

# **ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΚΑΙ ΠΟΣΟΤΙΚΗ ΓΕΝΕΤΙΚΗ**

**Ιωάννης Ν. Ευνιάς, *M. Sc. Ph. D.***

# **ΠΟΣΟΤΙΚΗ ΓΕΝΕΤΙΚΗ**

Ο Mendel είχε την προνοητικότητα να μελετήσει γνωρίσματα που ελέγχονται από ένα ή λίγα γονίδια και έχουν να κάνουν με ποιότητα (χρώμα άνθους, σχήμα φύλων, σπόρος λεισβός κ. λ. π.).

Τα άτομα που φέρουν τα γνωρίσματα αυτά που ονομάζονται ποιοτικά, μπορούν να καταταγούν σε ευδιάκριτες κλάσεις.

Συνήθως τα ποιοτικά γνωρίσματα ελέγχονται από λίγα γονίδια, που όμως έχουν μεγάλη επίδραση στο φαινότυπο και ονομάζονται μακρογονίδια ή μεγαλογονίδια.

Υπάρχουν όμως και κάποια άλλα γνωρίσματα που δεν επιτρέπουν την εύκολή και διακριτή κατάταξη των ατόμων που τα φέρουν σε κατηγορίες γιατί εκδηλώνουν μια συνεχή διακύμανση.



Τα γνωρίσματα αυτά ονομάζονται ποσοτικά και για να περιγραφούν είναι απαραίτητη μια μέτρηση.

- Όταν κάποιος μετρήσει το μέγεθος με το οποίο εκδηλώνεται ένα ποσοτικό γνώρισμα τότε καταλήγει σε μια καμπύλη κατανομής των συχνοτήτων.
- Αν η κατανομή είναι κανονική, τότε μπορεί να περιγραφεί με βιομετρικές παραμέτρους, όπως είναι ο μέσος όρος, η τυπική απόκλιση κ. λ. π.
- Αν όμως η κατανομή δεν είναι κανονική τότε θα πρέπει να μετατραπεί σε κανονική αφού χρησιμοποιηθεί κάποια σχετική κλίμακα (λογαριθμική, γωνιακή κ. λ. π.).

Ποσοτικά γνωρίσματα είναι το βάρος του σώματος, η απόδοση ενός φυτού σε σπόρο, η παραγωγή γάλακτος, η ευρωστία, η προσαρμοστικότητα κ. α.

Τα γονίδια που ελέγχουν τα γνωρίσματα αυτά είναι πολλά και ονομάζονται πολυμερή γονίδια ή πολλαπλά γονίδια ή πιο συχνά πολυγονίδια.

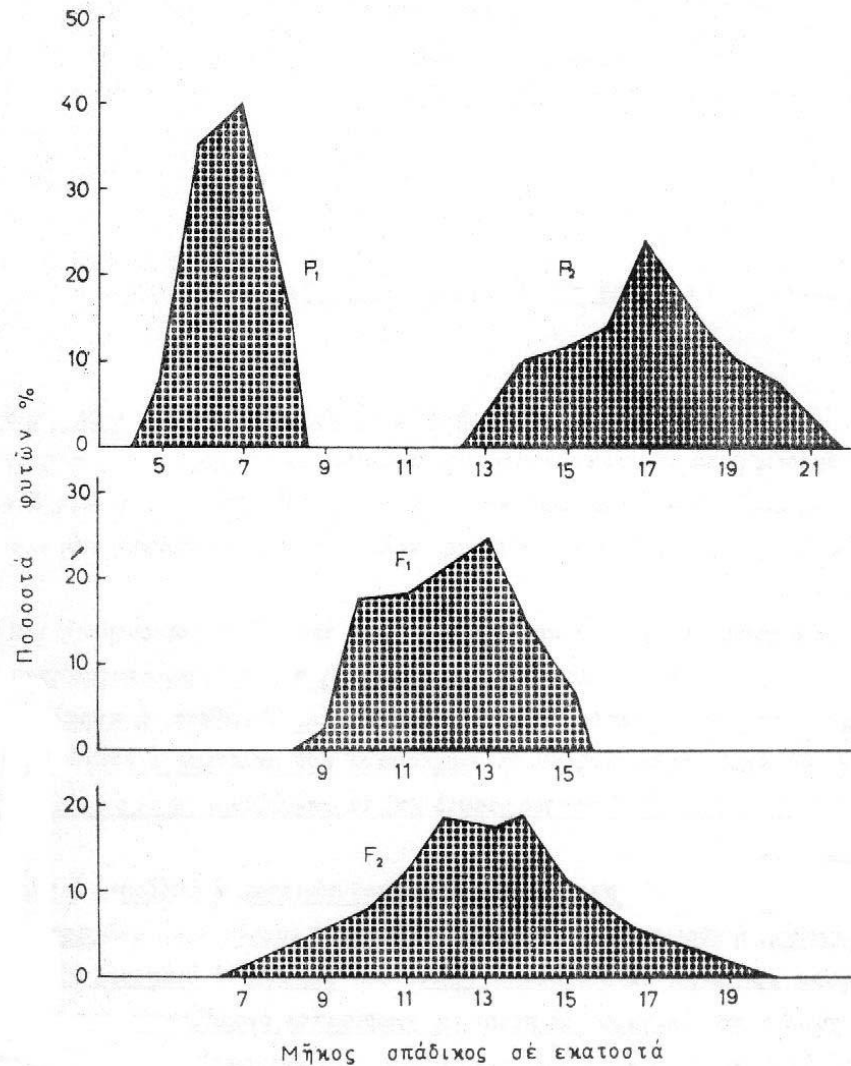
## Τρόπος κληρονόμησης ποσοτικών γνωρισμάτων

Για να γίνει κατανοητός ο τρόπος κληρονόμησης των ποσοτικών γνωρισμάτων, θα χρησιμοποιηθεί ως παράδειγμα ο τρόπος κληρονόμησης του σπάδικα του καλαμποκιού.

Όταν διασταυρώθηκαν δυο ποικιλίες καλαμποκιού, με μέσο μήκος σπάδικα 6,6 cm και 16,8 cm αντίστοιχα, η  $F_1$  γενεά που προέκυψε είχε φυτά με μέσο μήκος ενδιάμεσο αυτού των δυο γονέων, ακριβώς όπως και τη περίπτωση των ποιοτικών γνωρισμάτων όπου υπάρχει έλλειψη κυριαρχίας.

Στην  $F_2$  όμως γενεά, αντί να παρατηρηθεί διάσπαση σύμφωνα με την αναλογία 1:2:1, διάσπαση δηλαδή σε διακριτές κλάσεις, προέκυψε μια συνεχής παραλλακτικότητα με μέσο όρο τον αντίστοιχο της  $F_1$  και παραλλακτικότητα πολύ μεγαλύτερη από αυτήν της προηγούμενης γενεάς (Σχήμα 1).





**Σχήμα 1.** Οι κατανομές συχνοτήτων του μήκους του σπάδικα στις δυο γονικές καθαρές σειρές, στην F<sub>1</sub> γενεά και στην F<sub>2</sub>.



Σε ένα άλλο πείραμα μελετήθηκε η κληρονόμηση του χρώματος των σπόρων του σιταριού και το χρώμα των λεπύρων, που καλύπτουν το σπόρο.

Όταν διασταυρώθηκαν ποικιλίες με σκούρο κόκκινο χρώμα σπόρων με ποικιλίες που είχαν ανοιχτόχρωμους σπόρους, στην  $F_1$  γενεά οι σπόροι είχαν ενδιάμεσο χρωματισμό και στην  $F_2$  η αναλογία ήταν 15 κόκκινοι : 1 λευκό.

Η αναλογία αυτή φανερώνει την ύπαρξη δυο ανεξάρτητων ζευγαριών γονιδίων, που ελέγχουν το ίδιο γνώρισμα και με τον ίδιο τρόπο.

Ο ερευνητής Nilsson-Ehle, που πραγματοποίησε το πείραμα αυτό, παρατήρησε επίσης ότι ο χρωματισμός των σπόρων κυμαίνονταν από έντονα σκούρο κόκκινο έως πολύ ανοικτό κόκκινο, ενώ τη μεγαλύτερη συχνότητα εμφάνιζαν οι σπόροι με ενδιάμεση ένταση κόκκινου χρωματισμού.

Αν υποτεθεί ότι το χρώμα ελέγχεται από δυο ζευγάρια γονιδίων που δρουν αθροιστικά και ότι το κεφαλαίο γράμμα συμβολίζει το γονίδιο του κάνει το χρώμα δυο τόνους πιο σκούρο ενώ με μικρά γράμματα συμβολίζονται τα γονίδια που είναι αδρανή, τότε: η  $F_1$  γενεά που έχει δυο γονίδια που συμβάλλουν στο χρώμα θα έχει 4 τόνους κόκκινο, δηλαδή θα εμφανίζει ενδιάμεσο χρώμα.

Στην περίπτωση αυτή το χρώμα συμπεριφέρεται ως ποσοτικό γνώρισμα, γιατί αφορά διάφορους τόνους του ιδίου γνωρίσματος.

**Το γνώρισμα θα ήταν ποιοτικό αν το κάθε αλληλόμορφο έλεγχε διαφορετικό χρώμα.**

**Εκτός όμως από την αναλογία 15:1, ο Nilsson-Ehle πήρε σε μερικές διασταυρώσεις την αναλογία 64:1, που υποδηλώνει την ύπαρξη τριών ζευγαριών πολυγονιδίων.**

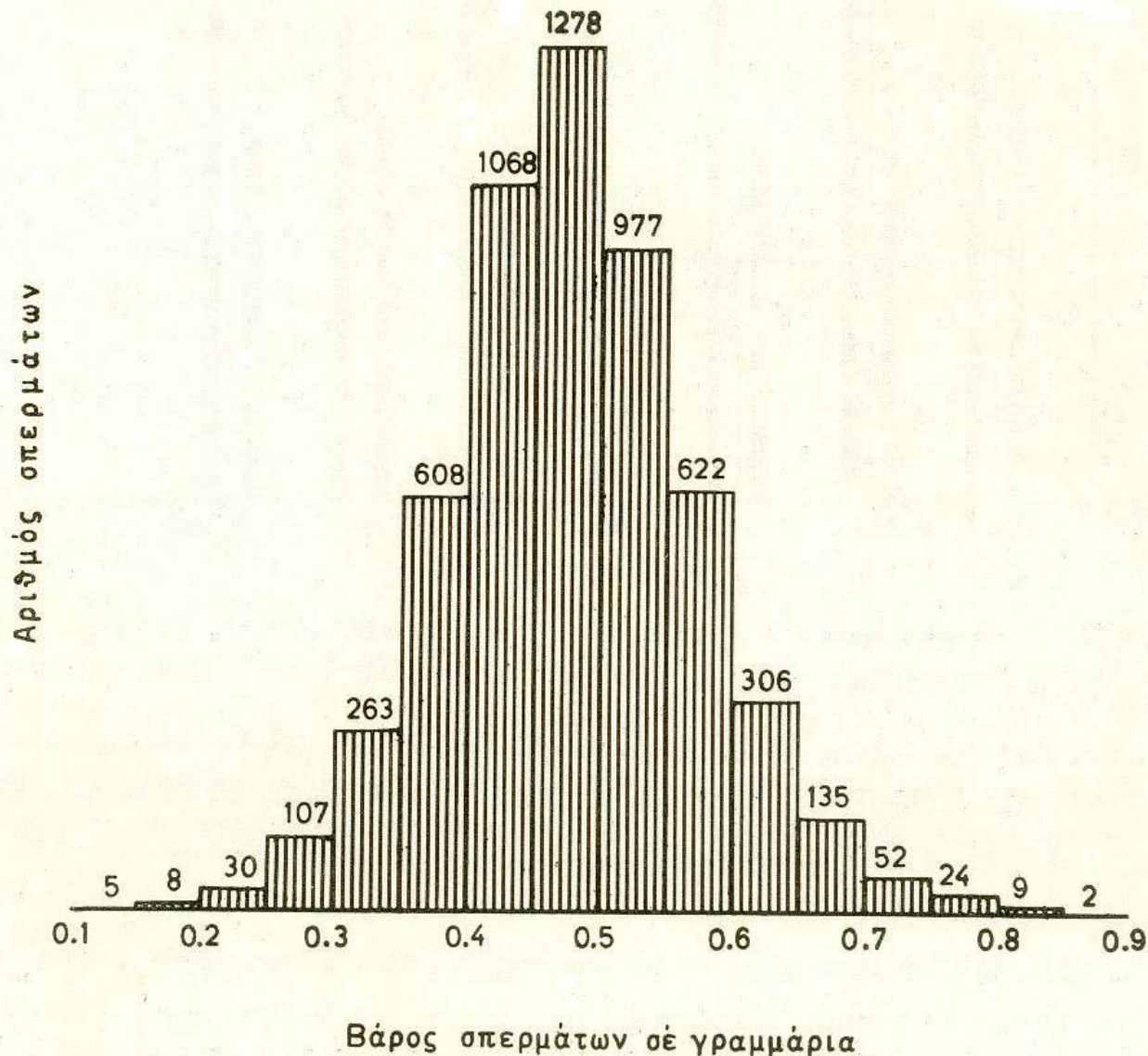
**Πίνακας 2.** Οι τόνοι του χρώματος και οι αντίστοιχες συχνότητες καθενός από τους 9 διαφορετικούς γενοτύπους, που προκύπτουν από δυο ζευγάρια γονιδίων με αθροιστική δράση.

| Γενότυποι                | Τόνος χρώματος |          |          |          |          |
|--------------------------|----------------|----------|----------|----------|----------|
|                          | 0              | 2        | 4        | 6        | 8        |
| <b>AABB</b>              |                |          |          |          | <b>1</b> |
| <b>AABβ</b>              |                |          |          | <b>2</b> |          |
| <b>AAββ</b>              |                |          | <b>1</b> |          |          |
| <b>AαBB</b>              |                |          |          | <b>2</b> |          |
| <b>AαBβ</b>              |                |          | <b>4</b> |          |          |
| <b>Aαββ</b>              |                | <b>2</b> |          |          |          |
| <b>ααBB</b>              |                |          | <b>1</b> |          |          |
| <b>ααBβ</b>              |                | <b>2</b> |          |          |          |
| <b>ααββ</b>              | <b>1</b>       |          |          |          |          |
| <b>Σύνολα συχνοτήτων</b> | <b>1</b>       | <b>4</b> | <b>6</b> | <b>4</b> | <b>1</b> |



Ένα άλλο ερώτημα που υπήρχε ήταν γιατί οι δυο γονείς του καλαμποκιού του Σχήματος 1 παρουσιάζουν τόσο μεγάλη παραλλακτικότητα και που οφείλεται αυτή.

Η απάντηση στα ερωτήματα αυτά δόθηκε από τον Δανό Ερευνητή Johannsen. Ο ερευνητής αυτός παρατήρησε ότι το μέγεθος των σπερμάτων των φασολιών δεν διέφερε μόνο μεταξύ των ποικιλιών αλλά και πάνω σε κάθε φυτό. Για να ερευνήσει τα πράγματα πήρε 5494 τυχαία σπέρματα από μια εμπορική ποικιλία και τα ζύγισε ένα προς ένα. Όταν κατάταξε τα σπέρματα σε κατηγορίες ανάλογα με το μέγεθος τους παρατήρησε ότι οι συχνότητες των διαφόρων κατηγοριών ακολουθούσαν κανονική κατανομή (Σχήμα 2). Τα περισσότερα φασόλια είχαν βάρος 0,5g, που είναι ο μέσος όρος, ελάχιστα είχαν βάρος 0,1 g και ακόμη πιο λίγα είχαν βάρος κοντά στο ένα g.

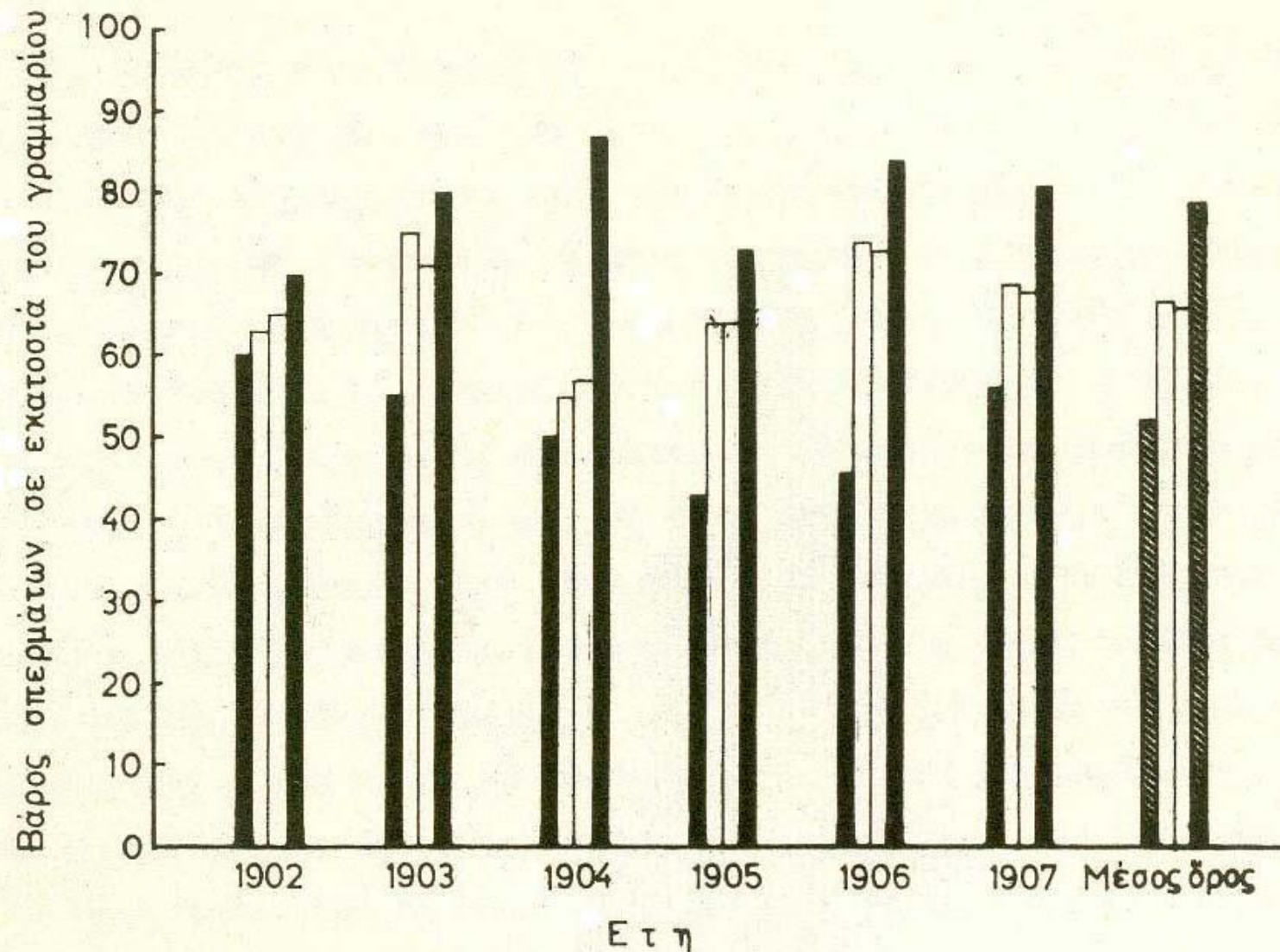


**Σχήμα 2.** Κατανομή των συχνοτήτων των διαφόρων κατηγοριών σπερμάτων στο πείραμα του Johannsen.

Στη συνέχεια ο Johannsen διάλεξε 19 σπέρματα και τα έσπειρε για να δει πιο θα ήταν το μέγεθος των σπερμάτων που θα έδιναν τα 19 φυτά. Παρατήρησε λοιπόν ότι οι μέσοι όροι των 19 φυτών διέφεραν μεταξύ τους όπως περίπου και τα 19 σπέρματα από τα οποία ξεκίνησε. Τα φυτά δεν διατήρησαν απλώς τις διαφορές των 19 σπερμάτων. Δύο από αυτά έδωσαν μέσους όρους με μεγάλη διαφορά (0,35 και 0,64 g αντίστοιχα).

Κατόπιν, ο Johannsen θέλησε να ελέγξει το είδος των απογόνων που δίνουν τα σπέρματα που προέρχονται από το ίδιο φυτό και που διαφέρουν πολύ ως προς το μέγεθος. Για το σκοπό αυτό έσπερνε κάθε χρόνο σπέρματα από τα 19 επιλεγέντα φυτά που ανήκαν σε δυο κατηγορίες: πολύ μικρά σε μέγεθος και πολύ μεγάλα.





**Σχήμα 3.** Οι απόγονοι των σπερμάτων ενός από τα 19 φυτά που μελέτησε ο Johannsen.



**Όπως φαίνεται στο Σχήμα 3, κάθε χρονιά, ενώ οι διαφορές μεταξύ των σπερμάτων από τα οποία ξεκινούσε ήταν μεγάλες, τα φυτά που προέκυπταν έδιναν σπέρματα μέσου μεγέθους, ανεξάρτητα αν προέρχονταν από μεγάλα ή μικρά.**

**Παρατήρησε λοιπόν ο Johannsen ότι οι διαφορές των σπερμάτων σε μέγεθος δεν κληρονομήθηκαν στους απογόνους, όπως είχε συμβεί με τις διαφορές των 19 σπερμάτων από τα οποία είχε ξεκινήσει τον πειραματισμό του.**

Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν ότι η συνολική παραλλακτικότητα που υπήρχε στα φασόλια, που ονομάζεται φαινοτυπική ή απλά φαινότυπος, αποτελείται από δυο μέρη.

Από αυτά το ένα κληρονομείται και ονομάζεται γενοτυπική παραλλακτικότητα ή γενότυπος και το άλλα δεν κληρονομείται και ονομάζεται παραλλακτικότητα του περιβάλλοντος.

Όπως αναφέρθηκε προηγούμενα, όλα τα φυτά μιας σειράς φασολιού έδιναν ισομεγέθη σπέρματα. Αυτό σημαίνει ότι τα φυτά αυτά κληρονομούσαν σταθερά και για να συμβεί αυτό σύμφωνα με τους Νόμους του Mendel θα έπρεπε τα φυτά αυτά να παράγουν ενός τύπου γαμέτες, να είναι δηλαδή ομοζύγωτα.

Τη σειρά, της οποίας τα άτομα που την απαρτίζουν κληρονομούν σταθερά, ο Johanssen την ονόμασε καθαρή.



Επίσης, έβγαλε το συμπέρασμα ότι όλη η παραλλακτικότητα που υπάρχει μέσα σε κάθε καθαρή σειρά οφείλεται στην επίδραση του περιβάλλοντος και δεν κληρονομείται.

**Για το λόγο αυτό η επιλογή μέσα στην καθαρή σειρά είναι άνευ αποτελέσματος.**

Η επιλογή, λοιπόν, δε δημιουργεί παραλλακτικότητα, αλλά δρα σε αυτή που είναι παρούσα στους διάφορους οργανισμούς.

Αν δεν υπάρχει γενοτυπική παραλλακτικότητα τότε η επιλογή θα αποτύχει.

**Στις καθαρές σειρές δεν υπάρχει καθόλου γενετική παραλλακτικότητα και ο μόνος τρόπος για να δημιουργηθεί είναι οι μεταλλάξεις.**

**Από αυτά που αναφέρθηκαν, προκύπτει το συμπέρασμα ότι ο φαινότυπος ενός ατόμου δεν είναι τίποτε άλλο παρά η επίδραση του περιβάλλοντος επάνω στο γενότυπο, που είναι γνωστή ως αλληλεπίδραση γενοτύπου-περιβάλλοντος.**

**Τα ποιοτικά γνωρίσματα επηρεάζονται ελάχιστα από το περιβάλλον και για την εκδήλωσή τους υπεύθυνος είναι αποκλειστικά ο γενότυπος.**

**Αντίθετα, τα ποσοτικά γνωρίσματα επηρεάζονται πολύ. Για το λόγο αυτό η επιλογή είναι δύσκολη, γιατί δεν είναι ξεκάθαρο αν η όποια υπεροχή των φυτών που επιλέχθηκαν είναι γενετική ή οφείλεται στην επίδραση του περιβάλλοντος.**

**Οι διαφορές μεταξύ ποιοτικών και ποσοτικών γνωρισμάτων παρουσιάζονται περιληπτικά στον Πίνακα 3.**



### **Πίνακας 3. Διαφορές μεταξύ ποιοτικών και ποσοτικών γνωρισμάτων.**

| <b>Ποιοτικά γνωρίσματα</b>                                                                        | <b>Ποσοτικά γνωρίσματα</b>                                                                                                                                     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>1. Ελέγχονται από λίγα γονίδια, τα μεγαλογονίδια, που έχουν έντονη επίδραση στο φαινότυπο.</b> | <b>1. Ελέγχονται από πολλά γονίδια , τα πολυγονίδια, με μικρή και αθροιστική δράση στο φαινότυπο.</b>                                                          |
| <b>2. Η δράση των μεγαλογονιδίων δεν επηρεάζεται από το περιβάλλον.</b>                           | <b>2. Η δράση των πολυγονιδίων επηρεάζεται πολύ από το περιβάλλον. Όσο πιο πολλά είναι τα πολυγονίδια, τόσο μεγαλύτερη είναι η επίδραση του περιβάλλοντος.</b> |
| <b>3. Μετρώνται και αναλύονται με καταμέτρηση ατόμων και εύρεση αναλογιών.</b>                    | <b>3. Μετρώνται και αναλύονται με εκτίμηση στατιστικών παραμέτρων (μέσος όρος, διακύμανση, τυπική απόκλιση).</b>                                               |
| <b>4. Παρουσιάζουν ασυνεχή μεταβολή με σαφή διάκριση των φαινοτυπικών κλάσεων.</b>                | <b>4. Παρουσιάζουν συνεχή μεταβολή (δεν διακρίνονται οι φαινοτυπικές κλάσεις και οι μετρήσεις έχουν φάσμα διασποράς.</b>                                       |

# Τι είναι συντελεστής κληρονομικότητας.

Η φαινοτυπική παραλλακτικότητα ενός γνωρίσματος ( $\sigma^2_{\Phi}$ ) ισούται με το άθροισμα της **γενετικής παραλλακτικότητας** ( $\sigma^2_{\Gamma}$ ) και της **παραλλακτικότητας του περιβάλλοντος** ( $\sigma^2_{\Pi}$ ), δηλαδή

$$\sigma^2_{\Phi} = \sigma^2_{\Gamma} + \sigma^2_{\Pi}$$

Αν διαιρεθεί η γενετική παραλλακτικότητα δια της φαινοτυπικής, προκύπτει το συνολικό ποσοστό της φαινοτυπικής διακύμανσης που οφείλεται στο γενότυπο. Αυτό είναι το ποσοστό της παραλλακτικότητας που κληρονομείται στους απογόνους και ονομάζεται συντελεστής κληρονομικότητας ( $h^2$ )

$$h^2 = \sigma^2_{\Gamma} / \sigma^2_{\Phi} = \sigma^2_{\Gamma} / (\sigma^2_{\Gamma} + \sigma^2_{\Pi})$$

Αν για παράδειγμα ο συντελεστής κληρονομικότητας για ένα γνώρισμα βρεθεί ότι είναι 0,85 αυτό σημαίνει ότι ο γενότυπος επηρεάζει το 85% της παραλλακτικότητας και το γνώρισμα είναι ποιοτικό. Στην περίπτωση αυτή το περιβάλλον επηρεάζει μόνο το 15%.

Αντίστοιχα, μια τιμή του συντελεστή κληρονομικότητας 0,15 σημαίνει ότι το περιβάλλον είναι εκείνο που καθορίζει την εκδήλωση του γνωρίσματος και συνεπώς το γνώρισμα είναι ποσοτικό.

**Σε ένα πείραμα καλαμποκιού, για παράδειγμα, οι τιμές του συντελεστή κληρονομικότητας για το μήκος του σπάδικα, την απόδοση και το ύψος του φυτού βρέθηκαν να είναι 0,17, 0,25 και 0,70 αντίστοιχα.**

**Οι τιμές αυτές ήταν αναμενόμενες, γιατί τα δυο πρώτα γνωρίσματα είναι ποσοτικά (και επηρεάζονται πολύ από το περιβάλλον), ενώ το τρίτο είναι ποιοτικό (και επηρεάζεται λίγο από το περιβάλλον).**

**Έτσι, όσο εύκολο είναι να δημιουργηθεί μια ψηλή ποικιλία, τόσο δύσκολο είναι να δημιουργηθεί μια υψηλοαποδοτική.**



Προηγουμένως αναφέρθηκε ότι η γενετική παραλλακτικότητα είναι αυτή που κληρονομείται. Για το λόγο αυτό, για να είναι αποτελεσματική η επιλογή που κάνει ένας βελτιωτής που θέλει να δημιουργήσει μια υψηλοαποδοτική ποικιλία, πρέπει να στηρίζεται σε παραλλακτικότητα που οφείλεται στο γενότυπο.

Όμως, η επιλογή γίνεται δια μέσου αυτού που είναι ορατό (φαινότυπος). Για το λόγο αυτό, όσο περισσότερο αντανακλά ο φαινότυπος το γενότυπο, τόσο πιο αποτελεσματική θα είναι η επιλογή.

Η σχέση αυτή μεταξύ φαινοτύπου – γενοτύπου επηρεάζεται από το περιβάλλον και από την αλληλεπίδραση των γονιδίων.

Αν η σχέση μεταξύ δυο γονιδίων είναι αυτή της κυριαρχίας, τότε μόνο το ομοζύγωτο κυρίαρχο (AA) κληρονομεί σταθερά.

Όταν όμως τα αλληλόμορφα δρουν αθροιστικά, τότε υπάρχει αντιστοιχία μεταξύ φαινοτύπου και γενοτύπου (π. χ. AA ψηλά φυτά, Aa ενδιάμεσου ύψους και aa νάνα φυτά).

Έτσι, εκείνη η παραλλακτικότητα που κληρονομείται ολόκληρη είναι αυτή που οφείλεται σε αθροιστική δράση των γονιδίων και είναι η κύρια αιτία για την ομοιότητα των απογόνων με τους γονείς.

**Επειδή λοιπόν η παραλλακτικότητα μπορεί να οφείλεται σε κυριαρχία, επίσταση ή αθροιστική δράση γονιδίων, είναι καλό να αναλυθεί η παραλλακτικότητα στα επιμέρους συστατικά της.**

Τα συστατικά της γενοτυπικής παραλλακτικότητας ( $\sigma^2_{\Gamma}$ ) είναι αυτό που οφείλεται σε αθροιστική δράση γονιδίων ( $\sigma^2_A$ ), αυτό που οφείλεται σε κυριαρχική ( $\sigma^2_K$ ) και αυτό που οφείλεται σε επιστατική ( $\sigma^2_E$ ), δηλαδή

$$\sigma^2_{\Gamma} = \sigma^2_A + \sigma^2_K + \sigma^2_E$$

Η συνολική φαινοτυπική παραλλακτικότητα ( $\sigma^2_{\Phi}$ ) ισούται

$$\sigma^2_{\Phi} = \sigma^2_A + \sigma^2_K + \sigma^2_E + \sigma^2_{\Gamma\Pi}$$

όπου  $\sigma^2_{\Gamma\Pi}$  είναι η παραλλακτικότητα που οφείλεται στο περιβάλλον.



Επειδή η αθροιστική παραλλακτικότητα είναι το κύριο ποσοστό της παραλλακτικότητας που κληρονομείται, είναι για το λόγο αυτό και η καλύτερη εκτίμηση του συντελεστή κληρονομικότητας. Έτσι, η κληρονομικότητα που στηρίζεται σε αθροιστική δράση γονιδίων δίνεται από τον τύπο

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_\Phi$$

Ο τύπος αυτός δίνει την τιμή του συντελεστή παραλλακτικότητας με τη στενή έννοια, ενώ αυτός που αναφέρθηκε προηγουμένως σελίδα δίνει την τιμή με την ευρεία έννοια.

# Υπολογισμός του συντελεστή κληρονομικότητας.

Υπάρχουν δυο τρόποι για τον υπολογισμό του συντελεστή παραλλακτικότητας: η ανάλυση της φαινοτυπικής διακύμανσης και η συμμεταβολή μεταξύ γονέων και απογόνων.

# Ανάλυση της φαινοτυπικής διακύμανσης

## Παράδειγμα 1<sup>ο</sup>.

Χρησιμοποιήθηκαν δυο ποικιλίες σιταριού ( $P_1$  και  $P_2$ ) που διασταυρώθηκαν και προέκυψαν οι  $F_1$  και  $F_2$  γενεές. Στη συνέχεια έγιναν οι αναδιασταυρώσεις  $B_1: F_1 \times P_1$  και  $B_2: F_1 \times P_2$ . Την επόμενη χρονιά εγκαταστάθηκαν στον αγρό σπόροι από όλες τις πιο πάνω κατηγορίες και όταν μεγάλωσαν τα φυτά μετρήθηκε η διακύμανση του ξεσταχυάσματος όλων των φυτών, που ήταν:

| Κατηγορία φυτών | $\bar{X}$ | $\sigma^2$ |
|-----------------|-----------|------------|
| $P_1$           | 12,5      | 10,06      |
| $P_2$           | 28,0      | 10,44      |
| $F_1$           | 17,8      | 5,3        |
| $F_2$           | 22,2      | 41,22      |
| $B_1$           | 14,8      | 17,30      |
| $B_2$           | 24,4      | 33,88      |

- Από τις τιμές αυτές υπολογίσθηκαν η διακύμανση που οφείλεται στο περιβάλλον  $\{\sigma^2_{\Pi} = (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})/3\}$ ,
- η διακύμανση που οφείλεται σε αθροιστική δράση γονιδίων ( $\sigma^2_A = 2\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{B1} - \sigma^2_{B2}$ ) και
- αυτή που οφείλεται σε κυριαρχία ( $\sigma^2_K = \sigma^2_{F2} - \sigma^2_A - \sigma^2_{\Pi}$ ).
- Έτσι λοιπόν βρέθηκε  

$$\sigma^2_{\Pi} = (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})/3 = (10,06 + 10,44 + 5,3)/3 = 8,6$$

$$\sigma^2_A = 2\sigma^2_{F1} - \sigma^2_{B1} - \sigma^2_{B2} = 2 \times 41,22 - 17,30 - 33,88 = 31,26$$

$$\sigma^2_K = \sigma^2_{F2} - \sigma^2_A - \sigma^2_{\Pi} = 41,22 - 31,26 - 8,6 = 1,36$$
- Τα τρία αυτά συστατικά έχουν άθροισμα 41,22 και αποτελούν τη φαινοτυπική παραλλακτικότητα της  $F_2$  γενεάς. Το μεγαλύτερο μέρος της παραλλακτικότητας οφείλεται σε αθροιστική δράση γονιδίων, πολύ μικρότερο οφείλεται στο περιβάλλον και ακόμη μικρότερο στη κυριαρχία. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι ο μέσος όρος της  $F_1$ , λόγω κυριαρχίας είναι πιο κοντά στο μέσο όρο του πιο πρώιμου γονέα.



Ο βαθμός κυριαρχίας (BK) υπολογίζεται από τον τύπο

$$BK = \sqrt{2\sigma^2_K / \sigma^2_A} = \sqrt{2 \times 1,36 / 31,26} = 0,29$$

Τέλος, ο συντελεστής κληρονομικότητας με την ευρεία και τη στενή έννοια θα είναι

(α) ευρεία έννοια:  $h^2 = (\sigma^2_A + \sigma^2_K) / \sigma^2_{F2} = (31,26 + 1,36) / 41,22 = 0,79$   
και

(β) στενή έννοια:  $h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_{F2} = 31,26 / 41,22 = 0,76$ .

Η τιμή του συντελεστή κληρονομικότητας είναι αρκετά υψηλή, γιατί το γνώρισμα είναι ποιοτικό και επηρεάζεται λίγο από το περιβάλλον. Έτσι, σχετικά εύκολα μπορούν να επιλεγούν πρώιμοι γενότυποι.

## Παράδειγμα 2<sup>ο</sup>.

**Πέντε πετεινοί διασταυρώθηκαν ο καθένας με 8 κόττες τυχαία και τα βάρη των απογόνων κάθε διασταύρωσης, σε ηλικία 2 μηνών δίνονται στον Πίνακα 4. Με βάση τα δεδομένα αυτά ζητείται να υπολογισθεί ο συντελεστής κληρονομικότητας του βάρους.**

**Πίνακας 4. Βάρος των απογόνων που προήλθαν από τη διασταύρωση 5 πετεινών (Α έως Ε) με 8 τυχαίες κόττες (1 έως 8).**

|          | <b>A</b>    | <b>B</b>    | <b>Γ</b>    | <b>Δ</b>    | <b>Ε</b>    |              |
|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| <b>1</b> | <b>691</b>  | <b>680</b>  | <b>687</b>  | <b>669</b>  | <b>690</b>  |              |
| <b>2</b> | <b>675</b>  | <b>631</b>  | <b>747</b>  | <b>657</b>  | <b>678</b>  |              |
| <b>3</b> | <b>753</b>  | <b>694</b>  | <b>618</b>  | <b>718</b>  | <b>717</b>  |              |
| <b>4</b> | <b>717</b>  | <b>618</b>  | <b>737</b>  | <b>600</b>  | <b>674</b>  |              |
| <b>5</b> | <b>700</b>  | <b>683</b>  | <b>763</b>  | <b>606</b>  | <b>650</b>  |              |
| <b>6</b> | <b>704</b>  | <b>732</b>  | <b>678</b>  | <b>669</b>  | <b>658</b>  |              |
| <b>7</b> | <b>687</b>  | <b>592</b>  | <b>603</b>  | <b>693</b>  | <b>788</b>  |              |
| <b>8</b> | <b>793</b>  | <b>691</b>  | <b>731</b>  | <b>648</b>  | <b>611</b>  |              |
|          | <b>5720</b> | <b>5321</b> | <b>5564</b> | <b>5260</b> | <b>5466</b> | <b>27331</b> |

## Πίνακας 5. Ανάλυση της διακύμανσης.

| Πηγή παραλλακτικότητας | B. E. | Άθροισμα τετραγώνων | Μέσο τετράγωνο | Συστατικά μέσου τετραγώνου   |
|------------------------|-------|---------------------|----------------|------------------------------|
| Παράγοντες             | 4     | 17197               | 4299           | $\sigma^2 + n\sigma^2_{\pi}$ |
| Σφάλμα                 | 35    | 81687               | 2334           | $\sigma^2$                   |
| Σύνολο                 | 39    | 98884               |                |                              |

Οι B. E. των πετεινών είναι  $5-1=4$  και οι B. E. του σφάλματος  $5(8-1)= 35$ .

Τα αθροίσματα των Τετραγώνων υπολογίσθηκαν ως εξής:

Διορθωτικός όρος (ΔΟ) =  $(\Sigma X)^2 /$  αριθμό τιμών από τις οποίες προήλθε το άθροισμα του αριθμητή =  $27331^2 / 40 = 18674589$ .

Άθροισμα τετραγώνων παραγόντων =  $(5720^2 + \dots + 5466^2) / 8 - \Delta O = 17197$

Συνολικό άθροισμα τετραγώνων =  $691^2 + 680^2 + \dots + 648^2 + 611^2 - \Delta. O. = 98884$

Άθροισμα τετραγώνων σφάλματος =  $98884 - 17197 = 81687$



Ο συντελεστής κληρονομικότητας των πετεινών  
υπολογίζεται από τον τύπο

$$h^2 = 4\sigma^2_{\pi} / (\sigma^2_{\pi} + \sigma^2)$$

Το  $\sigma^2_{\pi} = (ΜΤΠ - ΜΤΣ) / n = (4299 - 2334) / 8 = 246$  και

Το  $\sigma^2 = ΜΤΣ = 2334$ , οπότε

$$h^2 = 4 \times 246 / (246 + 2334) = 0,38.$$

Η τιμή αυτή του συντελεστή κληρονομικότητας είναι μικρή. Αυτό όμως ήταν κάτι το αναμενόμενο, γιατί η απόδοση είναι ποσοτικό γνώρισμα και επηρεάζεται από το περιβάλλον.

## Συμμεταβολή μεταξύ γονέων και απογόνων

Αποτελεί μια άλλη προσέγγιση για τον υπολογισμό του συντελεστή κληρονομικότητας, ο οποίος δίνει και το βαθμό ομοιότητας μεταξύ συγγενικών ατόμων. Τον βαθμό και το μέγεθος της συμμεταβολής μεταξύ δυο μεταβλητών, τον δίνουν αντίστοιχα ο συντελεστής συσχέτισης ( $r$ ) και ο συντελεστής συμμεταβολής ( $b$ ). Θα πρέπει όμως να ληφθεί υπόψη ότι η συμμεταβολή επηρεάζεται από την ομοιότητα του περιβάλλοντος και όχι των γονιδίων που επιζητείται η εκτίμηση. Για παράδειγμα τα παιδιά ενός ζευγαριού μοιάζουν μεταξύ τους όχι μόνο γιατί έχουν όμοιους γενοτύπους αλλά και γιατί μεγαλώνουν στο ίδιο περιβάλλον.

Όταν η εκτίμηση της συµµεταβολής των απογόνων γίνεται µε τον ένα γονέα, τότε ο συντελεστής κληρονοµικότητας ισούται µε το διπλάσιο του συντελεστή συµµεταβολής, δηλαδή  $h^2=2b$ . Όταν η εκτίμηση γίνεται µε το μέσο όρο των γονέων, τότε ο συντελεστής κληρονοµικότητας ισούται µε το συντελεστή συµµεταβολής, δηλαδή  $h^2=b$ .

Ο συντελεστή συµµεταβολής υπολογίζεται από τον τύπο

$$b = \frac{\Sigma XY - (\Sigma X \Sigma Y) / n}{\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2 / n}$$

όπου Y η φαινοτυπική τιμή κάθε απογόνου και X η τιμή κάθε γονέα ή η μέση τιμή των γονέων (αν λαμβάνονται υπόψη και οι δυο γονείς).

## Πίνακας 6. Τα μέσα βάρη των απογόνων και τα αντίστοιχα των πετεινών γονέων.

| Βάρος αρσενικών<br>Χ | Βάρος απογόνων<br>Υ |
|----------------------|---------------------|
| 601                  | 910                 |
| 733                  | 983                 |
| 793                  | 976                 |
| 795                  | 1050                |
| 818                  | 1080                |
| 838                  | 1040                |
| 854                  | 1040                |
| 880                  | 1025                |
| 882                  | 994                 |
| 895                  | 1030                |
| 952                  | 1021                |
| 953                  | 1078                |
| 961                  | 964                 |
| 979                  | 976                 |
| 995                  | 1110                |
| 997                  | 1041                |
| 1040                 | 1035                |



Για να εκτιμηθεί ο συντελεστής κληρονομικότητας του σωματικού βάρους στις κόττες διασταυρώθηκαν 17 πετεινοί με αντίστοιχες κόττες. Οι αρσενικοί απόγονοι όταν έγιναν 2 μηνών ζυγίστηκαν και τα μέσα βάρη των απογόνων και τα αντίστοιχα των πετεινών παρουσιάζονται στον Πίνακα 6.

Από τα δεδομένα του Πίνακα 7 υπολογίζεται ο συντελεστής συµµεταβολής

$$b = \frac{\Sigma XY - (\Sigma X \Sigma Y) / n}{\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2 / n} = \frac{15319806 - (14966)(17353) / 17}{13375506 - (14966)^2 / 17} = 0,215$$

$$\text{και } h^2 = 2b = 2 \times 0,215 = 0,43$$

## **Η γενετική πρόοδος που επιτυγχάνεται σε μια γενεά επιλογής**

**Η πρόοδος που πραγματοποιείται σε μια γενεά με την επιλογή εξαρτάται από το μέγεθος της γενετικής παραλλακτικότητας που οφείλεται στη δράση αθροιστικών γονιδίων. Επειδή το μέγεθος της γενετικής παραλλακτικότητας δίνεται από το συντελεστή κληρονομικότητας με τη στενή έννοια, η πρόοδος με την επιλογή εξαρτάται από το συντελεστή κληρονομικότητας.**

Η επιτυχία της επιλογής εξαρτάται επίσης από την ύπαρξη μεγάλης φαινοτυπικής παραλλακτικότητας για το γνώρισμα που ενδιαφέρει και από το ποσοστό των ατόμων που θα επιλεγούν για να δώσουν την επόμενη γενεά. Το ποσοστό των ατόμων που θα επιλεγούν εκφράζεται με το συντελεστή  $K$ , που εκφράζεται σε μονάδες τυπικής απόκλισης και που στα ποσοτικά γνωρίσματα είναι ανεξάρτητος από τη συχνότητα των γονιδίων. Έτσι, η γενετική πρόοδος με μια γενεά επιλογής δίνεται από τον τύπο:

$$\text{Γενετική πρόοδος /γενεά επιλογής} = K h^2 \sigma_{\phi}$$

## Τιμές συντελεστή K σε διάφορα ποσοστά

| Ποσοστά επιλεγέντων ατόμων | 90% | 50% | 20% | 10% | 5%  | 1%  |
|----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Συντελεστής επιλογής K     | 0,2 | 0,8 | 1,4 | 1,7 | 2,1 | 2,5 |



# Ετέρωση

Ετέρωση είναι η υπεροχή του ετεροζύγωτου ατόμου.

Το καλαμπόκι είναι φυτό σταυρογονιμοποιούμενο και κατά τα παλαιότερα χρόνια το καλλιεργούσαν με τη μορφή πληθυσμών. Οι πληθυσμοί αυτοί αποτελούνταν από ετεροζύγωτα και ανόμοια άτομα. Μέσα στους πληθυσμούς υπήρχαν κάποια άτομα που ξεχώριζαν σε πολλά γνωρίσματα, ήταν όμως αδύνατο να διαιωνιστούν και φυσικά να αξιοποιηθούν. Η επαναλαμβανόμενη αυτογονιμοποίηση των φυτών αυτών είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της ευρωστίας τους, οδηγούσε δηλαδή στη δημιουργία πολύ καχεκτικών και καθόλου σχεδόν παραγωγικών ομοζύγων φυτών, που ονομάσθηκαν καθαρές σειρές.

Στις αρχές του 20ου αιώνα ο Αμερικανός βελτιωτής Shull παρατήρησε ότι αν διασταυρωθούν δυο μειωμένης ευρωστίας καθαρές σειρές, που όμως έχουν καλή συνδυαστικότητα, τότε οι απόγονοί τους όχι μόνο αποκτούν εκ νέου τη χαμένη ευρωστία, αλλά υπερέχουν σε μέση απόδοση από τον πληθυσμό από τον οποίο προήλθαν οι καθαρές σειρές. Το φαινόμενο αυτό ονομάσθηκε ετέρωση και τα προϊόντα της διασταύρωσης καθαρών σειρών ονομάσθηκαν υβρίδια. Αν και η ετέρωση θεωρείται χαρακτηριστικό των σταυρογονιμοποιούμενων φυτών, έχει βρεθεί και σε αυτογονιμοποιούμενα φυτά, όπως το σιτάρι.

# ΕΚΤΙΜΗΣΗ ΤΗΣ ΕΤΕΡΩΣΗΣ

Η συμπεριφορά ενός υβριδίου σε σχέση με τους γονείς του μπορεί να εκφρασθεί με δύο τρόπους:

με τη μέση τιμή της ετέρωσης των γονέων (%) του υβριδίου

..... είναι η σύγκριση της συμπεριφοράς του υβριδίου με το μέσο όρο της συμπεριφοράς των γονέων.

$$\text{Ετέρωση μέσου} = \frac{F_1 - \text{ΜΓ}}{\text{ΜΓ}} \times 100$$

γονέα (%)

με την ετέρωση του καλύτερου γονέα (%).

..... είναι η σύγκριση της συμπεριφοράς του υβριδίου με την αντίστοιχη συμπεριφορά του καλύτερου από τους δύο γονείς.

$$\text{Ετέρωση καλύτερου} = \frac{F_1 - \text{ΚΓ}}{\text{ΚΓ}} \times 100$$

γονέα (%)



# Η ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΒΑΣΗ ΦΑΙΝΟΜΕΝΟΥ ΕΤΕΡΩΣΗΣ

Η ετέρωση είναι ένα φαινόμενο με μεγάλη γεωργική σπουδαιότητα. Η κατανόηση, των μηχανισμών από τους οποίους ελέγχεται και η εξήγηση της γενετικής της βάσης θα μπορούσε να κάνει αποτελεσματικότερη τη χρησιμοποίησή της.

Το πρώτο ερώτημα που δημιουργήθηκε από τη μελέτη του φαινομένου αυτού ήταν το κατά πόσο η επιπλέον ευρωστία οφείλεται αποκλειστικά στην ετεροζυγωτία των υβριδίων ή απλά αντανακλά ένα εξαιρετικό συνδυασμό γονιδίων που περιέχονται στο υβρίδιο.

Αν ισχύει το πρώτο, τότε η ευρωστία δεν μπορεί να σταθεροποιηθεί. Αντίθετα, αν ισχύει το δεύτερο η ευρωστία μπορεί να σταθεροποιηθεί.

Από τις διάφορες θεωρίες που έχουν προταθεί για να εξηγήσουν τη γενετική βάση της ετέρωσης οι πιο σπουδαίες είναι δύο: η θεωρία της κυριαρχίας και η θεωρία της υπερκυριαρχίας.

# ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΚΥΡΙΑΡΧΙΑΣ

Η θεωρεία αυτή στηρίζεται στην άποψη ότι οι πληθυσμοί των σταυρογονιμοποιούμενων ειδών φέρουν μεγάλο φορτίο υποτελών θανατηφόρων γονιδίων, η δράση τους όμως δεν εκδηλώνεται στα σταυρογονιμοποιούμενα είδη λόγω της ετεροζυγωτίας. Η αυτογονιμοποίηση όμως των ειδών αυτών οδηγεί στην ομοζυγωτία των υποτελών θανατηφόρων γονιδίων με αποτέλεσμα τον εκφυλισμό των φυτών.

Στα αυτογονιμοποιούμενα είδη λόγω της ομοζυγωτίας που συνεπάγεται αυτή, τα θανατηφόρα υποτελή γονίδια απομακρύνθηκαν κατά τη διάρκεια της εξέλιξής τους με τη δράση της φυσικής επιλογής. Ο τρόπος αναπαραγωγής των ειδών φαίνεται να επηρεάζει σαφώς το βαθμό ευρωστίας και εκφυλισμού τους. Έτσι, σύμφωνα με τη θεωρεία της κυριαρχίας ή ετέρωση δεν είναι τίποτε άλλο παρά η κάλυψη της δράσης των θανατηφόρων υποτελών γονιδίων. Η ανακατάταξη των γονιδίων που πραγματοποιείται η κύρια αιτία της μεγαλύτερης ευρωστίας των υβριδίων σε σχέση με τους πληθυσμούς από τους οποίους προέρχονται.

Σύμφωνα λοιπόν με τη θεωρεία αυτή ο βαθμός της κυριαρχίας είναι ο κυριότερος παράγοντας από τον οποίο εξαρτάται το μέγεθος του εκφυλισμού. Έτσι, σε περίπτωση ημικυριαρχίας ο εκφυλισμός είναι μικρός, ενώ σε περίπτωση κυριαρχίας είναι μεγάλος.



# ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΚΥΡΙΑΡΧΙΑΣ

Οι συνεχείς αυτογονιμοποιήσεις έχουν ως συνέπεια να δημιουργηθούν καθαρές σειρές με διαφορετικό φορτίο θανατηφόρων υποτελών γονιδίων σε ομοζύγωτη κατάσταση, με διαφορετικό δηλαδή βαθμό εκφυλισμού. Ο βαθμός εκφυλισμού, ως συνέπεια της αυτογονιμοποίησης σχετίζεται άμεσα με τον αριθμό και το είδος των γονιδίων που βρίσκονται σε ετεροζύγωτη κατάσταση στον πληθυσμό. Η διασταύρωση των καθαρών σειρών μεταξύ τους έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία υβριδίων, στα οποία τα θανατηφόρα υποτελή γονίδια κρύβονται πίσω από τα κυρίαρχα και έτσι η ευρωστία επανέρχεται εκ νέου στο υβρίδιο.

Υπάρχουν ερευνητές που υποστηρίζουν ότι με τη θεωρία αυτή δεν μπορεί να εξηγηθούν αυξήσεις της απόδοσης μεγαλύτερες του 5%, ενώ τα παραγωγικά υβρίδια αποδίδουν 30% περισσότερο από το μέσο όρο των πληθυσμών. Η υπεροχή των υβριδίων θα μπορούσε να είναι το αποτέλεσμα της μεγαλύτερης απόδοσης ανά φυτό στις διασταυρώσεις. Άλλωστε, τα αποδοτικότερα υβρίδια δεν είναι και ανώτερα από τα πιο αποδοτικά άτομα που υπάρχουν στον πληθυσμό. Επίσης, αν η θεωρία αυτή ήταν σωστή θα έπρεπε να είχαν δημιουργηθεί καθαρές σειρές, ομοζύγωτες σε όλα τα κυρίαρχα αλληλόμορφα κάτι που δεν έχει αναφερθεί.

# ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΥΠΕΡΚΥΡΙΑΡΧΙΑΣ

Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή υπάρχουν κάποιες γονιδιακές θέσεις για τις οποίες το ετεροζύγωτο είναι ανώτερο και των δύο ομοζύγωτων. Π. χ. Έστω μια γονιδιακή θέση με 2 αλληλόμορφα  $\alpha_1$  και  $\alpha_2$ . Σύμφωνα με τη θεωρία της υπερκυριαρχίας, το ετεροζύγωτο άτομο, δηλαδή το  $\alpha_1\alpha_2$  θα είναι ανώτερο από τα δύο ομοζύγωτα, δηλαδή τα  $\alpha_1\alpha_1$  και  $\alpha_2\alpha_2$ . Επειδή καθένα από τα δύο αλληλόμορφα  $\alpha_1$  και  $\alpha_2$  μπορεί να κωδικοποιεί διαφορετικό προϊόν, πιθανά το άθροισμα των διαφορετικών προϊόντων τους να είναι ανώτερο από το απλό προϊόν που παράγεται όταν κάθε αλληλόμορφο είναι χωριστά και σε ομοζύγωτη κατάσταση.

Παράδειγμα: η ανθεκτικότητά του λιναριού στη σκωρίαση. Αν διασταυρωθούν δύο σειρές που η κάθε μια είναι ανθεκτική σε διαφορετική φυλή σκωρίασης, τότε το υβρίδιό τους είναι ανθεκτικό και στις δύο φυλές.



# ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΥΠΕΡΚΥΡΙΑΡΧΙΑΣ

Ερευνητικά αποτελέσματα στηρίζουν την άποψη ότι η υπερκυριαρχία, με αθροιστική αλληλεπίδραση μη αλληλομόρφων, είναι η κύρια αιτία της ετέρωσης.

Άλλα δεδομένα όμως έδειξαν ότι η ετερωτική ευρωστία δεν είναι αποκλειστικό προϊόν της ετεροζυγωτίας.

Τέλος, έχει προταθεί η άποψη ότι η κύρια αιτία της υπεροχής των ετεροζύγων ατόμων είναι η σύνδεση με αντίπλευρη διάταξη κυρίαρχων ή ημικυρίαρχων γονιδίων, κάτι που όμως βρέθηκε ανεπαρκές να εξηγήσει την υπερκυριαρχία.