

لزوم توجه به مفروضات مدل ژنتیکی تجزیه دای آلل

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 بر مبنای تجزیه واریانس هیمن، اثر پایه مادری برای هیچ یک از صفات معنی دار نگردید. لذا برای بررسی صحت مدل و سه فرض فقدان آلل های چندتایی، عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی از میانگین تلاقیهای دو طرفه و رگرسیون W_T روی V_T ، تجزیه واریانس $W_T + V_T$ و $W_T - V_T$ استفاده گردید. هیچکدام از روشها برای ارتفاع در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی آریبی 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، آریبی بر طرف 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_T روی V_T نسبت به تجزیه واریانس $W_T + V_T$ و $W_T - V_T$ 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 تأثیر آریبی مدل قرار گرفته و برآوردهای کاملاً متفاوتی برای آنها به دست می آید. روش گریفینگ کمتر از روش هیمن و جینکز تحت تأثیر آریبی مدل ژنتیکی قرار گرفت. بدین ترتیب به نظر می رسد که آزمونه های اولیه برای بررسی صحت فرضیات مدل ژنتیکی هیمن و جینکز و اطمینان از صحت نتایج از طریق روشهای ارائه شده امری ضروری است.

واژه های کلیدی - اثر ژن، اجزاء واریانس، پارامترهای ژنتیکی، تلاقیهای معکوس، قابلیت ترکیب پذیری، قابلیت توارث، یولاف.

مقدمه

روش تجزیه دای آلل نیز که کاربردهای فراوانی در ژنتیک کمی و اصلاح 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:

در کلیه مطالعات ژنتیک کمی برای این که بتوان روابط ژنتیکی موجود در جامعه را با فرمول های ریاضی نشان داد و به اثبات رسانید از مدل های ژنتیکی استفاده می گردد. تمامی این مدل ها بر اساس فرضیاتی استوار هستند که صحت نتایج حاصل از هر روش، منوط به صادق بودن کلیه مفروضات آن است.

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

آل، اثر فرضیات دای آل بر روی نتایج تجزیه و نشان دادن اهمیت توجه به این مفروضات می باشد.

مواد و روشها

به منظور انجام این مطالعه از ۶ لاین یولاف با شماره‌های شناسایی PI۳۱۷۷۳۵، CI۹۱۸۶، PI۱۹۷۸۴۱، CI۴۱۵۸، PI۳۲۴۸۱۹ و CI۶۵۷۰ به عنوان والدین تلاقیهای دای آل استفاده شد. کلیه ۳۰ تلاقی ممکن بین ۶ والد انجام گردید و ۳۶ حاصل (۳۰ تلاقی F_۱ 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_۲O_۵ و K_۲O، 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: σ_A^2 واریانس خطای طرح بلوک تقسیم بر تعداد تکرار، و σ_D^2 به ترتیب اجزاء متشکله واریانس افزایشی و غالبیت می باشند.

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

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

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

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- آل‌های چندتایی وجود نداشته باشند، یعنی هر مکان ژنی دارای دو آل 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 می باشند. همچنین، فرض چهارم در صورت خالص بودن والدین (صحت فرض دوم)، تا نسل F_۲ چندان مهم نیست، زیرا در نسل F_۲ حاصل از تلاقی رگه‌های هموزیگوت، آل‌های چند تایی فقط در اثر موتاسیون به وجود می آیند 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 آل در گیاهان با دو روش هیمن و جینکز (۱۳، ۱۵ و ۱۶) و گریفینگ (۹ و ۱۰) انجام می شود. روشهای گاردنروابرهارت (۷)، هیمن (۱۲) و متروچینکز (۱۹) مشابه روش گریفینگ هستند. در روش گریفینگ (۱۰)، در صورت خالص نبودن والدین و یا وجود اثرات مادری نیز تجزیه انجام می گیرد، در حالی که در روش هیمن و جینکز 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 می شوند و درجه غالبیت و قابلیت توارث تعیین می گردد، ممکن است نتایج حاصل از تجزیه، تحت تأثیر صحت فرضیات (بالاخص فرضهای پنجم و ششم) قرار گیرد. در حالی که در تجزیه هیمن و جینکز، امکان بررسی صحت این فرضیات وجود دارد.

هدف از این مطالعه بررسی روشهای ارزیابی فرضیات دای

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

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

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 (\bar{V}_r)، واریانس میانگین ردیفها ($V_{\bar{r}}$)، میانگین کوواریانس ردیفها (\bar{W}_r)، میانگین والدها (ml0) و میانگین نتاج (ml1)، پارامترهای D، H_1 ، H_2 ، F و h^2 برآورد شد. همچنین براساس پیشنهاد همین (۱۴)، مبنی بر این که برآوردهای H_1 ، H_2 و F در دای آلل های کوچک اریب می باشند، برآوردهای ناریب آنها با استفاده از روابط زیر محاسبه گردید.

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

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

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

بحث نموده اند، 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 همین و جینکز (۱۳، ۱۵ و ۱۶) بر روی 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 داده های جدول دای آلل و برآورد مشترک^۱ (ادغام شده) حاصل از ۴ تکرار به دست آمد. با توجه به نتایج

۱- Joint (pooled) estimate

جدول ۲ - تجزیه واریانس دای آلل به روش ۱ گریفینگ برای ارتفاع گیاه درگرده افشانی 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** | $\sigma^2_e + 2pr \frac{1}{p-1} \sum gca^2$ |
| 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 | σ^2_e |
| کل | ۱۴۳ | ۵۶۳۴۶/۵۶ | ۸۵۷/۴۵ | | | |

* و ** - به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

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 هرلین) 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 در گرده 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

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

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

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

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

نتایج و بحث

تفاوت بین ژنوتیپ‌ها برای کلیه صفات در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود (جدول 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 در گرده 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

جدول ۳ - تجزیه واریانس دای آلل بر مبنای روش همین (یاروش متروجنیکز) برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

| میانگین مربعات + | مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار | مجموع مربعات | | | | درجات آزادی | منابع تغییر |
|---------------------|--|--------------|----------|----------|---------|-------------|------------------|
| | | تکرار ۴ | تکرار ۳ | تکرار ۲ | تکرار ۱ | | |
| ۱۳۲۸/۸۳** | ۴۶۵۰۸/۹۳ | ۱۷۷۱۵/۲۴ | ۱۱۹۷۶/۹۴ | ۱۳۱۷۳/۵۱ | ۱۳۲۸/۸۰ | ۳۵ | ژنوتیپ‌ها (t) # |
| ۶۴۶۳/۴۹** | ۳۲۳۱۷/۴۳ | ۱۰۷۶۵/۹۲ | ۶۹۴۸/۰۴ | ۸۶۱۱/۳۵ | ۸۲۳۳/۲۹ | ۵ | a |
| ۷۰۷/۴۹** | ۱۰۶۱۲/۴۰ | ۴۱۸۴/۹۶ | ۲۹۳۲/۸۷ | ۳۳۴۸/۸۴ | ۳۸۹۵/۴۹ | ۱۵ | b |
| ۳۶۴/۸۰ | ۳۶۴/۸۰ | ۱۱۰/۲۸ | ۲۲۰/۲۳ | ۱۴۲/۵۵ | ۱۳۶/۲۶ | ۱ | b _۱ |
| ۱۵۵/۶۵** | ۱۲۷۸/۲۶ | ۴۴۷/۲۷ | ۴۷۷/۲۵ | ۳۳۹/۵۷ | ۶۴۷/۴۸ | ۵ | b _۲ |
| ۹۹۶/۵۹** | ۸۹۶۹/۳۴ | ۴۳۸۵/۰۸ | ۲۶۳۵/۱۴ | ۲۹۷۳/۸۲ | ۳۵۴۹/۳۵ | ۹ | b _۳ |
| ۱۵۵/۷۰ | ۷۷۸/۵۲ | ۵۹۲/۵۵ | ۵۰۵/۴۲ | ۴۲۹/۹۲ | ۳۷۷/۹۱ | ۵ | c |
| ۲۸۰/۰۶** | ۲۸۰۰/۵۷ | ۱۹۴۳/۱۶ | ۱۴۱۱/۹۶ | ۷۲۳/۴۰ | ۷۳۹/۱۱ | ۱۰ | d |
| ۶۵/۰۳ | ۱۹۵/۰۹ | | | | | ۳ | تکرار (T) |
| ۹۱/۸۳ | ۹۶۴۲/۵۴ | | | | | ۱۰۵ | خطای کل (T×t) |
| ۱۴۹/۴۱ | ۲۲۴۱/۱۷ | | | | | ۱۵ | r×a |
| ۸۳/۳۳ | ۳۷۴۹/۷۶ | | | | | ۴۵ | r×b |
| ۸۱/۵۱ | ۲۴۴/۵۲ | | | | | ۳ | r×b _۱ |
| ۴۲/۲۲ | ۶۳۳/۳۱ | | | | | ۱۵ | r×b _۲ |
| ۱۶۹/۴۱ | ۴۵۷۴/۰۵ | | | | | ۲۷ | r×b _۳ |
| ۷۵/۱۵ | ۱۱۲۷/۲۸ | | | | | ۱۵ | r×c |
| ۶۷/۲۴ | ۲۰۱۷/۰۶ | | | | | ۳۰ | r×d |
| | ۵۶۳۴۶/۵۶ | | | | | ۱۴۳ | کل |

+ - 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.
 ** - معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد

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

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

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

| میانگین مربعات ⁺ | مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار | مجموع مربعات | | | | درجات آزادی | منابع تغییر |
|--------------------------------|--|--------------|---------|---------|---------|-------------|------------------|
| | | تکرار ۴ | تکرار ۳ | تکرار ۲ | تکرار ۱ | | |
| ۱۴/۸۴** | ۵۱۹/۲۹ | ۲۶۶/۵ | ۱۸۱/۳ | ۲۶۸/۹ | ۱۳۸/۴ | ۳۵ | ژنوتیپ‌ها (t) # |
| ۶۷/۱۹** | ۳۳۵/۹۵ | ۱۳۴/۴ | ۹۲/۴ | ۸۱/۰ | ۶۲/۵ | ۵ | a |
| ۵/۸۸* | ۸۸/۲۲ | ۳۲/۵ | ۵۱/۰ | ۹۹/۶ | ۴۴/۳ | ۱۵ | b |
| ۰/۲۸ | ۰/۲۸ | ۰/۰۴ | ۲/۵ | ۰/۵ | ۰/۱ | ۱ | b _۱ |
| ۲/۷۲ | ۱۳/۶۰ | ۴/۸ | ۱۲/۵ | ۱۵/۶ | ۹/۴ | ۵ | b _۲ |
| ۸/۲۶* | ۷۴/۳۴ | ۲۷/۶ | ۳۶/۰ | ۷۲/۸ | ۳۴/۸ | ۹ | b _۳ |
| ۸/۸۰ | ۴۴/۱۴ | ۴۸/۴ | ۱۳/۰ | ۴۹/۷ | ۱۰/۲ | ۵ | c |
| ۵/۱۰ | ۵۰/۹۹ | ۵۱/۲ | ۲۴/۹ | ۳۸/۶ | ۲۱/۴ | ۱۰ | d |
| ۰/۸۰ | ۲/۴۱ | | | | | ۳ | تکرار (r) |
| ۳/۲۰ | ۳۳۵/۷۶ | | | | | ۱۰۵ | خطای کل (r×t) |
| ۲/۲۹ | ۳۴/۳۵ | | | | | ۱۵ | r×a |
| ۳/۰۹ | ۱۳۹/۱۸ | | | | | ۴۵ | r×b |
| ۰/۹۳ | ۲/۷۹ | | | | | ۳ | r×b _۱ |
| ۱/۹۱ | ۲۸/۶۹ | | | | | ۱۵ | r×b _۲ |
| ۳/۵۹ | ۹۶/۸۶ | | | | | ۲۷ | r×b _۳ |
| ۵/۱۴ | ۷۷/۱۶ | | | | | ۱۵ | r×c |
| ۲/۸۴ | ۸۵/۱۱ | | | | | ۳۰ | r×d |
| | ۸۵۷/۴۵ | | | | | ۱۴۳ | کل |

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

وسيله 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 معنی‌دار نبود. لذا برخلاف تصور اولیه، برای بررسی

گریفینگ دلیل قطعی بر وجود اثرات پایه مادری نمی‌باشد، با استفاده از روش هیمن (۱۲)، اثرات تلاقیهای معکوس به اثرات پایه مادری (c) و اثرات غیر مادری (d) شکسته شد، تا بدین

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

| منابع تغییر | درجات آزادی | مجموع مربعات | | | | میانگین مربعات + |
|------------------|-------------|--------------|----------|---------|---------|---------------------|
| | | تکرار ۴ | تکرار ۳ | تکرار ۲ | تکرار ۱ | |
| ژنوتیپ‌ها (t) # | ۳۵ | ۲۰۰۱۰/۳ | ۱۱۸۸۳۲/۲ | ۱۴۱۰۵/۸ | ۱۳۳۸۷/۵ | ۱۳۷۱/۹۰** |
| a | ۵ | ۱۲۵۸۷/۹ | ۷۴۱۸/۹۱ | ۱۱۱۴۶/۷ | ۸۱۳۶/۵۹ | ۷۴۴۱/۴** |
| b | ۱۵ | ۳۶۲۸/۹۷ | ۱۴۶۳/۰۹ | ۱۲۵۷/۴ | ۳۲۲۲/۳۷ | ۲۶۲/۱۲* |
| b _۱ | ۱ | ۵۹/۳۶ | ۱۳۶/۵۹ | ۳۲/۳ | ۶۹/۳۲ | ۲۷۹/۳۸** |
| b _۲ | ۵ | ۳۹۸/۱۹ | ۱۷۴/۱۴ | ۱۴۵/۹ | ۶۳۲/۳۸ | ۱۲۱/۹۴ |
| b _۳ | ۹ | ۳۱۷۰/۹۲ | ۱۱۵۲/۳۶ | ۱۰۷۹/۳ | ۲۵۲۰/۶۷ | ۵۰۴/۷۵** |
| c | ۵ | ۳۰۵/۷۹ | ۱۰۵۸/۹۰ | ۳۸۷/۹ | ۲۰۷/۴۶ | ۹۰/۳۳ |
| d | ۱۰ | ۳۴۸۷/۵۸ | ۱۹۴۲/۲۵ | ۱۳۱۳/۸ | ۱۸۲۱/۰۷ | ۴۹۲/۶** |
| تکرار (r) | ۳ | ۵۸۶/۵۰ | | | | ۱۹۵/۵ |
| خطای کل (r×t) | ۱۰۵ | | | | | ۱۰۸/۲۸ |
| r×a | ۱۵ | | | | | ۱۳۸/۸۷ |
| r×b | ۴۵ | | | | | ۱۲۵/۳۴ |
| r×b _۱ | ۳ | | | | | ۶/۲۲ |
| r×b _۲ | ۱۵ | | | | | ۴۹/۳۹ |
| r×b _۳ | ۲۷ | | | | | ۱۲۵/۲۰ |
| r×c | ۱۵ | | | | | ۱۰۰/۵۶ |
| r×d | ۳۰ | | | | | ۱۲۱/۲۸ |
| کل | ۱۴۳ | | | | | |

+ - به جزء 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.
* 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)

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

| میانگین مربعات ⁺ | مجموع مربعات برای جمع داده‌های ۴ تکرار | مجموع مربعات | | | | درجات آزادی | منابع تغییر |
|--------------------------------|--|--------------|---------|---------|---------|-------------|------------------------------|
| | | تکرار ۴ | تکرار ۳ | تکرار ۲ | تکرار ۱ | | |
| ۰/۲۰۷۳** | ۷/۲۵۵۵ | ۱/۸۵ | ۱/۷۹ | ۲/۰۵ | ۱/۷۶ | ۳۵ | ژنوتیپ‌ها(t)# |
| ۱/۰۸۹۷** | ۵/۴۴۸۶ | ۱/۳۹ | ۱/۲۷ | ۱/۵۴ | ۱/۲۷ | ۵ | a |
| ۰/۱۰۸۹** | ۱/۶۳۴۰ | ۰/۴۱ | ۰/۴۶ | ۰/۴۳ | ۰/۴۱ | ۱۵ | b |
| ۰/۶۸۳۷** | ۰/۶۸۳۷ | ۰/۱۸ | ۰/۱۵ | ۰/۱۷ | ۰/۱۹ | ۱ | b _۱ |
| ۰/۰۱۸۲** | ۰/۰۹۰۸ | ۰/۰۳ | ۰/۰۲ | ۰/۰۲ | ۰/۰۳ | ۵ | b _۲ |
| ۰/۰۹۵۵** | ۰/۸۵۴۵ | ۰/۲۱ | ۰/۲۹ | ۰/۲۴ | ۰/۱۹ | ۹ | b _۳ |
| ۰/۰۰۳۵ | ۰/۰۱۷۷ | ۰/۰۱ | ۰/۰۲ | ۰/۰۱ | ۰/۰۱ | ۵ | c |
| ۰/۰۱۵۵** | ۰/۱۵۵۲ | ۰/۰۴ | ۰/۰۴ | ۰/۰۶ | ۰/۰۶ | ۱۰ | d |
| ۰/۰۳۴۰ | ۰/۰۰۱۲ | | | | | ۳ | تکرار (r) |
| ۰/۰۰۱۹ | ۰/۲۰۰۴ | | | | | ۱۰۵ | خطای کل (rxt) |
| ۰/۰۰۱۵ | ۰/۰۲۱۹ | | | | | ۱۵ | rx _a |
| ۰/۰۰۱۸ | ۰/۰۸۰۸ | | | | | ۴۵ | rx _b |
| ۰/۰۰۰۲ | ۰/۰۰۰۵ | | | | | ۳ | rx _b _۱ |
| ۰/۰۰۰۴ | ۰/۰۰۰۵۴ | | | | | ۱۵ | rx _b _۲ |
| ۰/۰۰۲۸ | ۰/۰۷۴۹ | | | | | ۲۷ | rx _b _۳ |
| ۰/۰۰۲۹ | ۰/۰۴۳۱ | | | | | ۱۵ | rx _c |
| ۰/۰۰۱۸ | ۰/۰۵۴۶ | | | | | ۳۰ | rx _d |
| | ۷/۴۶۶۱ | | | | | ۱۴۳ | کل |

+ - 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

** - معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد

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،

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

که شیب رگرسیون W_F روی V_F برای ارتفاع گیاه در رسیدگی ($b = 0/992$) و تعداد روز تا گرده افشانی ($b = 1/021$) به ترتیب فاقد و واجد اختلاف معنی دار با یک و صفر بود، و همچنین آزمون F برای $W_F + V_F$ و $W_F - V_F$ معنی دار نشد، فرضیات مدل ژنتیکی دای آلل برای روش هیمن و جینکز 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 $W_F + V_F - V_F$ 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 آلل‌های چندتایی و عدم وجود پیوستگی ژنی، معنی دار بودن $W_F + V_F$ ، بیانگر وجود واریانس غیر افزایشی (غالبیت یا ایستازی) و معنی دار بودن $W_F - V_F$ ، 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 ارببی مدل بودند.

تجزیه واریانس $W_F + V_F$ و $W_F - V_F$ برای درصد پروتئین ساقه معنی دار نبود (جدول ۷)، که این موضوع بر صحت فرضیات تأکید دارد. با این وجود، معنی دار نبودن $W_F + V_F$ 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).

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 والدین 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_1 ها مشترک و منحصر به فرد است، 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 والدین 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

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

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

^{**} - معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد

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

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

^{**} - معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد

خطای استاندارد زیاد، این ضریب فاقد اختلاف معنی دار با صفر است). اما در برآورد مشترک ۴ تکرار، جمع جبری مجموع حاصل ضریبهای 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

همچنین ضریب رگرسیون حاصل از میانگین ۴ تکرار ($b = 0/828$)، با برآورد مشترک ۴ تکرار ($b_j = 0/292$) بسیار متفاوت بود. ضرایب رگرسیون W_T روی V_T برای تکرارهای اول تا چهارم به ترتیب برابر $1/239$ ، $-0/109$ ، $0/525$ و $1/261$ 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

جدول ۹ - تجزیه واریانس W_T+V_T و W_T-V_T برای صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۵ والد (حذف یک والد) یولاف

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

* و ** - به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

جدول ۱۰ - برآورد ضریب رگرسیون W_T روی V_T برای صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه در تلاقیهای دای آلل ۵ والد (حذف یک والد) یولاف

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

** - معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد

برای ارتفاع گیاه در گرده افشانی، بیانگر غیر یکنواختی $W_T + V_T$ برای ردیفهای مختلف (وجود واریانس غیر افزایشی)، ولی یکنواختی $W_T - V_T$ (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

شد که فرضیات صادق نمی باشند. از آنجائی که برای هر دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، ضرایب رگرسیون کوچکتر از یک بود، اقدام به حذف یک والد با W_T و V_T غیر معمول (W_T نسبتاً پائین و V_T نسبتاً بالا) گردید و مجدداً محاسبات فوق بر روی ۵ والد انجام شد (جدول ۹ و ۱۰). نتایج تجزیه بر روی ۵ والد

تفاوت‌هایی در نتایج به وجود خواهد آمد، اگرچه این تفاوتها خیلی اساسی نیستند. با این وجود، این رابطه در مورد ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، که در دو حالت ۶ و ۵ والدی تجزیه شده‌اند (جدول ۱۲)، مشاهده نمی‌شود. 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 درگرده افشانی، در هر دو حالت صحت و عدم صحت فرضیات، کاهش پیدا کرد. اما مقدار آن برای درصد پروتئین ساقه در تجزیه بر روی ۶ والد کاهش یافته، در حالی که در تجزیه بر روی ۵ والد افزایش یافت. بدین ترتیب به نظر می‌رسد که برای مقادیر برآوردهای H_1 ، H_2 و F براساس روش پیشنهادی هیمن (۱۴)، نمی‌توان 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 بر روی ۶ و ۵ والد، برای دو صفت ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه، براهمیت توجه به ناربیبی مدل ژنتیکی و صحت فرضیات روش هیمن و جینکز 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 $[1 > \sqrt{H_1/D}]$ بود، در حالی که پس از حذف یک والد، این نسبت بیانگر غلبه نسبی است. این نتیجه معادل اثر پیوستگی ژن‌ها در حالت دفع^۱ (ناجفت) است که به آن فوق غالبیت کاذب^۲ 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

و یک در سطح احتمال یک درصد بود (جدول ۱۰). ضرایب رگرسیون W_F روی V_F برای تکرارهای اول تا چهارم به ترتیب برابر $0/981$ ، $0/770$ ، $0/949$ و $0/734$ 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 نمی‌شود. بنابراین با تجزیه بر روی ۵ والد، فرضیات مدل ژنتیکی هیمن و جینکز برقرار می‌باشد. با تجزیه بر روی ۵ والد برای درصد پروتئین ساقه، $W_F + V_F$ در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۹). ولی $W_F - V_F$ غیر معنی دار بود، و ضرایب رگرسیون نیز اربیبی نشان ندادند (جدول ۱۰). در این حالت معنی دار بودن $W_F + V_F$ (در سطح احتمال ۵ درصد) با معنی دار بودن b (در سطح احتمال ۵ درصد) در جدول ۴ مطابقت دارد، در حالی که در تجزیه بر روی ۶ والد، $W_F + V_F$ معنی دار نبود (جدول ۷). بدین ترتیب برای این صفت نیز فرضیات صادق بود و تجزیه بر روی ۵ والد انجام شد. با این وجود برای بررسی اثر عدم صحت فرضیات بر روی نتایج تجزیه هیمن و جینکز، محاسبات مربوط به دو صفت ارتفاع گیاه درگرده افشانی و درصد پروتئین ساقه به صورت مجزا بر روی ۶ والد (عدم برقراری فرضیات) و ۵ والد (صحت فرضیات) انجام گردید (جدول ۷ تا ۱۰). برای درصد پروتئین دانه نیز ضرایب رگرسیون W_F روی V_F ، 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 تاگرده 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،

جدول ۱۱ - برآورد پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری در روش هیمن و جینکز برای ارتفاع گیاه در رسیدگی و تعداد روز تا گرده افشانی در ۳۶ ژنوتیپ (۶ والد و ۳۰ تلاقی) یولاف

| پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری | مقادیر برآورد شده | |
|--|-----------------------|--------------------------|
| | ارتفاع گیاه در رسیدگی | تعداد روز تا گرده افشانی |
| D | ۵۸۰/۶۹ | ۰/۱۱۸۱ |
| H _۱ ' | ۷۴/۲۲ | ۰/۰۴۰۹ |
| H _۲ ' | -۰/۴۸ | ۰/۰۳۸۶ |
| F' | -۶۸/۴۳ | ۰/۰۳۱۵ |
| h ^۲ | -۱۸/۶۸ | ۰/۰۹۴۱ |
| H _۱ | ۴۷/۹۸ | ۰/۰۲۸۹ |
| H _۲ | -۱۷۶/۱۲ | ۰/۰۲۲۰ |
| F | -۱۰۲/۶۴ | ۰/۰۴۷۲ |
| H _۱ -H _۲ | ۲۲۴/۱۰ | ۰/۰۰۶۹ |
| H _۲ /۴H _۱ | - | 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 _T +V _T) و Y _T | ۰/۴۷ | ۰/۷۰۰۰ |
| h ^۲ /H _۲ | ۰/۱۱ | ۰/۸۲۶۷ |
| قابلیت توارث عمومی | ۰/۸۸ | ۰/۸۷۰۰ |
| قابلیت توارث خصوصی | ۰/۷۹ | ۰/۸۳۰۰ |

اثرات فوق غالبیت ژن‌ها برای هر دو صفت ارتفاع گیاه در گرده افشانی و درصد پروتئین ساقه با تجزیه بر روی ۶ والد مشاهده شد (که در این حالت فرضیات مدل ژنتیکی هیمن و جینکز

خصوصیات ژنتیکی ریشه گندم و رضائی و منزوی کرباسی (۲) در مطالعه شاخص برداشت بر روی ۸ وارسته گندم پائیزه نیز استدلالی مشابه ارائه نمودند. به هر حال، از آنجائی که در این مطالعه

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)

| درصد پروتئین ساقه | | ارتفاع گیاه در گرده افشانی | | پارامترهای ژنتیکی و شاخصهای آماری |
|-------------------|--------|----------------------------|---------|--|
| ۵ والد | ۶ والد | ۵ والد | ۶ والد | |
| ۴/۴۸ | ۴/۲۹ | ۴۳۳/۰ | ۳۹۲/۲۳ | D |
| ۳/۰۹ | ۴/۱۷ | ۲۸۱/۳۳ | ۴۲۷/۴۲ | H _۱ |
| ۲/۵۶ | ۳/۸۵ | ۲۸۷/۵ | ۴۰۶/۱۵ | H _۲ |
| ۰/۲۵ | -۰/۹ | -۷۰/۹۰ | -۱۲۴/۴۱ | F |
| -۰/۶۷ | -۰/۶۳ | ۳۵/۰۸ | ۲۶/۹۸ | h ^۲ |
| ۳/۴۳ | ۴/۹۴ | ۳۳۵/۴۳ | ۴۹۴/۷۴ | H _۱ |
| ۰/۵۶ | ۳/۹ | ۳۰۵/۶۰ | ۴۳۰/۹۳ | H _۲ |
| ۰/۴۲ | -۱/۳۶ | -۱۱۸/۱۷ | -۱۸۶/۶۲ | F |
| ۲/۷۸ | ۰/۹۵ | ۲۹/۸۳ | ۶۳/۸۱ | H _۱ -H _۲ |
| ۰/۰۴ | ۰/۲۰ | ۰/۲۳ | ۰/۲۲ | H _۲ /۴H _۱ |
| ۰/۸۶ | ۱/۰۷ | ۰/۸۷ | ۱/۱۲ | $\sqrt{H_1/D}$ |
| ۱/۱۱ | ۰/۷۴ | ۰/۷۳ | ۰/۶۵ | $\frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$ |
| ۰/۰۲ | ۰/۳۹ | ۰/۷۶ | ۰/۸۲ | همبستگی Y _T و (W _T +V _T) |
| - | - | ۰/۱۱۵ | ۰/۰۶۳ | h ^۲ /H _۲ |
| ۰/۷۲ | ۰/۶۴ | ۰/۹۰ | ۰/۸۹ | قابلیت توارث عمومی |
| ۰/۵۷ | ۰/۴۷ | ۰/۷۰ | ۰/۶۸ | قابلیت توارث خصوصی |

به این که در نسلهای F_۱ و یا F_۲ حاصل از تلاقی رگه‌های هموزیگوت، احتمال وجود آلل‌های چند تایی پائین است (۵) و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی در بسیاری از مطالعات نقش

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

افزایش یافت. در مجموع، درجه غالبیت در روش گریفینگ در هر دو حالت ۶ و ۵ والدی کمتر از روش هیمن و جینکز بود. از آن جایی 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 نمی‌گیرد (۱۷). لذا احتمالاً یکی از دلایل برآورد کمتر درجه غالبیت در روش گریفینگ (جدول ۱۳) در مقایسه با روش هیمن و جینکز (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_۳ (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_۳ یا SCA روش ۳ گریفینگ استفاده شود (جدول گزارش نشده‌اند)، 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 و جینکز 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 و جینکز 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 و جینکز همچنان بیشتر از روش گریفینگ است. هیمن (۱۳) اظهار می‌دارد که توزیع آلل‌ها در والدینی که در روش هیمن و جینکز به کار می‌روند باید یکنواخت باشد. بنابراین شاید یکی از دلایل دیگر برآورد بیشتر d در روش هیمن و جینکز توزیع غیر یکنواخت آلل‌های غالب و مغلوب در والدین این مطالعه باشد.

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_۱ و H_۲ حاصل شدند و یا به والد حذف شده مربوط بودند. برای مثال از آن جایی 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 و جینکز و بررسی اثر فرضهای ۴، ۵ و ۶ دای آلل بر روی 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 و جینکز، در روش گریفینگ در حالت ۶ والدی نیز برای هر دو صفت غلبه نسبی مشاهده شد، اما مشابه با روش هیمن و جینکز با حذف یک والد درجه غالبیت کاهش یافت. همچنین قابلیت‌های توارث عمومی و خصوصی نیز مثل قبل، با حذف یک والد و صحت فرضیات

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

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

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

می آیند، در مقایسه با تجزیه های واریانس $W_F + V_F$ و $W_F - V_F$ شاخص مناسب تری جهت بررسی فرضهای چهارم، پنجم و ششم دای آلل (فقدان آلل های چند تایی، عدم وجود پیوستگی ژنی و اثرات متقابل بین مکانهای ژنی) می باشند. به علاوه نتایج تجزیه دای آلل به روش هیمن و جینکز زمانی معتبر و از استنباط درستی برخوردار است که ضریب رگرسیون W_F روی V_F به ترتیب واجد و فاقد اختلاف معنی دار با صفر و یک باشد. در این خصوص برآورد مشترک ضریب رگرسیون W_F روی V_F ویژگیهای ژنتیکی والدین را بهتر از برآورد حاصل از میانگین داده های دای آلل نشان می دهد. این موضوع از آن جا ناشی می شود که ممکن است اثرات تکرارهای مختلف در میانگین داده های دای آلل منعکس نگردد. در این زمینه، توجه به شیب رگرسیون W_F روی V_F در تکرارهای مختلف و مقایسه آن با برآورد مشترک و برآورد حاصل از میانگین داده ها به قضاوت

از طرف دیگر، شباهت برآوردهای قابلیت توارث عمومی و خصوصی در دو روش اخیر بیشتر از برآوردهای درجه غالبیت بود (جدول 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) می باشد که اطلاعات بیشتری در رابطه با ماهیت هتروزیس به دست داده و امکان آزمون اثرات پایه مادری را فراهم می سازد. از طرف دیگر ضرایب رگرسیون W_F روی V_F ، که به صورت برآورد مشترک I تکرار و برآورد حاصل از میانگین داده های I تکرار به دست

خواهد داشت. با این وجود روش گریفینگ کمتر از روش هیمن و جینکز تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار می‌گیرد. البته این نتایج فقط با مطالعه دو صفت و در گیاهی خودگشن حاصل شده است. در حالی که برای صفات دیگر و یا در گیاهان 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 و جینکز قابل مقایسه خواهند بود.

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 و جینکز 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

منابع مورد استفاده

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

- 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. Lefkovich. 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. *Jv. Agron.* 26: 277-313.