جدول (٧–١) التخطيط لإجراء الهجن الثلاثية فى تصميم تراياليل

الهجن الفردية	الآباء				
	١	٢	٣	٤	٥
١ × ٢			×	×	×
١ × ٣		×		×	×
١ × ٤		×	×		×
١ × ٥		×	×	×	
٢ × ٣	×			×	×
٢ × ٤	×		×		
٢ × ٥	×		×	×	
٣ × ٤	×	×			×
٣ × ٥	×	×		×	
٤ × ٥	×	×	×		

ومن أهم صفات تحليل الكوادراياليل ما يلى:

١ - تتضمن كل الهجن الزوجية الممكنة بين n من السلالات، وعددها

$[n(n-1)(n-2)(n-3)/8]$

٢ – يعطى معلومات عن كل من التباين الإضافى (D)، وتباين السيادة (H)، وتباين التفوق

٣ - يقيس تأثيرات السلالات فى الهجن الفردية والثلاثية والزوجية، ويساعد فى تقرير ترتيب تزاوجات الآباء لأجل إنتاج الهجن الزوجية المتفوقة

ولأجل إجراء تحليل كوادراياليل يتم بعد اختبار سلالات الآباء إجراء كل التلقيحات الفردية الممكنة بطريقة دايالليل لكن بدون تلقيحات عكسية، وهى تساوى $n(n-1)/2$، ثم يتم – فى الموسم التالى إجراء كل الهجن الزوجية الممكنة، كما فى جدول (٧–٢)، علما بأنه لا يلزم للتحليل سوى التلقيحات المباشرة

تحليل متوسط الأجيال

يعتمد تحليل متوسط الأجيال generation mean analysis على ستة أجيال للتلقيح، هى الأبوان (P_1 & P_2)، والجيل الأول (F_1)، والجيل الثانى (F_2)، والتلقيحان

الرجعيان (B_1 & B_2). وتستخدم المتوسطات – عبر المكررات – فى تقدير تأثير الجينات.

جدول (٧–٢): التخطيط لإجراء الهجن الزوجية فى تصميم كوادراياليل يتضمن خمس سلالات.

الهجن الفردية	٢١	٣١	٤١	٥١	٣٢	٤٢	٥٢	٤٣	٥٣	٥٤
٢١	٥							×	×	×
٣١		٥				×	×			×
٤١			٥		×		×		×	
٥١				٥	×	×		×		
٣٢			+	+	٥					×
٤٢		+		+		٥				×
٥٢	+	+	+				٥	×		
٤٣	+			+			+	٥		
٥٣	+		+		+				٥	
٥٤	+	+		+						٥

× = تلقيحات مباشرة؛ ٥ تلقيحات ذاتية؛ + تلقيحات عكسية.

ويتكون تحليل متوسط الأجيال من خطوتين رئيسيتين، هما. اختبار التفوق، وتقدير تأثير الجينات والتباينات.

يعتبر اختبار التفوق ضروريًا قبل تقدير مكونات التباين الوراثى، لأنه يساعد على اتخاذ قرار بشأن طريقة تحليل مكونات التباين. وفى تحليل متوسط الأجيال يُعرف الاختبار الذى يقرر ما إذا كانت التفاعلات غير الآليلية موجودة، أم غائبة، وأنواعها. يعرف ذلك الاختبار باسم اختبار اسكيلنج scalling test.

اختبار اسكيلنج

يجرى اختبار اسكيلنج Scalling Test للتأكد من أمرين هما:

١ – غياب التفاعل بين الجينات غير الآليلية

٢ – غياب التفاعل بين العوامل الوراثية والعوامل البيئية.

وترجع أهمية هذا الاختبار إلى أن معظم الطرق والمعادلات المستعملة فى حساب تباين الإضافة وتباين السيادة تفترض عدم وجود أى تفاعل بين الجينات وبعضها

توجد أربعة اختبارات اسكيلنج، تأخذ الرموز A، و B، و C، و D، ويعتمد كل اختبار منها على توفر بيانات عن المتوسطات الحسابية لعشائر الأبوين ($\bar{P}_1$ و $\bar{P}_2$)، والجيل الأول ($\bar{F}_1$)، والثاني ($\bar{F}_2$)، والتلقيحين الرجعيين للأب الأول ($\bar{B}_1$)، والثاني ($\bar{B}_2$)، حتى يمكن الحصول على المتوسطات من تجربة بمكررات بتصميم القطاعات العشوائية الكاملة. ويجرى اختبار اسكيلنج (D) عند توفر بيانات عن الجيل الثالث ($\bar{F}_3$) مع بيانات عن التلقيحات الرجعية

وتجرى اختبارات اسكيلنج A، و B، و C، و D كما يلي.

$A = 2\bar{B} - \bar{P}_1 - \bar{F}_1$	$V(A) = 4V(\bar{B}_1) + V(\bar{P}_1) + V(\bar{F}_1)$
$B = 2\bar{B} - \bar{P}_1 - \bar{F}_1$	$V(B) = 4V(\bar{B}_1) + V(\bar{P}_1) + V(\bar{F}_1)$
$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$	$V(C) = 16V(\bar{F}_2) + 4V(\bar{F}_1) + V(\bar{P}_1) + V(\bar{P}_2)$
$D = 2\bar{F}_2 - \bar{B}_1 - \bar{B}_2$	$V(D) = 4V(\bar{F}_2) + V(\bar{B}_1) + V(\bar{B}_2)$

وفي حالة عدم توفر التلقيحات الرجعية مع وجود الجيل الثالث فإن الـ D يحسب كما يلي

$$D = 4\bar{F}_3 - 2\bar{F}_2 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 \qquad V(D) = 16V(\bar{F}_3) + 4V(\bar{F}_2) + V(\bar{P}_1) + V(\bar{P}_2)$$

ويلي ذلك حساب لانحراف القياسي لكل من A، و B، و C، و D بأخذ الجذر التربيعي لتبايناتها على – التوالي وتحسب قيم t بقسمة تأثيرات A، و B، و C، و D على انحرافاتها القياسية، على التوالي (أي إن t = الانحرافات/ الانحرافات)

تقارن القيم المحسوبة لاختبارات الـ scaling الأربعة مقابل ١٩٦، وهي قيمة t الجدولية عند مستوى ٥ معنوي. فإذا كانت قيمة t المحسوبة للـ scale أعلى من ١٩٦ اعتبرت معنوية، والعكس بالعكس

يدل عدم اختلاف قيم اختبارات اسكيلنج (A)، و (B)، و (C)، و (D) جوهرياً عن الصفر، أو عن حدود الانحراف القياسي لكل منها على عدم وجود أية تفاعلات ضمن مكونات التباين الشكل المظهري. ويمكن تقدير قيم تباين الإضافة وتباين السيادة بالطريقة السهلة التي سبق بيانها، التي تعتمد على قيم تباينات الآباء، والجيلين الأول والثاني، والتلقيحات الرجعية

أما إذا اختلفت قيم أى من اختبارات اسكيلنج جوهريًا عن الصفر فإن ذلك يكون دليلاً على وجود تفاعل بين جينات غير آليلة

وتتحدد نوعية التفاعلات الجينية بماهية اختبارات الاسكيلنج المعنوية، كما يلى:

الاختبار الجوهرى	التفاعل المتوقع
D	إضافى × إضافى بصفة اساسية
C	سيادة × سيادة
A، و B	إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة، وإضافى × سيادة
C، و D	إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة

ويلزم – فى هذه الحالة – تقدير مكونات تباين الإضافة والسيادة والتفاعلات المختلفة من تباينات متوسطات عشائر الآباء، والجيلين الأول والثانى، والتلقيحات الرجعية بالطريقة التى سبق بيانها (عن Singh & Narayanan ١٩٩٣)

ويوجد اختبار اسكيلنج آخر، للتعرف على مدى استقلالية التأثير البيئى عن التأثير الوراثى، أى لاختبار غياب التفاعل بين البيئة والوراثة. ويجرى الاختبار بمقارنة تباينات العشائر غير الانعزالية V_{F1}، و V_{F2}، و V_{F_1} باستخدام اختبار (F) وتحسب قيمة (F) بقسمة التباين الأكبر على التباين الأصغر فى كل مقارنة من المقارنات الثلاث الممكنة، وهى V_{F1} مع V_{F2}، و V_{F1} مع V_{F1}، و V_{F2} مع VF_1 تعرف جوهرية قيمة (F) المحسوبة لكل مقارنة من جدول (F)، مع اعتبار درجات الحرية الأفقية للبسط، والرأسية للمقام، وتحسب درجات الحرية على اعتبار أنها = ن – ١؛ حيث تمثل (ن) عدد الأفراد التى استخدمت فى حساب قيمة التباين. وتدل جوهرية الاختبار على وجود تفاعل وراثى × بيئى (Sheppard ١٩٧٣)

موديلات قياس تأثيرات الجينات وتبايناتها

يتم تحليل متوسط الأجيال بواحد من ثلاثة موديلات، كما يلى

موديل الستة دلائل

يتم بواسطة موديل الستة دلائل six parameter model قياس المتوسط mean (m)،

والتأثيرات الإضافية للجينات (d)، وتأثيرات السيادة للجينات (h)، وتأثيرات أنواع التفاعلات المختلفة الإضافى × الإضافى (i)، والإضافى × السيادة (j)، والسيادة × السيادة (l)، كما يلى.

$m = \text{mean effects} = \bar{F}_2$

$d = \text{additive effects} = \bar{B}_1 - \bar{B}_2$

$h = \text{dominance effects} = \bar{F}_1 - 4\bar{F}_2 - \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2$

$i = \text{additive x additive gene interaction} = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2$

$j = \text{additive x dominance gene interaction} = \bar{B}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \bar{B}_2 + \frac{1}{2}\bar{P}_2$

$l = \text{dominance x dominance gene interaction} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2$

حيث إن $\bar{P}_1$، و $\bar{P}_2$، و $\bar{F}_1$، و $\bar{F}_2$، و $\bar{B}_1$، و $\bar{B}_2$ هى متوسط قيم الصفة عبر المكررات – للعشائر P_1، و P_2، و F_1، و F_2، و B_1، و B_2، على التوالى

وتحسب تباينات تأثيرات الجينات، كما يلى:

$Vm = V\bar{F}_2$

$Vd = V\bar{B}_1 + V\bar{B}_2$

$Vh = V\bar{F}_1 + 16V\bar{F}_2 + \frac{1}{4}V\bar{P}_1 + \frac{1}{4}V\bar{P}_2 + 4V\bar{B}_1 + 4V\bar{B}_2$

$Vi = 4V\bar{B}_1 + \frac{1}{4}V\bar{B}_2 + 16V\bar{F}_2$

$Vj = V\bar{B}_1 + \frac{1}{4}V\bar{P}_1 + V\bar{B}_2 + \frac{1}{4}V\bar{P}_2$

$Vl = V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + 4V\bar{F}_1 + 16V\bar{F}_2 + 16V\bar{B}_1 + 16V\bar{B}_2$

وللتذكرة - وحتى لا يحدث أى التباس – فقد سبقت الإشارة إلى تأثيرات الجينات وتباين تلك التأثيرات فى مواضع أخرى من هذا الكتاب على النحو التالى

القيمة أو المعيار الوراثى	الرمز المستعمل له فى هذا الجزء	الرمز المستعمل له فى مواضع أخرى
المتوسط العام للجيل الثانى (mean effects)	m	m
التأثيرات الإضافية للجينات (additive effects)	d	a
تأثير السيادة للجينات (dominance effects)	h	d
التفاعل الجينى إضافى × إضافى	i	aa
التفاعل الجينى: إضافى × سيادة	j	ad
التفاعل الجينى سيادة × سيادة	l	dd

القيمة أو المعيار الوراثى	الرمز المستعمل له فى هذا الجزء	الرمز المستعمل له فى مواضع أخرى
تباين الجيل الثانى	Vm	VF_2
تباين التأثير الإضافى للجينات	Vd	VA
تباين تأثير السيادة للجينات	Vh	VD
تباين تأثير التفاعل الإضافى × الإضافى	Vi	VAA
تباين تأثير التفاعل إضافى × سيادة	Vj	VAD
تباين تأثير تفاعل السيادة × السيادة	Vl	VDD

هذا ولا يلزم لحساب أى من القيم السابقة الذكر سوى المتوسطات الحسابية للعشائر الست من تجربة بمكررات بتصميم القطاعات العشوائية الكاملة. يلى ذلك حساب الانحراف القياسى، وقيمة "t" لكل تباين منها، وهى التى بمتدل منها على مدى جوهرية كل نوع من التباين. وتوجد معادلات لحساب التباينات السابقة عند عدم توفر بيانات عن التلقيحات الرجعية مع توفر بيانات عن الجيل الثالث

ويحصل على الانحراف القياسى لكل من التباينات السابقة ليمكن الحكم على مدى انحراف كل منها عن الصفر، وهو يساوى الجذر التربيعى لقيمة التباين فى كل حالة

ويحسب مدى جوهرية انحراف القيم المقدرة عن الصفر بالمعادلة التالية

t - التباين/الانحراف القياسى للتباين

نموذج الثلاثة والدلائل

فى غياب التفوق يمكن حساب الدلائل m، و d، و h فقط، وكذلك تبايناتها، بواسطة ما يعرف باسم الـ three parameter model، كما يلى:

$$m = \tfrac{1}{2}\bar{P}_1 + \tfrac{1}{2}\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2$$

$$d = \tfrac{1}{2}\bar{P}_1 + \tfrac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$h = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - \tfrac{3}{2}\bar{P}_1 - \tfrac{3}{2}\bar{P}_2$$

$$Vm = \tfrac{1}{4}V\bar{P}_1 + \tfrac{1}{4}V\bar{P}_2 + 16V\bar{F}_2 + 4V\bar{B}_1 + 4V\bar{B}_2$$

$$Vd = \tfrac{1}{4}V\bar{P}_1 + \tfrac{1}{4}V\bar{P}_2$$

$$Vh = 36V\bar{B}_1 + 36V\bar{B}_2 + 64V\bar{F}_2 + V\bar{F}_1 + \tfrac{9}{4}V\bar{P}_1 + \tfrac{9}{4}V\bar{P}_2$$

وفى غياب التفوق يُقدر – كذلك – ثلاثة مكونات، هى: التباين الإضافى (الذى يطلق عليه اسم التباين الثابت الذى يورث heritable fixable variance، ويعطى الرمز D)، وتباين السيادة (الذى يطلق عليه اسم التباين غير الثابت الذى يورث heritable non-fixabe variance، ويعطى الرمز H)، والتباين البيئى (الذى يطلق عليه اسم التباين غير الثابت الذى لا يورث non-heritable non-fixable variance، ويعطى الرمز E). وتحسب تقديراتها، كما يلى

$$D = 4\,VF_2 - 2\,(VB_1 + VB_2)$$
$$H = 4\,(VB_1 + VB_2 - VF_2 - VE)$$
$$E = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$$

وتقدر درجة السيادة من النسبة (H/D)، حيث تدل القيمة صفر على غياب السيادة، والقيمة الأعلى من الصفر حتى أقل من الواحد الصحيح على السيادة الجزئية، والقيمة واحد صحيح على السيادة التامة، والقيمة الأعلى من الواحد الصحيح على السيادة الفائقة

نموذج الخمسة دلائل

عند عدم توفر التلقيحات الرجعية، ولكن يتوفر الجيل الثالث، فإنه يمكن اتباع ما يعرف باسم الـ five parameter model، حيث تقدر الدلائل parameters m، و d، و h، و i، و l، ولكنه لا يعطى تقديرًا للدليل j (أى تأثير تفاعل الإضافة × لسيادة)

وتقدر تأثيرات الجينات، كما يلى

$$m = \bar{F}_2$$
$$d = \tfrac{1}{2}\bar{P}_1 - \tfrac{1}{2}\bar{P}_2$$
$$h = {}^{1}/_{6}\,(4\bar{F}_1 + 12\bar{F}_2 - 16\bar{F}_3)$$
$$i = \bar{P}_1 - \bar{F}_2 + \tfrac{1}{2}\,(\bar{P}_1 - \bar{P}_2 + h) - \tfrac{1}{4}\,l$$
$$l = {}^{1}/_{3}\,(16\bar{F}_3 - 24\bar{F}_2 + 8\bar{F}_1)$$

وتقدر تباينات تلك القيم، كما يلى:

$$Vm = V\bar{F}_2$$
$$Vd = \tfrac{1}{4}\,(V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2)$$
$$Vh = {}^{1}/_{36}\,(16\,V\bar{F}_1 + 144\,V\bar{F}_2 + 256\,V\bar{F}_3)$$

$$Vi = V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + \frac{1}{4}(V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + Vh) + \frac{1}{6}Vl$$

$$Vl = \frac{1}{9}(256\ V\bar{F}_3 + 576\ V\bar{F}_2 + 64\ V\bar{F}_1)$$

مدلولات نتائج تحليل مكونات التباين الوراثى

تفسر نتائج مكونات التباين الوراثى، كما يلى:

١ – إذا كان التباين الإضافى عاليا يجب الاعتماد على الانتخاب الإجمالى فى حالة المحاصيل الذاتية التلقيح، وعلى إنتاج الأصناف التركيبية فى حالة المحاصيل الخلطية التلقيح

٢ – إذا كان تباين السيادة (وخاصة تباين السيادة الفائقة) كبيرًا، يجب التركيز على إنتج الأصناف الهجين.

٣ – إذا كان تباين التفاعل عاليًا يجب التركيز على الانتخاب بين السلالات والعائلات

٤ – إذا كانت مكونات التباين الوراثى متساوية فى أهميتها يجب التركيز على إنتاج الأصناف الـ composites لأجل تطوير عشائر تضم أكبر قدر من الجينات المرغوب فيها

القيم الأخرى التى يُتحصل عليها من تحليل متوسط الأجيال

تستخدم نتائج تحليل متوسط الأجيال – كذلك – فى حساب القيم التالية

١ – التقدم الوراثى genetic advance (أو GS).

$$GS = [VG/(VP)^{1/2}] \times K$$

حيث إن. K هى ثابت تتوقف قيمته على شدة الانتخاب، و VG التباين الوراثى وهو يحسب بطرح تباين الجيل الأول من تباين الجيل الثانى، و VP هو تباين التكل المظهرى وهو يساوى تباين الجيل الثانى.

وبذا فإن:

$$GS = [(VF_2 - VF_1)/(VF_2)^{1/2}] \times K$$

٢ – درجة التوريث:

تقدر درجة التوريث على النطاق العريض (BSH)، كما يلى

$$BSH = [(VF_2 - VF_1) / VF_2] / 100$$

وتقدر درجة التوريث على النطاق الضيق (NSH) بإحدى طريقتين، كما يلى

$$NSH = (\frac{1}{2}D / VF_2) \times 100$$

أو

$$NSH = [D/(D + H + E)] \times 100$$

٣ – قوة الهجين heterosis.

يمكن تقدير قوة الهجين نسبة إلى متوسط الأبوين، أو نسبة إلى الأب الأفضل، أو نسبة إلى صنف تجارى قياسى

٤ – التدهور مع التربية الداخلية inbreeding depression (أو ID)، كما يلى

$$ID = [(\bar{F}_1 - \bar{F}_2) / \bar{F}_1] \times 100$$

مزايا تحليل متوسط الأجيال

يفيد تحليل متوسط الأجيال فيما يلى:

١ – يوفر معلومات عن مكونات التباين الوراثى (d، و h، و i، و j، و l)؛ بما يساعد فى اتخاذ القرار بشأن طريقة التربية المناسبة لتحسين مختلف الصفات الكمية للمحصول

٢ – يوفر كذلك معلومات حول أنواع التفوق؛ وهو ما يعتمد على علامة المكونين h، و l؛ أسالبة أم موجبة؟. فعندما تكون علامة المكونين h، و l كلتاهما متماثلتين (سالبتين أو موجبتين) دل ذلك على وجود complementary epistasis، وعندما تكون علامة إحدى المكونين سالبة والأخرى موجبة دل ذلك على وجود duplicate epistasis

٣ – يمكن – كذلك تقدير التقدم الوراثى، ودرجة التوريث، وقوة الهجين، والتدهور مع التربية الداخلية

٤ – يمكن إجراء التحليل حتى مع عدم وجود مكررات، ويعطى نتائج على درجة عالية من الدقة

وتجدر الإشارة إلى أن تحليل متوسط الأجيال لا يتطلب أى افتراضات وراثية. بعكس الحال فى تحليل دايالليل الذى يتطلب عدة افتراضات وراثية نادرًا ما تتحقق (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)