، و S_3، و S_4) ... إلخ .. نلاحظ استمرار نقص نسبة الخلط (عدم التماثل) الوراثى heterozygosity بمقدار النصف، بعد كل جيل من أجيال التلقيح الذاتى، ويصاحب ذلك زيادة مستمرة فى نسبة الأصالة (التماثل) الوراثى homozygosity جيلاً بعد جيل (شكلا ٩-١، و ٩-٢، وجدول ٩-١).



شكل (٩-١): تخطيط يبين كيف يؤدى التلقيح الذاتى المستمر إلى نقص نسبة النباتات الخليطة بمقدار النصف بعد كل جيل من أجيال التلقيح الذاتى.

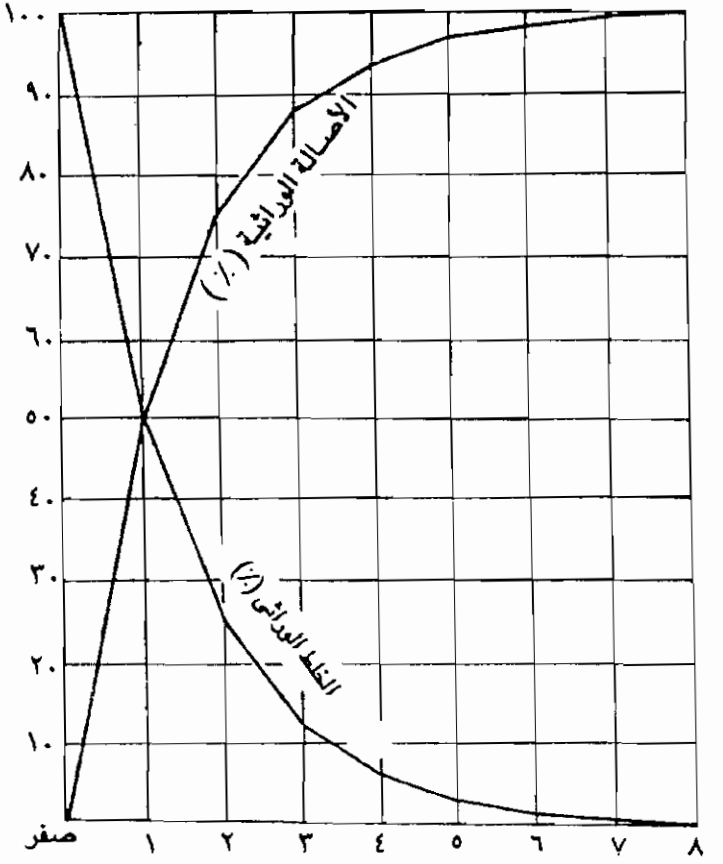
جدول (٩-١): نسبة الأفراد الأصيلة والأفراد الخليطة وراثيًا بعد التلقيح الذاتى (S) العدد من الأجيال (م=m) لفرد خليط فى عامل وراثى واحد.

الجيل	التركيب الوراثى AA	Aa	Aa	الأفراد الخليطة (٪)	الأفراد الأصيلة (٪)
S_0	صفر	١	صفر	١٠٠	صفر
S_1	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{4}$	٥٠	٥٠
S_2	$^{3}/_{8}$	$^{1}/_{4}$	$^{3}/_{8}$	٢٥	٧٥
S_3	$^{7}/_{16}$	$^{1}/_{8}$	$^{7}/_{16}$	١٢,٥	٨٧,٥
S_4	$^{15}/_{32}$	$^{1}/_{16}$	$^{15}/_{32}$	٦,٢٥	٩٣,٧٥
S_5	$^{31}/_{64}$	$^{1}/_{32}$	$^{31}/_{64}$	٣,١٢٥	٩٦,٨٧٥
S_{10}	$^{1023}/_{2048}$	$^{1}/_{1024}$	$^{1023}/_{2048}$	٠,٠٩٨	٩٩,٩٠٢
S_m	$\frac{1-(^{1}/_{2})^{m}}{2+(^{1}/_{2})^{m}}$	$\frac{1}{(^{1}/_{2})^{m}}$	$\frac{1-(^{1}/_{2})^{m}}{2+(^{1}/_{2})^{m}}$	$100 \times (^{1}/_{2})^{m}$	$100 \times [1-(^{1}/_{2})^{m}]$

ويلاحظ أن نسبة التراكيب الوراثية aa:Aa:AA كانت ١:٢:١، و ٣:٢:٣، و ٧:٢:٧، و ١٥:٢:١٥ فى أجيال التلقيح الذاتى: الأول، والثانى، والثالث، والرابع على التوالى؛ وعليه .. فإنه يمكن الحصول على نسب التراكيب الوراثية الثلاثة المتحصل عليها لأى جيل من أجيال التلقيح الذاتى من المعادلة التالية:

$$aa:Aa:AA = (1-(^{1}/_{2})^{m}):(2):(1-(^{1}/_{2})^{m})$$

حيث تمثل م عدد أجيال التلقيح الذاتى.



شكل (٩–٢): التغير فى نسبتى الأصالة (التماثل) الوراثية **homozygosity**، والخلط (عدم التماثل) الوراثى **heterozygosity** مع التلقيح الذاتى (عن **Chaudhari** ١٩٧١).

كما يمكن - أيضًا - التوصل من جدول (٩-١) إلى المعادلات التالية:

نسبة الأفراد الأصيلة السائدة (AA) فقط أو الأصيلة المتنحية (aa) فقط = $\frac{١ - (\frac{١}{٢})^{ن}}{١ + (\frac{١}{٢})^{ن}}$

نسبة الأفراد الأصيلة السائدة (AA) + الأصيلة المتنحية (aa) = $\frac{١ - (\frac{١}{٢})^{ن}}{(\frac{١}{٢})^{ن}}$

نسبة الأفراد الخليطة= $\frac{١}{(\frac{١}{٢})^{ن}}$

وتجدر ملاحظة أن المعادلات السابقة خاصة بالحالات التى يكون الانعزال فيها فى زوج واحد من الجينات. كما يلاحظ أيضًا أن التلقيح الذاتى المستمر لم يؤد إلى أى تغير فى نسبة الآليلات، حيث بقيت كما كانت عليه فى الجيل الأول، برغم تغير نسب التراكيب الوراثية. وهذا – طبعًا – بافتراض تساوى التراكيب الوراثية المنعزلة فى درجة خصوبتها، وعدم حدوث انتخاب لصالح تراكيب وراثية معينة على حساب غيرها، وعدم حدوث طفرات فى صالح أحد الآليلين بنسبة عالية مؤثرة.

تأثير عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

لحساب نسبة الأفراد الأصيلة فى عواملها الوراثية بعد عدد معين من أجيال التلقيح الذاتى فى حالات الانعزال فى أكثر من زوج من الجينات .. فإنه يمكن التوصل إلى المعادلة الخاصة بذلك من جدول (٩–٢). يبين الجدول نسبة الأفراد الأصيلة – وراثيًا – بعد التلقيح لذاتى لعدد (م) من الأجيال، وفى حالات الانعزال فى (ن) من أزواج العوامل الوراثية. والمعادلة المستنبطة من الجدول هى:

$$\text{نسبة الأفراد الأصيلة وراثيًا} = \left[\frac{1 - (2)^{م}}{(2)^{م}}\right]^{ن} \times 100$$

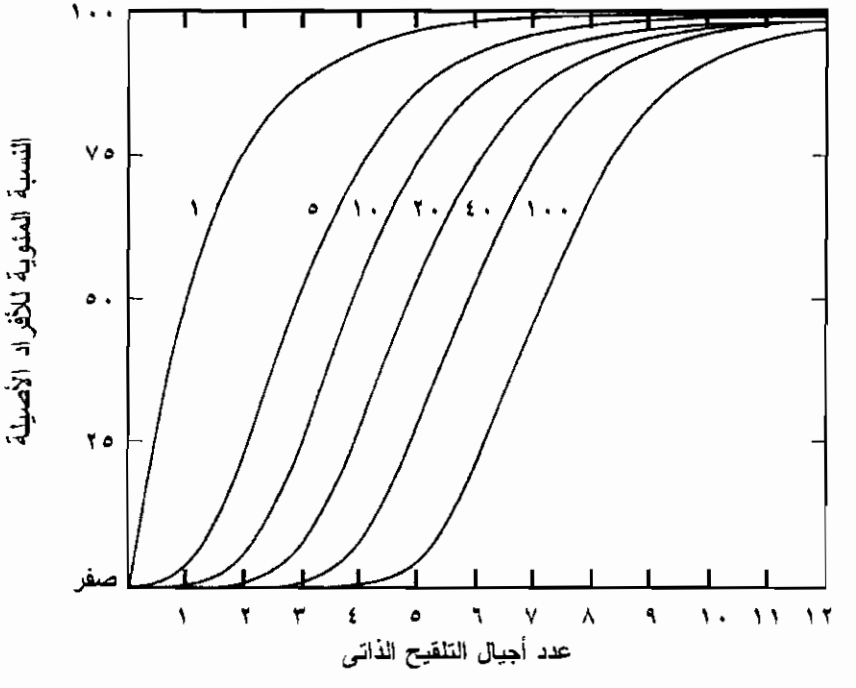
جدول (٩–٢): تأثير التلقيح الذاتى لعدد (م) من الأجيال على النسبة المئوية للأفراد الأصيلة وراثيًا عند وجود عدد (ن) من العوامل الوراثية المنعزلة.

أجيال التلقيح الذاتى S	نسبة الأفراد الأصيلة عند انعزال (ن) من العوامل الوراثية ١	٢	٣	٤	الأفراد الأصيلة (٪)
$F_2 = S_1$	٥٠	٢٥	١٢,٥	٦,٢٥	$(\frac{1}{2})^{ن} \times 100$
$F_3 = S_2$	٧٥	٦,٢٥	٤٢,١٩	٣١,٦٤	$(\frac{3}{4})^{ن} \times 100$
$F_4 = S_3$	٨٧,٥	٧٦,٥٦	٦٦,٩٩	٥٨,٦٢	$(\frac{7}{8})^{ن} \times 100$
$F_5 = S_4$	٩٣,٧٥	٨٧,٨٩	٤٢,٤٠	٧٧,٢٥	$(\frac{15}{16})^{ن} \times 100$
(م)	$(\frac{1-(2)^{-1}}{(2)^{-1}})^{1} \times 100$	$(\frac{1-(2)^{-2}}{(2)^{-2}})^{2} \times 100$	$(\frac{1-(2)^{-2}}{(2)^{-2}})^{3} \times 100$	$(\frac{1-(2)^{-2}}{(2)^{-2}})^{4} \times 100$	$(\frac{1-(2)^{-2}}{(2)^{-2}})^{ن} \times 100$

وتجدر ملاحظة أن (م) تمثل أيضًا رقم الجيل الانعزالى؛ حيث إن $F_1=S_0$، و $F_2=S_1$ (الجيل الانعزالى الأول)، و $F_3=S_2$ (الجيل الانعزالى الثانى) .. وهكذا؛ كما أن (ن) تمثل عدد أزواج العوامل الوراثية الخليطة فى الجيل S_0، أو هى عدد العوامل الوراثية التى يختلف فيها أبوا الجيل الأول F_1.

هذا .. ويعاب على هذه المعادلة أنها لا تصلح للتطبيق إلا على أزواج الجينات المستقلة فى توزيعها؛ إذ إن نسبة الإفراد الأصيلة تتغير عند وجود ارتباط بين الجينات المنعزلة.

ويتضح من جدول (٩-٢) - لدى تطبيق المعادلة المستنبطة منه - أنه كلما زاد عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) تأخر الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية. ويبين شكل (٩-٣) سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية عند وجود ١، و ٥، و ١٠، و ٢٠، و ٤٠، و ١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة.



شكل (٩-٣): سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية **homozygosity** عند وجود ١، و ٥، و ١٠، و ٢٠، و ٤٠، و ١٠٠ زوج من العوامل الوراثية المنعزلة (عن **Allard** ١٩٦٤).

ويمكن الحصول على تفاصيل أكثر عن نسب التراكيب الوراثية المتوقعة، التى تختلف فى عدد المواقع الجينية الأصيلة أو الخليطة بها، بعد أى عدد من أجيال التلقيح الذاتى (م)، وعند اختلاف عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) من مفكوك المعادلة ذات الحدين: $[1+(2^{م}-1)]^{ن}$؛ فإذا فُرِضَ وكان عدد أزواج العوامل الوراثية المنعزلة = ٣، واستمر التلقيح الذاتى لخمسة أجيال - أى حتى الجيل السادس ($F_6=S_5$) فإن المعادلة تصبح كما يلى:

$$= [1 + (2^{5} - 1)]^{3}$$

$$= (1+31)^{3}$$

$$= (1^{3}) + 3(1)^{2}(31) + 3(1)(31)^{2} + (31^{3}).$$

ويعنى ذلك أن الجيل السادس يتكون مما يلى:

(1^{3}) = فرد واحد خليط فى الأزواج الثلاثة من الجينات.

$3(1)^{2}(31)$ = ٩٣ فردًا خليطًا فى زوجين من الجينات، وأصيل فى الثالث.

$3(1)(31)^{2}$ = ٢٨٨٣ فردًا خليطًا فى زوج واحد من الجينات، وأصيل فى الزوجين الآخرين.

$(31)^{3}$ = ٢٩٦٩١ فردًا أصيلاً فى الأزواج الثلاثة من الجينات.

هذا .. ولا تتفق النسب المحسوبة بالمعادلة مع النسب المشاهدة، إلا إذا تساوت التراكيب الوراثية فى القدرة على التكاثر، وهو الأمر الذى لا يحدث - عادة - نظرًا لأن التراكيب الوراثية الخليطة تكون أقوى نموًا، مما يؤدى إلى إبطاء الوصول إلى التجانس الوراثى.

يتبين مما سبق .. أن التدهور الملاحظ فى صفات النسل الناتج من التلقيح الذاتى لأفراد خليطة فى تركيبها الوراثى هو نتيجة لحدوث الانعزال الجينى، وتكوين سلالات نقية؛ ذلك لأن الأفراد الخليطة توجد بها جينات ضارة أو مميتة متنحية، تكون مستترة لكونها متنحية، وبذلك .. لا يظهر أثرها المباشر فى الفرد الخليط، لوجود الآليل السائد. لكن هذه الجينات تنعزل بحالة أصيلة عند إجراء التلقيح الذاتى؛ فيظهر - من ثَمّ - أثرها الضار. ومتى انعزلت هذه الجينات، وثبتت بحالة أصيلة فى

السلالات المتكونة .. فإن التدهور المصاحب للتربية الداخلية يتوقف. كما تثبت صفات السلالات المتكونة. وهو الأمر الذى يحدث بعد ٧-٨ أجيال من التلقيح الذاتى.

تأثير الارتباط فى سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

يؤثر الارتباط بين العوامل الوراثية المنعزلة على سرعة الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية من وجهتين كما يلى:

١ - يقلل الارتباط من عدد العوامل الوراثية المنعزلة (ن) فى المعادلتين السابقتين؛ نظرًا لأن الجينات المرتبطة بشدة تنعزل، كما لو كانت جينًا واحدًا؛ وعليه .. فإن الارتباط يسرع من الوصول إلى حالة الأصالة الوراثية.

٢ - يزيد الارتباط من نسب التراكيب الوراثية المحتوية على الجينات المرتبطة على حساب نسب التراكيب الأخرى. وعمومًا .. فإن الارتباط يحافظ على التراكيب الوراثية للأبوين، ويقلل من فرصة تكوين انعزالات وراثية جديدة.

إن الارتباط يؤدى إلى انخفاض نسبة الأفراد الخليطة فى كل جيل دون التأثير على المستوى العام للخلط الوراثى heterozygosity فى كل موقع جينى؛ حيث يؤدى الارتباط إلى تقليل العدد الفعّال لأزواج العوامل الوراثية (ن) فى المعادلة (إذا إن الجينات المرتبطة بشدة تسلك كوحدة واحدة)؛ وبذا .. يؤدى إلى زيادة نسبة الأفراد الأصيلة (جدول ٩-٣).

وبهذه الصورة .. فإن الارتباط يجعل مهمة المربى صعبة، ولكنه يساعد المربى أيضًا من حيث كون الارتباط يحافظ على التراكيب الوراثية المرغوب فيها فى السلالات التى ينتخبها المربى.

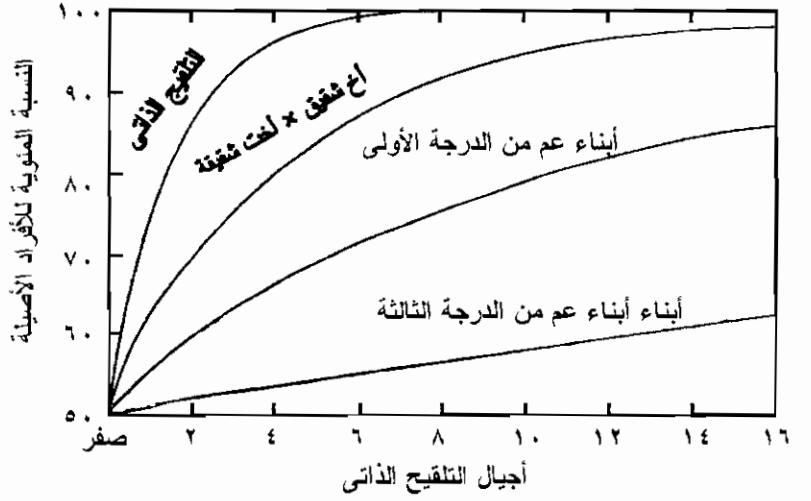
تأثير درجة التربية الداخلية على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية

سبق أن أوضحنا أن التلقيح الذاتى هو أشد درجات التربية الداخلية، وأنه توجد درجات أقل من ذلك؛ مثل التزاوج بين نبات وآخر من نسل واحد، أو بين نباتين من سلالتين تشتركان فى أحد الآباء، أو فى أحد الأجداد .. إلخ. ويستعمل فى وصف هذه التزاوجات المسميات المستعملة فى تربية الحيوان، مثل التزاوج بين الأخوة الأشقاء

والأخوة غير الأشقاء، وأبناء العم من الدرجة الأولى، وأبناء أبناء العم من الدرجة الثالثة ... إلخ ويبين شكل (٩-٤) تأثير الدرجات المختلفة من التربية الداخلية على سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية. فنجد - مثلاً - أن كل ثلاثة أجيال من التلقيح الذاتى تعادل ١٠ أجيال من تلقيح الأخوة الأشقاء (التلقيح بين نبات وآخر من نسل واحد)؛ ولكن جميع الطرق تؤدى - فى نهاية الأمر - إلى الأصالة الوراثية بنسبة ١٠٠٪.

جدول (٩-٣): نسبة الأفراد الأصيلة وراثيًا فى حالتى الانعزال الحر والارتباط بين زوجين من الجينات يوجد بينهما عبور بنسبة ٣٠٪ بعد جيل واحد من التلقيح الذاتى.

الأفراد الأصيلة	نسبة الأفراد الأصيلة	
	الارتباط	الانعزال الحر
AB/AB	٠,٣٥ × ٠,٣٥ = ٠,١٢٢٥	٠,٢٥ × ٠,٢٥ = ٠,٠٦٢٥
ab/ab	٠,٣٥ × ٠,٣٥ = ٠,١٢٢٥	٠,٢٥ × ٠,٢٥ = ٠,٠٦٢٥
Ab/Ab	٠,١٥ × ٠,١٥ = ٠,٠٢٢٥	٠,٢٥ × ٠,٢٥ = ٠,٠٦٢٥
aB/ab	٠,١٥ × ٠,١٥ = ٠,٠٢٢٥	٠,٢٥ × ٠,٢٥ = ٠,٠٦٢٥
المجموع	٠,٢٩	٠,٢٥

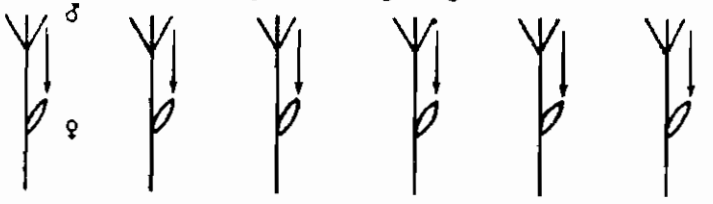


شكل (٩-٤): تأثير الدرجات المختلفة من التربية الداخلية فى سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية.

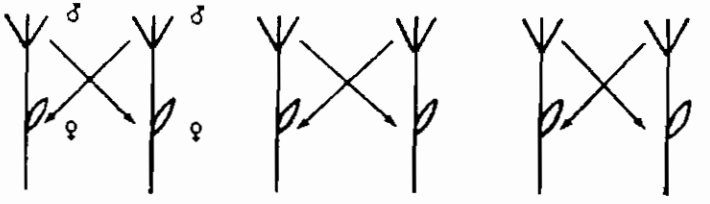
أما شكل (٩-٥) .. فإن يبين كيفية إجراء بعض طرق التربية الداخلية فى النباتات، مع استعمال الذرة (وهو نبات وحيد الجنس، وحيد المسكن) كمثال. والطرق المبينة فى

الشكل هى: التلقيح الذاتى. وتلقيح متبادل بين نباتين من نسل واحد full-sib mating، وتلقيح جميع النباتات بحبوب لقاح مخلوطة معًا ومجموعة من نفس النباتات half-sib mating، وتلقيح جميع النباتات بحبوب لقاح من أب رجعى backcrossing.

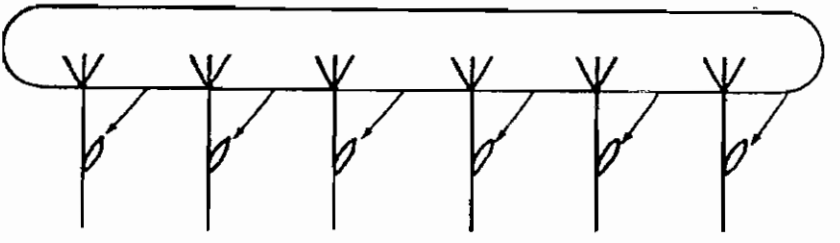
التلقيح الذاتى Self-pollination



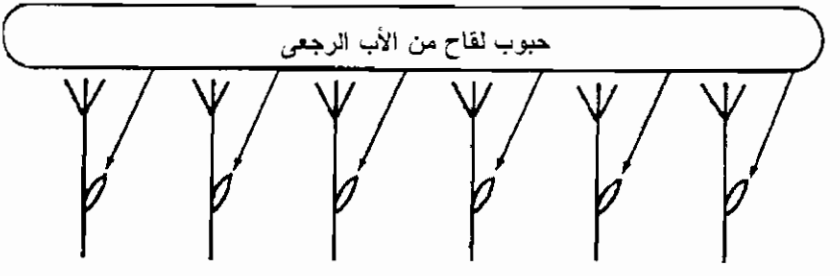
تلقيح متبادل بين نباتين من نسل واحد Full-Sib mating



تلقيح جميع النباتات بحبوب لقاح مخلوطة من نفس النباتات Half-Sib mating



التلقيح الرجعى Backcrossing



شكل (٩-٥): كيفية إجراء بعض طرق التربية الداخلية فى النباتات مع استعمال الذرة كمثال (عن Fehr ١٩٨٧).