حيث يمثل VA التباين الإضافى الذى يحسب – بدوره – بالمعادلة التالية:

$$\frac{1}{2} VA = 2 VF_2 - (VB_1 + VB_2)$$

حيث يمثل VF_2، و VB_1، و VB_2 تباينات الجيل الثانى، وعشائر التلقيحات الرجعية للأبوين الأول والثانى على التوالى (Mather & Jinks ١٩٧٧).

- $N = 0.25(0.75 - h + h^2) D^2/VF_2 - VF_1$

حيث إن:

$$h = F_1 \times P_1/P_2 - P_1$$

(Burton ١٩٥١).

ويشترط لتطبيق هذه المعادلة جميع الفروض التى أسلفنا بيانها بالنسبة لمعادلة Castle & Wright، ولكن مع افتراض أن لكل الجينات درجة واحدة من السيادة بدلاً من غياب السيادة.

مكونات التباين فى الصفات الكمية

يصعب فى الصفات الكمية تتبع كل جين على حدة فى الأجيال الانعزالية، كما يصعب تقسيم النباتات إلى أقسام محددة حسب النسب المندلية المعروفة كما فى الصفات البسيطة أو التى يتحكم فيها عدد قليل من الجينات. ويسعى المربى – بدلاً من ذلك – إلى تقدير التباين Variance – وهو قيمة إحصائية – للدلالة على مدى الاختلافات المشاهدة فى الصفة فى العشائر التى يقوم بدراستها.

يعرف التباين الكلى المشاهد باسم تباين الشكل المظهرى Phenotypic Variance ويرمز له بالرمز (V_{Ph})، ونظرًا لأن الاختلافات التى تشاهد فى الشكل المظهرى ترجع إلى تأثير كل من التركيب الوراثى، والعوامل البيئية على كل فرد من أفراد العشيرة؛ لذا .. فإن:

$$V_{Ph} = V_G + V_E$$

حيث يمثل (V_G) التباين الذى يرجع إلى تأثير التركيب الوراثى أو التباين الوراثى Genotypic Variance، بينما يمثل (V_E) التباين الذى يرجع إلى تأثير البيئة أو التباين البيئى Environmental Variance.

التباين البيئى

يقدر التباين البيئى لأية صفة؛ بحساب مدى التباين فى هذه الصفة فى عشيرة يحمل جميع أفرادها نفس التركيب الوراثى؛ كأن تكوين جميعها – مثلاً – سائدة أصيلة، أو متنحية أصيلة، أو خليط فى الصفة. ويحسب التباين البيئى بالمعادلة التالية:

$$V_E = \frac{\Sigma \times 2 - (\Sigma \times)^2 / n}{n - 1}$$

حيث تمثل (×) القيمة المشاهدة للصفة لكل فرد من أفراد العشيرة، و (n) عدد أفراد العشيرة، بينما ترمز (Σ) لكلمة مجموع.

تجدر الإشارة إلى أن التباين البيئى لصفة ما لا يكون ثابتًا دائمًا، وإنما يتغير بتغير التركيب الوراثى لأفراد العشيرة فى الصفة المدروسة، وبتغير الخلفية الوراثية لأفراد العشيرة، فهو يكون أكبر – عادة – فى السلالات الأصيلة (مثل السلالات النقية، أو السلالات المرباة تربية داخلية) عما فى الأصناف العادية (الصادقة التربية، أو المفتوحة التلقيح)، ويقل فى الأصناف الهجين عامة عما فى الأصناف العادية. وبرغم أن تقدير التباين البيئى يختلف بين العشائر غير المتجانسة .. إلا أنه يكون أقل فيها مما فى العشائر الأكثر تجانسًا، باستثناء الأصناف الهجين. وبالإضافة إلى ما تقدم .. فإن التباين البيئى يختلف بين السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة نظرًا لاختلاف مدى تأثر التراكيب الوراثية السائدة الأصيلة والمتنحية الأصيلة بالصفة، أى يحدث تفاعل بين البيئة والتركيب الوراثى فى التأثير على الصفة.

ولذا .. فإن أفضل تقدير للتباين البيئى يكون هو متوسط التباين البيئى للآباء والجيل الأول (وهى العشائر المتجانسة) كما يلى:

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3$$

حيث تمثل V_{P1}، و V_{P2}، و V_{F1} تباينات أحد الآباء، والأب الثانى، والجيل الأول الهجين بينهما على التوالى.

ويفضل – أحيانًا – حساب التباين البيئى بالمعادلة التالية:

$$V_E = \sqrt[3]{V_{P1} \cdot V_{P2} \cdot V_{F1}}$$

أى على أساس الجذر التكعيبى لحاصل ضرب تباين الأب الأول مع تباين الأب الثانى مع تباين الجيل الأول بينهما.

التباين الوراثى

أشرنا – سابقًا – إلى أن التباين الوراثى (V_G) يعكس القدر الذى يشارك به التركيب الوراثى فى التباين الكلى للصفة، ويمكن تقسيم التباين الوراثى – بدوره – إلى مكونات أصغر، يسهم كل منها بنصيب فى التباين الكلى للصفة وهى كما يلى:

١ – تباين التأثير الإضافى للجين أو التباين الإضافى Additve Variance (أو V_A)، وهو مقياس لقيمة التربية Breeding Value. ويرجع إلى اختلاف التراكيب الوراثية الأصيلة فى التأثير على الصفة، وهو يعد أهم مكونات التباين الوراثى لأنه الوحيد الذى يمكن الاعتماد عليه عند الانتخاب، كما أنه يشكل – عادة – أكبر نسبة من التباين الوراثى الكلى.

٢ – تباين تأثير السيادة أو تباين السيادة Dominance Variance (أو V_D)، وهو مقياس للانحراف الذى يعود إلى السيادة dominamce deviation؛ نتيجة للتفاعل بين الجينات الآليلية، وهو – عادة – يلى التباين الإضافى فى نسبته من التباين الوراثى الكلى.

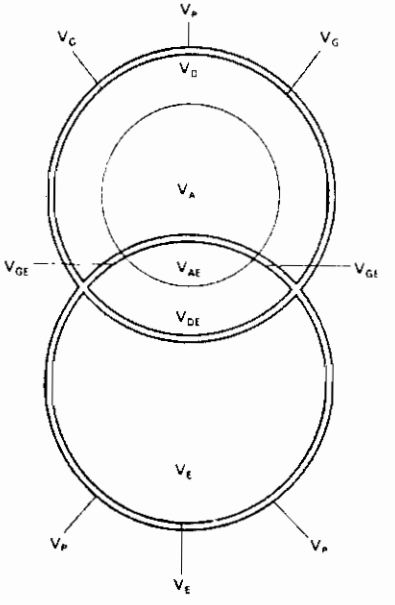
٣ – تباين التفاعل Interaction Variance (أو V_I). وهو مقياس للانحراف الذى يعود إلى التفاعل interaction deviation بين الجينات غير الآليلية؛ أى إلى حالات التفوق epistasis، وهو يشكل – عادة – أقل نسبة من التباين الوراثى الكلى.

وبذا .. فإنه يمكن إعادة صياغة معادلة التباين الكلى لتصبح كما يلى:

$$V_{Ph} = V_A + V_D + V_I + V_E$$

ويبين شكل (٥–٥) معظم مكونات التباين التى سبقت الإشارة إليها. ويمكن الاستفادة من الشكل فى تفهم العلاقة فيما بينها. خاصة فيما يتعلق بتباينات لم تسبق

الإشارة إليها، وهى تباين التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة Genotype-Environment Interaction Variance (أو V_{GE})، والذى قسم - بدوره - إلى تباين التفاعل بين التأثير الإضافى والبيئة (V_{AE})، وتباين التفاعل بين تأثير السيادة والبيئة (V_{DE}).



شكل (٥-٥): تخطيط للعلاقة بين الأنواع المختلفة من التباينات التى يتكون منها تباين الشكل المظهرى، راجع المتن للتفاصيل (عن Simmonds & Smartt ١٩٩٩).

ويمكن بإجراء التجارب المناسبة تقدير مكونات مختلفة لتباين مواقع إجراء الدراسة sites، ومواسم إجرائها seasons كجزء من التباين البيئى. وكذلك تحديد تباين التفاعلات بين مكونات البيئة وبعضها (V_{EE})، ويبين تأثير التفاعل بين التفاعل الجينى والبيئة (V_{IE}) وتباينات التفاعلات بين مختلف مكونات التباين الوراثى؛ مثل (V_{AA})؛ و (V_{AD})، و (V_{DD})، وهى التى تشكل فى مجموعها تباين التفاعل الوراثى (V_I)، وتمثل - على التوالى - تباين التفاعل بين قيمتين من قيم التربية، وتباين التفاعل بين قيمة التربية لأحد المواقع الجينية مع الانحراف العائد إلى السيادة فى موقع جينى آخر. وتباين التفاعل بين اثنين من الانحرافات العائدة إلى السيادة. وإذا كان التفاعل بين آليلات أكثر من موقعين جينيين .. فإنه يكون شديد التعقيد.

ونظرًا لأن حساب مختلف التفاعلات يكون أمرًا معقدًا، لذا .. فإنها تهمل – عادة – حيث يحسب تباين التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة ضمن التباين البيئى. كما يقسم التباين الوراثى إلى مكوناته الثلاثة الرئيسية (V_A)، و (V_D)، و (V_I) دونما تفصيل لتباين التفاعل، أو قد يقسم إلى مكونين فقط، هما (V_A) وبقية مكونات التباين الوراثى معًا، ذلك لأن فاعلية عملية الانتخاب فى برامج التربية تتحدد – أساسًا – بتباين التأثير الإضافى للجين.

درجة التوريث

يرتبط مفهوم درجة التوريث Heritability – عادة – بالصفات الكمية، إلا إنه لا يوجد ما يحول دون استعمالها مع الصفات البسيطة التى تتأثر كثيرًا بالعوامل البيئية. ويعنى بدرجة التوريث: مدى تطابق ظهور الصفة فى الأنسال، مع ظهورها فى أبائها من النباتات المنتخبة، أو هى القدرة على توريث صفة ما من نبات منتخب إلى نسله.

وتعرف درجتان للتوريث، هما درجة التوريث على النطاق العريض، ودرجة التوريث على النطاق الضيق، بالإضافة إلى ما يعرف بدرجة التوريث المدركة أو الواقعة.

تأخذ درجة التوريث على النطاق العريض الرمز H، بينما تأخذ درجة التوريث على النطاق الضيق الرمز h^2، وأحيانًا الرمز h إذ إنها ليست مربعًا لقيمة ما. وفى أحيان أخرى يميز بين درجتى التوريث باستعمال الحروف التحتية المناسبة، مثل h^2_B لدرجة التوريث على النطاق العريض (broad sense)، و h^2_N لدرجة التوريث على النطاق الضيق (narrow sense). كذلك قد يعبر عن درجة التوريث على النطاق العريض broad sense heritability بالرمز BSH، ولدرجة التوريث على النطاق الضيق narrow sense heritability بالرمز NSH.

هذا .. ويعبر عن أى من درجتى التوريث إما على صورة كسر عشرى، وإما على صورة نسبة مئوية بضرب الكسر العشرى فى مئة.

أهمية درجة التوريث

ترجع أهمية درجة التوريث إلى أن الانتخاب لصفة ما تقل فاعليته كلما انخفضت

درجة التوريث؛ لأن النباتات المنتخبة ربما لا تعكس حقيقة التراكيب الوراثية المرغوب فيها؛ لذا .. فإن التعامل مع الصفات ذات درجات التوريث المنخفضة يتطلب أمرين هما:

١ - انتخاب عدد كبير من النباتات التى تظهر بها الصفة؛ لأن جزءًا كبيرًا منها لا يكون ممثلاً للتركيب الوراثى المرغوب فيه.

٢ - اختبار نسل النباتات المنتخبة قبل الاستمرار فى الاعتماد عليها فى برنامج التربية، ويفضل أن يختبر النسل فى مكررات، عندما تكون الصفة المعنية كمية، وذات درجة توريث شديدة الانخفاض.

هذا .. وتكون درجة التوريث مرتفعة - عادة - فى الصفات البسيطة والنوعية عامة، بينما تكون منخفضة فى الصفات الكمية، التى تشمل معظم الصفات الاقتصادية المهمة، فنجد أن درجة توريث بعض الصفات فى نبات الذرة - على سبيل المثال - تقدر بنحو ٧٠٪ بالنسبة لصفة طول النبات، و ٢٥٪ بالنسبة للمحصول، و ١٧٪ بالنسبة لصفة طول الكوز.

درجة التوريث على النطاق العريض أو المطلق

تحسب درجة التوريث على النطاق العريض Broad Sense Heritability (تكتب اختصارًا BSH، ويرمز لها كثيرًا بالرمز H) بالمعادلة التالية (عن Burton ١٩٥١):

$$BSH = V_G/V_{Ph}$$

حيث يمثل V_G، و V_{Ph} التباين الوراثى والتباين الكلى (تباين الشكل المظهرى Phenotypic Variance) على التوالى، ويحصل على هذه القيم من العلاقات التالية:

$$V_{Ph} = V_{F2}$$

$$V_{F2} = V_G + V_E$$

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3$$

ويتبين من ذلك أن درجة التوريث على النطاق العريض تمثل نسبة التباين الوراثى إلى التباين الكلى، الذى يشمل التباين الوراثى والتباين البيئى، وقد تحسب كنسبة مئوية للتباين الوراثى من التباين الكلى.

وقد يحسب التباين البيئى على أساس أنه الجذر التربيعى لحاصل ضرب تباينى الأبوين (Frey & Horner ١٩٥٧)، كما يلى:

$$V_E = \sqrt{V_{P1} \times V_{P2}}$$

وإذا توفرت بيانات عن الصفة فى الجيل الأول .. فإنه يفصل حساب التباين البيئى على أساس أنه الجذر التكعيبى لحاصل ضرب تباين الجيل الأول فى تباينى الأبوين كما يلى:

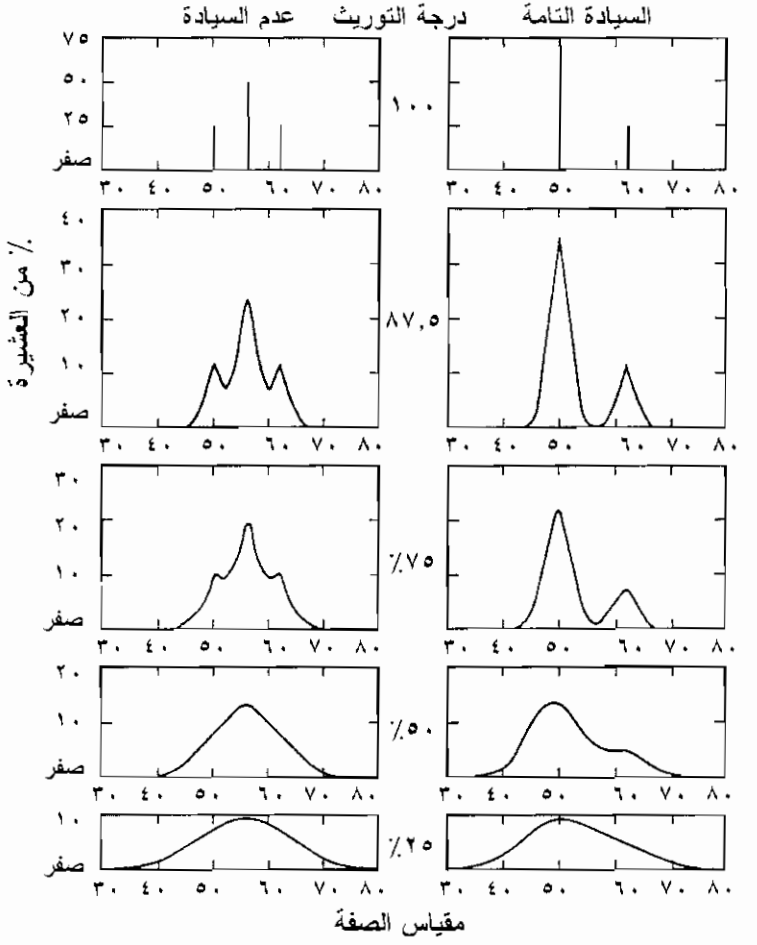
$$V_E = \sqrt[3]{V_{F1} \times V_{P1} \times V_{P2}}$$

يعاب على أى من الطرق السابقة فى حساب التباين البيئى أن الأبوين قد يكون تأثرهما بالعوامل البيئية أعلى بكثير من تأثر نباتات الجيل الثانى، وهو ما يحدث حينما يكون الأبوان سلالات مرباة تربية داخلية من محاصيل تلقح - خلطيًا - بدرجة عالية فى الطبيعة، حيث تكون الآباء ضعيفة النمو، بينما تظهر قوة الهجين فى نباتات الجيل الثانى؛ لذا يفضل - فى حالات كهذه - اعتبار تباين الجيل الأول ممثلاً للتباين البيئى.

ويتبين من المعادلات المستعملة فى حساب درجة التوريث أن قيمة BSH تزداد كلما قل تأثر الصفة بالعوامل البيئية. ويوضح شكل (٥-٦) كيف يبدو ذلك عمليًا فى توزيع صفة بسيطة (يتحكم فيها جين واحد) بين أفراد الجيل الثانى، عند اختلاف درجة التوريث التى تقل - تدريجيًا - من ١٠٠٪ إلى ٢٥٪ مع الاتجاه من أعلى لأسفل فى الشكل. وبينما تمثل الرسوم البيانية - فى العمود الأيمن - التوزيع المتوقع للصفة فى حالات السيادة التامة .. فإن العمود الأيسر يمثل التوزيع المتوقع فى حالات غياب السيادة. ويفترض فى جميع الأشكال أن الأبوين يختلفان فى ١٢ وحدة من الوحدات التى تقاس بها الصفة.

يلاحظ من الشكل أن الأشكال المظهرية تكون ممثلة تمامًا للتراكيب الوراثية المنعزلة فى الجيل الثانى، حينما لا تتأثر الصفة بالعوامل البيئية؛ أى حينما تكون درجة التوريث ١٠٠٪، وهو ما يلاحظ - عادة - فى عديد من الصفات البسيطة؛ كلون الأزهار مثلاً. ومع نقص درجة التوريث إلى ٨٧,٥٪ يبدأ ظهور تداخل فى الشكل المظهرى بين فئات التراكيب الوراثية الثلاثة فى حالة غياب السيادة، وبين التراكيب السائدة والمتنحية فى حالة السيادة التامة؛ ويحدث ذلك نتيجة لتأثير البيئة على الشكل

المظهرى للفرد. حيث تزيد قيمة الصفة بدرجات متفاوتة فى بعض الأفراد، وتقل بدرجات متفاوتة – كذلك – فى أفراد أخرى، تحمل جميعها نفس التركيب الوراثى. ويزداد هذا التداخل مع زيادة تأثر الصفة بالعوامل البيئية – أى مع نقص درجة التوريث – إلى أن تختفى الحدود بين توزيع فئات التراكيب الوراثية. وبينما يقترب توزيع الصفة – بين أفراد الجيل الثانى – من التوزيع الطبيعى عند غياب السيادة .. فإنه يكون مجنحًا skewed نحو الصفة السائدة فى حالة السيادة.



شكل (٥–٦): التوزيعات المتوقعة فى الجيل الثانى لصفة بسيطة، يتحكم فيها جين واحد تبلغ درجة توريثها (من أعلى لأسفل فى الشكل) ١٠٠٪، و ٨٧,٥٪، و ٧٥٪، و ٥٠٪، و ٢٥٪ فى حالتى السيادة التامة (العمود الأيمن)، وغياب السيادة (العمود الأيسر). راجع المتن للتفاصيل (عن Allard ١٩٦٤).

درجة التوريث على النطاق الضيق

إن أهم مكونات التباين الوراثى المؤثرة على فاعلية عملية الانتخاب هى التباين الإضافى، فمع افتراض أن الصفة يتحكم فيها جين واحد، ولا تتأثر بالعوامل البيئية (الرسوم العلوية من شكل ٥-٦) .. نجد أن أى نبات منتخب - عند غياب السيادة - يكون ممثلاً للتركيب الوراثى المرغوب، بينما تكون النباتات المنتخبة الحاملة للصفة السائدة - فى حالة السيادة - من أحد تركيبين وراثيين هما: السائد الأصيل، أو السائد الخليط. وتزداد الحالة تعقيدًا كلما قلت درجة توريث الصفة بطبيعة الحال - كما أن التفاعل بين الجينات غير الآليلية، والتفاعلات بين التأثيرات المختلفة للجينات وبعضها البعض، وبين تأثير الجينات وتأثير البيئة يقلل بدرجة أكبر من جدوى الانتخاب، لأن النباتات المنتخبة لا تكون ممثلة للتراكيب الوراثية المرغب فيها، الأمر الذى لا يتأتى إلا حينما تكون الجينات التى تتحكم فى الصفة ذات تأثير إضافى.

ولذا .. فإن درجة التوريث الأهم للمربى هى تلك التى تأخذ فى الاعتبار نسبة التباين الإضافى (V_A) إلى التباين الكلى (V_{Ph})، أو هى النسبة المئوية للتباين الإضافى من التباين الكلى، وتسمى درجة التوريث على النطاق الضيق Narrow Sense Heritability (تكتب اختصارًا NSH، ويرمز لها - كثيرًا - بالرمز h^2). وتكتب معادلتها العامة كما يلى:

$$NSH = V_A/V_{Ph}$$

يعد التباين الإضافى (V_A) أهم مكونات هذه المعادلة، وتتبع عدة طرق لإيجاده، أو لإيجاد درجة التوريث على النطاق الضيق مباشرة، نتناولها بالشرح فيما يلى:

● تقدر مكونات التباين الوراثى بزراعة عشائر الأباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية - معًا - فى وقت واحد، وحساب القيمة المشاهدة للصفة موضع الدراسة فى كل فرد من كل عشيرة، ثم حساب تباين الصفة فى كل عشيرة بالمعادلة العامة التى سبق شرحها لدى التباين البيئى. وهى:

$$V = \frac{\sum x^2 - (\sum x)^2 / n}{n - 1}$$

وبذا .. يمكن الحصول على تباين الأبوين (V_{P1}، و V_{P2}) وتباين الجيلين الأول والثانى (V_{F1}، و V_{F2} على التوالى)، وتباين التلقيحين الرجعيين للأبوين (V_{B1}، و V_{B2} للأبوين الأول والثانى على التوالى).

● تقدر – بعد ذلك – مكونات التباين الوراثى؛ بالاستنباط من المعادلات التالية (عن Simmonds & Smartt ١٩٩٩):

$$V_{F2} = V_A + V_D + V_E$$
$$V_{B1} + V_{B2} = V_A + 2V_D + 2V_E$$
$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3$$

ويحسب التباين الإضافى بطرح حاصل ضرب المعادلتين الأولى والثانية من المعادلة الثانية، ثم تحسب قيمة تباين السيادة بطرح التباين الإضافى من التباين الوراثى.

● كما يمكن تقدير مكونات التباين الوراثى كما يلى (عن Benepal & Hall ١٩٦٧):

$$V_A = 2(V_{F2} - ¼ V_D - V_E)$$
$$V_D = 4(V_{B1} + V_{B2} - V_{F2} - V_E)$$

حيث إن V_A، و V_D هما تباينا الإضافة والسيادة، على التوالى.

● تقدر مكونات التباين الوراثى كذلك بالمعادلات التالية (Warner ١٩٥٢):

$$V_A = 2V_{F2} - V_{B1} - V_{B2}$$
$$V_D = V_{F2} - V_E - V_A$$

● وتقدر درجة التوريث على النطاق الضيق – مباشرة – بالمعادلة التالية (عن Warner ١٩٥٢):

$$NSH = [2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})]/V_{F2}$$

● كما تقدر مباشرة – كذلك – بالمعادلة التالية (عن Sheppard ١٩٧٣):

$$NSH = ½ V_A/(½ V_A + ¼ V_D + V_E)$$

● تقدر كذلك درجتا التوريث على النطاق العريض BSH، وعلى النطاق الضيق NSH باستعمال طريقة Mather & Jinks (١٩٧٧) لمكونات التباين بالتعريض فى المعادلات التالية:

$$V_A = V_{F2} - (V_{B1} - V_{B2})$$

$V_L = (V_{F1} + V_{P1} + V_{P2})/3$

$V_D = V_{F2} - V_A - V_E$

BSH (h^2_B) = $(V_A + V_D)/V_{F2}$

NSH (h^2_N) = V_A/V_{F2}