الفصل السادس

التحسين الوراثى بالانتخاب

تعتبر عملية الانتخاب selection هى الركيزة الأساسية للتحسين فى أى برنامج للتربيـة ، وتعتمد جميع طرق التربية بالانتخاب المباشر على توفر الاختلافات الوراثية بين أفراد العشيرة النباتية بصورة طبيعية ؛ وكل ما يفعله المربى هو انتخاب التراكيب الوراثية المناسبة التى تتوفر فيها الصفات المرغوبة وإكثارها ؛ لتصبح صنفاً جديداً قائماً بذاته . أما طرق التربية التى تعتمد على التهجين مع الانتخاب .. فإن المربى يسعى بنفسه لتأمين الاختلافات التى تتكون كانعزالات وراثية عقب قيامه بالتهجين بين أفراد تختلف – وراثيًا – عن بعضها البعض .

انتخاب الصفات البسيطة فى العشائر الذاتية التلقيح

تعتبر عملية انتخاب الصفات البسيطة فى عشائر النباتات الذاتية التلقيح سهلة وميسورة . فسواء أكانت الصفات المرغوبة سائدة ، أم منتحية .. فإنها توجد – دائما – بحالة أصيلة فى عشائر النباتات الذاتية التلقيح ؛ ويكون من السهل تمييز الأفراد الحاملة للجينات التى تتحكم فى هذه الصفات ، خاصة عندما تكون درجات توريثها مرتفعة ، وهو ما تتميز به غالبية الصفات البسيطة .

ويؤدى انتخاب الأفراد الحاملة للصفات المرغوبة إلى تكوين عشائر جديدة محسنة . وتكون مهمة المربى – بعد ذلك – مقارنة العشائر الجديدة بالعشيرة الأصلية ، وبالأصناف

التجارية الشائعة فى الزراعة ؛ للتأكد من تفوق إحداها أو بعضها قبل إطلاق زراعتها كصنف جديد .

تطبيق قانون هاردى - فينبرج على الانتخاب فى العشائر الخلطية التلقيح

يؤثر الانتخاب لصفة ما على توازن هاردى - فينبرج فى عشائر النباتات الخلطية التلقيح ، وذلك على النحو التالى :

١- حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد المتنحية الأصيلة :

سبقت مناقشة تأثير الانتخاب ضد صفة بسيطة متنحية فى نسب التراكيب الوراثية المختلفة فى عشائر النباتات الخلطية التلقيح (يراجع لذلك موضوع قانون هاردى - فينبرج فى الفصل الثالث) ، ونبين فيما يلى تأثير عملية الانتخاب على توازن هاردى - فينبرج .

إذا كانت النسب الأولية للأليلين A_1 ، و A_2 (وهما أليلان للجين A) فى العشيرة هى p ، و q على التوالى ، وكانت A_1 سائدة على A_2 ، وكان معامل الانتخاب coefficient of selection ضد الأفراد المتنحية الأصيلة A_2A_2 هو s ، فإنه يمكن الحصول على مساهمة كل تركيب وراثى - بعد إجراء عملية الانتخاب- فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى بضرب النسبة الأولية لكل تركيب وراثى فى قيمة التوافق fitness الخاصة به بعد الانتخاب ؛ كما يلى :

	التركيب الوراثى			
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	المجموع
النسبة الأولية	p^2	2pq	q^2	1
قيمة التوافق fitness	1	1	1-s	
المساهمة النسبية فى إنتاج الجاميطات	p^2	2pq	$q^2(1-s)$	$1 - sq^2$

يلاحظ أن مجموع مساهمات التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى لايساوى الواحد الصحيح ، بسبب حدوث فقدان قدره sq^2 ؛ نتيجة لإجراء عملية الانتخاب التى استبعدت فيها الأفراد المتنحية الأصيلة ، وعليه .. فإنه يحصل على

نسبة الآليل A_2 فى الجيل التالى (بعد إجراء عملية الانتخاب ضد الأفراد ذات التركيب الوراثى A_2A_2 بقسمة حاصل جمع مساهمة التركيب الوراثى A_2A_2 ونصف مساهمة التركيب الوراثى A_1A_2 على المجموع الجديد لمساهمات مختلف التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات (وهو $1-sq^2$) كما يلى :

$$q_1 = \frac{q^2 (1- s) + pq}{1- sq^2}$$

ويحسب التغير فى نسبة الآليل q(أو Δ q) بعد جيل واحد من الانتخاب كما يلـــــى:

$$\Delta q = q_1 - q$$

$$= \frac{q^2 (1- s) + pq}{1- sq^2} - q$$

$$= - \frac{sq^2 (1- q)}{1- sq^2}$$

ويعنى ذلك أن تأثير الانتخاب على نسب الجينات لايعتمد على شدة الانتخاب (s) فقط ، وإنما يعتمد -كذلك- على النسبة الأولية للجينات .

٢- حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد السائدة :

يعنى إجر لانتخاب ضد الأفراد السائدة أن قيمة التوافق تصبح 1- s لكل من التركيبين الوراثيين A_1A_1 ، و A_2A_2 . وعندما يكون الانتخاب تاماً -أى عندما تكون قيمة (s) واحداً صحيحًا- فإن التغير فى نسبة الآليل q (أو Δ q) بعد جيل واحد من الانتخاب يصبح كما يلى :

$$\Delta q = 1 - q$$

أى إنه لو سمح للأفراد ذات التركيب الوراثى المتنحى الأصيل فقط بالتكاثر .. فإن نسبة الآليل المتنحى تصبح واحداً صحيحًا بعد جيل واحد من الانتخاب .

٣- حالة السيادة غير التامة :

عندما يكون الفرد الخليط A_1A_2 وسطًا بين الأفراد الأصيلة .. فإن قيمة التوافق تصبح $1-\frac{1}{2}s$ للأفراد ذوى التركيب الوراثى A_1A_2 ، و $1-s$ للأفراد التى يجرى الانتخاب ضدها ، بينما تبقى قيمة التوافق واحدًا صحيحًا بالنسبة للأفراد التى تحمل التركيب الوراثى المرغوب .

٤- حالة الانتخاب لصالح الأفراد الخليطة :

تنتخب الأفراد الخليطة A_1A_2 فى حالات السيادة الفائقة Overdominance . وبينما تكون قمية التوافق واحداً صحيحًا بالنسبة للأفراد الخليطة فإنها تصبح ($1-s_1$) ، و($1-s_2$) للتركيبين الأصيلين A_1A_1 ، و A_2A_2 .

ويبين جدول (٦-١) التغير فى نسبة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة التى سبق بيانها (عن Falconer ١٩٨١) .

جدول (٦ - ١) : التغير فى نسبجة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة .

حالة السيادة	الآليلات أو التراكيب الوراثية المستبعدة	التراكيب الوراثية ونسبتها الأولية			التغير فى نسبة الآليل A2 (Δq أو)
		A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
		p^2	$2pq$	q^2	
		قيمة التوافق			
لا توجد سيادة	A2	1	$1-\frac{1}{2}s$	$1-s$	$-\frac{\frac{1}{2}sq(1-q)}{1-sq}$
السيادة تامة	A_2A_2	1	1	$1-s$	$-\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$
السيادة تامة	A_1	$1-s$	$1-s$	1	$+\frac{sq^2(1-q)}{1-s(1-q^2)}$
يوجد تفوق	A_1A_1 ، و A_2A_2	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$+\frac{pq(s_1p-s_2q)}{1-s_1p^2-s_2q^2}$

(أ) يمكن إهمال المقام إذا كانت قيمة (s) صغيرة ، ويعتبر البسط - حينئذ - ممثلاً لـ Δq .

تأثير النسب الأولية للأليلات فى كفاءة عملية الانتخاب

يوضح شكل (٦-١) مدى التغير فى نسبة الأليل مع الانتخاب (أوΔq) ، عند اختلاف نسبته الأولية ، مع معامل انتخاب (s) قيمته ٠,٢ ، وهى القيمة الشائعة - غالباً - بالنسبة للصفات الكمية . يمثل المنحنيان العلويان العلاقة فى حالة غياب السيادة ، بينما يمثلها المنحنيان السفليان فى حالة السيادة التامة . وبينما تعنى علامة (+) أن الانتخاب لصالح الأليل ذى النسبة الأولية q .. فإن علامة (-) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الأليل .

يتضح من الشكل ما يلى :

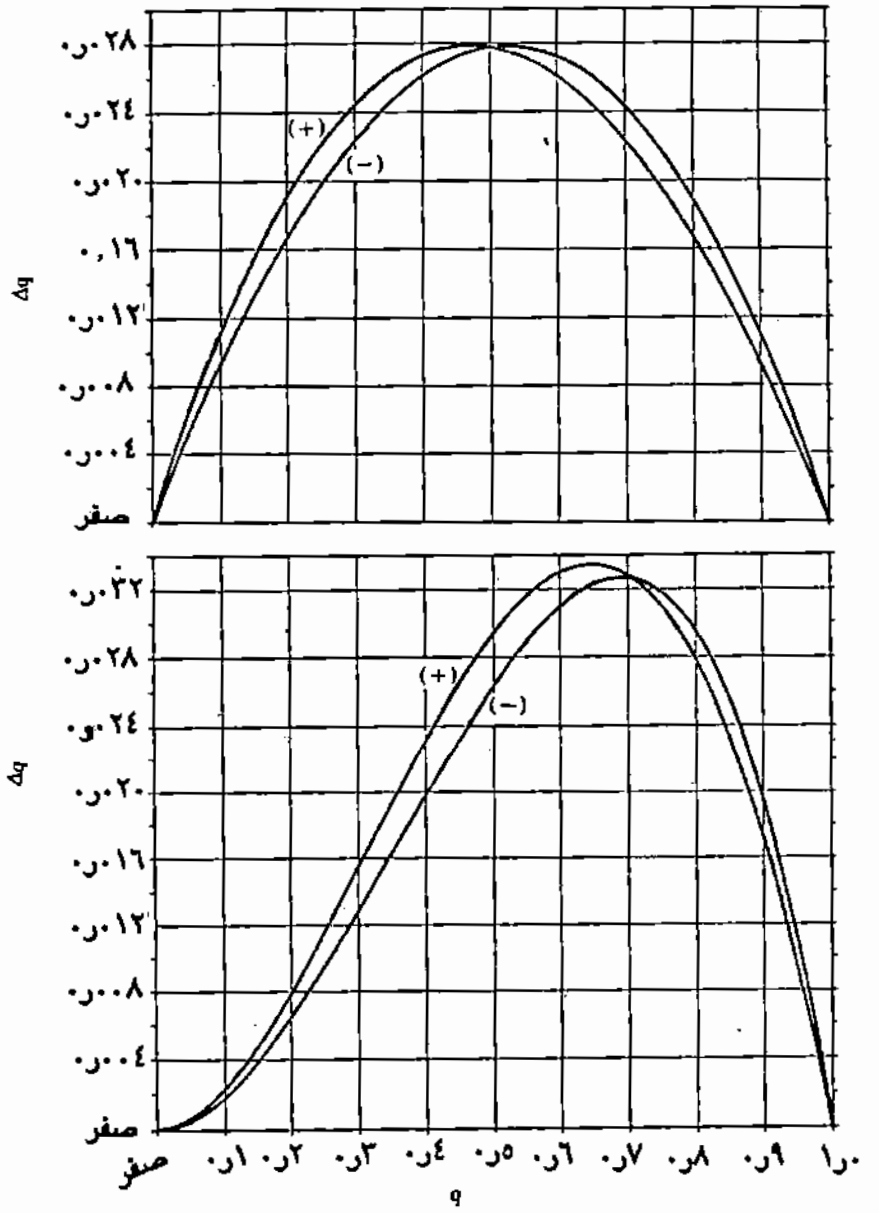
١- يكون الانتخاب أكثر فاعلية عندما تكون نسبة الأليلات وسطية ، وتقل كفاءته - تدريجيًا - بزيادة قيمة q أو نقصها .

٢- يكون الانتخاب قليل الفاعلية ضد الأليلات المتنحية ، عندما تكون نسبتها منخفضة فى العشيرة .

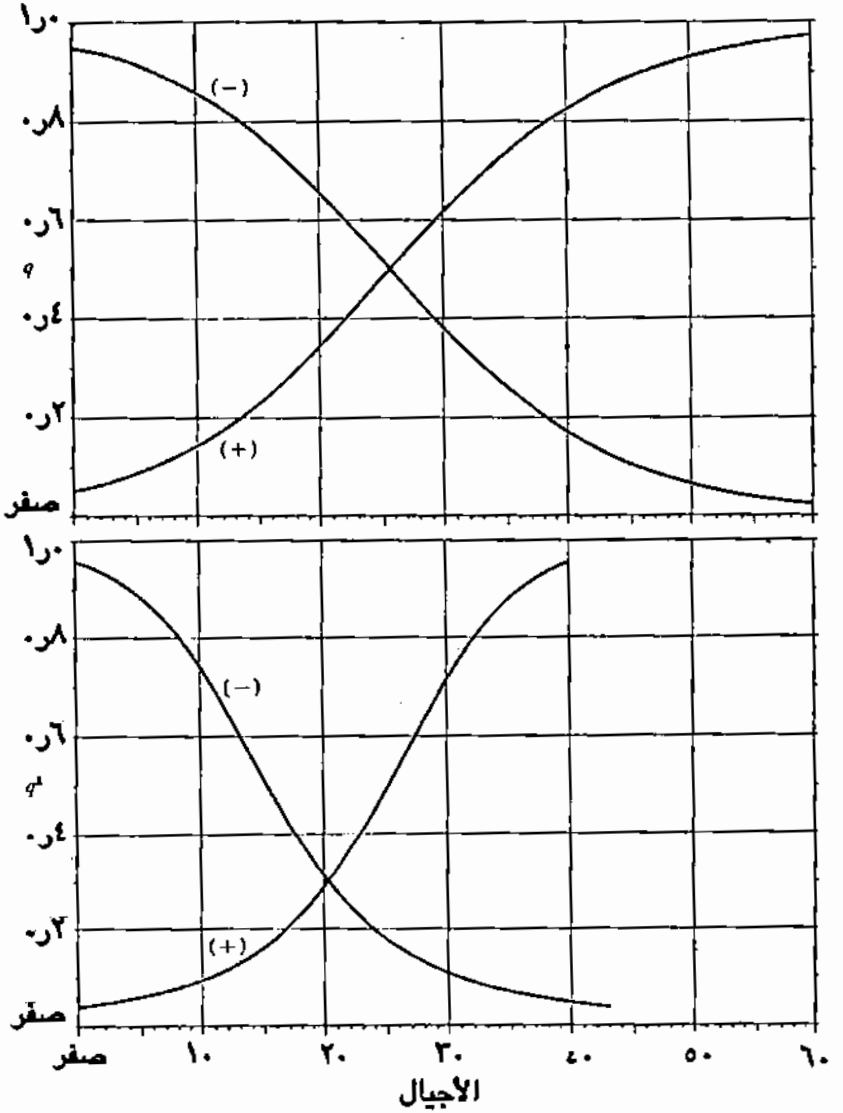
ويمكن التعبير عن التغير فى نسبة الأليلات مع الانتخاب ؛ ببيان العلاقة بين نسبة الأليلات وأجيال الانتخاب كما فى شكل (٦-٢) ، وهو الذى يمكن إعداده من شكل (٦-١) ، الذى بنى على أساس أن معامل الانتخاب s قيمته ٠,٢ ويمثل الشكلان العلويان التغير فى نسبة الأليل (q) مع الانتخاب ، بينما يمثل الشكلان السفليان التغير فى نسبة التركيب الوراثى الأصيل (q^2) مع الانتخاب . وبينما تعنى العلامة (+) أن الانتخاب لصالح الأليل ذى النسبة الأولية (q) .. فإن علامة (-) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الأليل ؛ لذا .. فإن قيمة q أو (q^2) تزداد فى الحالة الأولى وتقل فى الحالة الثانية .

يتضح من الشكل أن التغير فى نسبة الأليلات ، أو فى نسبة التراكيب الوراثية .. يكون بطيئاً للغاية فى بداية عملية الانتخاب عندما تكون هذه النسب منخفضة جداً أو مرتفعة جداً ابتداءً ، ولكن معدل التغير يزداد فى الحالات الوسطية لهذه النسب ، ثم ينخفض مرة أخرى بالقرب من نهاية عملية الانتخاب .

وكما سبق بيانه فى جدول (٦-١) .. فإنه يمكن الاستغناء عن المقام فى معادلات حساب قيمة Δq حينما تكون قيمة s أو q صغيرة جدا نظراً لأنه يكون قريباً جدا من



شكل (٦ – ١) : العلاقة بين النسبة الأولية للألليل (q) ، والتغير فى نسبته (Δq) عند الانتخاب مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمة ٠٫٢ . يراجع المتن للتفاصيل .



شكل (٦ – ٢) : التغير في نسبة الأليل (q) وفي نسبة التركيب الوراثي المتنحي الأصيل (q^2) مع الانتخاب مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمته ٠,٢ يراجع المتن للتفاصيل (عن Falconer ١٩٨١) .

الواحد الصحيح ، وتحسب قيمة Δq حينئذ بالمعادلات التالية :

١- في حالة غياب السيادة تصبح المعادلة :

$$\Delta q = \pm \frac{1}{2} s q (1-q)$$

٢- في حالة السيادة التامة تصبح المعادلة :

$$\Delta q = \pm s q^2 (1-q)$$

عدد أجيال الانتخاب اللازمة لإحداث التغيير المطلوب

يُطرح هذا السؤال -غالبًا- في برامج التربية : ما عدد الأجيال اللازمة من الانتخاب لإحداث التغيير المطلوب في نسبة الأليل غير المرغوب في العشيرة ؟ وتتوقف الإجابة على هذا السؤال على أربعة أمور ، هي :

١- حالة السيادة :

يتم اختيار المعادلة المناسبة لكل حالة من حالات السيادة - كما سبق بيانه - ففي حالة استبعاد النباتات المتنحية الأصيلة .. تكون المعادلة المناسبة كما يلي :

$$q_1 = \frac{q^2 (1-s) + pq}{1 - sq^2}$$

وهي المعادلة التي تحدد نسبة الأليل المتنحي بعد جيل واحد من الانتخاب ضده .

٢- شدة الانتخاب :

يتوقف عدد الأجيال اللازمة لإحداث التغيير المطلوب على شدة الانتخاب ، وهي التي تتوقف على درجة توريث الصفة ؛ فلو فرض أن استبعدت جميع النباتات المتنحية الأصيلة (أي كانت $s=1$) - كما هي الحال في حالات الانتخاب الطبيعي ضد الطفرات المتنحية المميتة ، وكما يحدث في برامج التربية عند الانتخاب ضد الصفات المتنحية غير المرغوبة - فإن المعادلة السابقة تصبح كما يلي :

$$q_1 = \frac{q}{1 + q}$$

وباستعمال الرموز q_0 ، و q_1 ، و q_2 ، و q_t لنسبة الآليل المتنحى بعد صفر ، و ١ و ٢، و t جيل من الانتخاب ضده .. فإنه يمكن التوصل إلى المعادلات التالية :

$$q_1 = \frac{q_o}{1+q_o}$$

$$q_2 = \frac{q_1}{1+q_1} = \frac{q_o}{1+2q_o}$$

$$q_t = \frac{q_o}{1+tq_o}$$

ويصبح – بالتالى – عدد الأجيال (t) اللازمة لتغيير نسبة الآليل من q_0 إلى q_t كما يلى (عن Falconer ١٩٨١) :

$$t = \frac{q_o - q_t}{q_o q_t}$$

$$= \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_o}$$

٣– النسبة الأصيلة للآليل (أو q_o) :

يكون التغير فى نسب الآليلات مع الانتخاب منخفضا للغاية ، عندما تكون نسبة الآليل منخفضة أو مرتفعة أصلاً كما سبق أن أوضحنا ؛ ففى حالة استبعاد جميع النباتات المتنحية الأصيلة (كما فى المثال السابق) .. فإنه يلزم ١٢ جيلاً لزيادة نسبة الآليل السائد من ٠,٩ إلى ٠,٩٥ ، بينما يلزم ٣٢ جيلاً أخرى لزيادة نسبته من ٠,٩٥ إلى ٠,٩٨ وإذا فرض أن معامل الانتخاب s كان ٠,٢ وهو ما يحدث عندما تكون درجة التوريث منخفضة .. فإنه يلزم فى هذه الحالة ٥٤ جيلاً لزيادة نسبة الآليل السائد من ٠,٩ إلى ٠,٩٥ ، و ١٥٥ جيلاً أخرى لزيادة نسبته من ٠,٩٥ إلى ٠,٩٨ ؛ هذا بفرض عدم ظهور الآليل غير المرغوب كطفرة أثناء إجراء عملية الانتخاب .

٤– عدد الصفات التى ينتخب لها المربى :

يؤثر عدد الصفات التى ينتخب لها المربى على شدة الانتخاب الممكنة ؛ حيث تقل شدة

الانتخاب مع كل زيادة فى عدد الصفات . فلو أن المطلوب هو انتخاب أفضل ٥٪ من النباتات فى عشيرة مكونة من ١٠٠٠ نبات مثلاً .. لأمكن – فعلاً – إجراء الانتخاب على أفضل ٥٪ من النباتات فى هذه الصفة . ولكن شدة الانتخاب تخف حدتها مع زيادة عدد الصفات التى ينتخب لها المربى ؛ حيث يلزم – حينئذ – إجراء الانتخاب على أفضل ٢٢٪ ، و٣٧٪ ، و ٥٥٪ ، و ٧٤٪ من النباتات عند الانتخاب لصفتين ، وثلاث ، وخمس ، وعشر صفات على التوالى ، بفرض تساوى شدة الانتخاب بالنسبة لجميع الصفات المنتخبة ؛ وذلك حسب المعادلة التالية :

النسبة المئوية لأفضل النباتات التى يجب الإبقاء عليها = $\sqrt[ن]{\text{س}} \times ١٠٠$

حيث إن :

ن = عدد الصفات المنتخبة .

س = نسبة الأفراد التى يجب الإبقاء عليها للمحافظة على حجم العشيرة (٥٪ فى المثال السابق) (عن Allard ١٩٦٤) .

تأثير الطفرات على توازن هاردى – فينبرج

تؤثر الطفرات على التوازن الذى تصل إليه الأليلات فى العشيرة بعد تحسينها بالانتخاب، ولكن يتوقف مدى هذا التأثير على ما إذا كانت هذه الطفرات نادرة الحدوث ، أم أنه يتكرر حدوثها باستمرار ؛ فالطفرات النادرة الحدوث non - recurrent mutations لايكون لها تأثير ينكر على نسبة الأليلات فى العشيرة ؛ لأن فرصتها فى البقاء تكون ضئيلة للغاية ، إلا إذا كانت قدرتها على البقاء أكبر من الصور الأخرى (الأليلات الأخرى) لنفس الجين ؛ فلو أن العشيرة كلها كانت ذات تركيب وراثى A_1A_1 ، وحدثت طفرة فى أحد الأفراد إلى A_2 .. فإن فرصة الفرد المطفر A_1A_2 فى التزاوج تكون ضئيلة جداً ؛ وإن لم يأخذ فرصته .. فإن الطفرة تنقرض ، وتعود العشيرة برمتها إلى التركيب الوراثى A_1A_1 كما كانت ؛ لذا .. فإن هذه الطفرات لاتحدث أى تغير فى نسب الأليلات فى العشيرة ، إلا إذا كان الانتخاب لصالحها .

ويختلف الأمر مع الطفرات التى يتكرر حدوثها recurrent mutations ؛ لأنها لاتفقد أبدا من العشيرة ؛ بسبب تكرر حدوثها بانتظام ؛ فإذا فرض وجود أليل A_1 ، وأنه يطفر

بانتظام إلى الأليل A_2 ؛ بمعدل قدره "u" فى كل جيل ، وإذا كانت نسبة A_1 فى جيل ما .. هى p_o فإن نسبة الأليل A_2 فى الجيل التالى تكون up_o ، وتصبح نسبة الأليل A_1 كما يلى :

$$A_1 = p_o - up_o$$

ويكون التغير فى نسبة الجين قدره : $(- up_o)$.

أما إذا حدثت الطفرة فى كلا الاتجاهين ، وبفرض وجود أليلين فقط للجين هما A_1 ، و A_2 ، وأن نسبتيهما الأولية p_o ، و q_o على التوالى ، وأن A_1 يطفر إلى A_2 ؛ بمعدل قدره u فى كل جيل ، بينما يطفر A_2 إلى A_1 بمعدل قدره v فى كل جيل .. فإن نسبة الأليل A_2 تزيد فى كل جيل بمقدار up_o ؛ بسبب الطفرة فى هذا الاتجاه ، وتقل بمقدار vq_o بسبب الطفرة فى الاتجاه الآخر ؛ وبذا .. يصبح التغير فى نسبة الأليلات (Δq) بعد جيل واحد كما يلى :

$$\Delta q = up_o - vq_o$$

يستمر هذا التغير فى نسبة الأليلات إلى أن يصل الأليلان إلى حالة توازن بينهما ، وهى التى يتساوى عندها up مع vq ؛ ذلك لأن زيادة نسبة أحد الأليلين – تدريجيًا – بسبب الطفرات .. تعنى تبقى نسبة أقل من الأليل الآخر الذى تحدث فيه الطفرة فى هذا الاتجاه ؛ فى الوقت الذى تتوفر فيه نسبة أعلى من الأليل ، الذى تحدث فيه طفرة فى الاتجاه المضاد . ونجد عند التوازن أن Δq تساوى صفرا .

هذا .. وتتراوح نسبة الطفرات فى الطبيعة –بوجه عام– من $١٠^{-٨}$ إلى $١٠^{-٤}$ فى الجيل الواحد . وتعد هذه النسبة ضئيلة جداً . وبرغم أنها قد تؤثر فى تطور الأنواع على المدى البعيد .. إلا أنها لاتؤثر فى نسبة الأليلات بشكل ملحوظ يمكن قياسه .

وتدل الحالات المشاهدة على أن معدل حدوث الطفرات من الطرز البرية wild types إلى الطرز المطفرة mutant types يكون ١٠ أضعاف المعدل فى الاتجاه العكسى ؛ وبذا .. فإن نسبة الأليلين عند وصولهما إلى حالة التوازن تكون ٠,١ للطرز البرية ، و٠,٩ لطرز الطفرات ؛ أى إن الطفرات تكون هى الأليلات الشائعة فى العشائر الطبيعية . كما تجدر الإشارة إلى أن أى تغير فى معدل حدوث الطفرات – مثل زيادة جرعة التعرض للإشعاعات – لايؤثر فى حالة التوازن مادام التغير واحداً فى كلا اتجاهى الطفور .

تأثير الهجرة إلى العشيرة فى توازن هاردى - فينبرج

تؤثر الهجرة migration إلى العشيرة على حالة التوازن الذى تصل إليه الأليلات فى العشيرة بعد تحسينها ، ويتوقف مدى هذا التأثير على معدل الهجرة ، وعلى الفرق بين نسبة الأليل فى الأفراد المهاجرة والأفراد الأصلية .

فلو فرض أن كانت نسبة الأفراد المهاجرة إلى عشيرة كبيرة فى الحجم هى m ونسبة الأفراد الأصلية (1-m) ، وأن نسبة أليل ما هى q_m بين الأفراد المهاجرة ، و q_o بين الأفراد الأصلية ، فإن نسبة الأليل فى العشيرة المختلطة (q_1) تصبح كما يلى :

$$q_1 = mq_m + (1-m)\, q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o) + q_o$$

ويصبح التغير فى نسبة الأليل (Δq) بعد جيل واحد من الهجرة كما يلى :

$$\Delta q = q_1 - q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o)$$

الانتخاب فى الصفات الكمية

يتوقف مدى التقدم الذى يمكن إحرازه عند الانتخاب للصفات الكمية على العوامل التالية :

١- مدى توفر الاختلافات الوراثية .
٢- درجة توريث الصفة .
٣- شدة الانتخاب للصفة .

ويعبر عن التقدم الوراثى فى كل دورة من دورات الانتخاب (G_c) بالمعادلة التالية :

$$G_c = h^2 D$$

حيث تمثل :

h^2 : درجة التوريث على النطاق الضيق .

D : الفارق الانتخابى Selection Differntial ، وهو الفرق بين متوسط الأفراد

المنتخبة من العشيرة والمتوسط العام للعشيرة فى الصفة المنتخبة .

ويحسب التقدم الوراثى السنوى (G_y) بقسمة التقدم الوراثى لكل دورة انتخاب على عدد السنوات التى تستغرقها كل دورة (y) كما يلى :

$$G_y = \frac{G_c}{y}$$

ويمكن التعبير عن الفارق الانتخابى (D) كما يلى :

$$D = k\sqrt{V_{Ph}}$$

حيث تمثل :

k : شدة الانتخاب Selection Intensity ، وهى الفارق الانتخابى معبراً عنه بوحدات قياسية .

V_{Ph} : تباين الشكل المظهرى .

ويمكن – بالتالى– إعادة صياغة معادلة التقدم الوراثى لكل دورة من دورات الانتخاب ، لتصبح كما يلى :

$$G_c = h^2D = \frac{V_A}{V_{Ph}} \; k\sqrt{V_{Ph}} = \frac{k\,V_A}{V_{Ph}}$$

حيث يمثل V_A التباين الإضافى .

ويشتمل تباين الشكل المظهرى V_{Ph} على الخطأ التجريبى (V_e) ، وتباين التفاعل بين التركيب الوراثى والبئية (V_{ge}) ، وتباين التركيب الوراثى (V_g) .

ويمكن – بالتالى– تمثيل الجذر التربيعى لتباين الشكل المظهرى بالمعادلة التالية :

$$\sqrt{V_{Ph}} = \sqrt{\frac{V_e}{rt} + \frac{V_{ge}}{t} + V_g}$$

حيث تمثل r عـدد المكررات ، و t عددالبيئات التى اختبرت فيها التراكيب الوراثية . ويعنى بالتراكيب الوراثية النباتات المفردة ، أو أنسالها . وتمثل البيئة بالمواقع والسنوات التى أجريت فيها الاختبارات .

ويمكن تقسيم الخطأ التجريبى إلى مكونين ، هما : التباين بين النباتات بكل وحدة تجريبية (V_w) ، والتباين من وحدة تجريبية لأخرى (V) كما يلى :

$$V_e = \frac{V_w}{n} \quad V$$

حيث تمثل n عدد النباتات فى كل وحدة تجريبية .

ويتضمن التباين بين النباتات -فى كل وحدة تجريبية- الاختلافات التى تعود إلى تأثير البيئة ، وتلك التى ترجع إلى الاختلافات الوراثية بين النباتات . وتشتمل التأثيرات البيئية على الاختلافات فى خصوبة التربة ، والرطوبة الأرضية ، وأى عامل آخر ، يمكن أن يسبب اختلافات مظهرية بين النباتات المتماثلة فى تركيبها الوراثى . أما الاختلافات الوراثية بين الأفراد فى الوحدة التجريبية الواحدة .. فترجع إلى الانعزالات الوراثية التى تظهر فى نسل السلالة أو العائلة المختبرة . ويمكن - من ثم - تقسيم التباين بين النباتات داخل الوحدة التجريبية (V_w) إلى تباين بيئى (V_u) ، وتباين وراثى (V_{wg}) كما يلى :

$$V_w = V_u + V_{wg}$$

وعليه .. فإنه يمكن إعادة صياغة معادلة التقدم الوراثى السنوى (G_y) لتصبح كما يلى :

$$G_y = \frac{kV_A}{yV_{Ph}}$$

$$= \frac{kV_A}{y\sqrt{(V_e/rt) + (V_{ge}/t) + V_g}}$$

$$= \frac{kV_A}{y\sqrt{\{[(V_w/n) + V]/rt\} + (V_{ge}/t) + V_g}}$$

$$= \frac{kV_A}{y\sqrt{(\{[V_u + V_{wg})/n] + V\}/rt) + (V_{ge}/t) + V_g}}$$

أما التقدم الوراثى الذى يحدث فى كل دورة من دورات الانتخاب (G_c) .. فإنه يتوقف على طريقة التربية المتبعة ، والتى تتوقف فاعلية الانتخاب فى كل منها على مدى الاستفادة من التأثير الإضافى للجين . وبينما تناسب الطرق الآتى بيانها النباتات الخلطية التلقيح – وهى التى يحدث فيها التزاوج عشوائيا – فإنها يمكن أن تستعمل مع النباتات الذاتية التلقيح ، إذا ماأجرى لها تلقيح عشوائى صناعى فيما بينها . ويتأثر مقدار التباين الإضافى بمدى التحكم الواقع فى اختيار الآباء المستعملة فى إنتاج الأجيال التالية . وتعرف العلاقة بين النبات أو البذرة المستعملة فى التعرف على التراكيب الوراثية المتفوقة (وحدة الانتخاب) ، وبين النبات أو البذرة المستعملة لدراسة الانعزال (وحدة الانعزال) باسم تحكم الآباء Parent Control ، وهو الذى يرمز له بالرمز (c) ، ويعطى القيم التالية :

١- تأخذ c القيمة ٠,٥ عندما تكون وحدة الانتخاب مماثلة لوحدة الانعزال ، وحينما لاتنتخب سوى الأمهات ؛ وهو ما يحدث -مثلاً- حينما تُلقح نباتات الأمهات المنتخبة بنباتات آباء منتخبة وغير منتخبة -على حد سواء- مثلما فى طريقة التربية بالانتخاب المتكرر للشكل المظهرى ، وطريقة الكوز للخط عندما يجرى الانتخاب بعد التلقيح .

٢- تأخذ c القيمة ١,٠ ، حينما تكون وحدة الانتخاب مماثلة لوحدة الانعزال ، مع انتخاب كل من الأمهات والآباء ، مثلما فى طريقة التربية بالانتخاب المتكرر للشكل المظهرى قبل التلقيح ، وطريقة تلقيح النباتات المنتخبة بصنف اختبارى (half-sib family) ، حينما تستعمل البذور المتبقية من التلقيحات (بعد تقييم التلقيحات) ، وطريقة الانتخاب فى نسل النباتات المنتخبة بعد تلقيحها مع بعضها البعض (full-sib family) ، وكذلك فى حالات التلقيح الذاتى للنباتات المنتخبة .

٣- تأخذ c القيمة ٢,٠ ، حينما لاتكون وحدتا الانتخاب والانعزال متماثلتين ؛ كما فى الحال فى حالات : تلقيح النباتات المنتخبة بصنف اختبارى ، حينما تستعمل البذور الناتجة من التلقيح الذاتى أو السلالات الخضرية للنباتات المنتخبة ؛ من أجل الحصول على الانعزالات ؛ حيث تكون وحدة الانتخاب فى بذور أنصاف الأقارب half-sib ، بينما تكون وحدات الانعزال هى البذور الناتجة من التلقيح الذاتى أو السلالات الخضرية للتراكيب الوراثية المنتخبة .

وفيما يلى .. بيان بالمعادلات المستعملة فى حساب التقدم المتوقع فى كل دورة من دورات الانتخاب (G_c) ، عند اتباع كل من الطرق التى سبق بيانها :

الطريقة	التقدم المتوقع فى كل دورة انتخاب (G_c)
الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى بدون استعمال تحت وحدات تجريبية (subplots)	$\frac{kcV_A}{\sqrt{(V_u + V + V_{AE} + V_{DE} + V_A + V_D}}$
الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى مع استعمال تحت وحدات تجريبية	$\frac{kcV_A}{\sqrt{(V_u + V_{AE} + V_{DE} + V_A + V_D}}$
طريقة الكوز للخط المحورة	$\frac{kc\frac{1}{4}V_A}{\sqrt{\frac{V_e}{rt} + \frac{\frac{1}{4}V_{AE}}{t} + \frac{1}{4}V_A}}$
أنصاف الأقارب (Half - Sib)	$\frac{kc\frac{1}{4}V_A}{\sqrt{\frac{V_e}{rt} + \frac{\frac{1}{4}V_{AE}}{t} + \frac{1}{4}V_A}}$
الأقارب التامة (Full - Sib)	$\frac{kc\frac{1}{2}V_A}{\sqrt{\frac{V_e}{rt} + \frac{(\frac{1}{2}V_{AE} + \frac{1}{4}V_{DE})}{t} + \frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D}}$
التلقيحات الذاتية	$\frac{kc\,V_A'}{\sqrt{\frac{V_e}{rt} + \frac{(V_{AE}' + \frac{1}{4}V_{DE})}{t} + V_A' + \frac{1}{4}V_D}}$

تستخدم المعادلات السابقة فى التنبؤ بالتقدم المتوقع فى كل دورة انتخاب لمقارنة مدى كفاءة مختلف طرق التربية ، قبل بدء برنامج الانتخاب ، وذلك حتى يمكن اختيار أكثرها كفاءة . ويعطى Fehr (١٩٨٧) مثالاً مفصلاً لحالة قارن فيها التقدم السنوى المتوقع للانتخاب عند اتباع أى من سبع طرق للتربية ، وعند اختلاف عدد العروات الممكنة من ١-٣ عروات سنويًا . وتقدر مختلف القيم فى المعادلات السابقة كما يلى :

١- تباين الشكل المظهرى والتباين الوراثى بمكوناته المختلفة :

يراجع لذلك الفصل الرابع .

٢- شدة الانتخاب :

تُعرّف شدة الانتخاب selection intensity بأنها النسبة المئوية لعدد السلالات المنتخبة إلى عدد السلالات المختبرة ، ويعبر عنها فى المعادلات بوحدات قياسية ، وهى التى يرمز لها بالرمز k . ويشرح Falconer (١٩٨١) كيفية حساب "k" ؛ وهى تقل بزيادة نسبة التراكيب الوراثية المنتخبة إلى التراكيب المختبرة كما يلى :

النسبة المئوية للتراكيب الوراثية المنتخبة إلى المختبرة	k
١	٢,٦٤
٢	٢,٤٢
٥	٢,٠٦
١٠	١,٧٥
١٥	١,٥٥
٢٠	١,٤٠

٣- قيمة تحكم الآباء c (أو Parent Control) :

تتوقف هذه القيمة على العلاقة بين وحدة الانتخاب ووحدة الانعزال ، وتأخذ إحدى ثلاث قيم هى : ٠,٥ ، و ١,٠ ، و ٢,٠ فى حالات طرق التربية المختلفة ، كما سبق بيانه .

٤- عدد السنوات (y) :

يتوقف عدد سنوات كل دورة انتخاب على طريقة التربية المتبعة ، وعدد العروات التى يمكن زراعتها من المحصول فى كل عام . يكون الرقم صحيحا إن لم يكن بالإمكان زراعة أكثر من عروة واحدة سنويًا ، بينما قد يحتوى الرقم على كسور فى غير ذلك من الحالات. هذا .. وتتطلب كل دورة انتخاب عروة زراعية واحدة فى طرق : الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى عند اختيار أحد الأبوين أو كليهما قبل الإزهار ، وطريقة الكوز للخط عند انتخاب أحد الآباء فقط ؛ بينما تتطلب كل دورة انتخاب عروتين زراعيتين فى طرق : الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى عند تلقيح الآباء المنتخبة ذاتيًا قبل تلقيحها معًا ، وطريقة الكوز للخط عند انتخاب كلا الأبوين ، وعند اتباع طريقة التلقيح بين النباتات المنتخبة (full - sib) ، وكذلك عند تلقيح النباتات المنتخبة بصنف اختبارى (half - sib families) ، حينما تستعمل البذور المتبقية من التلقيحات . ويزيد عدد العروات الزراعية اللازمة فى كل دورة انتخاب إلى ثلاث عروات ، حينما يجرى التلقيح بين أنسال النباتات المنتخبة الملقحة ذاتيا ، وإلى أربع عروات حينما يستمر التلقيح الذاتى لجيلين ، وإلى خمس عروات حينما يدوم التلقيح الذاتى لثلاثة أجيال قبل إجراء التلقيح بين السلالات المرباة بالتلقيح الذاتى .

ولمزيد من التفاصيل عن هذا الموضوع .. يراجع Sprague (١٩٦٦) ، و Fehr (١٩٨٧).

مثال على التقدم الوراثى بالانتخاب

يوضح شكل (٦-٣) مثالاً افتراضيًا على التقدم الوراثى الذى قد يمكن إحرازه بعد دورة واحدة من دورات الانتخاب (عن Simmonds ١٩٧٩) . ويتبين من الشكل .. أن انتخاب الأفراد الموزعة فى الجزء المظلل من عشيرة الأساس (الرسم العلوى) يؤدى إلى إنتاج العشيرة المحسنة (الرسم السفلى) . هذا .. علما بأن شدة الانتخاب (k) فى هذا المثال الافتراضى هى ١,٧٦ ، والنسبة المئوية للنباتات المنتخبة ١٠ ، ويتضح - لدى مقارنة القيم

الإحصائية فى عشيرة الأساس ؛ وفى نسل النباتات المنتخبة – ما يلى :

القيمة الإحصائية	عشيرة الأساس	نسل النباتات المنتخبة
المتوسط العام للعشيرة	١٠,٠	١١,٧٦
تباين الشكل المظهرى (V_p)	٤,٠	١,٧٣
التباين الإضافى (V_A)	٢,٠	٣,٠
التباين البيئى (V_E)	٢,٠	٢,٠
درجة التوريث (h^2)	٠,٥	٠,٣٣

وقد تحقق فى هذا المثال تقدم قدره ١,٧٦ وحدة من الصفة المنتخبة بعد دورة واحدة من الانتخاب .

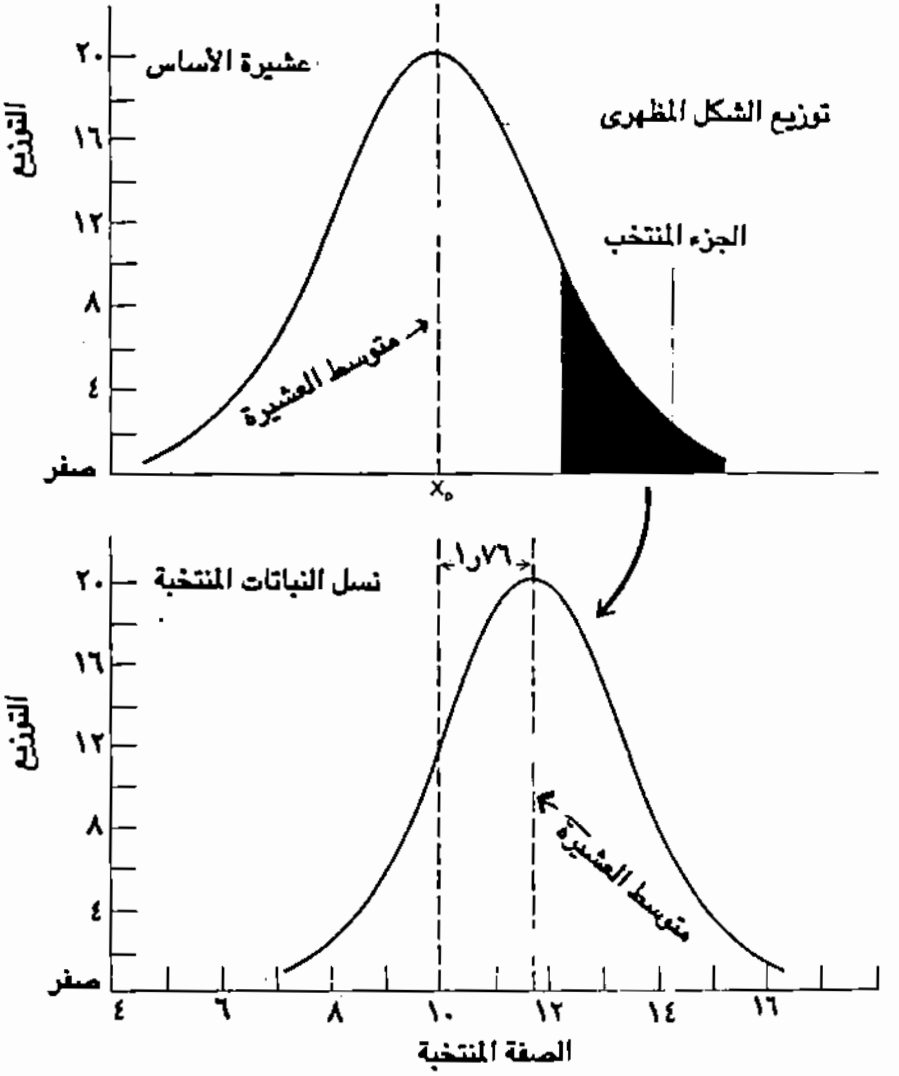
تحسين التقدم الوراثى السنوى فى برامج التربية بالانتخاب

يسعى المربى – دومًا – إلى تعزيز وزيادة التقدم الوراثى الذى يحرزه سنويًا فى برامج التربية بالانتخاب ؛ من خلال دراسته لكافة العوامل المؤثرة على القيم التى تدخل فى حساب التقدم الوراثى – والتى وردت فى المعادلات التى سبق بيانها – وهى كما يلى :

١– عدد سنوات كل دورة انتخاب :

يتوقف عدد سنوات كل دورة انتخاب على عدد العروات التى يمكن زراعتها كل عام ، حيث يمكن زراعة عروتين ، أو ثلاث عروات –أحيانا– من المحصول الواحد فى المناطق ذات المناخ المعتدل . أما فى المناطق الشديدة البرودة شتاء ، أو الشديدة الحرارة صيفاً .. فيمكن زراعة عروات إضافية فى البيوت المحمية ، أو فى مناطق أخرى من العالم ، تسمح فيها الظروف البيئية باستمرار الزراعة .

ويستفاد من العروات الإضافية هذه فى إجراء التهجينات ، وفى التربية الداخلية ، وإكثار البذور ؛ كما قد يستفاد من بعضها فى التقييم والانتخاب ، ويتوقف ذلك على الإمكانات المتاحة ، والمحصول المزروع ، والصفات التى يجرى الانتخاب لها ؛ فالزراعات



شكل (٦ – ٣) : مثال افتراضى للتحسين الوراثى الذي يحدث بعد دورة واحدة من الانتخاب-يراجع المتن للتفاصيل .

المحمية وحجرات النمو .. لا تناسب إلا المحاصيل التى لاتتطلب مساحات كبيرة لنموها ، وعمليات التربية التى لاتتطلب أعداداً كبيرة من النباتات لإنجازها . ويعد إجراء التهجينات أكثر عمليات التربية شيوعاً فى البيوت المحمية . كما يجرى فيها -أحيانا- زراعة مزيد من الأجيال ؛ للوصول إلى الأصالة الوراثية ، ويكون ذلك – غالباً – بطريقة التحدُّر من البذرة المفردة Single - Seed Descent . كما يعد التقييم لمقاومة الآفات أكثر الاختبارات إجراء

فى البيوت المحمية وحجرات النمو . وبالمقارنة .. فإن زراعة العروات الإضافية تحت ظروف الحقل – فى المناطق التى يسودها جو معتدل – تسمح بتقييم أعداد كبيرة من النباتات ، وإجراء معظم عمليات التربية التى تجرى فى العروة الرئيسية ، ولكن يعاب عليها صعوبة الإشراف الدائم على العمليات الزراعية التى تجرى بها ، والتكاليف والجهود الإضافية التى تبذل فى التنقل بين المحطتين ، والتأخير الذى قد يحدث فى انتقال البذور و الأجزاء الخضرية المستعملة فى الزراعة فى حالة وجود قوانين حجر زراعى خاصة بالمحصول المراد زراعته . أما زراعة العروات الإضافية فى دول أخرى بنصف الكرة الأرضية المقابل .. فإنها تتطلب اتفاقيات دولية وترتيبات خاصة ، لسرعة انتقال الأجزاء النباتية المستعملة فى الزراعة . ولهذه الطريقة .. مزايا الطريقة السابقة وعيوبها .

٢– شدة الانتخاب (k) :

تفضل –دائمًا– زيادة أعداد النباتات أو السلالات التى يجرى تقييمها ؛ لأن ذلك يكون مصاحباً بزيادة فى قيمة شدة الانتخاب بالوحدات القياسية (أو k) ؛ فبفرض أن المربى يقوم بانتخاب أفضل ٢٠ سلالة .. فإن ذلك يعنى أن شدة الانتخاب (كنسبة مئوية) تكون ٢٠٪ فى حالة اختبار ١٠٠ سلالة ، و ١٠٪ عند اختبار ٢٠٠ سلالة ، و ٥ ٪ لدى اختبار ٤٠٠ سلالة ، وتكون قيمة k المقابلة هى ١,٤ ، و ١,٧٥ ، و ٢,٠٦ –للحالات الثلاث– على التوالى . وحتى لو حافظ المربى على نسبة مئوية ثابتة من السلالات المنتخبة .. فإن زيادة عدد السلالات المختبرة يعنى تقليل التربية الداخلية فى العشيرة ، وهو أمر مطلوب . وتعد ميكنة العمليات الزراعية واستخدام الحاسبات الالية .. من أهم العوامل التى ساعدت مربى النباتات على زيادة أعداد السلالات التى تختبر فى برامج التربية سنويًا .

٣– تحكم الآباء (c) :

يمكن زيادة قيمة (c) من ٠,٥ إلى ١,٠ بانتخاب الصفة قبل تلقيح الأمهات بالآباء المنتخبة وغير المنتخبة . ويفضل انتخاب الأمهات والآباء قبل التلقيح ؛ حتى تكون الأليلات المورثة للنسل من نباتات منتخبة . ويعنى انتخاب الأمهات أن نصف الأليلات – فقط – هى التى تكون من نباتات منتخبة أما النصف الآخر من الأليلات – وهو الذى يتحصل عليه من الآباء غير المنتخبة – فإنه لايسهم فى أى تقدم وراثى . كما يمكن زيادة تحكم الآباء من

١,٠ إلى ٢,٠ ؛ باستعمال البذور الناتجة من التلقيح الذاتى أو السلالات الخضرية ؛ لإجراء التلقيحات بين أنسال أنصاف الأقارب المتفوقة Superior half - sib progenies بدلاً من استعمال البذور المتبقية من أنصاف الأقارب (فى التلقيحات القمية) ؛ ذلك لأن الأليلات الموجودة فى البذور الناتجة من التلقيح الذاتى تأتى من الأفراد المنتخبة فقط ، بينما تأتى نصف أليلات بذور أنصاف الأقارب من النباتات المنتخبة ، ويأتى نصفها الآخر من العشيرة التى تضم أفراداً غير منتخبة .

٤- التباينات الوراثية(V_A، و V_g) :

يتحدد مقدار التباين الوراثى الإضافى فى العشيرة بالعوامل التالية :

(أ) الاختلافات الوراثية بين الآباء :

تتأثر الاختلافات الوراثية بعدد الآباء التى استعملت فى إنتاج العشيرة ، ومدى تقاربها أو تباعدها - وراثيًا - عن بضعها البعض ؛ ففى النباتات الثنائية التضاعف .. يمكن أن تحتوى العشيرة الناتجة من تلقيح فردى single cross على أحد أليلين فقط فى كل موقع جينى ، ويزيد هذا الرقم إلى ثلاثة ، وأربعة فى العشائر الناتجة من التلقيحات الثلاثية three - way crosses ، والمزدوجة (الرباعية) double crosses على التوالى .. وهكذا ، وهو ما يعنى توفر قدر أكبر من الاختلافات الوراثية . ولهذا الأمر أهمية خاصة فى برامج التربية التى يكون فيها عدة دورات من الانتخاب المتكرر ؛ نظراً لأن مدى التقدم الذى يمكن تحقيقه بالانتخاب يتوقف على عدد أليلات كل جين فى عشيرة الأساس Base Population التى يبدأ فيها الانتخاب . وكلما زاد عدد الآباء المستعملة فى كل دورة انتخاب .. زادت الاختلافات الوراثية التى تتوفر للانتخاب .

وكلما كانت الآباء المستعملة فى إنتاج عشيرة الأساس متباعدة عن بعضها البعض وراثياً (أى مختلفة فى أنسابها) .. زادت فرصة مشاركتها بأليلات مختلفة فى مختلف المواقع الجينية . كما يعمد المربى إلى الحد من النقص فى الاختلافات الوراثية -الذى يحدث نتيجة للتربية الداخلية أثناء إجراء برنامج التربية- بانتخاب سلالات لدورات الانتخاب ، تنتمى (أو تنتسب) إلى تلقيحات أصلية مختلفة .

هـذا .. ولاتعـنى المناقشة السابقـة أن يعمـد المربى إلـى إدخال آباء غـريبة exotic parents (وهى الأصناف أو السلالات التى لاتكون منتجة ، أو مزروعة فى المنطقة التى تنتج لأجلها الأصناف الجديدة) لمجرد زيادة الاختلافات الوراثية فى عشيرة الأساس ؛ لأن هذه الزيادة تكون مصاحبة بانخفاض عام فى متوسط العشيرة . ولاينصح بإدخال مثل هذه الآباء إلا فى برامج الانتخاب المتكرر الطويلة المدى .

(ب) مدى التربية الداخلية فى العشيرة قبل التقييم والانتخاب :

يزداد التباين الإضافى دائماً بزيادة التربية الداخلية فى العشيرة ، ويزداد معها - أيضًا - التقدم الوراثى الممكن فى كل دورة انتخاب ؛ إلا أنه يجب تقدير ذلك فى ضوء الوقت الإضافى الذى يلزم للتربية الداخلية .

(جـ) عدد الأجيال الانعزالية بين دورات التربية :

تزداد فرصة حدوث العبور بين الجينات المرتبطة -وتظهر انعزالات جديدة- بزيادة عدد أجيال التلقيح العشوائى فى العشيرة ، وهو ما يسهم فى زيادة الاختلافات الوراثية . ورغم أن زيادة عدد الأجيال فى كل دورة انتخاب يمكن أن يؤثر سلبيًا على التقدم الوراثى ، الذى يمكن تحقيقه سنويًا .. إلا أن ذلك التأثير لايحدث فى الحالات التى تكون فيها الأجيال الإضافية فى غير المواسم التى يجرى فيها الانتخاب .

٥- الاختلافات داخل القطع التجريبية Within Polt Variability (V_w ، V_{wg} و V_{w_n} و V_{w_n})

تتحدد الاختلافات داخل القطع التجريبية (V_w) بكل من البيئة (V_{w_e}) والانعزالات الوراثية (V_{w_g}) ، وترتبط ارتباطاً وثيقًا بعدد النباتات التى يضمها القطاع (n) ، وهى النباتات التى يؤخذ متوسطها ليمثل متوسط القطعة التجريبية . وتكون n مساوية للواحد الصحيح عند انتخاب النباتات الفردية من العشيرة ؛ أما فى حالات تقييم السلالات أو العائلات . فإن قيمة n ترتبط بحجم القطعة التجريبية . ويمكن تقدير مدى تأثير زيادة عدد النباتات بكل قطعة تجريبية على V_{w_n} ؛ بافتراض قيمة ثابتة للاختلافات الكلية - ولتكن

٧٠٠ – مع تغيير أعداد النباتات المنتخبة n كما يلى :

n	$\sqrt{V_w / n}$
١	٢٦,٥
٢	١٨,٧
٣	١٥,٣
٤	١٣,٢
٥	١١,٨
١٠	٨,٤
٢٠	٥,٩
٣٠	٤,٨
٤٠	٤,٢
٥٠	٣,٧
٦٠	٣,٤
١٠٠	٢,٦

يلاحظ أن الفائدة – التى يتحصل عليها من جراء زيادة عدد النباتات بالقطعة التجريبية – تتناقص بزيادة n . فبينما يكون الفرق –فى هذا المثال– ١٨,١ وحدة عند زيادة عدد النباتات من ١ إلى ١٠ .. فإن الفرق يتضاءل إلى ٠,٨ وحدة عند زيادة عدد النباتات من ٦٠ إلى ١٠٠ بكل قطعة تجريبية . وعلى المربى أن يقدر –بنفسه– عدد النباتات الأمثل بكل وحدة تجريبية للصفات التى يرغب فى تقييمها .

٦– الاختلافات بين القطع التجريبية Plot-to-Plot Variation (V) :

ترتبط الاختلافات بين القطع التجريبية بالاختلافات البيئية ، وهى التى يمكن تخفيضها، إما بتقليل عدد الوحدات التجريبية فى كل مكررة ، وإما بإنقاص مساحة كل وحدة تجريبية . ويؤدى ذلك إلى نقص المساحة المخصصة لكل مكررة ؛ ومن ثمَّ .. إلى زيادة احتمالات تجانس التربة فى المكررة الواحدة .

٧- الخطأ التجريبى Experinental Eror (V_e) :

يؤدى أى انخفاض فى V_u ، أو V_{wg} ، أو V إلى انخفاض فى V_e . كما تتحدد أهمية V_e بكل من عدد المكررات (r) ، وعدد البيئات (t) التى تجرى فيها الاختبارات ؛ كما يتضح فى الموضوع التالى .

٨- التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة Genotype x Environment Interaction (V_{ge}) :

يمكن الحد من تأثير التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة ؛ بتقييم السلالات فى عدة بيئات (t) ، مع حفظ التوازن المناسب بين عدد المكررات (r) وعدد البيئات ، علما بأن زيادة عدد البيئات يكون له تأثير أكبر على V_{ge} . ورغم أن التقدم الوراثى المتوقع بالانتخاب يكون أعلى مايمكن عند تقييم السلالات فى مكررة واحدة بعدة بيئات .. إلا أن ذلك لايكون عمليًا ، ولايجرى -عادة- بسبب زيادة التكاليف ؛ ويكتفى -عادة- بزراعة عدد من المكررات فى عدد محدود من البيئات (عن Fehr ١٩٨٧) .

٩- الانتخاب غير المباشر :

يكون الانتخاب أسرع ، ويتم التوصل إلى الصنف الجديد فى برامج التربية فى وقت أقل ، لو كان بالإمكان الاستدلال على الصفة الأولية primary character التى يراد انتخابها - مثل صفة المحصول - من صفات أخرى ثانوية secondary characters - مثل صفات حجم الورقة واتجاه نموها leaf orientation ، وارتفاع النبات ، والتفريع ، أو تكوين الخلفات ، ومدى تعمق الجذور ، ومعدل البناء الضوئى .. إلخ . وتُلخص أهمية العلاقة بين الصفة الثانوية والصفة الأولية بالمعادلة التالية :

$$\frac{CR_x}{R_x} = r_A \frac{i_y h_y}{i_x h_x}$$

حيث تمثل :

CR_x : التحسين المتحصل عليه فى الصفة الأولية بالانتخاب غير المباشر للصفة الثانوية .

R_x : التحسين المتحصل عليه بالانتخاب المباشر للصفة الأولية

r_A : الارتباط الوراثى بين الصفة الأولية (x) والصفة الثانوية (y) .

i_y : شدة الانتخاب للصفة الثانوية .

i_x : شدة الانتخاب للصفة الأولية .

h_y : الجذر التربيعى لدرجة التوريث على النطاق الضيق الخاصة بالصفة الثانوية .

h_x : الجذر التربيعى لدرجة التوريث على النطاق الضيق الخاصة بالصفة الأولية (عن Falconer ١٩٨١) .

وتعرف شدة الانتخاب بأنها : النسبة بين عدد الأفراد أو السلالات المنتخبة إلى عدد الأفراد أو السلالات المختبرة . ولايكون الانتخاب غير المباشر للصفات الثانوية مجدياً إلا إذا كان التعرف عليها أسهل ، ويتطلب جهدا ووقتاً أقل مما يلزم للتعرف على الصفات الأولية . كما تزيد فاعلية الانتخاب غير المباشر إذا كانت درجة التوريث على النطاق الضيق أعلى فى الصفة الثانوية مما فى الصفة الأولية . ويتأتى ذلك إذا كانت الصفة الثانوية ذات تباين إضافى كبير نسبيا ، أو كانت أقل تأثرا بالتغيرات البيئية ، أو أقل تفاعلا مع البيئة . ونظراً لأن الجذر التربيعى لدرجتى توريث الصفتين الأولية والثانوية هو الذى يدخل فى المعادلة التى تبين العلاقة بينهما ؛ لذا .. فإن من الضرورى أن تكون درجة توريث الصفة الثانوية أعلى بكثير من درجة توريث الصفة الأولية ؛ حتى تظل النسبة بينهما كبيرة بعد استخراج الجذر التربيعى لكل منهما .

ولاتوجد فائدة ترجى من الانتخاب غير المباشر إن لم يوجد ارتباط وراثى واضح بين الصفتين الأولية والثانوية . ويقدر هذا الارتباط بتقييم تراكيب وراثية مناسبة لذلك فى ظروف بيئية متباينة ؛ حيث يستدل من ارتباط الشكل الظاهرى phenotypic correlation بين الصفتين -مبدئيا- على العلاقة بين الصفتين . ويتطلب قياس الارتباط الوراثى genetic correlation بين الصفتين استعمال تراكيب وراثية عشوائية من عشائر منعزلة ، كما يستفاد - أحياناً - من السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة فى هذا الشأن .

هذا .. ويقدر الارتباط الوراثى بالمعادلة التالية :

الارتباط الوراثى =

التبـاين الوراثى المرافق genetic co-variance للصفتين الأساسية والثانوية

التبـاين الوراثى للصفـة الأسـاسيـة × التبـاين الوراثى للصـفـة الثانوية

أماارتباط الشكل المظهرى فيقدر بالمعادلة التالية :

ارتباط الشكل المظهرى =

متوسط حاصل ضرب قيمة الصفتين الأساسية والثانوية فى الأفراد المختبرة

متوسط مربع قيمة الصفة الأساسية × متوسط مربع قيمة الصفة الثانوية فى نفس الأفراد

(عن Kwon & Torrie ١٩٦٤) .