لزوم توجه به مفروضات مدل ژنتیکی تجزیه دای‌آلل

عبدالمجید رضائی و رضا امیری *

چکیده

به منظور بررسی صحت فرضیات تجزیه دای آلل از تلاقیهای ۶ ژنوتیپ یولاف زراعی و وحشی استفاده گردید. صفات تعداد روز تا گرده افشانی، ارتفاع گیاه در گرده افشانی و رسیدگی و همچنین درصد پروتئین ساقه و دانه بررسی شد. در تجزیه دای آلل به روش گریفینگ، میانگین مربعات تلاقیهای معکوس برای کلیه صفات معنی دار بود، اما برمبنای تجزیه واریانس هیمن، اثر پایه مادری برای هیچ یک از صفات معنی دار نگردید. لذا برای بررسی صحت مدل و سه فرض فقدان آلل‌های چندتایی، عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی از میانگین تلاقیهای دو طرفه و رگرسیون W_r روی V_r ، تجزیه واریانس $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ استفاده گردید. هیچکدام از روشها برای ارتفاع در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی اریبی نشان ندادند و لذا تجزیه هیمن برای تخمین پارامترهای ژنتیکی انجام شد. برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، شیب خط رگرسیون به ترتیب واجد و فاقد اختلاف معنی دار با یک و صفر بود. برای این دو صفت با حذف یک والد از جدول دای آلل، اریبی برطرف گردید. برای درصد پروتئین دانه نیز، با توجه به این که برای صحت مدل نیاز به حذف دو والد بود، از محاسبه پارامترهای ژنتیکی صرف نظر گردید. در مجموع روش رگرسیون W_r روی V_r نسبت به تجزیه واریانس $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ از اعتبار بیشتری جهت بررسی صحت مدل ژنتیکی برخوردار بود. همچنین نتایج تجزیه هیمن و جینکز در دو حالت صحت و عدم صحت فرضیات مدل ژنتیکی، نشان داد که پارامترهای ژنتیکی به شدت تحت تاثیر اریبی مدل قرار گرفته و برآوردهای کاملاً متفاوتی برای آنها به دست می‌آید. روش گریفینگ کمتر از روش هیمن و جینکز تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار گرفت. بدین ترتیب به نظر می‌رسد که آزمونهای اولیه برای بررسی صحت فرضیات مدل ژنتیکی هیمن وجینکز و اطمینان از صحت نتایج از طریق روشهای ارائه شده امری ضروری است.

واژه‌های کلیدی – *اثر ژن، اجزاء واریانس، پارامترهای ژنتیکی، تلاقیهای معکوس، قابلیت ترکیب پذیری، قابلیت توارث، یولاف.*

مقدمه

در کلیه مطالعات ژنتیک کمّی برای این که بتوان روابط ژنتیکی موجود در جامعه را با فرمول‌های ریاضی نشان داد و به اثبات رسانید از مدل‌های ژنتیکی استفاده می‌گردد. تمامی این مدل‌ها براساس فرضیاتی استوار هستند که صحت نتایج حاصل از هر روش، منوط به صادق بودن کلیه مفروضات آن است.

روش تجزیه دای آلل نیز که کاربردهای فراوانی در ژنتیک کمی واصلاح نباتات دارد، از این قاعده مستثنی نیست، به طوری که تجزیه و تحلیل صحیح و ارائه نتایج عملی معتبر، مستلزم برقرار بودن فرضیات آن است (۳، ۴ و ۱۳).

فرضیات مدل ژنتیکی دای آلل عبارتند از این که :

* به ترتیب استاد و دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

۱- والدین دیپلوئید باشند و یا از توارث دیپلوئیدی پیروی کنند، ۲- والدین هموزیگوت باشند، ۳- اختلافی بین تلاقیهای معکوس وجود نداشته باشد، یا به عبارت دیگر اثرات پایه مادری مشاهده نشود، ۴- آلل‌های چندتایی وجود نداشته باشند، یعنی هر مکان ژنی دارای دو آلل باشد، ۵- پیوستگی ژنی وجود نداشته و ژن‌ها به طور مستقل در والدین توزیع شده باشند و ۶- بین مکانهای ژنی اثرات متقابل (اپیستازی) وجود نداشته باشد (۳، ۴، ۸ و ۱۳). از بین فرضیات فوق، فرضهای اول و دوم قبل از انجام تجزیه و تحلیل ژنتیکی قابل بررسی و کنترل می‌باشند. همچنین، فرض چهارم در صورت خالص بودن والدین (صحت فرض دوم)، تا نسل F_2 چندان مهم نیست، زیرا در نسل F_2 حاصل از تلاقی رگه‌های هموزیگوت، آلل‌های چند تایی فقط در اثر موتاسیون به وجود می‌آیند و فراوانی موتاسیون معمولاً بسیار پائین است (۵). با این وجود، بررسی صحت سایر مفروضات به روشهای محاسباتی نیاز دارد که در این بین معمولاً احتمال صادق نبودن دو فرض آخر (بالاخص عدم وجود پیوستگی ژنی) بیشتر است (۵، ۶، ۸، ۱۱، ۱۳ و ۱۸).

به طور کلی تجزیه دای آلل در گیاهان با دو روش هیمن وجینکز (۱۳، ۱۵ و ۱۶) و گریفینگ (۹ و ۱۰) انجام می‌شود. روشهای گاردنروابرهارت (۷)، هیمن (۱۲) و متروجینکز (۱۹) مشابه روش گریفینگ هستند. در روش گریفینگ (۱۰)، در صورت خالص نبودن والدین و یا وجود اثرات مادری نیز تجزیه انجام می‌گیرد، در حالی که در روش هیمن وجینکز برقرار بودن کلیه فرضیات الزامی است. از طرف دیگر در روش گریفینگ، امکان بررسی سه فرض آخر و مطالعه دقیق فرض سوم وجود ندارد. به علاوه، هنگامی که اجزای واریانس ژنتیکی محاسبه می‌شوند و درجه غالبیت و قابلیت توارث تعیین می‌گردد، ممکن است نتایج حاصل از تجزیه، تحت تأثیر صحت فرضیات (بالاخص فرضهای پنجم و ششم) قرار گیرد. در حالی که در تجزیه هیمن وجینکز، امکان بررسی صحت این فرضیات وجود دارد.

هدف از این مطالعه بررسی روشهای ارزیابی فرضیات دای آلل، اثر فرضیات دای آلل برروی نتایج تجزیه و نشان دادن اهمیت توجه به این مفروضات می‌باشد.

مواد و روشها

به منظور انجام این مطالعه از ۶ لاین یولاف با شماره‌های شناسایی CI۴۱۵۸، PI197841، CI۹۱۸۶، PI۳۱۷۷۳۵، CI۶۵۷۰ و PI۳۲۴۸۱۹ به عنوان والدین تلاقیهای دای آلل استفاده شد. کلیه ۳۰ تلاقی ممکن بین ۶ والد انجام گردید و ۳۶ حاصل (۳۰ تلاقی F_1 و ۶ والد) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی، در چهار تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه ایالتی آیوا، مورد بررسی قرار گرفتند. هر کرت آزمایشی متشکل از ۴ ردیف ۶ متری به فاصله ردیفهای ۲۵ سانتیمتر بود. کلیه مدیریتهای زراعی به نحو مطلوب انجام شد. نیتروژن، P_2O_5 و K_2O، به ترتیب به میزانهای ۲۸، ۵۶ و ۵۵ کیلوگرم در هکتار مصرف شد. صفات تعداد روز از کاشت تا گرده افشانی، ارتفاع در مراحل گرده افشانی و رسیدگی (سانتیمتر)، درصد پروتئین ساقه و دانه مورد بررسی قرار گرفت. به منظور بررسی وجود اثرات تلاقیهای معکوس، داده‌های حاصل براساس روش ۱ گریفینگ (۱۰) تجزیه شدند. همچنین برای محاسبه واریانس اثرات ترکیب پذیری عمومی و خصوصی و اجزاء واریانس ژنتیکی از مدل ثابت استفاده گردید (۱۰). برای محاسبه قابلیت توارث عمومی (H_{BS}) و خصوصی (H_{NS}) نیز از روابط زیر استفاده شد که در آنها: $\hat{\sigma}^2$ واریانس خطای طرح بلوک تقسیم بر تعداد تکرار، و σ_A^2 و σ_D^2 به ترتیب اجزاء متشکله واریانس افزایشی و غالبیت می‌باشند.

$$H_{BS} = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_D^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \hat{\sigma}^2}$$

$$H_{NS} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \hat{\sigma}^2}$$

جهت بررسی وجود اثرات مادری، از تجزیه واریانس دای آلل به روش هیمن (۱۲)، که متروجینکز (۱۹) آن را به تفصیل

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۱ - تجزیه واریانس دای آلل به روش هیمن (۱۲)

منابع تغییر	درجات آزادی	گریفینگ (۱۰)	جینکز و هیمن (۱۶)
ژنوتیپ‌ها (t)	p^2-1		
a	p-۱	(روش یک) GCA	$\frac{1}{2}p(D-F+H_1-H_2)+E$
b	$p(p-1)/2$	(روش یک) SCA	$\frac{1}{2}H_2+E$
b_1	۱	-	$\frac{1}{4}\frac{p^2h^2}{(p-1)}+E$
b_2	p-۱	-	$\frac{p(H_1-H_2)}{(p-2)}+E$
b_3	$p(p-3)/2$	(روش سه) SCA	-
c	p-۱	تلاقیهای معکوس	E
d	(p-۱)(p-۲)	تلاقیهای معکوس	E
تکرار (r)	r-1		
خطا (r×t)	$(r-1)(p^2-1)$		

بحث نموده‌اند، استفاده گردید. در این تجزیه واریانس (جدول ۱)، برای آزمون معنی دار بودن منابع مختلف تغییر، از اثر متقابل هر منبع با تکرار استفاده شد. در نهایت، با استفاده از نتایج این روش، جهت تجزیه و تحلیل تلاقیهای دای آلل و بررسی صحت فرضیات، برای صفاتی که فاقد اثرات مادری معنی دار بودند، از روش هیمن وجینکز (۱۳، ۱۵ و ۱۶) برروی میانگین تلاقیهای اصلی و معکوس استفاده گردید. در این خصوص پس از تشکیل جدول دو طرفه تلاقیهای دای آلل و محاسبه واریانس هر ردیف (V_r) و کوواریانس هر ردیف با والدهای غیر مشترک (W_r)، از روشهای رگرسیون W_r روی V_r، تجزیه واریانس $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ برای آزمون صحت مفروضات استفاده شد. شیب رگرسیون W_r روی V_r از دو روش میانگین داده‌های جدول دای آلل و برآورد مشترک[1] (ادغام شده) حاصل از ۴ تکرار به دست آمد. با توجه به نتایج این روشها، در صورت اریبی مدل و عدم صحت فرضیات، با حذف والدین و انجام مجدد محاسبات، صحت فرضیات کنترل گردید. سپس با محاسبه میانگین واریانس ردیفها ($\overline{V_r}$)، واریانس میانگین ردیفها ($V_{\bar{r}}$)، میانگین کوواریانس ردیفها ($\overline{W_r}$)، میانگین والدها (mlo) و میانگین نتاج (ml1)، پارامترهای D، H_1، H_2، F و h^2 برآورد شد. همچنین براساس پیشنهاد هیمن (۱۴)، مبنی بر این که برآوردهای H_1، H_2 و F در دای آلل‌های کوچک اریب می‌باشند، برآوردهای نااریب آنها با استفاده از روابط زیر محاسبه گردید.

$$E(F') = F - \frac{2F}{p}$$

$$E(H'_1) = H_1 + \frac{(h^2 - H_2)}{p}$$

$$E(H'_2) = H_2 + [(h^2 + 4H_1 - 6H_2)/p] + \frac{6H_2}{p^2}$$

۱- Joint (pooled) estimate

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۲ - تجزیه واریانس دای آلل به روش ۱ گریفینگ برای ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	مجموع مربعات		میانگین مربعات		امید ریاضی (مدل ثابت)
		ارتفاع در گرده افشانی	درصد پروتئین ساقه	ارتفاع در گرده افشانی	درصد پروتئین ساقه	
تکرار	۳	۱۹۵/۰۹	۲/۴۰	۶۵/۰۳	۰/۸۰	
ژنوتیپ‌ها	۳۵	۴۶۵۰۸/۹۳	۵۱۹/۲۹	۱۳۲۸/۸۳**	۱۴/۸۴**	
GCA	۵	۳۲۳۱۷/۴۳	۳۳۵/۹۵	۶۴۶۳/۴۹**	۶۷/۱۹**	$\sigma^2 e + 2\,pr\,\frac{1}{p-1}\sum gca^2$
SCA	۱۵	۱۰۶۱۲/۴۰	۸۸/۲۶	۷۰۷/۴۹**	۵/۸۸*	$\sigma^2 e + 2r[\frac{1}{p\,(p-1)}]\sum\sum sca^2$
Recip	۱۵	۳۵۷۹/۰۹	۹۵/۰۸	۲۳۸/۶۱**	۶/۳۴*	$\sigma^2 e + 2r\,[\frac{2}{p(p-1)}]\sum\sum r^2$
خطا	۱۰۵	۹۶۴۲/۵۴	۳۳۵/۷۵	۹۱/۸۳	۳/۲۰	$\sigma^2 e$
کل	۱۴۳	۵۶۳۴۶/۵۶	۸۵۷/۴۵			

* و ** - به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

در این روابط: F'، H'_1 و H'_2 برآوردهای اریب دار حاصل از تجزیه دای آلل، p تعداد والدین و F، H_1، H_2 برآورد نااریب می‌باشند.

برای محاسبه H_1 و H_2 با ساده نمودن روابط فوق، از دو معادله و دو مجهول زیر استفاده شد.

$$pH'_1 = pH_1 + h^2 - H_2$$

$$pH'_2 = p^2H_1 + ph^2 + 4pH_1 - 6pH_2 + 6H_2$$

نتایج و بحث

تفاوت بین ژنوتیپ‌ها برای کلیه صفات در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود (جداول ۲ تا ۶). بنابراین والدین و تلاقیهای حاصل از آنها از نظر ژنتیکی متفاوت بودند و امکان بررسی کاملتر و شناسائی جزئیات این تفاوتهای ژنتیکی وجود داشت. نتایج تجزیه دای آلل به روش گریفینگ، برای ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه در جدول ۲ و نتایج تجزیه واریانس دای آلل به روش هیمن (متروجینکز)، برای این صفات در جداول ۳ و ۴ آورده شده است. با مقایسه این جداول نتیجه گیری شد که تجزیه واریانس هیمن کاملتر از تجزیه واریانس روش ۱ گریفینگ بوده و اطلاعات روش مزبور را نیز در بردارد. به طوری که میانگینهای مربعات a (برآوردی از واریانس والدین و لذا واریانس ناشی از اثرات افزایشی ژن‌ها) و b (واریانس مربوط به تفاوتهای بین هیبریدها و والدین) در روش هیمن به ترتیب برابر میانگین مربعات قابلیتهای ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) در روش ۱ گریفینگ و ادغام منابع c (متوسط اثرات پایه مادری هرلاین) و d (اثرات غیر مادری یا باقیمانده) در روش هیمن معادل تلاقیهای معکوس در روش گریفینگ هستند. بر این اساس، جداول ۵ و ۶ نیز شکل کاملتر تجزیه دای آلل به روش ۱ گریفینگ برای دو صفت ارتفاع گیاه در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی را نشان می‌دهند.

معنی دار بودن میانگین مربعات تلاقیهای معکوس برای دو صفت ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه (جدول ۲)، نشان داد که احتمال وجود اثرات پایه مادری وجود دارد. همچنین از ادغام منابع تغییر c و d در جداول تجزیه واریانس ۵

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۳ - تجزیه واریانس دای آلل بر مبنای روش هیمن (یاروش متروجینکز) برای ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	مجموع مربعات				مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار	میانگین مربعات+
		تکرار ۱	تکرار ۲	تکرار ۳	تکرار ۴		
ژنوتیپ‌ها (t)#	۳۵	۱۳۲۸/۸۰	۱۳۱۷۳/۵۱	۱۱۹۷۶/۹۴	۱۷۷۱۵/۲۴	۴۶۵۰۸/۹۳	۱۳۲۸/۸۳**
a	۵	۸۲۳۳/۲۹	۸۶۱۱/۳۵	۶۹۴۸/۰۴	۱۰۷۶۵/۹۲	۳۲۳۱۷/۴۳	۶۴۶۳/۴۹**
b	۱۵	۳۸۹۵/۴۹	۳۳۴۸/۸۴	۲۹۳۲/۸۷	۴۱۸۴/۹۶	۱۰۶۱۲/۴۰	۷۰۷/۴۹**
b_1	۱	۱۳۶/۲۶	۱۴۲/۵۵	۲۲۰/۲۳	۱۱۰/۲۸	۳۶۴/۸۰	۳۶۴/۸۰
b_2	۵	۶۴۷/۴۸	۳۳۹/۵۷	۴۷۷/۲۵	۴۴۷/۲۷	۱۲۷۸/۲۶	۱۵۵/۶۵**
b_3	۹	۳۵۴۹/۳۵	۲۹۷۳/۸۲	۲۶۳۵/۱۴	۴۳۸۵/۰۸	۸۹۶۹/۳۴	۹۹۶/۵۹**
c	۵	۳۷۷/۹۱	۴۲۹/۹۲	۵۰۵/۴۲	۵۹۲/۵۵	۷۷۸/۵۲	۱۵۵/۷۰
d	۱۰	۷۳۹/۱۱	۷۲۳/۴۰	۱۴۱۱/۹۶	۱۹۴۳/۱۶	۲۸۰۰/۵۷	۲۸۰/۰۶**
تکرار (r)	۳					۱۹۵/۰۹	۶۵/۰۳
خطای کل (r×t)	۱۰۵					۹۶۴۲/۵۴	۹۱/۸۳
r×a	۱۵					۲۲۴۱/۱۷	۱۴۹/۴۱
r×b	۴۵					۳۷۴۹/۷۶	۸۳/۳۳
$r\times b_1$	۳					۲۴۴/۵۲	۸۱/۵۱
$r\times b_2$	۱۵					۶۳۳/۳۱	۴۲/۲۲
$r\times b_3$	۲۷					۴۵۷۴/۰۵	۱۶۹/۴۱
r×c	۱۵					۱۱۲۷/۲۸	۷۵/۱۵
r×d	۳۰					۲۰۱۷/۰۶	۶۷/۲۴
کل	۱۴۳					۵۶۳۴۶/۵۶	

+ - به جز ژنوتیپ‌ها که با خطای کل آزمون شده‌اند، بقیه منابع تغییر با اثر متقابل خود با تکرار آزمون گردیده‌اند.
# - a، b، c و غیره در متن تعریف شده‌اند.
** - معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

و ۶، میانگین مربعات تلاقیهای معکوس برای صفات ارتفاع گیاه در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی، به ترتیب برابر با ۳۸۵/۵۲ و ۰/۰۱۱۵ حاصل می‌گردد که در سطح احتمال یک درصد معنی دار می‌باشند. همین نتیجه برای درصد پروتئین دانه نیز مشاهده شد (جدول تجزیه واریانس گزارش نشده است). نظر به این که معنی دار بودن تلاقیهای معکوس در روش

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]
[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۴ - تجزیه واریانس دای آلل برمبنای روش هیمن (یا روش متروجینکز) برای درصد پروتئین ساقه در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	مجموع مربعات				مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار	میانگین مربعات+
		تکرار ۱	تکرار ۲	تکرار ۳	تکرار ۴		
ژنوتیپ‌ها(t)#	۳۵	۱۳۸/۴	۲۶۸/۹	۱۸۱/۳	۲۶۶/۵	۵۱۹/۲۹	۱۴/۸۴**
a	۵	۶۲/۵	۸۱/۰	۹۲/۴	۱۳۴/۴	۳۳۵/۹۵	۶۷/۱۹**
b	۱۵	۴۴/۳	۹۹/۶	۵۱/۰	۳۲/۵	۸۸/۲۲	۵/۸۸*
b_1	۱	۰/۱	۰/۵	۲/۵	۰/۰۴	۰/۲۸	۰/۲۸
b_2	۵	۹/۴	۱۵/۶	۱۲/۵	۴/۸	۱۳/۶۰	۲/۷۲
b_3	۹	۳۴/۸	۷۲/۸	۳۶/۰	۲۷/۶	۷۴/۳۴	۸/۲۶*
c	۵	۱۰/۲	۴۹/۷	۱۳/۰	۴۸/۴	۴۴/۱۴	۸/۸۰
d	۱۰	۲۱/۴	۳۸/۶	۲۴/۹	۵۱/۲	۵۰/۹۹	۵/۱۰
تکرار (r)	۳					۲/۴۱	۰/۸۰
خطای کل (r×t)	۱۰۵					۳۳۵/۷۶	۳/۲۰
r×a	۱۵					۳۴/۳۵	۲/۲۹
r×b	۴۵					۱۳۹/۱۸	۳/۰۹
$r\times b_1$	۳					۲/۷۹	۰/۹۳
$r\times b_2$	۱۵					۲۸/۶۹	۱/۹۱
$r\times b_3$	۲۷					۹۶/۸۶	۳/۵۹
r×c	۱۵					۷۷/۱۶	۵/۱۴
r×d	۳۰					۸۵/۱۱	۲/۸۴
کل	۱۴۳					۸۵۷/۴۵	

+ - به جز ژنوتیپ‌ها که با خطای کل آزمون شده‌اند، بقیه منابع تغییر با اثرمتقابل خود با تکرار آزمون گردیده‌اند.
# - a، b، c و غیره در متن تعریف شده‌اند.
* و ** - به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

گریفینگ دلیل قطعی بر وجود اثرات پایه مادری نمی باشد، با استفاده از روش هیمن (۱۲)، اثرات تلاقیهای معکوس به اثرات پایه مادری (c) و اثرات غیر مادری (d) شکسته شد، تا بدین وسیله بتوان به طور مستقیم اثرات پایه مادری را آزمون نمود (جداول ۳ تا ۶). در این ارتباط، اثرات پایه مادری برای هیچ یک از صفات معنی دار نبود. لذا برخلاف تصور اولیه، برای بررسی

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۵ - تجزیه واریانس دای آلل بر مبنای روش هیمن (یا روش متروجینکز) برای ارتفاع گیاه دررسیدگی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	مجموع مربعات				مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار	میانگین مربعات+
		تکرار ۱	تکرار ۲	تکرار ۳	تکرار ۴		
ژنوتیپ‌ها(t)#	۳۵	۱۳۳۸۷/۵	۱۴۱۰۵/۸	۱۱۸۸۳۲/۲	۲۰۰۱۰/۳	۴۸۰۱۶/۶۰	۱۳۷۱/۹۰**
a	۵	۸۱۳۶/۵۹	۱۱۱۴۶/۷	۷۴۱۸/۹۱	۱۲۵۸۷/۹	۳۷۲۰۷/۰۲	۷۴۴۱/۴**
b	۱۵	۳۲۲۲/۳۷	۱۲۵۷/۴	۱۴۶۳/۰۹	۳۶۲۸/۹۷	۳۹۳۱/۸۴	۲۶۲/۱۲*
b_1	۱	۶۹/۳۲	۳۲/۳	۱۳۶/۵۹	۵۹/۳۶	۲۷۹/۳۸	۲۷۹/۳۸**
b_2	۵	۶۳۲/۳۸	۱۴۵/۹	۱۷۴/۱۴	۳۹۸/۱۹	۶۰۹/۷۱	۱۲۱/۹۴
b_3	۹	۲۵۲۰/۶۷	۱۰۷۹/۳	۱۱۵۲/۳۶	۳۱۷۰/۹۲	۴۵۴۲/۷۵	۵۰۴/۷۵**
c	۵	۲۰۷/۴۶	۳۸۷/۹	۱۰۵۸/۹۰	۳۰۵/۷۹	۴۵۱/۶۹	۹۰/۳۳
d	۱۰	۱۸۲۱/۰۷	۱۳۱۳/۸	۱۹۴۲/۲۵	۳۴۸۷/۵۸	۴۹۲۶/۰۶	۴۹۲/۶**
تکرار (r)	۳					۵۸۶/۵۰	۱۹۵/۵
خطای کل (r×t)	۱۰۵					۱۱۳۶۹/۱۹	۱۰۸/۲۸
r×a	۱۵					۲۰۸۳/۰۳	۱۳۸/۸۷
r×b	۴۵					۵۶۴۰/۲۹	۱۲۵/۳۴
$r\times b_1$	۳					۱۸/۶۵	۶/۲۲
$r\times b_2$	۱۵					۷۴۰/۸۸	۴۹/۳۹
$r\times b_3$	۲۷					۳۳۸۰/۴۶	۱۲۵/۲۰
r×c	۱۵					۱۵۰۸/۴۶	۱۰۰/۵۶
r×d	۳۰					۳۶۳۸/۶۱	۱۲۱/۲۸
کل	۱۴۳						

+ - به جزء ژنوتیپ‌ها که با خطای کل آزمون شده‌اند، بقیه منابع تغییر با اثرمتقابل خود با تکرار آزمون گردیده‌اند.
# - a، b، c و غیره در متن تعریف شده‌اند.
* و ** - به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

صحت سه فرض دای آلل (فقدان آلل‌های چندتایی، عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی) امکان تجزیه دای آلل به روش هیمن و جینکز (۱۳، ۱۵ و ۱۶) از طریق استفاده از میانگین تلاقیهای معکوس فراهم آمد. هیمن (۱۳)

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]
[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۶ - تجزیه واریانس دای آلل بر مبنای روش هیمن (یا روش متروجینکز) برای تعداد روز تاگرده افشانی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	مجموع مربعات				مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار	میانگین مربعات+
		تکرار ۱	تکرار ۲	تکرار ۳	تکرار ۴		
ژنوتیپ‌ها(t)#	۳۵	۱/۷۶	۲/۰۵	۱/۷۹	۱/۸۵	۷/۲۵۵۵	۰/۲۰۷۳**
a	۵	۱/۲۷	۱/۵۴	۱/۲۷	۱/۳۹	۵/۴۴۸۶	۱/۰۸۹۷**
b	۱۵	۰/۴۱	۰/۴۳	۰/۴۶	۰/۴۱	۱/۶۳۴۰	۰/۱۰۸۹**
b_1	۱	۰/۱۹	۰/۱۷	۰/۱۵	۰/۱۸	۰/۶۸۳۷	۰/۶۸۳۷**
b_2	۵	۰/۰۳	۰/۰۲	۰/۰۲	۰/۰۳	۰/۰۹۰۸	۰/۰۱۸۲**
b_3	۹	۰/۱۹	۰/۲۴	۰/۲۹	۰/۲۱	۰/۸۵۴۵	۰/۰۹۵۵**
c	۵	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۱۷۷	۰/۰۰۳۵
d	۱۰	۰/۰۶	۰/۰۶	۰/۰۴	۰/۰۴	۰/۱۵۵۲	۰/۰۱۵۵**
تکرار (r)	۳					۰/۰۰۱۲	۰/۰۳۴۰
خطای کل (r×t)	۱۰۵					۰/۲۰۰۴	۰/۰۰۱۹
r×a	۱۵					۰/۰۲۱۹	۰/۰۰۱۵
r×b	۴۵					۰/۰۸۰۸	۰/۰۰۱۸
$r\times b_1$	۳					۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۰۲
$r\times b_2$	۱۵					۰/۰۰۵۴	۰/۰۰۰۴
$r\times b_3$	۲۷					۰/۰۷۴۹	۰/۰۰۲۸
r×c	۱۵					۰/۰۴۳۱	۰/۰۰۲۹
r×d	۳۰					۰/۰۵۴۶	۰/۰۰۱۸
کل	۱۴۳					۷/۴۶۶۱	

+ - به جزژنوتیپ‌ها که با خطای کل آزمون شده‌اند، بقیه منابع تغییر با اثرمتقابل خود با تکرار آزمون گردیده‌اند.

- a، b، c و غیره در متن تعریف شده اند

** - معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

گزارش نمود هنگامی که اثرات پایه مادری معنی دار هستند، ممکن است برآورد واریانس‌ها بیش از حد واقعی خود باشد. برای احتراز از این امر می‌توان با بررسی داده‌ها، در صورتی که فقط یک یا دو والد مسئول وجود این اثرات باشند، آنها را حذف نمود. البته این روش در صورتی عملی است که تعداد والدین دای آلل به اندازه کافی (حداقل ۷ یا ۸ عدد) باشد (۴). به علاوه هر پیشنهادی مبنی بر حذف والدین، با تصادفی بودن آنها و تعمیم نتایج به جامعه ای بزرگتر تضاد دارد. با این وجود،

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

هیمن (۱۳) اظهار داشته است که در صورت وجود اثرات پایه مادری، با استفاده از میانگین تلاقیهای معکوس می‌توان تأثیر آنها را بر سایر پارامترهای ژنتیکی کاهش داد.

همچنین نتایج تجزیه واریانس هیمن اطلاعات کامل تری را در باره ماهیت هتروزیس، در مقایسه با روش گریفینگ به دست می‌دهد. برای مثال معنی دار بودن واریانس مربوط به تفاوتهای بین هیبریدها و والدین (b، معادل SCA) برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی (جدول ۳) عموماً ناشی از دو عامل بود. اول این که این موضوع از تفاوتهای هیبریدها در برابر والدین در هر ردیف، یا تفاوت والدین در بروز هتروزیس ناشی می‌شود (معنی دار بودن b_2). به عبارت بهتر، معنی دار بودن b_2 نشان داد که برای این صفت، برخی از والدها نسبت به بقیه دارای آلل‌های غالب بیشتری بودند. بدین ترتیب یکی از دلایل معنی دار شدن SCA برای این صفت، عدم تقارن در فراوانی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین است. دوم این که این موضوع از بخشی از انحراف غالبیت که در بین F_1ها مشترک و منحصر به فرداست، ناشی می‌گردد (معنی دار بودن b_3 و معادل SCA در روش ۳ گریفینگ). اما میانگین انحراف هیبریدها از متوسط والدین که در رابطه با h^2 بوده و بیانگر اثرات غالبیت یک جهته (b_1) می‌باشد، سهمی را در معنی داری اثرات غالبیت (b) برای این صفت ندارد. با این وجود، معنی دار بودن b برای درصد پروتئین ساقه (جدول ۴)، عمدتاً از انحرافات غالبیت مشترک در بین هیبریدها (b_3) منشأ گرفته است. اما معنی داری b برای ارتفاع گیاه در رسیدگی (جدول ۵)، علاوه بر انحرافات غالبیت مشترک در بین هیبریدها، به اثرات غالبیت یک جهته (b_1) نیز مربوط می‌شود. بنابراین به طور متوسط، ارتفاع گیاه در کلیه هیبریدها، نسبت به میانگین ارتفاع والدهای مربوط در یک جهت انحراف داشته و با توجه به ساختار داده‌ها، از میانگین والدین بیشتر و معنی دار است. برای صفت تعداد روز تا گرده افشانی (جدول ۶) نیز معنی دار بودن اثرات غالبیت به هر سه جزء b_1، b_2 و b_3 مربوط می‌شود.

در ادامه، با استفاده از روش هیمن و جینکز اطلاعات لازم جهت بررسی صحت فرضیات اصلی دای آلل فراهم گردید. نظر به این که شیب رگرسیون W_r روی V_r برای ارتفاع گیاه در رسیدگی ($b = ۰/۹۹۲$) و تعداد روز تا گرده افشانی ($b = ۱/۰۲۱$) به ترتیب فاقد و واجد اختلاف معنی دار با یک و صفر بود، و همچنین آزمون F برای $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ معنی دار نشد، فرضیات مدل ژنتیکی دای آلل برای روش هیمن وجینکز صادق می‌باشند. یعنی برای این دو صفت و در بین والدین به کار برده شده، صحت عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی و فقدان آلل‌های چندتایی محرز گردید، و لذا تجزیه و تحلیل تلاقیهای دای آلل به طور کامل انجام شد و پارامترهای ژنتیکی محاسبه گردید. ولی، میانگین مربعات $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی معنی دار بود (جدول ۷)، که این امر بیانگر عدم یکنواختی آنها در بین ردیفهای مختلف و لذا عدم صحت فرضهای چهارم، پنجم و ششم است. زیرا، در صورت صحت فرضهای فقدان آلل های چندتایی و عدم وجود پیوستگی ژنی، معنی‌دار بودن $W_r + V_r$، بیانگر وجود واریانس غیر افزایشی (غالبیت یا اپیستازی) و معنی دار بودن W_r-V_r، نشان دهنده عدم صحت مدل افزایشی-غالبیت می‌باشد. همچنین شیب رگرسیون حاصل از میانگین داده‌ها و برآورد مشترک (ادغامی) آن واجد اختلاف معنی دار با صفر بود. لیکن هر دو ضریب رگرسیون با یک نیز اختلاف معنی داری نشان دادند (جدول ۸). لذا ضرایب رگرسیون نیز بیانگر اریبی مدل بودند.

تجزیه واریانس $W_r + V_r$ و $W_r - V_r$ برای درصد پروتئین ساقه معنی دار نبود (جدول ۷)، که این موضوع بر صحت فرضیات تأکید دارد. با این وجود، معنی دار نبودن $W_r + V_r$ بیانگر عدم وجود واریانس غیر افزایشی است، در حالی که قبلاً مشاهده شد که برای این صفت واریانس غالبیت (منبع تغییر b) در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار است (جدول ۳). اما شیب رگرسیون مشترک و برآورد حاصل از میانگین تکرارها فاقد اختلاف معنی دار با صفر بود. به علاوه، برآورد مشترک شیب رگرسیون واجد اختلاف معنی دار با یک بود (جدول ۸).

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۷ - تجزیه واریانس W_r+V_r و W_r-V_r برای صفت ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۶ والد یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	میانگین مربعات	
		ارتفاع گیاه در گرده‌افشانی	درصد پروتئین
تکرار	۳	۱۰۷۹۲/۸۳	۹/۰۷
W_r+V_r	۵	۲۹۶۴۴۶/۴۱**	۴/۶۴
خطا	۱۵	۳۷۰۷۷/۲۰	۷/۶۴
تکرار	۳	۶۲۱۱/۹۲	۲۷/۲۴**
W_r-V_r	۵	۲۵۹۳۳/۱۰**	۵/۳۵
خطا	۱۵	۵۰۸۰/۱۶	۲/۷۱

** - معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

جدول ۸ - برآورد ضریب رگرسیون W_r روی V_r برای صفت ارتفاع گیاه در گرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۶ والد یولاف

پارامتر	ارتفاع گیاه در گرده افشانی		درصد پروتئین ساقه	
	برآورداز میانگین ۴ تکرار	برآورد مشترک ۴ تکرار	برآورد از میانگین ۴ تکرار	برآوردمشترک۴تکرار
β	۰/۶۶۹	۰/۵۷۳	۰/۸۲۸	۸۰/۲۹۲
t برای آزمون $\beta=0$	۵/۸۹۸**	۹/۵۵۰**	۱/۶۶۶	۱/۸۴۸
t برای آزمون $\beta=1$	۲/۹۱۹**	۷/۱۲۰**	۰/۳۴۷	۴/۴۸۰**

** - معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

همچنین ضریب رگرسیون حاصل از میانگین ۴ تکرار ($b = ۰/۸۲۸$)، با برآورد مشترک ۴ تکرار ($b_j = ۰/۲۹۲$) بسیار متفاوت بود. ضرایب رگرسیون W_r روی V_r برای تکرارهای اول تا چهارم به ترتیب برابر ۱/۲۳۹، ۰/۱۰۹-، ۰/۵۲۵ و ۱/۲۶۱ بود. بنابراین تفاوتهای زیاد ضرایب رگرسیون در تکرارهای مختلف باعث شده است که برآورد حاصل از میانگین داده‌های ۴ تکرار، عددی نزدیک به یک باشد (اگرچه به علت خطای استاندارد زیاد، این ضریب فاقد اختلاف معنی دار با صفر است). اما در برآورد مشترک ۴ تکرار، جمع جبری مجموع حاصل ضربهای تکرارهای مختلف، برآوردی کوچک به دست داده است. این موضوع اهمیت استفاده از برآورد مشترک تکرارهای مختلف و مقایسه آن با ضریب رگرسیون حاصل از میانگین داده‌ها را نشان می‌دهد. به هر حال برای درصد پروتئین ساقه نیز با توجه به آزمون ضرایب رگرسیون، نتیجه‌گیری

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۹ - تجزیه واریانس W_r+V_r و W_r-V_r برای صفت ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۵ والد (حذف یک والد) یولاف

منابع تغییر	درجات آزادی	میانگین مربعات	
		ارتفاع گیاه در گرده افشانی	درصد پروتئین
تکرار	۳	۳۲۳۶۸/۸۳	۱۹/۰۵**
W_r+V_r	۴	۳۵۰۱۲۳/۱۲**	۱۰/۹۰*
خطا	۱۲	۲۹۳۳۳/۶۳	۲/۷۴
تکرار	۳	۱۰۵۷/۶۷	۶/۳۴**
W_r-V_r	۴	۵۵۵۴/۱۷	۰/۸۰
خطا	۱۲	۲۰۷۶/۸۷	۰/۹۳

* و ** - به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

جدول ۱۰ - برآورد ضریب رگرسیون W_r روی V_r برای صفت ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۵ والد (حذف یک والد) یولاف

پارامتر	ارتفاع گیاه در گرده افشانی		درصد پروتئین ساقه	
	برآورد از میانگین ۴ تکرار	برآورد مشترک ۴ تکرار	برآورد از میانگین ۴ تکرار	برآوردمشترک ۴تکرار
β	۰/۸۷۲	۰/۸۰۷	۰/۹۶۸	۰/۶۸۸
t برای آزمون $\beta=0$	۷/۹۷۴**	۱۳/۶۷۸**	۴/۹۱۳**	۳/۳۰۸**
t برای آزمون $\beta=1$	۱/۱۶۸	۳/۲۷۱**	۰/۱۶۲	۱/۵۰۰

** - معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

شد که فرضیات صادق نمی باشند.

از آن‌جائی که برای هر دو صفت ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، ضرایب رگرسیون کوچکتر از یک بود،اقدام به حذف یک والد با W_r و V_r غیر معمول (W_r نسبتاً پائین و V_r نسبتاً بالا) گردید و مجدداً محاسبات فوق برروی ۵ والد انجام شد (جداول ۹ و ۱۰). نتایج تجزیه برروی ۵ والد برای ارتفاع گیاه درگرده افشانی، بیانگر غیر یکنواختی $W_r + V_r$ برای ردیفهای مختلف (وجود واریانس غیر افزایشی)، ولی یکنواختی $W_r - V_r$ (صحت مدل افزایشی غالبیت) بود (جدول ۹). همچنین ضریب رگرسیون حاصل از میانگین داده‌ها بیانگر برطرف شدن اریبی بود. با این وجود، برآورد مشترک ضریب رگرسیون واجد اختلاف معنی دار با صفر

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

و یک در سطح احتمال یک درصد بود (جدول ۱۰). ضرایب رگرسیون W_r روی V_r برای تکرارهای اول تا چهارم به ترتیب برابر ۰/۹۸۱، ۰/۷۷۰، ۰/۹۴۹ و ۰/۷۳۴ بود، که با حذف تکرار چهارم، برآورد مشترک ضریب رگرسیون نیز فاقد اختلاف معنی دار با یک گردید ($t = 1/2$). بنابراین نتیجه گیری شد که اختلاف معنی دار ضریب رگرسیون مشترک با یک، ناشی از تکرار چهارم بوده و به عوامل ژنتیکی مربوط نمی شود. بنابراین با تجزیه برروی ۵ والد، فرضیات مدل ژنتیکی هیمن و جینکز برقرار می‌باشد. با تجزیه برروی ۵ والد برای درصد پروتئین ساقه، $W_r + V_r$ در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۹). ولی $W_r - V_r$ غیر معنی دار بود، و ضرایب رگرسیون نیز اریبی نشان ندادند (جدول ۱۰). در این حالت معنی دار بودن $W_r + V_r$ (در سطح احتمال ۵ درصد) با معنی دار بودن b (درسطح احتمال ۵ درصد) در جدول ۴ مطابقت دارد، در حالی که در تجزیه برروی ۶ والد، $W_r + V_r$ معنی دار نبود (جدول ۷). بدین ترتیب برای این صفت نیز فرضیات صادق بود و تجزیه برروی ۵ والد انجام شد. با این وجود برای بررسی اثر عدم صحت فرضیات برروی نتایج تجزیه هیمن وجینکز، محاسبات مربوط به دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه به صورت مجزا برروی ۶ والد (عدم برقراری فرضیات) و ۵ والد (صحت فرضیات) انجام گردید (جداول ۷ تا ۱۰). برای درصد پروتئین دانه نیز ضرایب رگرسیون W_r روی V_r، از یک انحراف داشت و با توجه به این که جهت صحت مدل، نیاز به حذف حداقل دو والد بود، از محاسبه پارامترهای ژنتیکی صرف نظر شد.

پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری برای ارتفاع گیاه در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی، در جدول ۱۱ نشان داده شده‌اند. مقادیر H_1، H_2 و F نسبت به مقادیر اولیه خود (H'_1، H'_2 و F')، برای هر دو صفت کاهش یافتند. بنابراین برای این دو صفت اگر از برآوردهای مستقیم این پارامترهای ژنتیکی برای محاسبه نسبتهای ژنتیکی و شاخصهای آماری استفاده شود، تفاوتهایی در نتایج به وجود خواهد آمد، اگرچه این تفاوتها خیلی اساسی نیستند. با این وجود، این رابطه در مورد ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، که در دو حالت ۶ و ۵ والدی تجزیه شده‌اند (جدول ۱۲)، مشاهده نمی شود. به طوری که پس از اعمال تصحیح برای این دو صفت، H_1 و H_2 به دست آمده برخلاف حالت قبلی افزایش یافته، ولی مقدار F برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی، در هر دو حالت صحت و عدم صحت فرضیات، کاهش پیدا کرد. اما مقدار آن برای درصد پروتئین ساقه در تجزیه برروی ۶ والد کاهش یافته، در حالی که در تجزیه برروی ۵ والد افزایش یافت. بدین ترتیب به نظر می‌رسد که برای مقادیر برآوردهای H_1، H_2 و F براساس روش پیشنهادی هیمن (۱۴)، نمی توان رابطه ای کلی ارائه نمود و بسته به علامت و مقادیر H'_1، H'_2 و F' و تعداد والدین، نتایج متفاوت خواهد بود.

از طرف دیگر مقایسه پارامترهای ژنتیکی به دست آمده در دو حالت تجزیه برروی ۶ و ۵ والد، برای دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، براهمیت توجه به ناارریبی مدل ژنتیکی و صحت فرضیات روش هیمن وجینکز تأکید دارد. برای مثال، برای هر دو صفت مقادیر D (واریانس افزایشی) پس از حذف یک والد و احراز صحت فرضیات ژنتیکی افزایش یافت، در حالی که مقادیر H_1 (واریانس غالبیت) برای هر دو صفت کاهش پیدا کرد. به همین دلیل برای هر دو صفت در حالت ۶ والد، درجه غالبیت در محدوده فوق غالبیت [$\sqrt{H_1/D} > 1$] بود، در حالی که پس از حذف یک والد، این نسبت بیانگر غلبه نسبی است. این نتیجه معادل اثر پیوستگی ژنها در حالت دفع[1] (ناجفت) است که به آن فوق غالبیت کاذب[2] گویند (۶ و ۱۸). مول و استوبر (۲۰) با مقایسه نتایج بسیاری از مطالعات، معتقدند که اثر فوق غالبیت ژن‌ها در توارث عملکرد و سایر صفات زراعی مرتبط با آن، در گیاهان مهم زراعی نقشی ندارد و اکثر نتایج گزارش شده برای غالبیت یا فوق غالبیت احتمالاً از نوع کاذب هستند. رضائی (۱) در مطالعه

۱- Repulsion ۲- Pseudo overdominance

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۱۱ - برآورد پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری در روش هیمن و جینکز برای ارتفاع گیاه دررسیدگی وتعدادروزتاگرده افشانی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

پارامتر های ژنتیکی و شاخصهای آماری	مقادیر برآورد شده	
	ارتفاع گیاه در رسیدگی	تعداد روز تا گرده‌افشانی
D	۵۸۰/۶۹	۰/۱۱۸۱
H_1'	۷۴/۲۲	۰/۰۴۰۹
H_2'	-۰/۴۸	۰/۰۳۸۶
F'	-۶۸/۴۳	۰/۰۳۱۵
h^2	-۱۸/۶۸	۰/۰۹۴۱
H_1	۴۷/۹۸	۰/۰۲۸۹
H_2	-۱۷۶/۱۲	۰/۰۲۲۰
F	-۱۰۲/۶۴	۰/۰۴۷۲
H_1-H_2	۲۲۴/۱۰	۰/۰۰۶۹
$H_2/4H_1$	-	۰/۱۹۰۳
$\sqrt{H_1/D}$	۰/۲۹	۰/۴۹۴۷
$\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$	۰/۵۳	۲/۳۵۵۴
همبستگی (W_r+V_r) و Y_r	۰/۴۷	۰/۷۰۰۰
h^2/H_2	۰/۱۱	۰/۸۲۶۷
قابلیت توارث عمومی	۰/۸۸	۰/۸۷۰۰
قابلیت توارث خصوصی	۰/۷۹	۰/۸۳۰۰

خصوصیات ژنتیکی ریشه گندم و رضائی و منزوی کرباسی (۲) در مطالعه شاخص برداشت برروی ۸ واریته گندم پائیزه نیز استدلالی مشابه ارائه نمودند. به هر حال، از آن‌جائی که در این مطالعه اثرات فوق غالبیت ژن‌ها برای هر دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه با تجزیه برروی ۶ والد مشاهده شد (که در این حالت فرضیات مدل ژنتیکی هیمن وجینکز

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۱۲ - برآورد پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری در روش هیمن و جینکز برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه در دو حالت تجزیه بر روی ۶ و ۵ والد (حذف یک والد)

پارامتر های ژنتیکی و شاخصهای آماری	ارتفاع گیاه در گرده‌افشانی		درصد پروتئین ساقه	
	۶ والد	۵ والد	۶ والد	۵ والد
D	۳۹۲/۲۳	۴۳۳/۰	۴/۲۹	۴/۴۸
$\hat{H}_1$	۴۲۷/۴۲	۲۸۱/۳۳	۴/۱۷	۳/۰۹
$\hat{H}_2$	۴۰۶/۱۵	۲۸۷/۵	۳/۸۵	۲/۵۶
F	-۱۲۴/۴۱	-۷۰/۹۰	-۰/۹	۰/۲۵
h^2	۲۶/۹۸	۳۵/۰۸	-۰/۶۳	-۰/۶۷
H_1	۴۹۴/۷۴	۳۳۵/۴۳	۴/۹۴	۳/۴۳
H_2	۴۳۰/۹۳	۳۰۵/۶۰	۳/۹	۰/۵۶
F	-۱۸۶/۶۲	-۱۱۸/۱۷	-۱/۳۶	۰/۴۲
H_1-H_2	۶۳/۸۱	۲۹/۸۳	۰/۹۵	۲/۷۸
$H_2/4H_1$	۰/۲۲	۰/۲۳	۰/۲۰	۰/۰۴
$\sqrt{H_1/D}$	۱/۱۲	۰/۸۷	۱/۰۷	۰/۸۶
$\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$	۰/۶۵	۰/۷۳	۰/۷۴	۱/۱۱
همبستگی (W_r+V_r) و Y_r	۰/۸۲	۰/۷۶	۰/۳۹	۰/۰۲
h^2/H_2	۰/۰۶۳	۰/۱۱۵	-	-
قابلیت توارث عمومی	۰/۸۹	۰/۹۰	۰/۶۴	۰/۷۲
قابلیت توارث خصوصی	۰/۶۸	۰/۷۰	۰/۴۷	۰/۵۷

صادق نبودند)، ولی پس از حذف یک والد و احراز صحت فرضیات غلبه نسبی حاکم بود، بنابراین به احتمال قوی این نتیجه از فوق غالبیت کاذب ناشی شده است. همچنین با توجه به این که در نسلهای F_1 و یا F_2 حاصل از تلاقی رگه‌های هموزیگوت، احتمال وجود آلل‌های چند تایی پائین است (۵) و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی در بسیاری از مطالعات نقش

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

زیادی در کل واریانس ژنتیکی نداشته است (۱۱)، به نظر می‌رسد که پیوستگی بین مکانهای ژنی (بخصوص از نوع دفع) مهمترین عامل در ظهور فوق غالبیت کاذب باشد.

پس از حذف یک والد، علاوه بر تغییر مقادیر واریانس افزایش و غالبیت، تغییرات دیگری نیز در نتایج تجزیه‌ها مشاهده شد که یا در اثر تغییر مقادیر D، H_1 و H_2 حاصل شدند و یا به والد حذف شده مربوط بودند. برای مثال از آن جائی که پس از حذف یک والد مقدار D افزایش یافت، قابلیت توارث خصوصی نیز افزایش نشان داد (جدول ۱۱). اما تغییرات دیگری نیز در نتایج مشاهده می‌شود.

نسبت $\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$ که بیانگر نسبت آلل‌های غالب به مغلوب است، برای درصد پروتئین ساقه از ۰/۷۴ در تجزیه با ۶ والد، به ۱/۱۱ در تجزیه با ۵ والد افزایش یافت. این تغییر نشان می‌دهد که والد حذف شده دارای آلل‌های مغلوب زیادی بوده است که حذف آن باعث افزایش میزان آلل‌های غالب در بین ۵ والد شده است. البته این موضوع به نسبت آلل‌های غالب و مغلوب سایر والدین نیز بستگی دارد، به طوری که در مورد ارتفاع گیاه در گرده افشانی، پس از حذف یک والد، افزایش اندکی در این نسبت مشاهده می‌شود. یعنی در مقایسه با ژن‌های کنترل کننده درصد پروتئین ساقه، سایر والدین نیز برای کنترل ارتفاع گیاه در گرده افشانی دارای آلل‌های مغلوب بیشتری بوده‌اند.

جهت مقایسه روشهای گریفینگ و هیمن وجینکز و بررسی اثر فرضهای ۴، ۵ و ۶ دای آلل برروی نتایج، با استفاده از روش گریفینگ نیز برای دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه در دو حالت ۶ و ۵ والدی، درجه غالبیت و قابلیتهای توارث عمومی و خصوصی محاسبه گردید (جدول ۱۳). برخلاف روش هیمن وجینکز، در روش گریفینگ در حالت ۶ والدی نیز برای هر دو صفت غلبه نسبی مشاهده شد، اما مشابه با روش هیمن وجینکز با حذف یک والد درجه غالبیت کاهش یافت. همچنین قابلیتهای توارث عمومی و خصوصی نیز مثل قبل، با حذف یک والد و صحت فرضیات افزایش یافت. در مجموع، درجه غالبیت در روش گریفینگ در هر دو حالت ۶ و ۵ والدی کمتر از روش هیمن وجینکز بود. از آن جائی که در روش ۱ گریفینگ برای محاسبه مجموع مربعات SCA از اطلاعات مربوط به والدین نیز استفاده می‌شود، بنابراین ممکن است واریانس SCA در این روش (و همچنین روش ۲ گریفینگ) اریب باشد. اما واریانس SCA در روشهای ۳ و ۴ گریفینگ تحت تأثیر این امر قرار نمی گیرد (۱۷). لذا احتمالاً یکی از دلایل برآورد کمتر درجه غالبیت در روش گریفینگ (جدول ۱۳) در مقایسه با روش هیمن وجینکز (جدول ۱۲) در هر دو حالت ۶ و ۵ والدی، برآورد اریب SCA در روش ۱ گریفینگ می‌باشد. بدین ترتیب، در صورتی که جهت محاسبه SCA در جداول ۳ و ۴، به جای b از b_3 (معادل SCA روش ۳ گریفینگ) استفاده شود، مقدار d برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه به ترتیب برابر ۰/۹۲ و ۰/۶۹ به دست می‌آید. به همین ترتیب اگر در حالت ۵ والدی نیز از b_3 یا SCA روش ۳ گریفینگ استفاده شود (جداول گزارش نشده اند)، مقدار d برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه به ترتیب برابر ۰/۹۱ و ۰/۴۲ می‌شود. محاسبات اختلاف بین دو روش گریفینگ و هیمن وجینکز را کمتر می‌نماید، بخصوص زمانی که از ۵ والد استفاده شده و فرضیات صادق می‌باشند. اما با مقایسه جداول ۱۲ و ۱۳ مشاهده می‌شود که روش هیمن وجینکز بسیار بیشتر از روش گریفینگ تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار گرفته است، به طوری که در حالت ۶ والدی برای هر دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، مقدار d بزرگتر از یک بوده (جدول ۱۲) ولیکن در روش گریفینگ کوچکتر از یک است (جدول ۱۳). به علاوه پس از حذف یک والد، برآورد d در روش هیمن وجینکز همچنان بیشتر از روش گریفینگ است. هیمن (۱۳) اظهار می‌دارد که توزیع آلل‌ها در والدینی که در روش هیمن وجینکز به‌کار می‌روند باید یکنواخت باشد. بنابراین شاید یکی از دلایل دیگر برآورد بیشتر d در روش هیمن وجینکز توزیع غیر یکنواخت آلل‌های غالب و مغلوب در والدین این مطالعه باشد.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

جدول ۱۳ - برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی با استفاده از روش گریفینگ (روش ۱، مدل ثابت) برای ارتفاع گیاه درگرده‌افشانی و درصد پروتئین ساقه در دو حالت : الف - تجزیه بر روی ۶ والد (جدول ۲) ب - تجزیه بر روی ۵ والد+

پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی	ارتفاع گیاه در گرده افشانی		درصد پروتئین ساقه	
	۶ والد	۵ والد	۶ والد	۵ والد
σ^2_{gca}	۱۳۲/۷۴۳	۱۲۴/۴۷۰	۱/۳۳۳	۱/۲۵۵
σ^2_{sca}	۷۶/۹۵۷	۵۵/۴۵۷	۰/۳۳۶	۰/۱۸۱
$E=\sigma^2_{e/r}$	۲۲/۹۵۹	۱۵/۴۳۸	۰/۸۰۰	۰/۵۲۱
σ^2_A	۲۶۵/۴۸۶	۲۴۸/۹۴۵	۲/۶۶۶	۲/۵۱۰
σ^2_D	۷۶/۶۵۷	۵۵/۵۴۷	۰/۳۳۶	۰/۱۸۱
$\bar{d}$	۰/۷۶	۰/۶۷	۰/۵۰	۰/۳۸
قابلیت توارث عمومی	۰/۹۴	۰/۹۵	۰/۷۹	۰/۸۴
قابلیت توارث خصوصی	۰/۷۳	۰/۷۸	۰/۷۰	۰/۷۸

+ - تجزیه واریانس دای آلل به روش گریفینگ بر روی ۵ والد گزارش نشده است

از طرف دیگر، شباهت برآوردهای قابلیت توارث عمومی و خصوصی در دو روش اخیر بیشتر از برآوردهای درجه غالبیت بود (جداول ۱۲ و ۱۳). اما برای هر دو صفت، برآوردهای روش گریفینگ بزرگتر بود. در این مورد نیز در صورت استفاده از SCA روش ۳ گریفینگ، اختلاف برآورد قابلیت توارث در دو روش کمتر خواهد شد.

نتیجه گیری

نتایج این مطالعه نشان داد که تجزیه واریانس هیمن (۱۲) شیوه کاملتر تجزیه دای آلل به روش گریفینگ (۱۰) می‌باشد که اطلاعات بیشتری در رابطه با ماهیت هتروزیس به دست داده و امکان آزمون اثرات پایه مادری را فراهم می‌سازد. از طرف دیگر ضرایب رگرسیون W_r روی V_r، که به صورت برآورد مشترک r تکرار و برآورد حاصل از میانگین داده‌های r تکرار به دست می‌آیند، در مقایسه با تجزیه‌های واریانس $V_r + W_r$ و $W_r - V_r$ شاخص مناسب تری جهت بررسی فرضهای چهارم، پنجم و ششم دای آلل (فقدان آلل‌های چند تایی، عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی) می‌باشند. به علاوه نتایج تجزیه دای آلل به روش هیمن وجینکز زمانی معتبر و از استنباط درستی برخوردار است که ضریب رگرسیون W_r روی V_r به ترتیب واجد و فاقد اختلاف معنی دار با صفر و یک باشد. در این خصوص برآورد مشترک ضریب رگرسیون W_r روی V_r ویژگیهای ژنتیکی والدین را بهتر از برآورد حاصل از میانگین داده‌های دای آلل نشان می‌دهد. این موضوع از آن جا ناشی می‌شود که ممکن است اثرات تکرارهای مختلف در میانگین داده‌های دای آلل منعکس نگردد. در این زمینه، توجه به شیب رگرسیون W_r روی V_r در تکرارهای مختلف و مقایسه آن با برآورد مشترک و برآورد حاصل از میانگین داده‌ها به قضاوت

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

صحیح کمک شایانی خواهد نمود. نتایج تجزیه هیمن و جینکز در دو حالت صحت و عدم صحت فرضیات مدل ژنتیکی، نشان داد که روش هیمن وجینکز به شدت تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار گرفته و نتایج کاملاً متفاوتی به دست می‌دهد. از بین پارامترهای ژنتیکی، مقادیر واریانس افزایشی و غالبیت و لذا درجه غالبیت، بیشتر از سایر پارامترها تحت تأثیر این امر قرار گرفتند. بنابراین به نظر می‌رسد که آزمونهای اولیه برای بررسی صحت فرضیات تجزیه دای آلل از طریق روشهای ارائه شده امری ضروری هستند و عدم توجه به این نکات، بخصوص زمانی که هدف از تجزیه، محاسبه پارامترهای ژنتیکی و تعمیم نتایج به جامعه‌ای بزرگتر باشد، استنباط نادرستی را در پی خواهد داشت. با این وجود روش گریفینگ کمتر از روش هیمن وجینکز تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار می‌گیرد. البته این نتایج فقط با مطالعه دو صفت و درگیاهی خودگشن حاصل شده است. در حالی که برای صفات دیگر و یا درگیاهان دگرگشن که معمولاً هتروزیس بیشتر بوده و سهم واریانس غیر افزایشی محسوس تر می‌باشد، ممکن است تأثیر پذیری روش گریفینگ نیز افزایش یابد، که این موضوع نیاز به مطالعه بیشتری دارد. در نهایت، به نظر می‌رسد زمانی که فرضیات مدل ژنتیکی دای آلل صادق هستند، نتایج حاصل از دو روش گریفینگ و هیمن وجینکز قابل مقایسه خواهند بود.

منابع مورد استفاده

۱- رضائی، ع.م. ۱۳۶۹. بررسی ژنتیکی خصوصیات ریشه در گندم پائیزه، مجله علوم کشاورزی ایران، جلد ۲۱، شماره های ۱ و ۲، ص ۳۹-۲۷.

۲- رضائی، ع.م. وب. منزوی کرباسی راوری. ۱۳۷۲. بررسی کنترل شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک در ۸ واریته گندم پائیزه به روش تجزیه و تحلیل تلاقیهای دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران، جلد ۲۴، شماره ۱، ص ۱۷-۷.

3- Christie, B.R., and V.I. Shattuck. 1992. The diallel cross: Design, analysis, and use for plant breeders. Plant Breed. Rev. 9:9-36.

4- Christie, B.R., V.I. Shattuck, and G.A. Dick. 1988. The Diallel Cross, Its Analysis and Interpretation. Univ. of Guelph. Ontario, Canada. 134 p.

5- Comstock. R.E., and H.F. Robinson. 1952. Estimation of average dominance of genes. pp. 494-516. *In* Gowen. J.W. (ed) Heterosis. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.

6- Falconer. D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, London. 438 p.

7- Gardner, C.O., and S.A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of variety cross diallel and related population. Biometrics 22:439-452.

8- Gilbert, N.E. G. 1985. Diallel cross in plant breeding. Heredity 12:477-492.

9- Griffing. B. 1956. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10:31-50.

10- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9:463-493.

11- Hallauer, A.R. and G.B. Miranda. 1988. Quantitative Genetics in Maize Breeding. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. 468 p.

12- Hayman, B.I. 1954. The analysis of variance of diallel crosses. Biometrics 10:235-244.

13- Hayman, B.I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.

14- Hayman, B.I. 1963. Notes in diallel-cross theory. pp. 571-578. *In*: Hanson, W.D., and H.F. Robinson (eds) Statistical Genetics and Plant Breeding. Washington D.C., Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Coun.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]

15- Jinks, J.L. 1954. The analysis of continuous variation in diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 89: 767-788.

16- Jinks, J.L., and B.I. Hayman. 1953. The analysis of diallel crosses. Maize Genet. Coop. News. 27(1): 48-54.

17- Jui, P. Y. and L. P. Lefkovitch. 1992. Selecting the size of a diallel crosses experiment. Theor. Appl. Genet. 85(1) :21-25.

18- Kempthorne, O. 1969. An Introduction to Genetic Statistics. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. 545 p.

19- Mather, K., and J.L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. Chapman and Hall, London.

20- Moll, R.H., and C.W. Stuber. 1974. Quantitative genetics: Imperical results relevant to plant breeding. Adv. Agron. 26: 277-313.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1377.2.1.4.8]