

الفصل الرابع

وراثة الصفات الكمية

سبق تعريف الصفات الكمية بأنها الصفات التي يوجد فيها استمرار في الشكل المظهري، والتي تتدرج من مستوى إلى آخر دون وجود فواصل محددة بين المستويات المختلفة، كما في صفات الطول، والمحصول، وقوة النمو، وموعد النضج... إلخ، ونظراً لأن دراستها تستدعي القياس؛ لذا فإنها تسمى metrical traits أى الصفات المقیسة. وبرغم أن بعض الصفات الكمية يتحكم في وراثتها جين واحد رئيسي major gene إلا أن غالبيتها يتحكم فيها عدد كبير من العوامل الوراثية multiple factors. وبينما تدرس الفئة الأولى منها كصفات بسيطة، يمكن - غالباً - تمييز مجاميع أفرادها وعدّها في الأجيال الانعزالية.. فإن دراسة الفئة الثانية منها يدخل في نطاق علم الوراثة الكمية Quantitative Genetics وهو موضوع هذا الفصل، الذي يستمد أهميته من أن الصفات الكمية تشكل أهم الصفات الاقتصادية التي يهتم بها المربي، في الوقت الذي تحتاج فيه إلى طرق خاصة في دراستها، وتداولها عند التربية.

خصائص الوراثة الكمية

يعد كل من نلسون ايلى Nilson - Ehle (١٩٠٨ - ١٩٠٩) في السويد، وإيست East (١٩٠٦ - ١٩٣٦) في الولايات المتحدة الأمريكية من أوائل العلماء الذين تناولوا الصفات الكمية بالدراسة، وهما اللذان أثبتا أن الصفات الكمية تسلك في وراثتها سلوك الصفات الوصفية.

قام نلسون ايلي بإجراء تلقيح بين سلالتين نقيتين من القمح ، إحداهما حمراء الحبوب ، والأخرى بيضاء ؛ فكانت حبوب الجيل الأول وسطاً بين صفتي الأبوين ، أى كانت السيادة غير تامة ، وتدرجت حبوب الجيل الثانى من اللون الأحمر القاتم إلى اللون الأبيض وأمكن تمييزها إلى خمس فئات مظهرية كانت بنسبة ١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١ .

فسرّ نلسون ايلي هذه النتائج على أساس أن صفة لون الحبوب يتحكم فيها زوجان من الجينات المتفارقة المتماثلة التأثير ؛ أى إن كلاً منها مماثل للآخر فى تأثيره فى إظهار صفة لون الحبوب الحمراء ، وأن تأثير هذه الجينات مُجمَع cumulative ؛ بمعنى أنه كلما زاد عدد الجينات السائدة كان اللون الأحمر أكثر تركيزاً .

أما إيست .. فقد درس وراثة طول الزهرة (طول التويج) فى الدخان ، وهى صفة قليلة التأثير بالعوامل البيئية ، وأجرى إيست تلقيحاً بين سلالتين نقيتين من الدخان البرى *Nicotiana longiflora* تختلفان اختلافاً واضحاً فى طول الزهرة ، وحصل على النتائج المبينة فى جدول (٤ - ١) ، ثم درس الاختلافات بين الآباء وأفراد الأجيال الأول والثانى والثالث ، وتوصل منها (وكذلك من دراسات أخرى أجراها على طول الكوز فى الذرة) إلى ما يلى :

١- تتشابه الاختلافات التى تظهر بين نباتات الجيل الأول - والناجمة من التلقيح بين أفراد نقية - مع الاختلافات التى تظهر بين نباتات الآباء ، وتكون جميعها اختلافات راجعة إلى الظروف البيئية فقط .

٢- تظهر اختلافات أكبر فى الجيل الثانى ؛ نتيجة لحدوث الانعزالات الوراثية ، ويمكن الحصول على التراكيب الوراثية للأبوين إذا زرع عدد كاف من النباتات فى هذا الجيل .

٣- تعطى النباتات المختلفة مظهرياً فى الجيل الثانى أنسلاً ذات متوسطات مختلفة فى الجيل الثالث .

وقد نجح إيست فى تطبيق قوانين مندل على الصفات الكمية التى درسها . ويمكن تلخيص أهم خصائص وراثة الصفات الكمية فى أنه يتحكم فيها عدة عوامل وراثية ، ذات تأثير كبير واضح ، يطلق عليها عادة اسم major genes ، وعوامل وراثية

جدول (٤-١) : التزنج الكرزى لطلل ترنج الزهرة فى نباتات الإباء P1 ، و P2 ، والجيل الأول (F1) ، والجيل الثانى (F2) الناتج بين سلالتين نقيتين من *Nicotiana longiflora*.

الجيل	مساحة الزراعة	مركز مجموعات التزنج الكرزى (م)										العدد المتوسط الإحصائى	القياسى الاختلاف														
		٤٤	٣٧	٤٠	٤٣	٥٢	٥٥	٥٨	٦١	٦٤	٦٧			٧٠	٧٣	٧٦	٧٩	٨٢	٨٥	٨٨	٩١	٩٤	٩٧	١٠٠			
P1	١٩١١١			٣٢	٨٠	١٣																		١٢٥	٤٠.٥	١.٧٥	٤.٣٣
P1	١٩١١٢		١																					٤٩	٤٠.٦	٢.٠٠	٤.٩٢
P1	١٩١١٣			١	٣٢	٤																		٣٧	٣٩.٨	١.٠٩	٢.٧٤
F1	١٩١١١																							١٣٧	٦٣.٥	٢.٩٢	٤.٦٠
P2	١٩١١١																							٨٨	٩٣.٥	٢.٢٩	٢.٤٩
P2	١٩١١١																							٤٧	٩٣.٤	٢.٣٩	٢.٣٩
P2	١٩١١١																							٢٤	٩٣.١	٢.٧٠	٢.٩٣
(1)F2	(1)١٩١١٢		١																					٢١١	٩٧.٥	٥.٩١	٨.٧٥
(٢)F2	(٢)١٩١١٢																							٢٣٣	٦٩.٨	٦.٧٨	٤.٧٣

(١) حصل على نسلى الجيل الثانى من نباتى جيل أول كانا ناعمين فى سنة ١٩١٢

أخرى كثيرة ذات تأثير بسيط ، يطلق عليها اسم polygenes (وتسمى - أحيانا - الجينات الثانوية minor genes) . وتعد الجينات الثانوية أكثر تائراً بالعوامل البيئية من الجينات الرئيسية ، ولكن لا يمكن قياس تأثير البيئة على كل عامل منها على حدة. وبينما يكون تأثير الجينات الرئيسية فى الشكل المظهرى كبيراً .. فإن تأثير الجينات الثانوية لا يظهر إلا بعد تجمع عدد كبير منها فى التركيب الوراثى ، وتعد هى الأساس فى التطور وعملية الانتخاب الطبيعى .

تتميز الجينات الثانوية - أيضا - بأنها تنعزل بكثرة ، وتتوزع على أعداد كبيرة من التراكيب الوراثية (= ٣ⁿ حيث n هى عدد أزواج الجينات التى يختلف فيها الأبوان) ، وتتميز كذلك بأن الشكل المظهرى لا يتأثر كثيراً بإحلال جين محل آخر. لذا .. فإن تراكيب وراثية كثيرة يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى ؛ كما تكون معظم العشائر الخلطية التلقیح خليطة إلى حد كبير فى هذه العوامل . وأخيرا .. فإن هذه الجينات الثانوية (أو الـ polygenes) .. قد تكون ذات تأثير متعدد على الشكل المظهرى ، وقد تكون محوذة لفعال جينات أخرى modifiers ، أو مثبطة لها suppressors .

ومن أهم خصائص الوراثة الكمية - أيضا - ما يعرف بالانعزال الفائق الحدود transgressive segregation حيث يظهر فى الجيل الثانى لبعض التلقیحات أفراد تزيد عن الأب الأعلى ، أو تقل عن الأب الأقل فى الصفة المدروسة . ويحدث ذلك عندما يختلف الأبوان فى الجينات المسئولة عن الصفة ، أو فى بعضها ، مما يؤدي إلى انعزال أفراد فى الجيل الثانى ، تحتوى على أليلات من تلك التى تزيد من الصفة ، تزيد عن تلك الموجودة فى الأب الأعلى أو تتركز فيها الأليلات التى تخفض من الصفة .

تحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثة والمظهرية فى الجيل الثانى للصفات الكمية

يتبين من دراستنا لخصائص الوراثة الكمية أن عدة تراكيب وراثية يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى؛ فعلى سبيل المثال .. لو أن صفة كمية يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثةية هى : Aa ، Bb و Cc ، وكانت الأليلات السائدة هى التى تزيد من الصفة .. فإن الشكل المظهرى - الذى يكون مرده إلى وجود خمسة أليلات سائدة - يمكن

- ٢- يؤخذ أس (س) للحد الأول أى (ن) ، ويمثل هذا المعامل العددي للحد الثاني.
- ٣- يضرب المعامل العددي للحد الثاني فى أس (س) لهذا الحد ؛ أى (ن-١) ويقسم على ٢ ليعطى المعامل العددي للحد الثالث .
- ٤- يضرب المعامل العددي للحد الثالث فى أس (س) لهذا الحد ؛ أى (ن-٢) ، ويقسم على ٣ ليعطى المعامل العددي للحد الرابع ... وهكذا . هذا .. ويعنى مفكوك هذه المعادلة أنه يوجد تركيب وراثى واحد ، يحتوى على الأليلات العشرة التى تزيد من الصفة ، وعشرة تراكيب وراثية ، يحتوى كل منها على تسعة أليلات من تلك التى تزيد من الصفة ، وأليل واحد من تلك التى تنقص من الصفة، وه ٤ تركيباً وراثياً، يحتوى كل منها على ثمانية أليلات ، من تلك التى تزيد من الصفة ، وأليلين من تلك التى تنقص من الصفة ... وهكذا. ويكون المجموع الكلى لنسب التراكيب الوراثية هو ١٠٢٤ ، وهو الذى يمكن الحصول عليه - أيضاً - من المعادلة ٤^n حيث تمثل (ن) عدد أزواج العوامل الوراثية الخليطة فى الجيل الأول ؛ وبذا .. يكون مجموع النسب فى هذا المثال $٤ = ١٠٢٤$.

مثالث باسكال

يمكن الاستعانة بمثالث باسكال Pascal's Triangle المبين أدناه فى تحديد نسب الانعزالات فى الجيل الثانى ؛ حيث يكون كل معامل عددي عبارة عن مجموع العاملين العددين الموجودين أعلاه على اليمين واليسار كما يلى :

عدد الأليلات	المعاملات العددية للفئات المظهرية
١	١ ١
٢	١ ٢ ١
٣	١ ٣ ٣ ١
٤	١ ٤ ٦ ٤ ١
٥	١ ٥ ١٠ ١٠ ٥ ١
٦	١ ٦ ١٥ ٢٠ ١٥ ٦ ١
٧	١ ٧ ٢١ ٣٥ ٣٥ ٢١ ٧ ١
٨	١ ٨ ٢٨ ٥٦ ٧٠ ٥٦ ٢٨ ٨ ١

ومن الطبيعي أنه لا يستعمل من المعاملات العددية بالمثلث ، إلا ما يقابل العدد الزوجى من الأليلات ، وهو الذى يمثل عدد أزواج العوامل الوراثية التى تتحكم فى الصفة ؛ فلر أن الصفة يتحكم فيها - مثلاً - ٣ أزواج من العوامل الوراثية .. نبحث فى المثلث مقابل ٦ أليلات ، لنجد أن نسب المعاملات العددية للفئات المظهرية هى ١ : ٦ : ١٥ : ٢٠ : ١٥ : ٦ : ١ .

توزيع الانعزالات المظهرية فى الجيل الثانى

تتأثر طريقة توزيع الانعزالات المظهرية للصفات الكمية - فى الجيل الثانى - بعوامل كثيرة ، نذكر منها مايلى :

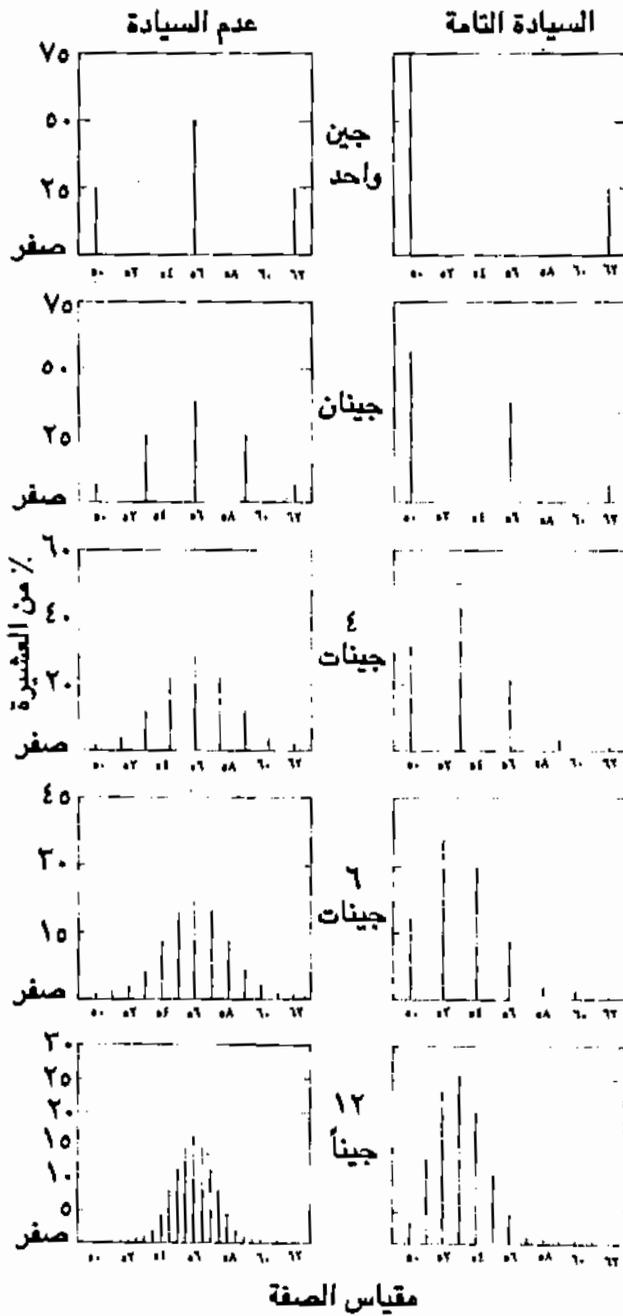
- ١- عدد الجينات التى تتحكم فى الصفة .
- ٢- كون هذه الجينات ذات سيادة غير تامة ، أم سائدة .
- ٣- كون الجينات مرتبطة ، أم تتوزع توزيعاً حراً .
- ٤- كون الجينات متساوية فى تأثيرها فى الصفة ، أم غير متساوية .
- ٥- وجود علاقة تفوق بين الجينات المتحكم فى الصفة ، والجينات الأخرى فى النبات ، أو عدم وجودها .
- ٦- كون الجينات المتحكم فى الصفة تتأثر بجينات أخرى محورة ، أو لا تتأثر .
- ٧- مدى نفاذية الصفة penetrance ، ودرجة التعبير عنها expressivity فى التراكيب الوراثية المختلفة .
- ٨- مدى تأثير الصفة بالعوامل البيئية .

وأغلب الظن أن كثيراً من هذه العوامل تتداخل فى التأثير على الصفات الكمية ، بل إن السلوك الوراثى للجينات المتحكم فى الصفة الواحدة قد يختلف من جين إلى آخر ، وهو ما يعد أقصى درجات التعقيد . وتعد أبسط الحالات .. تلك التى تكون فيها الجينات المتحكم فى الصفة غير مرتبطة ببعضها ، ومتساوية فى تأثيرها ، ولا تتفاعل مع الجينات الأخرى فى النبات أو تتأثر بها ، وذات نفاذية تامة ، وتعبير عن نفسها بوضوح وبدرجة واحدة ، ولا تتأثر بالعوامل البيئية . وإذا توافرت كل هذه الشروط - وهو أمر نادر الحدوث- فإن الانعزالات التى تحدث فى الجيل الثانى تكون مماثلة لتلك التى فى شكل (٤-١) الذى تظهر به التوزيعات فى حالتى غياب السيادة (التوزيعات التى على الجانب

الأيسر من الشكل) ، والسيادة التامة (التوزيعات التي على الجانب الأيمن من الشكل) ، وعندما تكون الصفة بسيطة - أى يتحكم فيها جين واحد - وعندما تكون الصفة كمية ويتحكم فيها ٢ ، أو ٤ ، أو ٦ ، أو ١٢ جيناً (التوزيعات من أعلى إلى أسفل فى الشكل). ويتضح من هذه التوزيعات مايلى :

١- عندما تكون الصفة ذات سيادة غير تامة .. فإن التوزيعات تكون متساوية ، أى متماثلة ومنتظمة حول الشكل المظهري ، الذى يأخذ القيمة الوسطية ، والذى يكون توزيعه أعلى التوزيعات ، ويكون كل شكل مظهري معبراً عن تركيب وراثي ، أو مجموعة من التراكيب الوراثية التى تتساوى فى عدد الأليلات التى تؤثر فى الصفة . ويمكن الحصول على هذه التوزيعات من مفكوك المعادلة ذات الحدين ، أو باستخدام مثلث باسكال . وبينما يمكن تمييز فئات التوزيعات المختلفة فى الصفات البسيطة ، والصفات التى يتحكم فيها جينان أو ثلاثة جينات .. فإن فئات التوزيعات تقترب من بعضها مظهرياً - بشدة - كلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة بحيث يصعب تمييزها عن بعضها ، كما تأخذ شكل منحنى التوزيع الطبيعى. ويصاحب كل زيادة فى عدد الجينات المتحكمة فى الصفة نقص كبير فى نسبة الأفراد المشابهة للأبوين ، الأمر الذى يستلزم زراعة عدد كبير من نباتات عشيرة الجيل الثانى للحصول على نبات واحد أصيل فى الصفة ومماثل لأحد الأبوين .

٢- عندما تكون الصفة سائدة سيادة تامة .. فإن التوزيعات تكون منحرفة أو مائلة skewed نحو الشكل المظهري للأليلات السائدة . وبينما تزيد عدد فئات التوزيعات المظهرية مع زيادة عدد الجينات المتحكمة فى الصفة.. فإن عدد الفئات يبقى أقل مما فى حالة غياب السيادة عند نفس العدد من الجينات . ويكون من السهل تمييز الفئات المظهرية عن بعضها فى الصفات التى يتحكم فيها من ١ - ٤ جينات ، إلا أن فئات التوزيعات تتقارب مع بعضها ، ويصبح من الصعب تمييزها بعد ذلك . وكلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة .. بدا التوزيع أقرب إلى التوزيع الطبيعى؛ أى كلما قل وضوح الجنوح ظاهرياً ؛ ذلك لأن نسب الفئات التى تتجمع فيها الأليلات المتنحية تنخفض بشدة ؛ بحيث لاتمثل شيئاً يذكر إلى جانب بقية العشيرة التى تبو طبيعية إلى حد ما فى توزيعها برغم أنها تكون منحرفة - بشدة - نحو الصفة السائدة . ويلاحظ - أيضاً - أن الفئات المظهرية المنعزلة لاتمثل تراكيب وراثية متشابهة ؛ بسبب وجود السيادة .



شكل (٤-١) : التوزيعات المتوقعة في الجيل الثاني لصفة يتحكم فيها (من أعلي لأسفل في الشكل) ١، ٢، ٤، ٦، و ١٢ جيناً في حالتى السيادة التامة (العمود الأيمن) ، وغياب السيادة (العمود الأيسر) علماً بأن درجة توريث الصفة ١٠٠٪ (عن Allard ١٩٦٤) .

وبين جدول (٤-٢ ، نقلًا عن Simmonds ١٩٧٩) كيف أن زيادة عدد الجينات المتحكم في الصفة الكمية - عند غياب السيادة - يجعل توزيع فئات الأشكال المظهرية يقترب من التوزيع الطبيعي . أما شكل (٤-٢ ، نقلًا عن Falconer ١٩٨١) فإنه يبين كيف أن التوزيع في حالة السيادة التامة يبدو أقل جنوحاً كلما ازداد عدد الجينات المتحكم في الصفة . ويوضح الشكل التوزيع المتوقع من الانعزال الحر لأزواج الأليلات ، عندما يتحكم في الصفة ٦ جينات (شكل أ) ، أو ٢٤ جيناً (شكل ب) علماً بأن السيادة تامة لأحد الأليلات على الأليل الآخر في كل موقع جيني ، ونسبة جميع الأليلات هـ . و يؤدي كل موقع جيني متنح أصيل إلى خفض قيمة الصفة بمقدار وحدة كاملة في الشكل (أ) وربع وحدة في الشكل (ب) ، كما يظهر على المحور الأفقى الذى تتوزع عليه فئات التراكيب الوراثية ، التى تختلف في عدد المواقع الجينية المتنحية الأصلية . أما المحور الرأسى . فيمثل النسبة المثوية المتوقعة لكل فئة مظهرية ، وقد حسبت من مفكوك المعادلة ذات الحدين $(\frac{2}{4} + \frac{1}{4})^n$ حيث تمثل (ن) عدد المواقع الجينية .

تعد صفة وزن الثمرة في الطماطم مثلاً جيداً للصفات الكمية التى يسود فيها أحد أليلي كل جين على الآخر ، وبين شكل (٤ - ٣) توزيعاً حقيقياً لمتوسط وزن الثمرة بالجرام، حصل عليه في الجيل الثانى للتلقيح ، بين سلالة الطماطم رقم (٩٠٢) ذات الثمار الكبيرة نسبياً ، والسلالة البرية Red Current ذات الثمار الصغيرة جداً . ويظهر من الشكل سيادة صفة الثمار الصغيرة ، واقتراب متوسط وزن الثمرة في الجيلين الأول والثانى من المتوسط الهندسى المحسوب ، وابتعادهما كثيراً عن المتوسط الحسابى ، وهو ما يدل على أن الجينات ذات تأثير متجمع ، وأن تأثير إضافة أى جين هو زيادة وزن الثمرة بنسبة معينة ، وقد يمكن تفسير الجنوح المشاهد في التوزيع - فى هذا المثال - على أساس سيادة الجينات التى تتحكم فى وزن الثمرة الصغيرة .

تقدير عدد الجينات المتحكم في الصفات الكمية

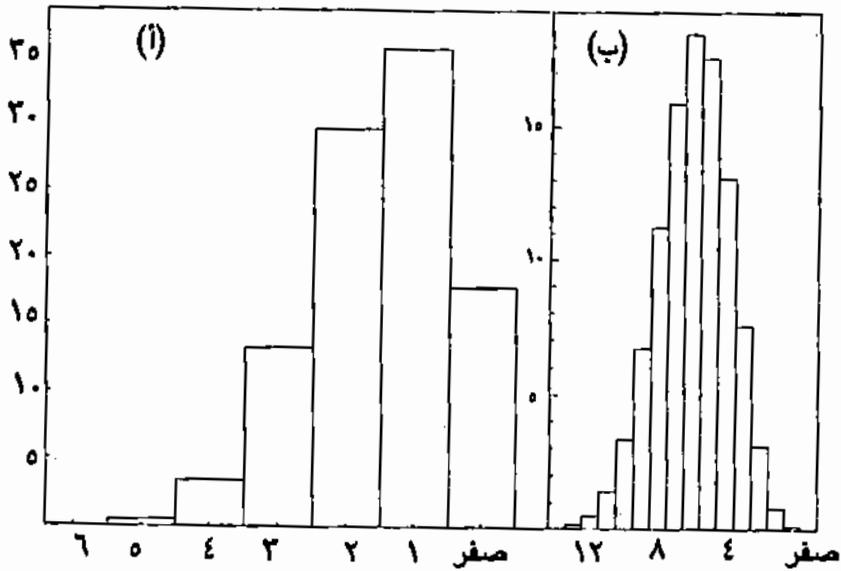
تستخدم بعض المعادلات فى تقدير عدد الجينات التى تتحكم فى الصفات الكمية ، نذكر منها مايلى :

$$N = \frac{D^2}{8(VF_2 - VF_1)}$$

**

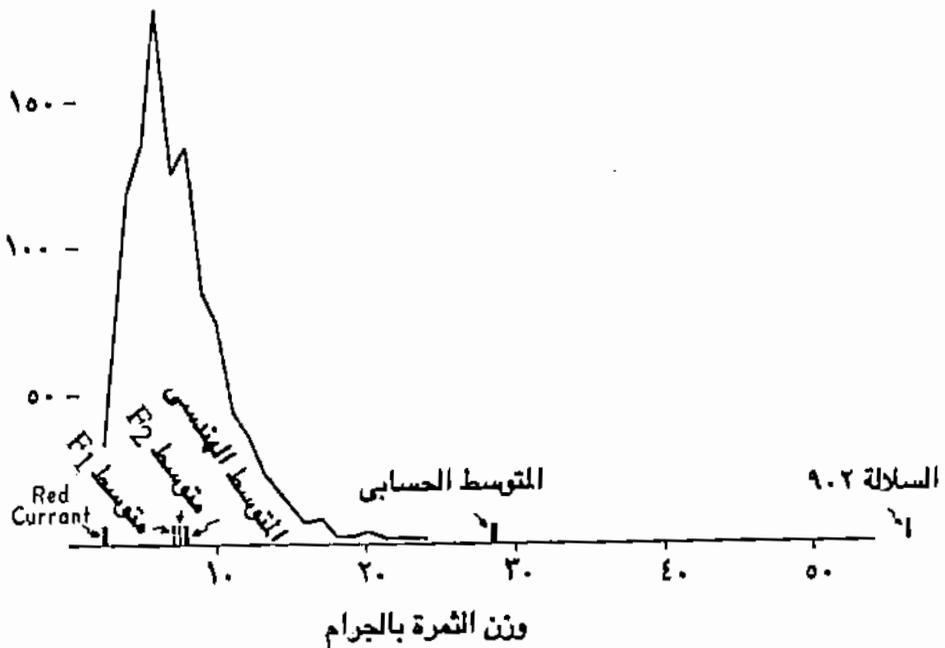
جدول (٤ - ٣) : التوزيع المتوقع لاصفات يتحكم فيها من ١ - ٦ جينات ذات تأثير إضائي . توجد في اسفل الجدول مقارنة بين التوزيع الطبيعي ، وتوزيع صفة يتحكم فيها ستة جينات .

عدد العوامل الوراثية (ن)	الصفة المنظمة	التوزيع التكراري لصفات الكائنات الظاهرية		الصفة المادية
		الصفة المتوسطة	الصفة المتوسطة	
1	2	1	2	1
2	4	1	6	1
3	8	1	20	1
4	16	1	70	1
5	32	1	252	1
6	64	1	792	1
Σ	Σ	6	924	6
$\chi^2 = 0.7$	0	0.2	19.3	0
التوزيع الطبيعي	0	0.3	19.5	0



شكل (٤ - ٢) : التوزيع المتوقع لصفة سائدة يتحكم فيها ٦ جينات (علي اليسار) ، أو ٢٤ جيناً (علي اليمين) . راجع المتن للتفاصيل (عن Falconer ١٩٨١) .

٢٠٠-



شكل (٤ - ٣) : توزيع صفة وزن ثمرة الطماطم في الجيل الثاني للتقليب بين سلالة من الـ Red Current وسلالة الطماطم رقم ٩٠٢ . راجع المتن للتفاصيل (عن Briggs & Knowles ١٩٦٧) .

حيث تمثل N الحد الأدنى لعدد الجينات المتحكممة في الصفة وتمثل D الفرق بين متوسطى الأبوين، و VF_1 ، VF_2 تباينى الجيلين الأول والثانى على التوالى (Castle & Wright 1921). وتفترض هذه المعادلة مايلى :

- ١- عدم وجود أى ارتباط أو تفاعل بين الجينات المتحكممة فى الصفة .
- ٢- لكل الجينات درجة واحدة من الأهمية فى التأثير فى الصفة .
- ٣- لكل الجينات درجة سيادة واحدة .
- ٤- يكون أحد الأبوين - فقط - هو مصدر جمع الآليات المؤثرة فى الصفة فى أحد الاتجاهات .

$$N = \frac{D^2}{8VA} \quad **$$

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 1971).

التقدير الكمي لتأثير الجين على الفرد تأثير الجينات فى العشائر

يعتبر متوسط العشيرة population mean من أهم القيم الإحصائية التى تستخدم فى الوصف الكمي للعشيرة ، وهو يمثل متوسط التراكيب الوراثية التى تتكون منها العشيرة ، ونوجز - فيما يلى - كيفية التوصل إلى المعادلة التى تستخدم فى حساب متوسط العشيرة (Falconer 1981) :

نفترض أن صفة ما يتحكم فيها جين واحد ، له أليلان ، هما A_1 ، و A_2 . ونفترض - أيضاً - أن القيمة الوراثية genotypic value للتركيب الوراثى الأصيل A_1A_1 هى $(+a)$ ، وللتركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 هى $(-a)$ ، وللتركيب الوراثى الخليط

$A_1 A_2$ هي (d) ؛ فإذا كان الأليل A_1 هو الذى يزيد من الصفة و كانت النقطة (0) تمثل القيمة الوسيطة بين التركيبين الوراثيين الأصليين ، كما هو مبين فى الشكل التالى :

A_2A_2	A_1A_2	A_1A_1	التركيب الوراثي
- a	0	+a	القيمة الوراثية

فإن قيمة التركيب الوراثي الخليط (أى d) تعتمد على درجة السيادة ؛ ففي غياب السيادة تماماً .. تكون (d) مساوية للصفر ، بينما تكون (d) موجبة إذا كان الأليل A_1 سائداً على A_2 وتكون سالبة إذا كان الأليل A_2 سائداً على A_1 .

وعندما تكون السيادة تامة تكون (d) مساوية لـ (+a) أو لـ (-a) ، بينما تكون قيمة d أكبر من (+a) ، أو أقل من (-a) فى حالة السيادة الفائقة over dominance .

ويعبر عن درجة السيادة بالقيمة : $\frac{d}{a}$.

هذا .. إلا أن القيمة الوراثية للتراكيب الوراثية الموجودة فى العشيرة لا تتأثر بالتراكيب الوراثية فقط ، وإنما بنسبها إلى بعضها البعض أيضاً ، ويطلق على القيمة التى تنتج من ذلك اسم متوسط العشيرة ، وهى التى تحسب كالتى :

التركيب الوراثي	النسبة	القيمة	النسبة × القيمة
A_1A_1	p^2	+a	p^2a
A_1A_2	$2pq$	d	$2pqd$
A_2A_2	q^2	-a	$-q^2a$

المجموع : $M = a (p-q) + 2 dpq$

علماً بأن p^2 ، و $2pq$ ، و q^2 هى نسب التراكيب الوراثية . و M هو متوسط العشيرة .
وتتغير قيمة M فى الحالات المختلفة كما يلى :

١- فى حالة غياب السيادة تكون (d) مساوية للصفر ، وتصبح المعادلة كما يلى :

$$M = a (1-2q)$$

٢- فى حالة السيادة التامة تكون (d) مساوية لـ (a) ، وتصبح المعادلة كما يلى :

$$M = a (1-2q^2)$$

٣- فى حالة تأثر الصفة بعدديد من العوامل الوراثية - كما فى الحال فى الصفات

الكمية - تصبح المعادلة كما يلى :

$$M = \sum a (p - q) + 2 \sum dpq$$

ولكى يتسنى فهم العوامل المؤثرة على متوسط العشيرة .. فإنه تلزم دراسة متوسط تأثير كل جين على حدة average effect of single genes ، وهو الذى يمثل بمتوسط انحراف قيمة الأفراد التى تحتوى على هذا الجين عن متوسط العشيرة . فلو أن هذا الجين يوجد منه أليلان هما A_1 ، و A_2 بنسبة p ، و q على التوالى .. فإنه يمكن تقدير متوسط تأثير الأليل A_1 (أو α_1) ، والأليل A_2 (أو α_2) كما يلى :

قيم ونسب التراكيب الوراثية المتكونة

متوسط تأثير الجين	متوسط العشيرة	متوسط قيم التراكيب الوراثية المتكونة	A_2A_2 -a	A_1A_2 d	A_1A_1 a	الجاميطات
$q [a+d (p-q)]$	$- [a (p-q) + 2dpq]$	$pa + qd$		q	p	A_1
$- p [a+d (q-p)]$	$- [a (p-q) + 2dpq]$	$-qa + pd$	q	p		A_2

وبفرض أن الجاميطات التى تحمل الأليل A_1 تتحد عشوائياً مع الجاميطات الأخرى فى العشيرة .. فإن نسبة التراكيب الوراثية المنتجة تكون P من A_1A_1 ، و q من A_1A_2 ، وتكون القيمة الوراثية للتراكيب A_1A_1 هى (+a) ، وللتراكيب A_1A_2 هى (d) ، ويكون المتوسط هو $pa+qd$ ، ويكون الفرق بين هذه القيمة ومتوسط العشيرة هو متوسط تأثير الأليل A_1 . وحساب قيمة متوسط العشيرة من المعادلة الخاصة بها .. نجد أن :

$$\alpha_1 = pa + qd - [a (p-q) + 2 dpq]$$

$$= q [a + d (p-q)]$$

$$\alpha_2 = - p [a + d (p-q)]$$

ويكون متوسط تأثير الجين (أو α) كما يلى :

$$\alpha = a + d (p - q)$$

وتكون العلاقة بين α ، و α_1 ، و α_2 كما يلي :

$$\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$$

$$\alpha_1 = q \alpha$$

$$\alpha_2 = -p \alpha$$

وتحسب لكل تركيب وراثي ما تعرف بقيمة التربية breeding value كما يلي :

قيمة التربية	التركيب الوراثي
$2\alpha_1 = 2q \alpha$	A_1A_1
$\alpha_1 + \alpha_2 = (p-q) \alpha$	A_1A_2
$2\alpha_2 = -2p\alpha$	A_2A_2

وتحسب قيمة التربية في حالة وجود أكثر من أليلين على أساس أنها تمثل مجموع تأثير أي أليلين يوجدان في التركيب الوراثي للفرد ، وهي تمثل جزءاً من القيمة الوراثية للفرد ، وهو الذي يحدد متوسط قيمة النسل أو سلوكه . ويعرف الفرق بين القيمة الوراثية ، وقيمة التربية بالانحراف الذي يرجع إلى السيادة dominance deviation : إذ إن :

$$G = A+D$$

حيث تمثل "G" القيمة الوراثية ، و "A" قيمة التربية ، و "D" الانحراف العائد إلى السيادة . وتحسب القيمة الوراثية لجميع الجينات معاً كما يلي :

$$G = A+D+I$$

حيث تمثل : (A) مجموع قيم التربية للجينات المختلفة ، و (D) مجموع الانحرافات العائدة إلى السيادة ، و (I) مجموع الانحرافات العائدة إلى التفاعل بين الجينات غير الأليلية epistatic deviation . ويقال عند غياب (D) ، و (I) أن الجينات ذات تأثير إضافي؛ إذ يعنى الفعل الإضافي للجين additive gene action إما غياب السيادة بالنسبة للأليلات في الموقع الجيني الواحد (الجينات الأليلية) ، وإما غياب التفوق بالنسبة للجينات غير الأليلية .

ويمكن بيان العلاقة بين القيم التي سبقت دراستها كما يلي :

A_2A_2	A_1A_2	A_1A_1	التركيب الوراثي :
q^2	$2pq$	p^2	النسبة :
-a	d	a	القيمة الخاصة بالتركيب الوراثي :

الانحراف عن متوسط العشيرة

$-2 p (a + q d)$	$a(q-p) + d(1-2pq)$	$2q (a - p d)$	القيمة الوراثية :
$-2 p (\alpha + pd)$	$(q-p) \alpha + 2pqd$	$2q (\alpha - q d)$	
$-2 p \alpha$	$(p-q) \alpha$	$2 q \alpha$	قيمة التربية :
$-2 p^2 d$	$2pqd$	$-2 q^2 d$	الانحراف العائد إلى السيادة :

- هذا .. مع العلم بأن القيمة الوراثية قد عبر عنها بقيمة (a) ، أو بقيمة (α) ، وعبر عن الانحراف العائد إلى السيادة في صورة (d) ، علماً بأن (d) = صفراً في غياب السيادة ؛ حيث تتساوى القيمة الوراثية مع قيمة التربية .

درجة السيادة

تعتبر درجة السيادة degree of dominance (أو potence ratio) مقياساً لمتوسط سيادة كل الجينات المتحركة في الصفة في أحد الأباء على الجينات التي توجد في الأب الآخر ، وتحسب درجة السيادة بمقارنة المتوسطات المشاهدة لعشائر كل من الجيلين الأول (F₁) ، والثاني (F₂) ، والتلقيحات الراجعة إلى الأب الأول (B₁) والثاني (B₂) بالقيم المحسوبة التالية (عن Powers وآخرين ١٩٥٠) .

المتوسط المشاهد الذي تنسب إليه درجة السيادة القيمة المحسوبة التي يقارن بها المتوسط المشاهد

$\bar{P}_1 + \bar{P}_2 / 2$	\bar{F}_1
$\bar{P}_1 + 2\bar{F}_1 + \bar{P}_2 / 4$	\bar{F}_2
$\bar{P}_1 + \bar{F}_1 / 2$	\bar{B}_1
$\bar{P}_2 + \bar{F}_1 / 2$	\bar{B}_2

ويلى ذلك تقدير جوهرية الاختلافات بين المتوسطات الحسابية للعشائر (القيم المشاهدة)
بالقيم التى تقارن بها (القيم المحسوبة) ؛ باختيار "t" على النحو التالى :

$$t = \frac{\text{المتوسط المشاهد} - \text{المتوسط المحسوب}}{\text{الانحراف القياسى للمتوسط المشاهد}}$$

فإن لم يوجد فرق معنوى بين المتوسط المشاهد والمتوسط المحسوب .. كان ذلك دليلاً
على غياب السيادة ، أما إذا وجد فرق معنوى بين المتوسطين .. فإن الحالة قد تكون واحدة
من ثلاث كما يلى :

١- سيادة جزئية إذا كان المتوسط المشاهد للعشيرة بين متوسطها المحسوب ، والمتوسط
المشاهد لأحد الآباء .

٢- سيادة تامة عندما لا يختلف المتوسط المشاهد للجيل الأول - جوهرياً - عن المتوسط
المشاهد لأحد الآباء .

٣- سيادة فائقة Overdominance عندما يزيد المتوسط المشاهد للجيل الأول على الأب
الأعلى فى الصفة أو يقل عن الأب الأقل .

ويعطى Mather (١٩٤٩) معادلة أخرى لحساب درجة السيادة كما يلى :

$$\text{درجة السيادة} = \frac{\text{المتوسط المشاهد للجيل الأول} - \text{المتوسط المحسوب للجيل الأول}}{\frac{1}{4}(\text{متوسط الأب ذى القيمة المرتفعة} - \text{متوسط الأب ذى القيمة المنخفضة})}$$

فإن زادت قيمة درجة السيادة على (+) أو نقصت عن (-) كان ذلك دليلاً على وجود
سيادة فائقة . وإن كانت (+) ، أو (-) .. كان ذلك دليلاً على وجود سيادة تامة وإن كانت
(صفر) .. كان ذلك دليلاً على غياب السيادة ، وإن تراوحت بين أكثر من (-) وأقل من (+)
- فيما عدا قيمة الصفر - كان ذلك دليلاً على وجود سيادة جزئية .

تقدير درجة الجنوح skewenss عن التوزيع الطبيعى

يعتبر الجنوح عن التوزيع الطبيعى فى عشائر الجيل الثانى دليلاً على الانحراف عن

التأثير الإضافي للجينات المتحكمة فى الصفات الكمية ، وتقدر درجة الجنوح على النحو التالى :

$$\text{درجة الجنوح} = \frac{2 \text{ (المتوسط المشاهد للجيل الثانى - القيمة الوسطى (median))}}{\text{الانحراف القياسى للجيل الثانى}}$$

يستعمل اختيار "t" لتحديد مدى جوهرية الجنوح المحسوبة ، مع حساب قيمة "t" على النحو التالى (عن Snedcor ١٩٥٦) :

$$t = \frac{\text{درجة الجنوح}}{\sqrt{\frac{6n(n-1)(n-2)(n+1)(n+2)}{(n-1)^2}}}$$

حيث تمثل (n) عدد أفراد الجيل الثانى . وتدل قيمة الجنوح الموجبة على زيادة عدد الأفراد ذوى القيم الأقل من المتوسط ، بينما تدل القيمة السالبة على زيادة عدد الأفراد ذوى القيم الأعلى من المتوسط .

المتوسطات الهندسية

يظهر التأثير الهندسى geometric action للجينات فى بعض الصفات كصفة حجم الثمار مثلاً ؛ حيث تتفاعل الجينات مع بعضها بطريقة ليست اضافية additive ، وإنما تضاعفية multiplicative ، وهو ما يتمشى مع طبيعة الصفة ؛ حيث يكون الحجم حاصل ضرب أرقام ، وليس بحاصل جمع أبعاد ، ويقال إن الجينات ذات تأثير هندسى geometric gene action عندما تكون المتوسطات الهندسية المحسوبة بمختلف العشائر الهندسية أقرب إلى القيم الملاحظة لهذه العشائر ، بينما يقال إن الجينات ذات تأثير حسابى arithmetic gene action عندما تكون متوسطاتها الحسابية أقرب إلى قيمتها الملاحظة . وتحسب المتوسطات الهندسية على النحو التالى (عن Powers & Lyon ١٩٤١) .

$$\text{المتوسط الهندسى المتوقع للجيل الأول} = \sqrt{\text{المتوسط المشاهد للأب الأول} \times \text{المتوسط المشاهد للأب الثانى}}$$

المتوسط الهندسى المتوقع للجيل الثانى = العدد المقابل (antilogarithm) لـ :

لوغاريتم المتوسط المشاهد للأول + ٢ لوغاريتم المتوسط المشاهد للجيل الأول + لوغاريتم المتوسط المشاهد للأول الثانى

٤

- المتوسط الهندسى المتوقع للتقريب الرجعى للأول =

المتوسط المشاهد للجيل الأول × المتوسط المشاهد للأول

المتوسط الهندسى المتوقع للتقريب الرجعى للأول الثانى =

المتوسط المشاهد للجيل الأول × المتوسط المشاهد للأول الثانى

ويمكن تصور التأثيرين الإضافى والهندسى للجينات بمثال تزيد فيه قيمة الصفة بزيادة عدد الجينات التى تتحكم فيها على النحو التالى :

١- فى حالة التأثير الإضافى : قد تكون قيمة الصفة : ٣ ، ٦ ، ٩ ، و ١٢ ؛ حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ٣ وحدات ؛ أو ١ ، ١ ، ١ ، ٢ ، ١ ، ٣ ؛ حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ١ ، ٠ وحدة .

٢- فى حالة التأثير الهندسى : قد تكون قيمة الصفة ٢ ، ٩ ، و ٢٧ ، ٨١ ؛ حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ثلاثة أضعاف القيمة السابقة ؛ أو ١ ، ١ ، ١ ، ٢١ ، ١ ، ٣٣١ ، و ١ ، ٤٦٤١ ؛ حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ١ ، ١ ضعف القيمة السابقة ، أى يضيف حوالى ١٠٪ إلى القيمة السابقة .

ويلاحظ أن توزيع الأفراد فى الأجيال الانعزالية يكون دائماً مجنحاً skewed عندما تكون الجينات ذات فعل هندسى ، وللتأكد من صحة فرضية التأثير الهندسى للجينات .. يجب ألا تختلف القيم المشاهدة لعشائر الجيلين الأول والثانى ، وكذلك التلقيحات الرجعية - معنوياً - عن القيم المحسوبة على أساس التأثير الهندسى . ويؤدى تحويل القيم المشاهدة للأفراد فى حالة الصفات التى تؤثر عليها الجينات بطريقة هندسية إلى لوغاريتمات ، إلى أن يصبح توزيع الأفراد قريباً من التوزيع الطبيعى .

وبينما لا يوجد أى ارتباط بين متوسطات أو تباينات الآباء والجيلين الأول والثاني وعشائر التلقيحات الرجعية فى حالة التأثير الإضافى للجينات .. نجد أن هذه القيم تكون مرتبطة ببعضها ، عندما تكون الجينات ذات تأثير هندسى ؛ ويصاحب زيادة المتوسطات زيادة التباينات فى حالة التأثير الهندسى ، بينما لا يشترط ذلك فى حالة التأثير الإضافى ؛ حيث قد تصاحب زيادة المتوسطات زيادة أو نقص فى التباينات (Brewbaker ١٩٦٤) .

هكونات 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 المنديلية المعروفة كما فى الصفات البسيطة أو التى يتحكم فيها عدد قليل من الجينات. ويسعى المربى - بدلاً من ذلك - إلى تقدير التباين Variance - وهوقيمة 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 (VP_h) ؛ ونظرا 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 لآية صفة ؛ بحساب مدى التباين فى هذه الصفة فى عشيرة يحمل جميع أفرادها نفس التركيب الوراثى؛ كإن تكون جميعها - مثلاً - سائدة أصيلة ، أو متتحة أصيلة ، أو خليطة فى الصفة وبحسب التباين البيئى بالمعادلة التالية .

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

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

تجدر الإشارة إلى أن التباين البيئي لصفة ما لا يكون ثابتاً دائماً ، وإنما يتغير بتغير التركيب الوراثي لأفراد العشيرة في الصفة المدروسة ، وبتغيير الخلفية الوراثية لأفراد العشيرة ، فهو يكون أكبر - عادة - في السلالات الأصلية (مثل السلالات النقية ، أو السلالات المرباة تربية داخلية) عما في الأصناف العادية (الصادقة التربية ، أو المفتوحة التلقيح) ، ويقال في الأصناف الهجين عامة عما في الأصناف العادية ، وبرغم أن تقدير التباين البيئي يختلف بين العشائر غير المتجانسة .. إلا أنه يكون أقل فيها مما في العشائر الأكثر تجانساً ، باستثناء الأصناف الهجين . وبالإضافة إلى ما تقدم .. فإن التباين البيئي يختلف بين السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة نظراً لاختلاف مدى تآثر التراكيب الوراثية السائدة الأصلية والمتنحية الأصلية بالصفة (أى يحدث تفاعل بين البيئة والتركيب الوراثي في التأثير على الصفة) . ولذا .. فإن أفضل تقدير للتباين البيئي يكون هو متوسط التباين البيئي للأبء والجيل الأول (وهي العشائر المتجانسة) كما يلي :

$$V_E = \frac{VP_1 + VP_2 + VF_1}{3}$$

حيث تمثل VP_1 ، و VP_2 ، و VF_1 تباينات أحد الأبء ، والأب الثاني ، والجيل الأول الهجين بينهما على التوالي .

ويفضل - أحيانا - حساب التباين البيئي بالمعادلة التالية :

$$V_E = \sqrt[3]{VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1}$$

أى على أساس الجذر التكعيبي لحاصل ضرب تباين الأب الأول مع تباين الأب الثاني مع تباين الجيل الأول بينهما .

التباين الوراثى

أشرنا - سابقاً - 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 Additive Variance (V_A) وهو مقياس لقيمة التربية Breeding Value ، ويرجع إلى اختلاف التراكيب الوراثية الأصلية فى التأثير على الصفة ، وهو يعد أهم مكونات التباين الوراثى لأنه الوحيد الذى يمكن الاعتماد عليه عند الانتخاب .

٢- تباين تأثير السيادة أو تباين السيادة Dominance Variance (V_D أو V_D) وهو مقياس للانحراف الذى يعود إلى السيادة dominance deviation : نتيجة للتفاعل بين الجينات الأليلية .

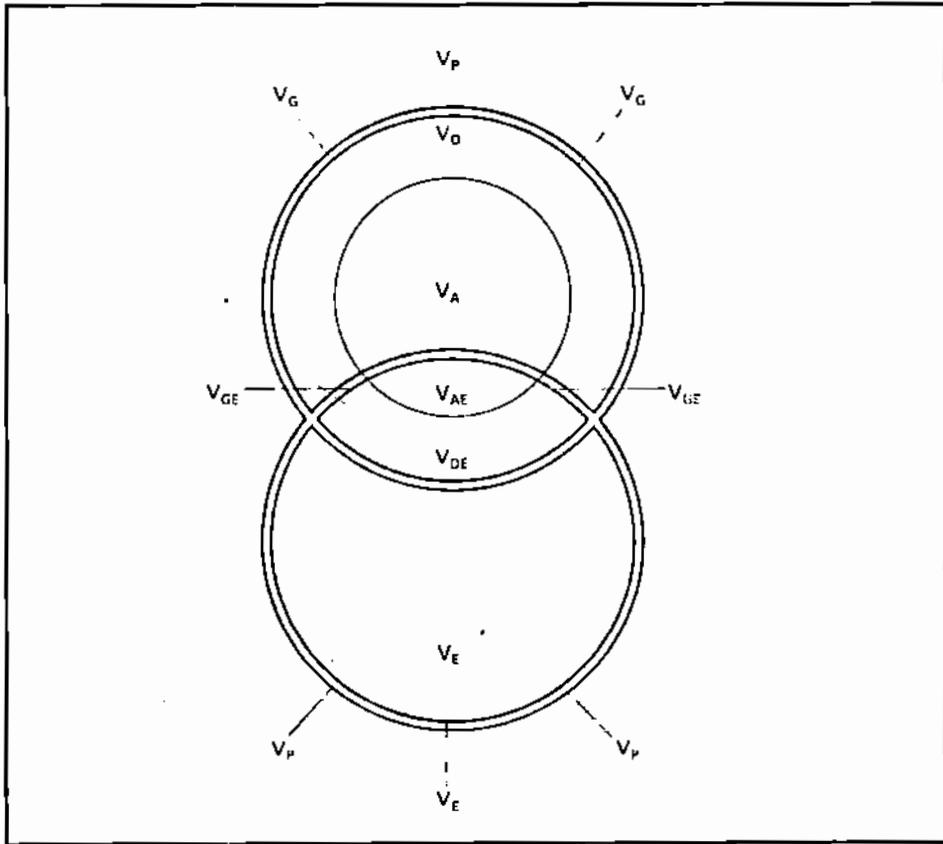
٣- تباين التفاعل Interaction Variance (V_I أو V_I) ، وهو مقياس للانحراف الذى يعود إلى التفاعل interaction deviation بين الجينات غير الأليلية ؛ أى إلى حالات التفوق epistasis .

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

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

ويبين شكل (٤ - ٤) 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 (V_{GE}) ، و الذى قسم - بدوره - إلى تباين التفاعل بين التأثير الإضافى والبيئة (V_{AE}) ، وتباين التفاعل بين تأثير السيادة والبيئة (V_{DE}) . 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}) ، وبين تأثير التفاعل والبيئة (V_{IE}) وتباينات التفاعلات بين مختلف مكونات التباين الوراثى ؛

مثل (V_{AA}) و (V_{AD}) و (V_{DD}) وهي التي تشكل في مجموعها تباين التفاعل (VI) وتمثل - على التوالي - تباين التفاعل بين قيمتين من قيم التويبة ، وتباين التفاعل بين قيمة التربيبة لأحد المواقع الجينية مع الانحراف العائد إلى السيادة في موقع جيني آخر ، وتباين التفاعل بين اثنين من الانحرافات العائدة إلى السيادة . وإذا كان التفاعل بين آليات أكثر من موقعين جينيين .. فإنه يكون شديد التعقيد .



شكل (٤ - ٤) : تخطيط للعلاقة بين الأنواع المختلفة من التباينات التي يتكون منها تباين الشكل المظهرى . راجع المتن للتفاصيل (عن Simmonds ١٩٧٩) .

ونظراً لأن حساب مختلف التفاعلات يكون أمراً معقداً ؛ لذا .. فإنها تهمل - عادة - حيث يحسب تباين التفاعل بين التركيب الوراثي والبيئي ضمن التباين البيئي ، 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 معاً ؛ ذلك لأن فاعلية عملية الانتخاب فى برامج التربية تتحدد - أساساً - بتباين التأثير الإضافى للجين .

طرق تقدير مكونات التباين فى الصفات الكمية

سبقت الإشارة إلى طريقة تقدير التباين البيئى عند مناقشة هذا الموضوع ، أما التباين الوراثى ومكوناته المختلفة ، وكذلك مختلف تباينات التفاعل .. فإنها تقدر بطرق شتى ، وتعتمد هذه الطرق على عدد من الافتراضات البيولوجية ، أكثرها شيوعاً مايلى (عن Sprague 1966) :

- ١- أن تكون النباتات المقيمة عينة عشوائية ممثلة لكل التراكيب الوراثية الممكنة فى العشيرة التى أخذت منها .
- ٢- أن تكون النباتات ثنائية المجموعة الكروموسومية ، وتسلك مسلكاً طبيعياً أثناء الانقسام الاختزالى .
- ٣- ألا يوجد تأثير سيتوبلازمى على الصفة .
- ٤- ألا توجد أليلات متعددة للجين .
- ٥- ألا يوجد ارتباط بين الجينات .
- ٦- أن تتساوى جميع التراكيب الوراثية فى قدرتها على التكاثر فلا يوجد انتخاب لصالح أى منها .
- ٧- ألا يوجد تفوق ' أى لا يوجد تفاعل بين الجينات غير الأليلية .

التقدير على أساس نسب الأليلات وقيماتها الوراثية

تحسب مكونات التباين الوراثى لموقع جينى واحد بالمعادلات التالية (عن Falconer)

$$\begin{aligned}
 V_A &= 2pq \alpha^2 \\
 &= 2pq [a + d (q - p)]^2 \\
 V_D &= (2pqd)^2 \\
 V_G &= V_A + V_D \\
 &= 2pq [a + d (q-p)]^2 + (2pqd)^2
 \end{aligned}$$

وتقدر قيمتا (V_A) ، و (V_D) للصفات الكمية التي يتحكم فيها أكثر من جين من مجموع قيم الـ (V_A) ، و الـ (V_G) لكل جين على التوالي ، ويهمل - عادة - تباين التفاعل بين هذه الجينات ؛ لأن حسابه معقد ، بينما يكون قليل الأهمية .

التقدير على أساس تحليل التباين لعدد من العائلات الوراثية

تعتمد هذه الطريقة - في تقدير مكونات التباين - على تقييم عدد من العائلات الوراثية (بالنسبة للصفة المراد دراستها) في عدة مناطق ، وعلى مدى عدة سنوات ، ويمكن أن تكون هذه العائلات من الجيل الثالث ، أو الرابع ، لتلقيح أو أكثر. ويكون متوسط المربعات المتوقع $\text{expected mean squares}$ لمصادر التباين المختلفة كما يلي (عن Allard ١٩٦٤) .

متوسط المربعات المتوقع	درجات الحرية	مصدر التباين
$V_e + rV_{aly} + ry V_{al} + rl V_{ay} + rly V_a$ (f-1)		العائلات
$V_e + r V_{aly} + rl V_{ay}$	$(f-1)(y-1)$	العائلات × السنوات
$V_c + r V_{aly} + ry V_{al}$	$(f-1)(l-1)$	العائلات × المواقع
$V_c + r V_{aly}$	$(f-1)(y-1)(l-1)$	العائلات × السنوات × المواقع
V_e	$(r-1)(fly-1)$	الخطأ التجريبي

علما بأن f تمثل عدد العائلات ، و r : عدد المكررات ، و l : عدد المواقع ، و y : عدد سنوات التقييم، و V_e : تباين الخطأ التجريبي ، و V_a : التباين الناشئ عن الاختلافات بين العائلات ، و V_{al} التباين الناشئ عن التفاعل بين العائلات والمواقع ، ويعد مقياساً لما إذا كانت العائلات متجانسة في سلوكها في المواقع المختلفة ، أم غير متجانسة ، و V_{ay} التباين الناتج من التفاعل بين العائلات وسنوات الدراسة ، و V_{aly} التباين الناتج من التفاعل بين العائلات والمواقع والسنوات .

التقدير على أساس تباينات الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية

يمكن تقدير مكونات التباين الوراثى بزراعة عشائر الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية - معاً- 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 مناقشة التباين البيئى ، وهى

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

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

وتقدر- بعد ذلك- مكونات التباين الوراثى ؛ بالاستنباط من المعادلات التالية (عن Simmonds ١٩٧٩) :

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

$$V_{B1} + V_{B2} = V_A + 2V_D + 2V_E$$

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

وبحسب 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) :

$$V_A = 2(V_{F2} - \frac{1}{4} V_D - V_E)$$

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

وتقدر مكونات التباين الوراثى كذلك بالمعادلات التالية (Warner ١٩٥٢) :

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

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

ويذكر Gamble (١٩٦٢) طريقة مبسطة ؛ للاستدلال على أهمية فعل الإضافة ، والسيادة ، والتفاعل للجينات المتحركة فى الصفات الكمية من ست قيم إحصائية ، يستعمل فى حسابها المتوسطات الحسابية لكل من الأبوين (الأول \bar{P}_1 ، والثانى \bar{P}_2) ، والجيلين (الأول \bar{F}_1 ، والثانى \bar{F}_2) ، والتلقيحين الرجعيين (إلى الأب الأول \bar{B}_1 ، وإلى الأب الثانى \bar{B}_2) . وفيما يلى القيم الست وطريقة حسابها :

$$m \text{ (المتوسط العام)} = \bar{F}_2$$

$$a \text{ (الفعل الإضافى للجينات)} = \bar{B}_1 - \bar{B}_2$$

$$d \text{ (فعل السيادة للجينات)} = \bar{F}_1 + 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - \frac{1}{2}P_1 - \frac{1}{2}P_2 - 4\bar{F}_2$$

$$aa \text{ (تفاعل الفعل الإضافى × الإضافى)} = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2$$

$$ad \text{ (تفاعل الفعل الإضافى × السيادة)} = \frac{1}{2}P_2 + \bar{B}_1 - \frac{1}{2}P_1 - \bar{B}_2$$

$$dd \text{ (تفاعل السيادة × السيادة)} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2$$

تعد القيم السابقة مجرد دليل على وجود الأنواع المختلفة من فعل الجينات وأهميتها ، ولكنها لا تفسر نسبة إلى التباينات الوراثية المختلفة ، التى تقدر بالطريقة التالية :

$$V_m = V_{\bar{F}_2}$$

$$V_A = V_{\bar{B}_1} + V_{\bar{B}_2}$$

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

$$V_{AA} = 4V_{\bar{B}_1} + 4V_{\bar{B}_2} + 16V_{\bar{F}_2}$$

$$V_{AD} = V_{\bar{B}_1} + \frac{1}{4}V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{B}_2} + \frac{1}{4}V_{\bar{P}_2}$$

$$V_{DD} = V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{P}_2} + V_{\bar{F}_1} + 16V_{\bar{F}_2} + 16V_{\bar{B}_1} + 16V_{\bar{B}_2}$$

هذا .. مع العلم بأنه لايلزم 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 يستدل 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 .

اختبار اسكيلنج Scalling Tests .

يجرى اختبار اسكيلنج ؛ للتأكد من أمرين هما :

١- غياب التفاعل بين الجينات غير الأليلية .

٢- غياب التفاعل بين العوامل الوراثية والعوامل البيئية .

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

وتتوفر تفاصيل اختبارات اسكيلنج في مراجع الوراثة الكمية والإحصائية ، مثل Singh & Chaudhary (١٩٧٩) ، ولايسعنا في هذا المقام إلا أن نقدم للقارئ فكرة عامة عن ماهية هذه الاختبارات .

توجد أربعة اختبارات اسكيلنج ، تأخذ الرموز A ، B ، C ، و D ، ويعتمد كل اختبار منها على توفر بيانات عن المتوسطات الحسابية لعشائر الأبوين (\bar{P}_1 ، و \bar{P}_2) ، والجيلين الأول (\bar{F}_1) ، والثانى (\bar{F}_2) ، والتلقيحين الرجعيين للأب الأول (\bar{B}_1) ، والثانى (\bar{B}_2) ، على أن يحصل على المتوسطات من تجربة بمكررات بتصميم القطاعات العشوائية الكاملة ، ويجرى اختبار اسكيلنج (D) عند توفر بيانات عن الجيل الثالث (F_3) مع غياب بيانات عن التلقيحات الرجعية .

يدل عدم اختلاف قيم اختبارات اسكيلنج (A) ، و (B) ، و (C) ، و (D) جوهرياً عن الصفر، أو عن حدود الانحراف القياسى لكل منها على عدم وجود أية تفاعلات ضمن مكونات تباين الشكل المظهرى ؛ وبذا .. يمكن تقدير قيم تباين الإضافة وتباين السيادة بالطريقة السهلة التى سبق بيانها ، التى تعتمد على قيم تباينات الآباء ، والجيلين الأول والثانى ، والتلقيحات الرجعية. أما إذا اختلفت قيم أى من اختبارات اسكيلنج جوهرياً عن الصفر .. فإن ذلك يكون دليلاً على وجود تفاعل بين جينات غير أليلية تتحدد نوعيتها حسب

التفاعل المتوقع	الاختبار الجوهري
إضافي × إضافي بصفة أساسية	D
سيادة × سيادة	C
إضافي × إضافي ، وسيادة × سيادة ، وإضافي × سيادة	B و A

ويلزم - في هذه الحالة - تقدير مكونات تباين الإضافة والسيادة والتفاعلات المختلفة من تباينات متوسطات عشائر الآباء ، والجيلين الأول والثاني ، والتلقيحات الرجعية بالطريقة التي سبق بيانها (Singh & Chaudhary 1979) .

ويوجد اختبار اسكينج آخر ؛ للتعرف على مدى استقلالية التأثير البيئي عن التأثير الوراثي ؛ أي لاختبار غياب التفاعل بين البيئة والوراثة . ويجرى الاختبار بمقارنة تباينات العشائر غير الانعزالية VP_1 ، و VP_2 ، و VF_1 باستخدام اختبار (F) وتحسب قيمة (F) بقسمة التباين الأكبر على التباين الأصغر ، في كل مقارنة من المقارنات الثلاث الممكنة ، وهي : VP_1 مع VP_2 ، و VP_1 مع VF_1 ، و VP_2 مع VF_1 . تعرف جوهرية قيمة (F) المحسوبة لكل مقارنة من جدول (F) ، مع اعتبار درجات الحرية الأفقية للسط ، والرأسية للمقام ، وتحسب درجات الحرية على اعتبار أنها = ن - ١ ؛ حيث تمثل (ن) عدد الأفراد التي استخدمت في حساب قيمة التباين ، وتدل جوهرية الاختبار على وجود تفاعل وراثي × بيئي (Sheppard 1972) .

تصميم داياليل Diallel Design

يستعمل تصميم داياليل التزاوجي diallel mating design في تقدير مكونات التباين الوراثي . ويتم - أولاً - اختيار مجموعة من التراكيب الوراثية (تسمى الآباء) من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية في الصفة المراد دراستها ، مع المحافظة على كل تركيب وراثي منها - بالإكثار بطريق التلقيح الذاتي - حتى يمكن تقييمها فيما بعد . يلي ذلك إجراء كل التزاوجات الممكنة بين التراكيب الوراثية (الآباء) المنتخبة ، وحصاد البنور التي تنتج من كل تلقيح منفصلة عن التلقيحات الأخرى . كما قد تجرى التلقيحات

العكسية reciprocal crosses - أيضا - حيث يستعمل كل تركيب وراثى - فى هذه الحالة - مرة كآب ، ومرة أخرى كأم فى كل التزاوجات الممكنة ، وتحصد البذور الناتجة من كل تلقيح منها منفصلة أيضاً . وبالإضافة إلى البذور الناتجة من كل التزاوجات والتزاوجات العكسية الممكنة .. فإن البذور الناتجة من التلقيح الذاتى لكل تركيب وراثى قد تستخدم فى الأخرى فى التصميم

يتوقف عدد المداخل entries (العشاثر الوراثية) التى يتم تقييمها فى تصميم داياليل على عدد التراكيب الوراثية (الآباء) المنتخبة من العشيرة الأصلية ، فإذا كان عددها (ن) .. يكون :

$$\text{عدد التزاوجات بينها بدون التزاوجات العكسية} = \frac{n(n-1)}{2}$$

عدد التزاوجات الممكنة بينها شاملة التزاوجات العكسية = $n(n-1)$

ويمكن أن يتضمن التقييم فى تصميم داياليل واحدة من الحالات الست التالية :

- ١- التزاوجات فقط .
- ٢- التزاوجات ، والأنسال الناتجة من التلقيح الذاتى للآباء المنتخبة .
- ٣- التزاوجات العكسية فقط .
- ٤- التزاوجات العكسية والأنسال الناتجة من التلقيح الذاتى للآباء المنتخبة .
- ٥- التزاوجات والتزاوجات العكسية (داياليل كامل complete diallel) .
- ٦- التزاوجات والتزاوجات العكسية والأنسال الناتجة من التلقيح الذاتى للآباء المنتخبة .

ويعنى اعتماد التصميم على عدد قليل من الآباء توقع زيادة كبيرة فى الخطأ التجريبي sampling error فى القيم الإحصائية المحسوبة (قيم القدرة على التآلف) ، بينما تؤدي كثرة عدد الآباء إلى صعوبة إجراء داياليل كامل ، أو نصف داياليل ، وقد حدا ذلك بعلماء الوراثة الإحصائية إلى إجراء تصميم يعتمد على تحليل نتائج مجموعة محدودة فقط من التزاوجات ، من بين كل التزاوجات الممكنة بين الآباء ، حينما يكون عددها كبيراً .

يعتمد تحليل الداياليل على توفر بيانات عن الصفة المراد قياسها ، تؤخذ من تجربة

بمكررات مصممة إحصائياً (يفضل عادة اتباع تصميم القطاعات العشوائية الكاملة Randomized Complete Block Design) ، وتدخل في التصميم كل العشائر الوراثية التي يرغب في استعمالها حسب نوع الداياليل، وهي: التزاوجات مع الآباء ، أو بنونها ؛ ومع التزاوجات العكسية ، أو بنونها. ويعتبر كل تزاوج أو أب معاملة في التصميم ، تؤخذ منها قراءة واحدة لكل صفة مدروسة من كل مكررة .

إن العرض المفصل لخطوات تحليل تصميم الداياليل يخرج عن أهداف هذا الكتاب ، ويمكن الرجوع إليه في أحد المصادر المتخصصة؛ مثل Griffing (١٩٥٦) ، و Hansen Singh & Chaudhary (١٩٧٧) ، و Mather & Jinks (١٩٦٣) ، و Robinson & (١٩٦٣) الذي يعد من أيسر المراجع في هذا الموضوع لغير المتخصصين في الوراثة الإحصائية ، ويفيد التصميم في عمل تحليل كامل لمكونات التباين الوراثي لكل صفة مقيسة فضلاً عن الاستفادة منه في تقدير المقدرة العامة على التآلف GCA) general Combining ability) والمقدرة الخاصة على التآلف Specific Combining ability (SCA) للآباء المستخدمة في التصميم ، وهي القيم التي يكون لها أهمية بالغة عند استعمال الآباء في إنتاج الأصناف الهجين أو الأصناف التركيبية (يراجع لذلك الفصل الخاص بالأصناف الهجين) . ونكتفى - فيمايلي - بعرض موجز لتحليل داياليل وكيفية استعماله في تقدير مكونات التباين الوراثي (عن Fehr ١٩٨٧) .

يمكن تقدير مكونات التباين الوراثي بتحليل التباين ، من تصميم داياليل الذي يتضمن التلقيحات فقط (جدول ٤ - ٣) . ويمكن تقسيم الاختلافات بين التلقيحات في الداياليل إلى اختلافات بين عائلات أنصاف الأقارب half-sib families (HS) واختلافات بين عائلات الأقارب التامة full - sib families (FS) ، علماً بأنه توجد عائلة أنصاف أقارب لكل أب في الداياليل . ويقدر سلوك عائلته من أنصاف الأقارب من المتوسط المحسوب لجميع التلقيحات التي تشترك معاً في أحد الآباء. وتعد الاختلافات بين عائلات أنصاف الأقارب تقديراً للمقدرة العامة على التآلف ، أما عائلات الأقارب التامة .. فهي التي تنتج من تزاوج أبوين لكل منها ؛ وبذا .. فإن عدد عائلات الأقارب التامة في تصميم الداياليل يساوي عدد التزاوجات التي يجري تقييمها. ويستعمل سلوك عائلات الأقارب التامة في تقدير المقدرة الخاصة على التآلف .

جدول (٤ - ٣) : تحليل التباين لتصميم داياليل يشتمل على $\frac{n(n-1)}{2}$ تلقيح بين عدد (ن) من الآباء ، وعدد (ر) من المكررات .

التباين (I)	عدد درجات الحرية	مصدر التباين
	$r - 1$	المكررات
M_2	$[n(n-1)/2] - 1$	التلقيحات
M_{21}	$n - 1$	القدرة العامة على التآلف (GCA)
M_{22}	$n(n-3)/3$	القدرة الخاصة على التآلف (SCA)
M_1	$(r-1) \{ [n(n-1)/2] - 1 \}$	الخطأ التجريبي
	$m - 1$	المجموع

(I) تشمل توقعات التباينات المختلفة على ما يلي :

$$M_2 = V_e + rV_c$$

$$M_{21} = V_e + r(Cov FS - 2 Cov HS) + r(n-2) Cov HS$$

$$M_{22} = V_e + r(Cov FS - 2 Cov HS)$$

$$M_1 = V_e$$

حيث يمثل (V_e) تباين الخطأ التجريبي ، و (V_c) تباين التلقيحات ، و ($Cov FS$) التباين المرافق لعائلات الأقارب التامة ، و ($Cov HS$) التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب .

هذا .. وتعتمد مكونات التباين الوراثي الملازمة للتباين المرافق covariance لعائلات أنصاف الأقارب ($Cov HS$) ، وعائلات الأقارب التامة ($Cov FS$) على مدى التربية الداخلية (F) للتراكيب الوراثية المستعملة كأباء في الداياليل ؛ فعندما تكون الآباء عبارة عن نباتات من الجيل الثاني أو سلالات مستمدة منها (أي إن $F=0$ صفراً) .. تصبح مكونات

التباين الوراثي كما يلي :

$$\text{Cov HS} = \frac{1}{4} V_A + \frac{1}{16} V_{AA}$$

$$\text{Cov FS} = \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_A + \frac{1}{4} V_{AA}$$

ويضاف - أيضاً - إلى الجانب الأيمن للمعادلة الأولى الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية ، بينما يضاف - كذلك - إلى الجانب الأيمن من المعادلة الثانية تباينات التفوق الأخرى الإضافية والسيادة ، وبفرض عدم وجود تفوق .. فإن التباين الإضافي (VA) يحصل عليه بضرب قيمة الـ Co HS ، في أربعة (المعادلة الأولى) . كما يمكن الحصول على تقدير لتباين السيادة (VD) كما يلي :

$$V_D = 4 (\text{Cov FS} - 2 \text{Cov HS})$$

$$= 4 [(\frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D) - 2 (\frac{1}{4} V_A)]$$

وعندما تكون الآباء عبارة عن سلالات مربية تربية داخلية ، ومختارة عشوائيا من العشيرة (أي F=1) .. فإن مكونات التباين الوراثي .. تصبح كما يلي :

$$\text{Cov HS} = \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_{AA}$$

$$\text{Cov FS} = V_A + V_D + V_{AA}$$

ويشتمل الجانب الأيمن للمعادلة الأولى على الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية ، بينما يشتمل الجانب الأيمن من المعادلة الثانية على تباينات التفوق الأخرى والسيادة . وبفرض عدم وجود تفوق .. فإن التباين الإضافي (VA) يُحصل عليه بضرب قيمة الـ Cov HS في ٢ . كما يمكن الحصول على تقدير لتباين السيادة (VD) كما يلي:

$$\text{Cov FS} - 2 \text{Cov HS} = (V_A + V_D) - 2 (\frac{1}{2} V_A) = V_D$$

تصميم رقم ١ Design I

يمكن تقدير مكونات التباين الوراثي - أيضاً - بواسطة ما يعرف بتصميم رقم (١) أو nested design . ويتضمن الجيرمبلازم الذي يستخدم لهذا التصميم تلقحيات بين نباتات تؤخذ اعتبارا من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية ، مع تخصيص بعض هذه

النباتات كآباء (P_m) male parents ، و البعض الآخر كأمهات (P_f) female parents . يستخدم كل أب (ذكر) فى تلقيح عدد متساو من الأمهات (إناث) ، على أن يتم اختيار الآباء والأمهات بشكل اعتباطى ، وتستخدم مجموعات مختلفة من نباتات الأمهات مع كل نبات مستعمل كأب ، وبذا .. يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة مساوياً لعدد الآباء (P_m) مضروباً فى عدد الأمهات (P_f) التى يتم تزواجها مع كل أب. فإذا تم تزواج (١٠) سلالات آباء مع (٥٠) سلالة أمهات ، بمعدل خمس سلالات مختلفة لكل سلالة من سلالات الآباء .. يصبح عدد التلقيحات الفردية ١٠ × ٥٠ = ٥٠٠ تلقيحاً. ويستخدم - غالباً - تصميم القطاعات العشوائية الكاملة كتصميم إحصائى لدراسة الصفات .

ويتم تقسيم الاختلافات بين التلقيحات إلى اختلافات بين الآباء (الذكور) ، واختلافات بين الأمهات (الإناث) لكل ذكر ، وتكون مصادر الاختلافات ودرجات الحرية فى التحليل الإحصائى على النحو التالى :

التباين	درجات الحرية	مصادر الاختلافات
	r-1	المكررات
M ₃	m-1	الذكور
M ₂	m(f-1)	إناث لكل ذكر
M ₁	(r-1) (mf-1)	الخطأ التجريبي
	rmf-1	الكلى

حيث تمثل (r) عدد المكررات، و (m) عدد نباتات أو سلالات الآباء (الذكور) ، و (f) عدد نباتات أو سلالات الأمهات (الإناث) المستخدمة مع كل ذكر ، هذا .. ويعد تباين الذكور ممثلاً للقدرة العامة على التألف بينما يعد تباين الإناث ممثلاً للقدرة الخاصة على التألف ، وتشتمل توقعات التباينات المختلفة على مايلى :

$$M_3 = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS}) + rf \text{Cov HS}$$

$$M_2 = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS})$$

$$M_1 = V_e$$

علماً بأن Cov FS هو التباين المرافق لعائلات الأقارب التامة ، Cov HS هو التباين لعائلات أنصاف الأقارب ، V_e هو تباين الخطأ التجريبي . وبذا يمكن حساب التباين الإضافي (VA) وتباين السيادة (VD) بنفس الطريقة التي سبق بيانها لدى مناقشة تصميم داياليل .

هذا .. ويمكن إجراء التصميم بالطريقة التي سبق بيانها مع زراعة عدد K من النباتات في كل قطعة تجريبية (Plot) وإجراء تحليل التباين على النحو التالي :

توقعات متوسط المربعات	درجات الحرية	مصادر الاختلافات
$V+kV_t+rkV_f/m+nrkV_m$	m-1	الذكور
$V+kV_t+rkV_f/m$	m(f-1)	الإناث لكل ذكر
		القطع التجريبية لكل ذكر
$V+kV_t$	mf(r-1)	ولكل أنثى
V	mfr(k-1)	الخطأ التجريبي
	mfrk-1	الكلية

علماً بأن :

- V مجموع التباين الوراثي ، والتباين البيئي داخل القطع التجريبية .
- V_t تباين تأثير القطع التجريبية .
- V_f تباين تأثير الأمهات .
- V_m تباين تأثير الآباء الذكور .

ويحسب التباين الإضافي (VA) وتباين السيادة (VD) كما يلي :

$$\frac{1}{4} V_A = V_m$$

$$\frac{1}{4} V_A + \frac{1}{4} V_D = V_f$$

تصميم رقم Γ Design II

تقدر مكونات التباين الوراثي - كذلك - بواسطة ما يعرف بالتصميم رقم (٢) ، وهو

تصميم عاملي factorial design ، تمثل فيه بعض النباتات المنتخبة من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية كآباء (ذكور) ، والبعض الآخر كأمهات (إناث) ويلقح كل أب مع كل أم ، ولكن لانتلح الآباء مع بعضها كما لانتلح الأمهات مع بعضها كذلك ؛ وبذا .. يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة مساوياً لعدد الآباء (P_m) ، مضروباً فى عدد الأمهات (P_f) ؛ فلو كان عدد الآباء ثمانية ، وكان عدد الأمهات ستاً ، يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة 48 = 6 × 8 تلقيحاً .

تقسم الاختلافات بين التلقيحات إلى اختلافات بين الآباء (الذكور) ، واختلافات بين الأمهات (الإناث) ، والتفاعل بين الذكور والإناث . ويمكن اعتبار التباين المرافق بين عائلات أنصاف الأقارب أنه Cov HS_m عندما يكون الأب (الذكر) مشاركاً فى كل التلقيحات ، و Cov HS_f حينما تكون الأم (الأنثى) مشاركة فى كل التلقيحات ، علماً بأنه تتساوى مكونات التباين الوراثى المزاملة لكل منهما . وعندما تكون الآباء (الذكور والإناث) سلالات مربية تربية داخلية (أى حينما تكون قيمة F مساوية للصفر) .. تكون مكونات التباين الوراثى كما يلى .

$$\text{Cov HS}_m \text{ and } \text{Cov HS}_f = \frac{1}{4} V_A + \frac{1}{16} V_{AA}$$

ويضاف إلى الجانب الأيمن من المعادلة الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية . أما حينما تكون الآباء (الذكور والإناث) عبارة عن سلالات مربية تربية داخلية (أى حينما تكون قيمة (F = 1) .. تصبح مكونات التباين الوراثى كما يلى :

$$\text{Cov HS}_m \text{ and } \text{Cov HS}_f = \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_{AA}$$

ويضاف إلى الجانب الأيمن من المعادلة الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية . وتستخدم قيم التباينات المرافقة لعائلات أنصاف الأقارب لكل من الآباء (الذكور) والأمهات (الإناث) فى إيجاد تقديرات مستقلة للتباين الإضافى (V_A) . أما تقدير تباين السيادة (V_D) ؛ فيمكن الحصول عليه من العلاقة التالية :

$$\text{Cov FS} - (\text{Cov HS}_m + \text{Cov HS}_f) = V_D$$

علماً بأن

$$V_{\text{mxf}} = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS}_f - \text{Cov HS}_m)$$

حيث تمثل (V_{mxf}) تباين التفاعل بين الذكور والإناث ، و (V_e) تباين الخطأ التجريبي، و r عدد المكررات المستعملة في التصميم الإحصائي . وتكون مصادر الاختلافات ودرجات الحرية في التحليل الإحصائي على النحو التالي :

<u>التباين</u>	<u>درجات الحرية</u>	<u>مصادر الاختلافات</u>
	$r-1$	المكررات (r)
M_4	$m-1$	الذكور (m)
M_3	$f-1$	الإناث (f)
M_2	$(m-1)(f-1)$	الذكور × الإناث
M_1	$(r-1)(mf-1)$	الخطأ التجريبي
	$rmf-1$	الكلي

علماء بأن توقعات التباينات المختلفة تتضمن ما يلي :

$$M_4 = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS}_f - \text{Cov HS}_m) + rf \text{Cov HS}_m$$

$$M_3 = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS}_f - \text{Cov HS}_m) + rm \text{Cov HS}_f$$

$$M_2 = V_e + r (\text{Cov FS} - \text{Cov HS}_f - \text{Cov HS}_m)$$

$$M_1 = V_e$$

حيث يمثل (V_e) تباين الخطأ التجريبي ، و (Cov FS) التباين المرافق لعائلات الأقارب التامة ، و (Cov HS_f) التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب حينما تكون الأم (الأنثى) مشاركة في كل التلقيحات ، و (Cov HS_m) التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب ، حينما يكون الأب (الذكر) مشاركا في كل التلقيحات (عن Sprague 1966, Fehr 1987)

درجة التوريث

يرتبط مفهوم درجة التوريث Heritability - عادة - بالصفات الكمية ، إلا إنه لا يوجد ما يحول دون استعمالها مع الصفات البسيطة التي تتأثر كثيراً بالعوامل البيئية . ويعنى

بدرجة التوريث : مدى تطابق ظهور الصفة في الأبناء ، مع ظهورها في آباؤها من النباتات المنتخبة ، أو هي القدرة على توريث صفة ما من نبات منتخب إلى نسله . ويرمز لدرجة التوريث - عادة - بأحد الرمزين h^2 ، أو H وسيكتفى بالرمز الأخير (H) - عادة - للدلالة على درجة التوريث في هذا الكتاب ، وهي ليست مربعاً لقيمة ما ، بل هي نسبة ، وتعرف درجتان للتوريث ، هما درجة التوريث على النطاق العريض ، ودرجة التوريث على النطاق الضيق ، بالإضافة إلى ما يعرف بدرجة التوريث المدركة أو الواقعة .

درجة التوريث على النطاق العريض أو المطلق

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

$$BSH = \frac{V_G}{V_{Ph}}$$

حيث يمثل V_G ، و V_{Ph} التباين الوراثي والتباين الكلي (تباين الشكل المظهري Phenotypic Variance) على التوالي ، ويحصل على هذه القيم من العلاقات التالية :

$$V_{Ph} = V_{F_2}$$

$$V_{F_2} = V_G + V_E$$

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}) / 3$$

ويبين من ذلك أن درجة التوريث على النطاق العريض تمثل نسبة التباين الوراثي إلى التباين الكلي ، الذي يشمل التباين الوراثي والتباين البيئي ، وقد تحسب كنسبة مئوية للتباين الوراثي من التباين الكلي ، وقد يحسب التباين البيئي على أساس أنه الجذر التربيعي لحاصل ضرب تبايني الأبوين (Frey & Horner ١٩٥٧) :

$$V_E = \sqrt{V_{P_1} \times V_{P_2}}$$

وإذا توفرت بيانات عن الصفة في الجيل الأول .. فإنه يفصل حساب التباين البيئي على

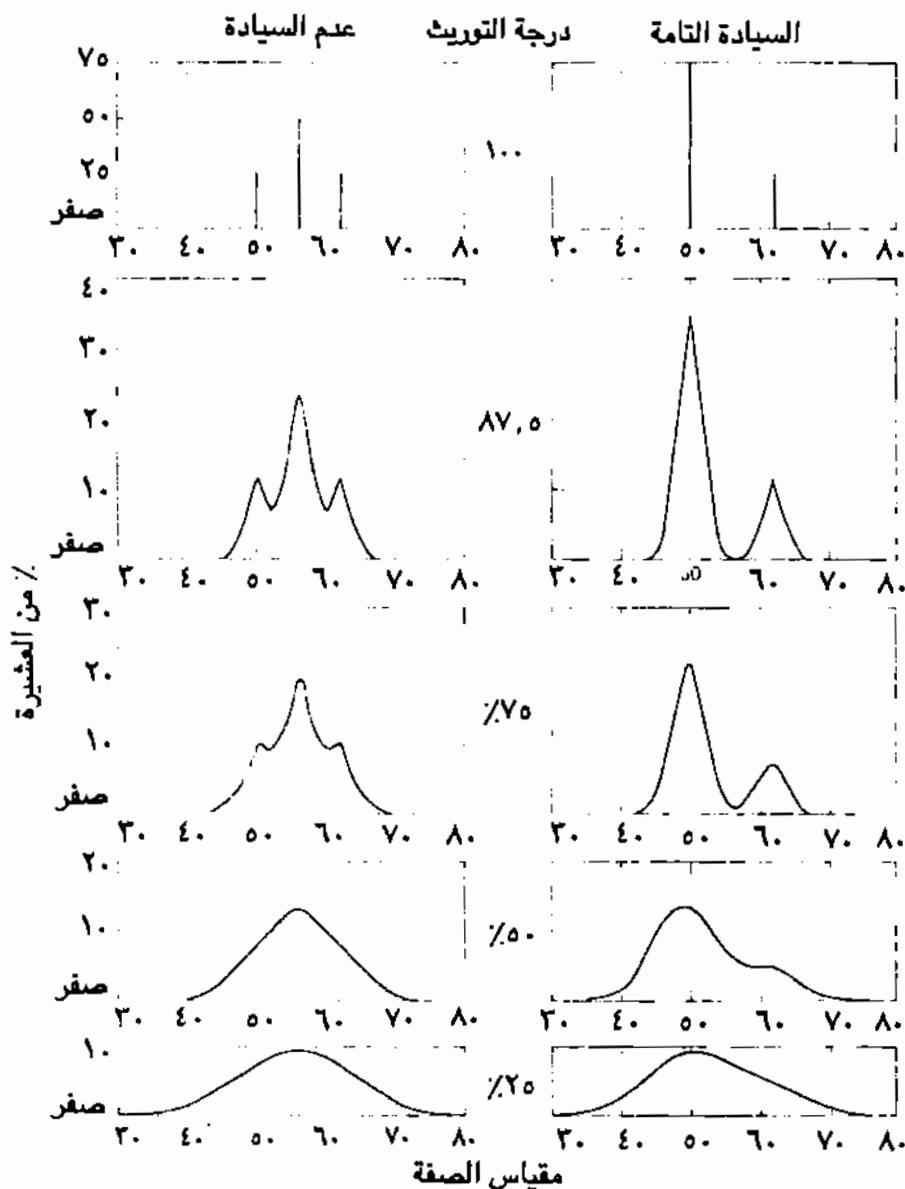
أساس أنه الجذر التكعيبي لحاصل ضرب تباين الجيل الأول في تباين الأبوين كما يلي :

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

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

ويتبين من المعادلات المستعملة في حساب درجة التوريث أن قيمة BSH تزداد كلما قل تأثر الصفة بالعوامل البيئية ، ويوضح شكل (٤ - ٥) كيف يبدو ذلك عملياً في توزيع صفة بسيطة (يتحكم فيها جين واحد) بين أفراد الجيل الثاني ، عند اختلاف درجة التوريث التي تقل - تدريجياً - من ١٠٠٪ إلى ٢٥٪ مع الاتجاه من أعلى لأسفل في الشكل ، وبينما تمثل الرسوم البيانية - في العمود الأيمن - التوزيع المتوقع للصفة في حالات السيادة التامة .. فإن العمود الأيسر يمثل التوزيع المتوقع في حالات غياب السيادة . ويفترض في جميع الأشكال أن الأبوين يختلفان في ١٢ وحدة من الوحدات التي تقاس بها الصفة .

يلاحظ من الشكل أن الأشكال المظهرية تكون ممثلة تماماً للتركيب الوراثية المنعزلة في الجيل الثاني ، حينما لا تتأثر الصفة بالعوامل البيئية ؛ أى حينما تكون درجة التوريث ١٠٠٪ ، وهو ما يلاحظ - عادة - في عديد من الصفات البسيطة ؛ كلون الأزهار مثلاً ، ومع نقص درجة التوريث إلى ٨٧,٥٪ يبدأ ظهور تداخل في الشكل المظهرى بين فنات التراكيب الوراثية الثلاثة في حالة غياب السيادة ، وبين التراكيب السائدة والمتنحية في حالة السيادة التامة ؛ ويحدث ذلك نتيجة لتأثير البيئة على الشكل المظهرى للفرد ؛ حيث تزيد قيمة الصفة بدرجات متفاوتة في بعض الأفراد ، وتقل بدرجات متفاوتة - كذلك - في 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



شكل (٤ - ٥) : التوزيعات المتوقعة في الجيل الثاني لصفة بسيطة ، يتحكم فيها جين واحد تبلغ درجة توريثها (من أعلى لأسفل في الشكل) ١٠٠ ، ٨٧,٥ ، ٧٥ ، ٥٠ ، ٢٥ في حالات السيادة التامة (العمود الأيمن) ، وغياب السيادة (العمود الأيسر) راجع المتن للتفاصيل (عن Allard ١٩٦٤) .

فئات التراكيب الوراثية . وبينما يقترب توزيع الصفة - بين أفراد الجيل الثانى - من التوزيع الطبيعى عند غياب السيادة . فإنه يكون مجنحاً Skewed نحو الصفة السائدة فى حالة السيادة . 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 . وترجع 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 جزءاً كبيراً 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 .

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 ، ولاتأثر بالعوامل البيئية (الرسم العلوية من شكل ٤ - ٥) .. 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 تعقيداً كلما قلت درجة توريث الصفة - بطبيعة الحال - كما أن التفاعل بين الجينات غير الأليلية ، والتفاعلات بين التأثيرات المختلفة للجينات وبعضها البعض ، وبين تأثير الجينات وتأثير البيئة يقلل بدرجة أكبر من جوى الانتخاب ؛ لأن النباتات المنتخبة لاتكون ممثلة للتراكيب الوراثية المرغوب فيها ، الأمر الذى لايتأتى إلا

حينما تكون الجينات التي تتحكم فى الصفة ذات تأثير إضافى ؛ ولذا .. فإن درجة التوريث الأهم للمربى فى 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 اختصاراً NSH ، ويرمز لها - كثيراً - بالرمز h^2) ، وتكتب معادلتها العامة كما يلى :

$$NSH = \frac{V_A}{V_{Ph}}$$

يعد التباين الإضافى (V_A) أهم مكونات هذه المعادلة ، وتتبع عدة طرق لإيجاده ، أو لإيجاد درجة التوريث على النطاق الضيق مباشرة ، نتناولها - بالشرح - فى الجزء التالى .

طرق تقدير درجة التوريث على النطاق الضيق

يتأثر تقدير درجة توريث صفة ما بعدد من العوامل ؛ ولذا .. فإن القيم المتحصل عليها يجب أن تفسر فى نطاق الطريقة التى اتبعت للحصول عليها ؛ ذلك لأن قيم التباين الإضافى لصفة ما .. قد تختلف من صنف إلى آخر ، ومن عشيرة وراثية لأخرى ، كما أن درجة التوريث هى حاصل قسمة قيمتين ، يكون فيهما التباين البيئى (V_E) أحد المكونات الهامة للمقام ، وهو الذى يتأثر كثيراً بالتصميم التجريبي المتبع ، وبعدد المكررات المستعملة ، ومساحة الوحدات التجريبية ... إلخ . وفيما يلى .. شرح لبعض الطرق المتبعة فى تقدير التباين الإضافى ، أو فى تقدير درجة التوريث على النطاق الضيق مباشرة .

طريقة تحليل مكونات التباين :

١- تتبع أى من الطرق التى سبق بيانها عند مناقشة مكونات التباين الوراثى فى تقدير التباين الإضافى وهى طرق : تصميم داياليل ، والتصميم رقم (١) ، والتصميم رقم (٢) . ويستعمل تقدير التباين الإضافى بعد ذلك فى حساب درجة التوريث على النطاق الضيق باستعمال المعادلة العامة .

٢- طريقة ارتداد الأنسال على الآباء :

ينسب إلى Lush عام ١٩٤٠ (عن Fehr ١٩٨٧) طريقة ارتداد الأنسال على الآباء Parent-Offspring Regression لتقدير درجة التوريث على النطاق الضيق مباشرة ؛ حيث تمثل قيمة معامل الارتداد (b) درجة التوريث في المعادلة :

$$Y_i = a + b x_i + e_i$$

حيث تمثل (Y_i) متوسط قيمة الصفة في نسل الأب (i) الذي تبلغ قيمة الصفة فيه (X_i) و (a) المتوسط العام للصفة في جميع الآباء المستعملة ، و (e_i) الخطأ التجريبي المصاحب لتقدير X_i ؛ أما (b) فهي معامل الارتداد الخطي linear regression coefficient .

ويقصد بالآباء في العشائر النباتية أى نبات أو سلالة عشوائية من العشيرة . ويقصد بالنسل النباتات التي تنمو من زراعة البذور التي تحصد من النباتات المنتخبة ، سواء نتجت هذه البذور بطريقة التلقيح الذاتي selfed progeny أم بطريق التلقيح الخلطي العشوائي half-sib progeny . كما يمكن استعمال ارتداد الأنسال على متوسط قيمة الأبوين الذي يمثل العلاقة بين متوسط الصفة في الأبوين mid-parent point ، ونسلهما المشترك full-sib offspring . وتستعمل - عادة - نباتات الجيل الثاني - الذي نفترض أن تتوفر فيه جميع الاختلافات الوراثية - في تقدير معامل الارتداد الخطي ؛ حيث تنتخب مجموعة كبيرة - نسبياً - من النباتات ، تكون ممثلة لكافة الأشكال المظهرية المشاهدة ، ثم تؤخذ أنسالها ، ويقدر متوسط الصفة في كل نسل على حدة ، ويلي ذلك .. حساب معامل الارتداد بالمعادلة السابقة ، وتتوقف قيمة درجة التوريث على النطاق الضيق على طريقة الحصول على النسل كما يلي :

أ - عندما تكون الأنسال ناتجة من التلقيح العشوائي بين النباتات المنتخبة وبقية النباتات في الحقل :

تكون نصف الأليلات في كل نسل في هذه الحالة من النبات المنتخب (الأب) ، والنصف الآخر من بقية العشيرة ؛ ولذا .. فإن قيمة (b) المحسوبة تمثل نصف درجة

التوريث : أى إن درجة التوريث تكون فى هذه الحالة ضعف قيمة (b) . وتحسب قيمة (b) بالطريقة الإحصائية العادية ، التى يمكن الاطلاع على تفاصيلها فى أى من مراجع الإحصاء ؛ مثل Cochran & Cox (١٩٥٧) ، و Steel & Torrie (١٩٦٠) ، و Snedecor & Cochran (١٩٦٧) ، و Little & Hills (١٩٧٨) ، و Gomez & Gomez (١٩٨٤) .

ويتبين لدى التحليل الوراثى الإحصائى للطريقة التى يتم بها تقدير (b) فى هذه الحالة أنها تمثل كلا من التباين الإضافى وتباين التفاعل ، نسبة إلى التباين الكلى ، ولكنها لاتتضمن أى جزء من تباين السيادة ، لذا .. فإنه يمكن اعتبارها ممثلة لنصف قيمة درجة التوريث على النطاق العريض ، إلا إذا كان للتفاعل بين الجينات غير الأليلية أهمية كبيرة .

ب - عندما تكون الأنسال ناتجة من التلقيح الذاتى :

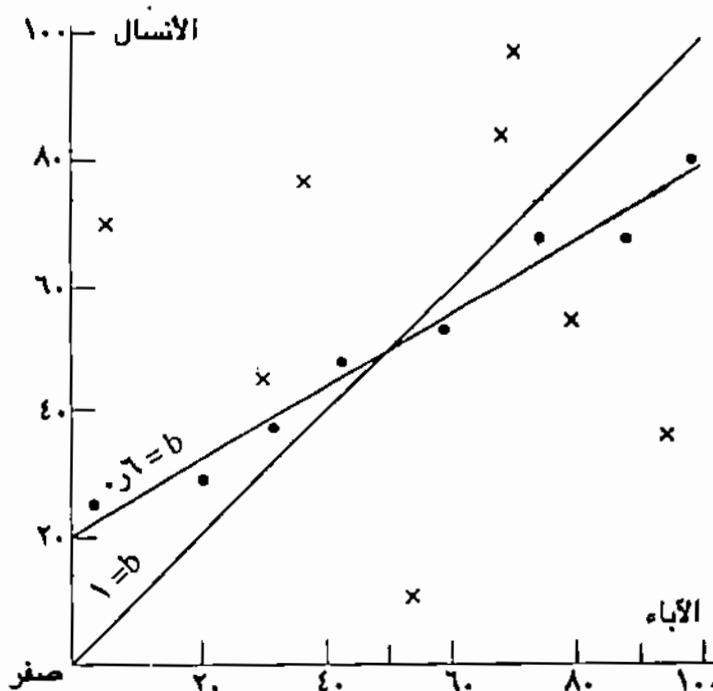
تكون جميع الأليلات فى كل نسل فى هذه الحالة من النبات المنتخب ، وتكون قيمة (b) ممثلة لدرجة التوريث مباشرة .

ج - الأنسال الناتجة من التلقيح بين أباء منتخبة .

تعرف الأنسال الناتجة فى هذه الحالة بأنها أنسال الأقارب full-sib progenies . ويلزم - فى هذه الحالة - تقدير الصفة فى كل أبوين يجرى تلقيحهما ، ثم تحسب القيمة الوسطية للصفة بينهما ، ومتوسط قيمة الصفة فى نسلهما ، ويكون ارتداد الأنسال محسوباً على القيمة الوسطية للأباء ، وتكون جميع الأليلات فى كل نسل من النبات المنتخب ، وتكون قيمة (b) المحسوبة ممثلة لدرجة التوريث مباشرة ، وهى تمثل التباين الإضافى وتباينات الطرز الإضافية لحالات التفوق (التفاعلات بين الجينات غير الأليلية) ؛ لذا .. يمكن اعتبار (b) ممثلة لدرجة التوريث على النطاق الضيق إذا كانت تفاعلات الإضافة غير مهمة .

يبين شكل (٤ - ٦) مثلاً نظرياً لثلاث حالات من ارتداد الأنسال على الآباء ، هى فى حالة $h=1$ (أى إن درجة التوريث ١٠٠٪) ، $h=0.6$ (أى إن درجة التوريث عالية) ،

وb= صفراً (أى إن درجة التوريث = صفراً) . يتبين من الشكل كيف تكون قيم الأنسال ممثلة تماما لقيم الآباء ، حينما تكون قيمة (b) واحداً صحيحاً ، وكيف أنها تكون متناثرة بالقرب من خط الإرتداد حينما تكون قيمة (b) عالية (وهى القيم الممثلة فى الشكل بالنقط السوداء) ، وكيف أنها تتناثر دونما علاقة بقيم الآباء عندما تكون درجة التوريث مساوية للصفر (وهى القيم الممثلة فى الشكل بحروف x). أما شكلا (٧ - ٤) ، و (٨ - ٤) .. فيبينان تقديرين مختلفين لدرجة توريث صفة واحدة ، هى المقارمة لعفن الجذور الجاف (الفيوزارى) فى الفاصوليا ، ولكن من مصدرين مختلفين هما السلالة 12-2114 فى شكل (٧ - ٤) ، والسلالة N203 فى شكل (٨ - ٤) .

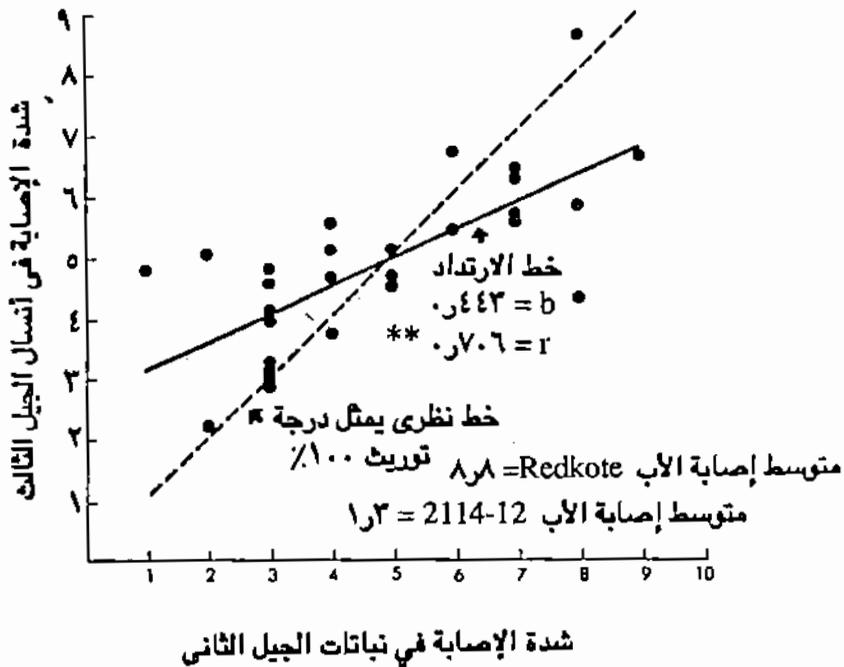


شكل (٦ - ٤) : مثال نظرى لثلاث حالات من ارتداد الأنسال على الآباء هى $b=1$ ، و $b=0.6$ ، و $b=0$. صفراً . راجع المتن للتفاصيل (عن Simmonds ١٩٧٩) .

ويعتمد تقدير درجة التوريث بطريقة ارتداد الأنسال على أباتها على عدة فروض هي :

- (أ) أن تكون النباتات ثنائية المجموعة الصبغية .
- (ب) أن تكون العشيرة ناتجة من تلقيح عشوائى .
- (ج) ألا يوجد ارتباط بين الجينات المتحركة فى الصفة .
- (د) ألا تكون الأباء سلالات مرباة تربية داخلية .
- (هـ) ألا يوجد ارتباط بينى بين سلوك الأباء والأنسال .

ويؤدى عدم توفر أى من هذه الفروض إلى أن يصبح تقدير التوريث متحيزاً ، ولايشكل ذلك مشكلة - عادة - حينما تُوزع الأباء والأنسال عشوائياً مستقلة عن بعضها فى تجربة



شكل (٤ - ٧) : ارتداد أنسال الجيل الثالث على أباتها من نباتات الجيل الثانى لصفة المقاومة لعفن الجذور الجاف (الفيوزاري) للتلقيح Redkote x 2114-12 فى الفاصوليا (عن Hassan وآخرين ١٩٧١) .

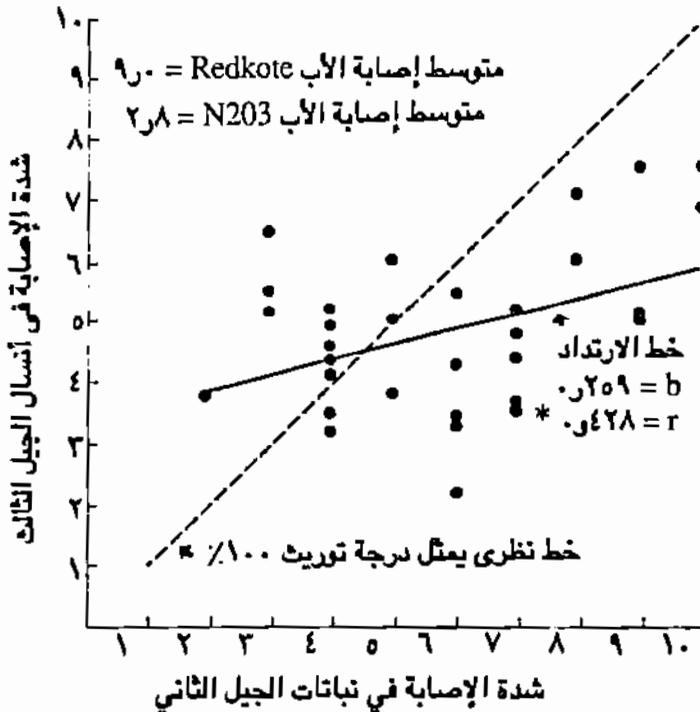
بمكررات . كما يمكن أخذ معامل تصحيح في الاعتبار ، عندما تكون الأباء مربية داخليا .

٢- طريقة التلقيحات الرجعية

تحسب درجة التوريث في طريقة التلقيحات الرجعية بالمعادلة التالية (Warner ١٩٥٢) :

$$NSH = \frac{2V_{F_2} - (V_{F_2B_1} + V_{F_2B_2})}{V_{F_2}}$$

حيث يمثل (V_{F_2}) تباين الجيل الثاني للتلقيح الفردي بين أبوين (P_1) ، و (P_2) ، بينما يمثل $V_{F_2B_1}$ ، و $V_{F_2B_2}$ تباين الجيل الثاني للتلقيحات الرجعية بين نباتات الجيل



شكل (٤ - ٨) : ارتداد أنسال الجيل الثالث علي آبائها من نباتات الجيل الثاني لصفة المقاومة لعفن الجنود الجاف (الفيوزاري) للتلقيح Redkote x N203 (عن Hassan وآخرين ١٩٧٦) .

الأول للتلقيح الفردي السابق وكل من أبوى التلقيح (P1) ، و (P2) على التوالي . ويمثل البسط في المعادلة السابقة التباين الإضافي فقط ؛ لذا .. فإن المعادلة تعد مقياساً لدرجة التوريث على النطاق الضيق .

درجة التوريث المدركة أو الواقعة

تستنبط درجة التوريث المدركة أو الواقعة Realized Heritability (تكتب اختصاراً RH) من النتائج التي يحققها الانتخاب في جيل واحد ؛ وهي درجة توريث واقعية تأخذ في الاعتبار ما أمكن تحقيقه بالفعل من تقدم أثناء الانتخاب ، وتحسب بإحدى المعادلتين التاليتين (Falconer ١٩٨١) :

$$RH = \frac{\bar{X}_S F_3 - \bar{X}F_3}{\bar{X}_S F_2 - \bar{X}F_2}$$

أو

$$RH = \frac{\bar{X}_{high} F_3 - \bar{X}_{low} F_3}{\bar{X}_{high} F_2 - \bar{X}_{low} F_2}$$

يعتمد حساب درجة التوريث في المعادلة الأولى على تقديرات متوسط الصفة في عشيرة جيل ثان ($\bar{X}F_2$) لتلقيح فردي ، وفي مجموعة من النباتات المنتخبة منه ($\bar{X}_S F_2$) ، وفي الجيل الثالث عامة ($\bar{X}F_3$) ، وفي نسل النباتات المنتجة من الجيل الثاني ($\bar{X}_S F_3$) . وقد تجرى الحسابات على أساس نباتات فردية، أو لوطات مكررة لمختلف العشائر الداخلة في حساب درجة التوريث ، أو على أساس المتوسط العام لكل عشيرة .

أما في المعادلة الثانية .. فإن حساب درجة التوريث يعتمد على تقديرات متوسط الصفة في أعلى ($\bar{X}_{high} F_2$) ، وأقل ($\bar{X}_{low} F_2$) مجموعة من نباتات الجيل الثاني في الصفة، ومتوسط الصفة في كل من فئتي النباتات المنتخبة في الجيل الثالث ($\bar{X}_{high} F_3$) للفتة العالية في الصفة ، و ($\bar{X}_{low} F_3$) للفتة المنخفضة في الصفة .

يعاب على درجة التوريث هذه أنها ربما لا تمثل درجة التوريث الحقيقية ، بسبب احتمالات وجود تأثير منتظم للبيئة في التراكيب الوراثية في العشيرة ، أو حدوث تدهور في قوة النمو مع التربية الداخلية .

العوامل المؤثرة على دقة تقديرات درجة التوريث

تختلف درجة التوريث باختلاف الطريقة المتبعة في تقديرها ، كما تتأثر دقة التقدير في كل طريقة بثلاثة عوامل ، هي كما يلي (عن Fehr ١٩٨٧) :

١- الاحتمالات التي يتخذها المرء لتقليل الخطأ التجريبي experimental error إلى أدنى مستوى ممكن ، حيث تزيد دقة التقدير كلما انخفض الخطأ التجريبي .
٢- عدد المواقع locations ، والسنوات years التي يجري فيها اختبار درجة التوريث ، عندما يكون الاختبار على أساس متوسط المداخل (العشائر الوراثية) entry-mean basis حيث يتأثر التقدير بعدد النباتات في كل مكررة ، وعدد المكررات ، وعدد المواقع ، وعدد سنوات تقييم التركيب الوراثي ؛ فيؤدي الإخفاق في تقدير تباينات : تفاعل التركيب الوراثي × الموقع (V_{gl}) ، والتركيب الوراثي × السنة (V_{gy}) ، والتراكيب الوراثي × الموقع × السنة (V_{gly}) إلى ظهور زيادة غير حقيقية في تقدير درجة التوريث . ولا يمكن فصل التباين الوراثي (V_G) عن تباينات التفاعل الثلاثة ، إلا إذا قُيِّمَت التراكيب الوراثية في موقعين ، وعلى مدى سنتين كحد أدنى ؛ وبخلاف ذلك .. فإن البسط في معادلة حساب درجة التوريث .. سوف يحتوى على ما يلي :

(أ) V_G ، و V_{gl} في حالة إجراء التقييم في موقع واحد على مدى سنتين أو أكثر .

(ب) V_G ، و V_{gy} في حالة إجراء التقييم في موقعين أو أكثر في موسم زراعي واحد .

(ج) V_G ، و V_{gl} ، و V_{gy} ، و V_{gly} في حالة إجراء التقييم في موقع واحد ، ولموسم زراعي واحد .

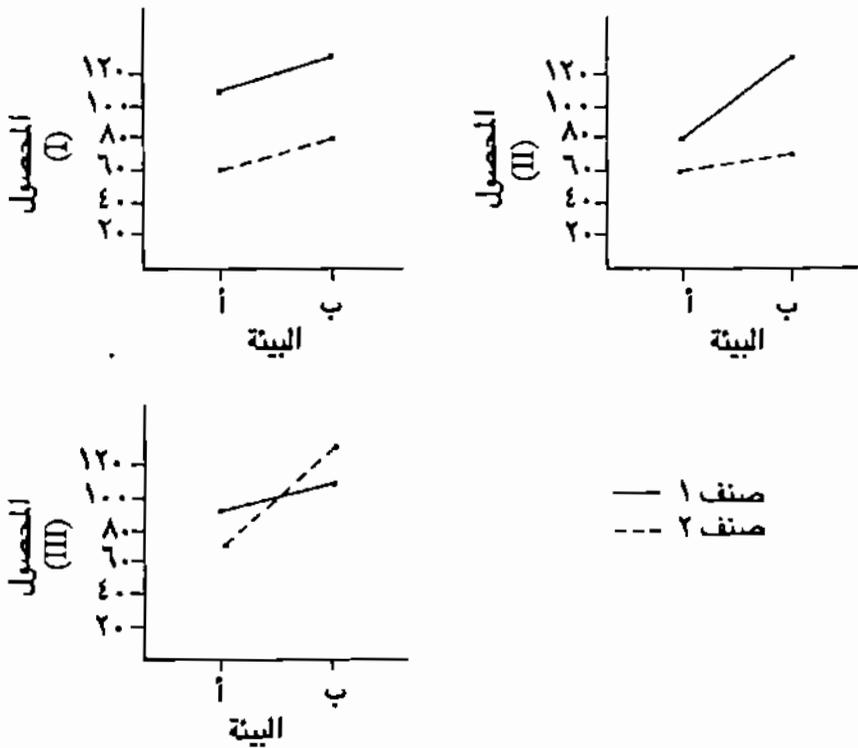
٣- عدم التوازن بين حالتى الارتباط التزاوجى (AB/ab) ، والتنافرى (Ab/aB) ، وهو ما يعرف باسم linkage disequilibrium ، الذى يحدث عندما لا تكون حالتا الارتباط بنفس النسبة فى العشيرة . وتؤدي الزيادة الكبيرة - فى حالة الارتباط التزاوجى - إلى ظهور زيادة غير حقيقية فى تقديرات تباينى الإضافة والسيادة ، بينما تؤدي الزيادة الكبيرة فى حالة الارتباط التنافرى إلى ظهور زيادة غير حقيقية فى تباين السيادة ، ونقص

غير حقيقى فى التباين الإضافى ، ويمكن تقليل حالة عدم التوازن تلك بالتزاوج العشوائى لأفراد العشيرة ، ويتوقف عدد الأجيال للوصول إلى التوازن على قوة الارتباط .

التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة

تشمل البيئة جميع العوامل الجوية والأرضية بالإضافة إلى العمليات الزراعية المتبعة ، وهى تؤثر - منفردة ، ومجتمعة - فى أداء التراكيب الوراثية كما سبق أن أوضحنا ، ويحدث التفاعل بين التراكيب والبيئة حينما يختلف الأداء النسبى للتراكيب الوراثية المختلفة فى البيئات المختلفة . وبينما يمكن التنبؤ ببعض مكونات البيئة (مثل نوع التربة وموعد الزراعة ، وكثافة الزراعة) .. فإن بعض المكونات الأخرى لايمكن التنبؤ بها مثل موقع الزراعة وسنة الزراعة ، ويعطى كل منها تفاعلاً خاصاً به مع التركيب الوراثى ؛ مثل تفاعلات التركيب الوراثى × نوع التربة ، والتركيب الوراثى × موعد الزراعة ، والتركيب الوراثى × كثافة الزراعة ، والتركيب الوراثى × الموقع ، والتركيب الوراثى × السنة ، والتركيب الوراثى × الموقع × السنة .

ويبين شكل (٤ - ٩) ثلاثة طرز لكيفية تآثر أداء التراكيب الوراثية بالتغير فى العوامل البيئية . نجد فى الحالة الأولى (I) أن أداء (محصول) كلا الصنفين أعلى فى البيئة (ب) عما فى البيئة (أ) ، ولايوجد أى تفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة لأن الصنف الأعلى محصولاً (١) ظل متفوقاً على الصنف الأخر(٢) بمقدار ٢٠ وحدة فى كلتا البيئتين . أما الحالتان الأخرى .. فيظهر فيهما تفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة ؛ لاختلاف التآثر النسبى لمحصول الصنفين فى البيئتين ؛ فنجد فى الحالة (II) أن محصول كلا الصنفين أعلى فى البيئة (ب) مما فى البيئة (أ) ، ورغم أن الزيادة فى محصول الصنف (١) كان أكبر بكثير مما فى الصنف (٢) .. إلا أن الوضع النسبى للصنفين بقى كما هو ، ويتشابه الوضع فى الحالة (II) مع الحالتين الأخرى فى أن محصول الصنفين أعلى فى البيئة (ب) مما فى البيئة (أ) ، إلا أن الزيادة فى محصول الصنف (٢) كانت أعلى بكثير مما فى الصنف (١) ؛ مما أدى إلى اختلاف الوضع النسبى لأداء (محصول) الصنفين ، بحيث أصبح الصنف (٢) أعلى محصولاً من الصنف (١) فى البيئة (ب) ، بعد أن كان أقل منه محصولاً فى البيئة (أ) (Allard & Bradshaw ١٩٦٤ ، Fehr ١٩٨٧) .



شكل (٤ - ٩) : حالات التفاعل بين التركيب الوراثي والبيئة . راجع المتن للتفاصيل
(من Fehr ١٩٨٧) .

ويفيد تفهم الأنواع المختلفة - من تفاعلات مكونات البيئة مع التركيب الوراثي - في إنتاج أصناف خاصة من المحاصيل الزراعية ، تصلح لبيئات معينة ، أو للزراعة في أراض معينة ، أو بكثافة معينة ، أو في مواسم معينة ... إلخ . كما يفيد المربي في إجراء الاختبارات على الأصناف الجديدة ؛ بحيث يمكن قصرها على مكونات البيئة التي تتفاعل مع التركيب الوراثي . هذا .. وكلما قلت التفاعلات بين التركيب الوراثي ومكونات البيئة كان ذلك دليلاً على أن التركيب الوراثي (الصنف الجديد) أكثر تأقلاً على الظروف البيئية، ويتوقع أن يبقى أدائه (محصوله) ثابتاً باختلاف الظروف .

ويتطلب اختبار جوهري الأنواع المختلفة من التفاعلات إجراء التجارب الحقلية بالتصميم المناسب في موقعين على الأقل ، على مدى سنتين على الأقل ، مع وجود

مكررتين على الأقل في كل تجربة . وكلما زاد عدد المكررات .. أمكن الحصول على تقدير أفضل للخطأ التجريبي ، بينما تؤدي زيادة مواقع الدراسة أو سنوات إجرائها إلى زيادة فرصة تمثيل مختلف العوامل البيئية . ويمكن الرجوع إلى أحد مراجع الإحصاء ؛ مثل Steel & Torrie (١٩٦٠) ، و Snedecor & Cochran (١٩٦٧) للاطلاع على تفاصيل طرق إجراء وتحليل هذه النوعية من الدراسات . هذا .. ويفصل Fehr (١٩٨٧) معنى النتائج التي يمكن الحصول عليها من هذه الدراسات ، وأهميتها العملية لكل من المربي ومنتجى المحصول .

مصادر إضافية

إن الوراثة الكمية ، أو الوراثة الإحصائية (أو الرياضية) ، أو البيولوجيا الإحصائية ووراثة العشائر لها بحر عميق ، لم نغادر على مدى هذا الفصل شطآنه ، وبينما قد يفى ما قدمناه باحتياجات غير المتخصص إلا أن المتخصص يلزمه التعمق في مصادر أخرى ' مثل Li (١٩٥٥) ، و Hansen & Robinson (١٩٦٣) ، و Mather & Jinks (١٩٧١) ، و Singh & Chaudhary (١٩٧٩) ، و Falconer (١٩٨١) ، و Wricke & Weber (١٩٨٦) ، كما توجد مصادر أقل تعمقاً ، مثل Sprague (١٩٦٦ ، ١٩٦٧) ، و Edwards (١٩٧٧) . ويلزم - في كل الحالات - أن يكون القارئ الباحث ملماً بما فيه الكفاية بالقواعد الأساسية للإحصاء ، وقد سبقت الإشارة إلى عديد من مصادرها في هذا الفصل . هذا .. ويتفق المؤلف مع كثيرين من مربي النبات ، في الاعتقاد بأن الوراثة الكمية أو الإحصاء البيولوجي قد قطع - نظرياً - شوطاً أبعد بكثير مما وصل إليه التطبيق العملي في مجال تربية النبات .