

برآورد پارامترهای ژنتیکی گونه سیاه‌تاغ با استفاده از روش REML و مدل تکرارپذیر

آفاق تابنده ساروی^{۱*}، سید علی میرحسینی^۲، کامبیز اسپهبدی^۳ و بابک عنایتی^۴

*۱- نویسنده مسئول مکاتبات، استادیار، دانشکده منابع طبیعی و کوریشناسی، دانشگاه یزد، یزد

پست الکترونیک: Tabandeh@yazd.ac.ir

۲- مربی پژوهش، بخش تحقیقات منابع طبیعی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان یزد، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یزد

۳- دانشیار، بخش تحقیقات منابع طبیعی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان مازندران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ساری

۴- دانش‌آموخته دکتری ژنتیک و اصلاح دام، پژوهشگر مستقل، یزد

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۰/۰۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱/۱۶

چکیده

این تحقیق با هدف برآورد پارامترهای ژنتیکی گونه سیاه‌تاغ (*Haloxylon ammodendron*)، مستقر در باغ بذر استان یزد، با استفاده از روش REML و مدل تکرارپذیر انجام شد. برای این منظور از میان توده‌های سیاه‌تاغ موجود در استان یزد، تعدادی پایه دارای ظاهر مناسب، کیفیت مطلوب، توازن نسبی بین تاج و تنه، مقاوم به آفات و بیماری‌ها و دارای بذرهای با قوه نامیه بالا انتخاب و پس از تبدیل به نهال، با حفظ شجره به عرصه منتقل و بر اساس طرح آزمایشی کاملاً تصادفی با تکرارهای نامساوی ۶ تا ۲۰ نهال از هر ژنوتیپ روی ردیف‌هایی با فواصل ۶ متر کاشته شدند و مورد مراقبت قرار گرفتند. ثبت مستمر صفات نهال‌ها برای ارزیابی ژنتیکی ژنوتیپ‌ها، در طول سال‌های اجرای طرح و در چند نوبت انجام شد. صفات مورد مطالعه به‌طور عمده صفات رویشی از قبیل ارتفاع، گسترش تاج، قطر تنه، تعداد شاخه‌های فرعی و شادابی بود. داده‌ها با استفاده از روش REML و دو مدل مختلف تکرارپذیر و غیرتکرارپذیر و روش تجزیه واریانس تجزیه و تحلیل شد. نتایج بر اساس هر دو روش و هر دو مدل نشان داد که بیشترین وراثت-پذیری به صفت ارتفاع مربوط است. اما میزان این برآوردها متفاوت بود، به‌طوری‌که همبستگی‌های ژنتیکی و وراثت‌پذیری‌های محاسبه شده در مدل تکرارپذیر نسبت به مدل غیرتکرارپذیر کاهش چشمگیری داشت. تکرارپذیری بر اساس همبستگی داخل گروهی بین دو متغیر مستقل بر روی افراد و به‌صورت نسبت تفاوت بین افراد به تفاوت فنوتیپی موجود محاسبه شد. براساس نتایج، میزان تکرارپذیری بیشتر صفات بالا برآورد شد. این نتیجه اصلاح‌نژادگران را قادر می‌سازد تا در مورد نگهداری پایه‌ها در باغ بذر در سال-های ابتدایی رکوردگیری تصمیم‌گیری کنند. در نهایت می‌توان جمع‌بندی نمود که مدل تکرارپذیر سبب تعدیل وراثت‌پذیری کلیه صفات شده که با واقعیت و ماهیت کمی صفات مورد مطالعه و اثرپذیری غیرقابل انکار آنها از محیط، تطابق بیشتری دارد.

واژه‌های کلیدی: باغ بذر، تجزیه واریانس، تنوع ژنتیکی، سیاه‌تاغ، وراثت‌پذیری، یزد.

مقدمه

بیابان‌های آسیای مرکزی، آسیای میانه و خاورمیانه (قره‌قوم، قزل‌قوم، ایران و افغانستان) رشد می‌کنند. گونه‌های تاغ در سخت‌ترین شرایط محیط خشک بیابانی و در مناطقی که

تاغ‌ها گیاهانی از تیره اسفناجیان (Chenopodiaceae) هستند که به‌طور عمده بر روی خاک‌های شنی و رسی

بر اساس آزمون نتاج، حذف ژنوتیپ‌های ضعیف و شناسایی پایه‌های برتر انجام می‌شود. برای اجرای هر برنامه به‌نژادی آگاهی از ساختار ژنتیکی صفت مورد بررسی، میزان تأثیر عوامل محیطی و اثر متقابل عوامل ژنتیکی و محیطی و همچنین اطلاع از تأثیر ثابت یا تصادفی فاکتورها بر تحلیل نتایج یک امر ضروریست (Akbarpour, 2017). از این رو تجزیه و تحلیل مؤلفه‌های واریانس از اهمیت زیادی در این مطالعات برخوردار است. برای این منظور از برآوردهای مختلفی می‌توان استفاده نمود. در مطالعات به‌نژادی گونه‌های جنگلی و مرتعی از تجزیه واریانس (ANOVA) استفاده می‌شود که یک روش مرسوم و پرکاربرد است. از ویژگی‌های تجزیه واریانس می‌توان به دارا بودن کمترین واریانس باقیمانده در بین برآوردهای ناریب (Cassela & Berger, 1990)، آماره بسنده کافی (Complete sufficient statistics) و آماره بسنده کمینه (Minimal sufficient statistics) اشاره نمود. دو مورد آخر به این مفهوم است که در عین حال که اطلاعات کافی از جمعیت ارائه می‌کنند، واریانس کمتری نسبت به دیگر برآوردها دارند (Mood et al., 1974).

ناریبی از ویژگی‌های برآوردهای تجزیه واریانس است. اگرچه ناریبی در تجزیه واریانس برای برآوردهای میانگین یک مزیت است اما در برآورد مؤلفه‌های واریانس این ایراد به آن وارد است که اگر ناریبی برآوردهای تجزیه واریانس مورد قبول است چرا مؤلفه‌های واریانس گاهی منفی برآورد می‌شوند. به دلیل اینکه برآورد مؤلفه واریانس منفی قابل پذیرش نیست بنابراین محققان تمایل به استفاده از روش‌هایی دارند که منجر به ایجاد واریانس مثبت شوند، حتی اگر این روش‌ها تا حدودی آریب باشند. ناریبی می‌تواند در طرح‌های آزمایشی معنا داشته باشد اما در بیشتر موارد حجم زیادی از داده از نمونه‌هایی خارج از فضای آزمایشی کنترل شده اخذ می‌شود و تکرار به معنای دقیق خود وجود ندارد. در واقع ماهیت نمونه‌برداری به گونه‌ای است که ناریب بودن برآوردها غیر عملی است. از دیگر ویژگی‌های نامطلوب تجزیه واریانس عدم یکتایی (Lack of

درجه حرارت تابستان به حدود ۵۰ درجه سانتی‌گراد و در زمستان به حدود ۲۵- درجه سانتی‌گراد می‌رسد و در نواحی با بارندگی سالانه ۳۰ میلیمتر مستقر شده و رشد مناسبی دارند (Amani & Parvizi, 1996).

سیاه‌تاغ با نام‌های علمی *Haloxylon ammodendron* Bge. (C.A.M.) و *H. aphyllum* (Minkw) Iljin یکی از گونه‌های مهم تاغ محسوب می‌شود و در ایران در مرکز، شمال‌شرق، شرق، جنوب و جنوب‌شرق و به‌طور عمومی اغلب روی تپه‌های شنی بخش دشتی ایران و تورانی پراکنش دارد. این گونه در اغلب مناطق کویری و بیابانی کاشته شده است (Asadi, 2001). سیاه‌تاغ یک گونه دگرگشن و تک پایه است و با توجه به اینکه بخش وسیعی از سیاه‌تاغ‌های موجود در کشور دست‌کاشت است، احتمال اینکه همه این تاغ‌زارهای دست‌کاشت منشأ مشترک داشته باشند دور از ذهن نیست و حتی می‌توان همه توده‌های دست‌کاشت سیاه‌تاغ کشور را یک جمعیت بزرگ قلمداد نمود (Mirzaie-Nodoushan et al., 2009). این گونه به دلیل ویژگی‌های منحصر به فرد از جمله مقاومت به خشکی دارای اهمیت خاصی است و قابلیت گسترش در عرصه‌های وسیعتری از شن‌زارهای بیابانی کشور را دارد. این گونه همچنین به دلیل تثبیت شن‌های روان و جلوگیری از فرسایش بادی حائز اهمیت بالایی است. ویژگی‌های آرمانی این گیاه از قبیل بیوماس بالا، سهولت زادآوری طبیعی، قابلیت جست‌دهی، تکثیر آسان، بذردهی بالا، مقاومت شگفت‌انگیز در مقابل سیل‌های مهیب کویری، تعرق پایین، قابلیت سازگاری آن با دامنه وسیع‌تر تغییرات محیطی باعث شده است که توسعه کشت آن در مناطق خشک، مناطقی که در آن حرکت ریگ‌های روان، فرسایش بادی و آبی و سیلاب‌ها به‌عنوان تهدید جدی محسوب می‌شوند با استقبال شدید مواجه گردد (Salar, et al., 2005). سیاه‌تاغ خاص مناطق بیابانی است و در بسیاری از کشورهای دیگر یافت نمی‌شود، از این رو مطالعات گسترده ژنتیکی در مورد این گونه انجام نشده است (Pourmeidani et al., 2005).

در طرح احداث باغ بذر، با برآورد پارامترهای ژنتیکی

یکسان است (Sahai & Miguel, 2004). از مزیت‌های دیگر REML این است که امکان پیاده‌سازی روی داده‌هایی که متأثر از انتخاب و حذف بوده‌اند وجود دارد اما از فرضیات تجزیه واریانس این است که داده‌های اخذ شده باید تصادفی باشند، یعنی انتخابی روی افراد این جمعیت‌ها اعمال نشده باشد.

وقتی که بیش از یک اندازه‌گیری واحد از یک صفت در دسترس باشد همه تفاوت‌ها یا واریانس فنوتیپی درون یک جمعیت می‌تواند به مؤلفه‌های بین و درون پایه‌ها تفکیک شود. تکرارپذیری یک پارامتر جمعیت است که به‌عنوان همبستگی داخل گروهی بین دو اندازه‌گیری مستقل که روی افراد انجام شده، تعریف می‌شود. در واقع به صورت نسبت تفاوت بین افراد به تفاوت فنوتیپی موجود بیان می‌شود (Falconer & Mackay 1996؛ Lynch & Walsh, 1998). تکرارپذیری مانند وراثت‌پذیری بین صفر تا یک متغیر است. مقدار یک نشان می‌دهد که کل تنوع فنوتیپی موجود از تفاوت‌های درون افراد تشکیل شده‌است و مقدار یک یعنی هیچ‌گونه تفاوت درون افراد وجود ندارد. مقدار ۰/۵ نیز نشان می‌دهد که سهم واریانس بین و درون افراد در واریانس فنوتیپی برابر است. در صورتی که اندازه‌گیری‌های تکرار شده برای هر صفت در دسترس باشد، مطالعات تکرارپذیری می‌تواند اطلاعات زیادی درباره تنوع بین و درون افراد در جمعیت‌ها فراهم کند.

برآوردهای تکرارپذیری ممکن است برای تعیین تعداد اندازه‌گیری ضروری در هر فرد برای بدست آوردن برآوردهای کافی از میانگین صفات و ارزش‌های اصلاحی افراد و تخمین حد بالایی از وراثت‌پذیری استفاده شود (Falconer & Mackay 1996؛ Mrode, 2013). مؤلفه‌های واریانس بین فردی یک جمعیت از کل واریانس ژنتیکی و محیطی موجود بین پایه‌ها تشکیل می‌شود اما مؤلفه درون فردی فقط از بخش واریانس محیطی که درون افراد وجود دارد تشکیل می‌شود. در نتیجه واریانس فنوتیپی جمعیت شامل واریانس محیطی درون فردی به علاوه واریانس محیطی بین فردی و واریانس ژنتیکی بین فردی می‌شود.

در برآورد مؤلفه‌های واریانس به‌ویژه در داده‌های نامتعادل است (Aitkin, 1978؛ Nelder, 1977). در حقیقت زمانی که داده‌ها نامتعادل هستند از معکوس تعمیم یافته برای پیدا کردن ماتریس‌های ویژه استفاده می‌شود. بنابراین یک مسیر منحصر به فرد برای برآورد اثرهای اصلی و متقابل وجود ندارد، چون این اثرها مستقل از هم نیستند. بنابراین می‌توان گفت سه روش تجزیه واریانس که توسط هندرسون ارائه شد دارای کاستی‌هایی از جمله برآوردهای منفی، فقدان یکتایی در برآوردها، نبود خصوصیات توزیعی مناسب و عدم وجود روشی مفید برای مقایسه انواع برآوردها می‌باشد (Henderson *et al.*, 1974).

برای جبران کاستی‌های روش تجزیه واریانس، روش ML (حداکثر درست‌نمایی Maximum likelihood) و REML (حداکثر درست‌نمایی محدود شده Restricted maximum likelihood) معرفی و مورد استفاده قرار گرفت. روش حداکثر درست‌نمایی تکنیکی است که در آن پارامترهای داده با حداکثر احتمال ممکن برآورد می‌شوند. به عبارتی پارامتر برآورد شده بیشترین سازگاری را با نمونه‌های داده دارند (Neter *et al.*, 2004). ایراد وارده به این روش برآورد، تخمین اریب از واریانس در نمونه‌هایی با تعداد کم است و می‌تواند بیش‌برآوردی از واقعیت را در اختیار قرار دهد. بنابراین هر چه داده بیشتر باشد نتایج به واقعیت نزدیک‌تر خواهد بود (Lynch & Walsh, 1998). از دیگر معایب این روش در محاسبات پیچیده وجود چند جواب برای معادله درست‌نمایی و عدم امکان رسیدن به همگرایی در فضای پارامتری است. روش حداکثر درست‌نمایی محدود شده برای داده‌های نامتعادل توسط پترسون و تامپسون معرفی شد (Patterson & Thompson, 1971). این روش بخش غیرثابت تابع درست‌نمایی را حداکثر می‌کند و دارای مزیت اختصاص درجه آزادی به بخش ثابت مدل می‌باشد که موجب ناریبی می‌گردد و مزیت دوم روش REML با برآوردگرهای سنتی مانند تجزیه واریانس در صورتی که طرح‌ها متعادل و منجر به نتایج منفی نگردد،

انتخاب پایه‌ها و احداث باغ بذر

در سال ۱۳۸۸ عرصه‌ای به وسعت ۱/۵ هکتار در ایستگاه تحقیقات آیت‌الله شهید صدوقی واقع در شهرستان اشکذر استان یزد به اجرای طرح تشکیل باغ بذر سیاه‌تاغ اختصاص داده شد. اواخر پاییز از میان توده‌های سیاه‌تاغ موجود در استان یزد، تعدادی پایه دارای فرم و کیفیت مطلوب، توازن نسبی بین تاج و تنه، مقاوم به آفات و بیماری‌ها و دارای بذره‌ای با قوه نامیه بالا انتخاب و تمام بذره‌ای موجود روی آنها جمع‌آوری و پس از شماره‌گذاری و ثبت اطلاعات مربوط، به آزمایشگاه منتقل و در دمای آزمایشگاه خشک و برای کاشت در فصل بهار نگهداری شدند. در اوایل فروردین بذره‌ای هریک از ژنوتیپ‌ها در گلدان نایلونی کشت شد و براساس مقدار رطوبت موجود در خاک دو یا سه روز یکبار با آبپاش آبیاری گردید. اواخر خرداد همان سال نهال‌های منتخب با حفظ شجره به عرصه منتقل و براساس طرح کاملا تصادفی با تکرارهای نامساوی شامل ۶ تا ۲۰ نهال از هر ژنوتیپ، روی ردیف‌هایی با فواصل ۶ متر کاشته شدند. فاصله چاله‌های کاشت در هر ردیف نیز ۵ متر در نظر گرفته شد. کاشت نهال‌ها طوری انجام شد که نهال‌های مجاور هیچ قرابتی از نظر رویشگاه با یکدیگر نداشته باشند و نهال‌های خویشاوند که از یک ژنوتیپ بودند، بیشترین فاصله را از یکدیگر داشتند. به عبارت دیگر، به منظور ممانعت از درون‌زادآوری و تلاقی‌های خویشاوندی، بین نهال‌هایی که از یک ژنوتیپ و پایه مادری بودند، حداقل دو نهال فاصله گذاشته شد. به منظور استقرار مناسب نهال‌ها در سالهای اولیه، آبیاری لازم انجام شد و نسبت به همه عوارض احتمالی از قبیل آفات نیز مراقبت‌های لازم به عمل آمد.

صفات مورد ارزیابی

یادداشت‌برداری و ثبت مستمر صفات نهال‌هایی که در باغ بذر مستقر شده‌اند، برای ارزیابی ژنتیکی ژنوتیپ‌ها، در طول سال‌های اجرای طرح در چند نوبت انجام شد. صفات مورد مطالعه به‌طور عمده صفات رویشی از قبیل ارتفاع (به

پارامتر تکرارپذیری برخلاف وراثت‌پذیری شامل واریانس محیطی بین افراد در صورت کسر است. به عبارت دیگر بخشی از صورت کسر تکرارپذیری، واریانس محیطی بین افراد است، درحالی‌که صورت کسر وراثت‌پذیری فقط شامل واریانس ژنتیکی است؛ بنابراین تکرارپذیری حد بالای وراثت‌پذیری عمومی است.

در این تحقیق، برآورد پارامترهای ژنتیکی گونه سیاه‌تاغ، مستقر در باغ بذر استان یزد، با استفاده از روش REML و مدل تکرارپذیری انجام شد و به مقایسه این روش با مدل غیرتکرارپذیر و روش تجزیه و تحلیل واریانس پرداخته شد تا در نهایت علاوه بر برآورد پارامترهای ژنتیکی این گونه شامل وراثت‌پذیری، تکرارپذیری و همبستگی ژنتیکی، بهترین روش و مدل برای تجزیه و تحلیل داده‌های مشابه معرفی شود.

مواد و روش‌ها

موقعیت و مشخصات محل اجرای آزمایش

این پژوهش در باغ بذر تاغ احداث شده در ایستگاه تحقیقات آیت‌الله شهید صدوقی واقع در ۳۰ کیلومتری شهرستان یزد با طول جغرافیایی ۱۲' ۵۴° شرقی، عرض جغرافیایی ۱' ۳۲° شمالی و ارتفاع از سطح دریای ۱۱۶۰ متر انجام شد. بارندگی متوسط سالانه منطقه ۷۰ میلی‌متر است و عمده بارش‌ها در پاییز و زمستان انجام می‌شود. متوسط دمای سالانه ۱۸ درجه سانتیگراد است. تیرماه با متوسط دمای ۳/۳ درجه سانتیگراد و دی‌ماه با متوسط دمای ۴/۷ درجه سانتیگراد به ترتیب گرمترین و سردترین ماه سال هستند. حداکثر مطلق دما در طول سال ۴۵/۵ درجه سانتیگراد و حداقل آن ۱۳/۵- درجه سانتیگراد است. فراوانی جهت‌های باد در منطقه به ترتیب شمال‌غربی، غربی و جنوب‌شرقی است. فراوانی بادهای فرساینده زیاد و بیشترین سرعت ثبت شده، ۱۲۰ کیلومتر در ساعت بوده است. اقلیم منطقه در سیستم تقسیم‌بندی اقلیمی دومارتن، فراخشک و در تقسیم‌بندی آمبرژه، خشک سرد و در سیستم کوپن در ردیف BWSH می‌باشد.

متقابل سال رکوردگیری در ژنوتیپ و ε_{ij} خطای کل مدل است. لازم به ذکر است که اثر متقابل سال رکوردگیری در ژنوتیپ در کلیه صفات مورد بررسی معنی دار نبود؛ از این رو در نهایت از مدل نهایی حذف شد. سپس با استفاده از امید ریاضی میانگین مربعات هر اثر، واریانس‌های تفکیک شده محاسبه و برای برآورد پارامترهای ژنتیکی مورد استفاده قرار گرفت. برای تخمین واریانس افزایشی نیز طبق روش تخمین در خانواده‌های خواهر و برادر ناتنی از چهار برابر واریانس ژنتیکی استفاده شد (Tabandeh Saravi et al., 2007).

در ادامه از روش REML برای تجزیه و تحلیل داده‌ها استفاده شد. یکی از روش‌های بدست آوردن برآوردهای REML که برای تجزیه و تحلیل داده‌های این تحقیق مورد استفاده قرار گرفت، تکرار فرم‌های درجه دوم MIVQUE و به دست آوردن امیدهای ریاضی آنهاست. از مقادیر حاصل به عنوان پیش مقادیر جدید نسبت‌های واریانس استفاده شده و دوباره برآوردها انجام می‌شود. این تکرار (Iteration) تا زمان یکسان شدن برآوردها و پیش مقادیر ادامه می‌یابد. اگر برآورد مؤلفه‌ها همگی مثبت باشند، آنگاه برآوردهای نهایی REML به دست می‌آید (Hassani and Halabian, 2009). معادلات درجه دوم MIVQUE به شرح ذیل می‌باشد.

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

بردار a ، A ماتریس روابط خویشاوندی افزایشی بین افراد، σ_a^2 مؤلفه واریانس افزایشی، σ_e^2 مؤلفه واریانس باقیمانده و I ماتریس واحد است.

$$\delta_e^2 = \frac{y'y - \hat{b}'X'y - \hat{a}'X'y}{N - r(X)} \quad \text{رابطه ۳}$$

در این رابطه N تعداد مشاهدات و $r(X)$ رتبه ماتریس اثرهای ثابت یا ماتریس X است.

سانتیمتر)، گسترش تاج (قطر بزرگ و کوچک تاج به سانتیمتر)، صفات تنه در محل یقه (قطر تنه به سانتیمتر)، تعداد شاخه‌های فرعی و شادابی (براساس رتبه‌بندی ۱ تا ۵ به ترتیب از کمترین شادابی تا بیشترین شادابی) بود.

پارامترهای ژنتیکی

پارامترهای مورد مطالعه عبارتند از: همبستگی ژنتیکی از نسبت کوواریانس ژنتیکی بین دو صفت به حاصلضرب جذر واریانس ژنتیکی هریک از صفات، وراثت‌پذیری خصوصی (h^2) از نسبت واریانس ژنتیکی افزایشی به واریانس فنوتیپی کل و در نهایت تکرارپذیری صفات از نسبت واریانس بین افراد (شامل واریانس‌های ژنتیکی و محیطی بین پایه‌ها) به واریانس فنوتیپی کل حاصل شد. برای محاسبه پارامترهای ذکر شده ابتدا مؤلفه‌های واریانس برآورد شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها و برآورد پارامترهای مورد مطالعه ابتدا داده‌ها توسط روش تجزیه واریانس با استفاده از مدل آشیانه‌ای (رابطه ۱) و رویه GLM (Tabandeh Saravi et al., 2012) در نرم‌افزار SAS تجزیه و تحلیل شد.

$$Y_{ijl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \rho_{l(i)} + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ijl} \quad \text{رابطه ۱}$$

که در آن، μ میانگین کل، α_i اثر ژنوتیپ، β_j اثر سال رکوردگیری، $\rho_{l(i)}$ اثر نتاج آشیانه شده در ژنوتیپ، $\alpha_i\beta_j$ اثر

$$R = I\sigma_e^2, G = A\sigma_a^2 \quad \text{رابطه ۲}$$

در این مدل y بردار مشاهدات صفت، b بردار اثرهای ثابت، a بردار اثرهای تصادفی، X ماتریس طرح ربط‌دهنده رکوردها به بردار b ، Z ماتریس طرح ربط‌دهنده رکوردها به

$$SS_a = \hat{a}' A^{-1} \hat{a} + tr(A^{-1}C)\delta_e^2$$

مدل تکرارپذیر انجام شد. در این مدل نیز سال رکوردگیری به عنوان اثر ثابت در مدل قرار داده شد اما رکوردهای سال-های مختلف به عنوان یک مؤلفه تصادفی در مدل گنجانده شد. در برخی موارد عوامل محیطی بخش مهمی از کواریانس بین افراد را به خود اختصاص می دهند. از این رو در اغلب مواقع برای برآورد صحیح ارزش های اصلاحی این اثرهای محیطی در مدل قرار می گیرد. هنگامی که یک فرد برای یک صفت دارای چند رکورد باشد، از مدل تکرارپذیری استفاده می شود (Mrode, 2013). مؤلفه های این مدل شامل واریانس ژنتیکی، واریانس محیطی دائمی و واریانس محیطی موقت است. واریانس محیطی موقت یا غیردائمی یعنی شرایط محیطی که از یک رکورد تا رکورد بعدی متفاوت است. مثلاً در این تحقیق طی چند نوبت رکوردگیری از هر فرد به عمل آمد و تغییرات ناشی از شرایط آب و هوایی متغیر از یکسال رکوردگیری تا سال بعد به عنوان واریانس محیطی موقت قلمداد شد. اما واریانس محیطی دائمی یعنی شرایط محیطی که برای کل دوره رشدی فرد تأثیرگذار است مانند خاک حاصلخیز، اندوخته بذری، مبارزه هر ساله با آفات و ... که روی تمام رکوردها تأثیرگذار است. این دو واریانس محیطی (موقت و دائمی) زمانی که بیش از یک رکورد از هر فرد ثبت شده باشد با استفاده از مدل تکرارپذیر قابل تفکیک است. این مدل فرضیاتی از جمله همبستگی ژنتیکی ۱۰۰ درصد، واریانس برابر و همبستگی محیطی برابر را بین تمامی رکوردهای مربوط به یک ژنوتیپ دارد. بنابراین تحت چنین مدلی ساختار فنوتیپی برای سه مشاهده از یک صفت برای یک فرد به صورت رابطه ۶ است.

$$\delta_a^2 = \frac{SS_a}{df_a} \quad \text{رابطه ۴:}$$

در این رابطه SS_a مجموع مربعات عامل تصادفی، tr مجموع عناصر قطری و $A^{-1}C$ زیر ماتریسی از معکوس کلی ضرایب مدل مختلط که مربوط به اثرهای تصادفی است. df_a برابر با تعداد عناصر موجود در بردار a است.

در روش REML ابتدا برای اثرهای ثابت تصحیح انجام می شود و بعد از آن میزان حداکثر درست نمایی حاصل می گردد. پس از استفاده از روش REML واریانس ها باید مثبت و ماتریس مؤلفه های (کو) واریانس به دست آمده باید مثبت قطعی یا حداقل مثبت نیمه قطعی باشد. ماتریس همبستگی باید در دامنه ۱ تا -۱ باشد. برای تجزیه و تحلیل ها در این تحقیق از دو مدل استفاده شد.

۱- اولین روش برآورد پارامترها با استفاده از مدل غیرتکرارپذیر با اثر سال رکوردگیری به عنوان اثر ثابت انجام شد (رابطه ۵).

$$y = Xb + Za + e \quad \text{رابطه ۵:}$$

در رابطه بالا، y = بردار مشاهدات، b = بردار اثرهای ثابت، a = بردار اثرهای ژنوتیپ، e = بردار اثرهای باقی مانده تصادفی، X و Z به ترتیب ماتریس های ضرایب هستند که رابطه اثرهای ثابت و اثرهای ژنوتیپ را با رکوردها برقرار می کنند.

در این مدل $Var(a) = A\sigma_a^2$ ، $Var(e) = I\sigma_e^2$ و $Var(y) = ZAZ'\sigma_a^2 + I\sigma_e^2$ است.

در ادامه برآورد پارامترها با استفاده از روش REML و

$$var \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{t1}^2 + \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 \\ \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{t2}^2 + \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 \\ \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 & \sigma_{t3}^2 + \sigma_{pe}^2 + \sigma_g^2 \end{bmatrix} \quad \text{رابطه ۶:}$$

ارزش ارثی حاصل شده با یک مدل تک صفتی و یک مدل چند صفتی برابر خواهد بود. قابلیت مدل‌های چند صفتی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی در جوامع کوچک بیشتر است، چون به دلیل استفاده از همبستگی‌های ژنتیکی قادر است از رکورد سایر صفات در برآورد پارامترهای یک صفت بهره بگیرد. برای استفاده از مدل چند صفتی، بردارها برای چند صفت در ذیل یکدیگر قرار می‌گیرد و معادلات همزمان حل و برآوردها و پیش‌بینی‌ها انجام می‌شود. مدل چند صفتی برای روش REML غیر تکرارپذیر:

$$y_1 = Xb_1 + Za_1 + e_1 \quad \text{رابطه ۸:}$$

$$y_2 = Xb_2 + Za_2 + e_2$$

$$y_n = Xb_n + Za_n + e_n$$

مدل چند صفتی برای روش REML تکرارپذیر:

$$y_1 = Xb_1 + Za_1 + Wpe_1 + e_1 \quad \text{رابطه ۹:}$$

$$y_2 = Xb_2 + Za_2 + Wpe_2 + e_2$$

$$y_n = Xb_n + Za_n + Wpe_n + e_n$$

در معادلات بالا، n تعداد صفات در تجزیه و تحلیل چند صفتی است که در این تحقیق شش صفت بود. آزمون معنی‌داری اثرها توسط نرم‌افزار R و سایر تجزیه و تحلیل‌ها با استفاده از نرم‌افزار خانواده BLUBF90 انجام شد.

نتایج

نتایج توصیف داده‌ها نشان داد که صفت ارتفاع بیشترین انحراف معیار و شادابی نیز کمترین انحراف معیار را نشان دادند، درحالی‌که مقادیر داده‌ها در صفت شادابی بین صفر تا ۵ متغیر بود. بر این اساس صفت ارتفاع و پس از آن قطر بزرگ و کوچک تاج بیشترین تنوع و دامنه تغییرات را به خود اختصاص دادند. همچنین صفت شادابی کمترین تنوع را بین صفات مورد مطالعه نشان داد (جدول ۱).

که در آن، $\sigma_{t1}^2 =$ واریانس محیطی موقت مربوط به i امین رکورد، $\sigma_{pe}^2 =$ کوواریانس ناشی از اثرهای محیطی دائم (واریانس و کوواریانس برابر هستند) و $\sigma_g^2 =$ کوواریانس ژنتیکی (واریانس و کوواریانس برابر هستند).

$$\text{تعریف مدل: رابطه ۷: } y = Xb + Za + Wpe + e$$

در رابطه بالا، $y =$ بردار مشاهدات، $b =$ بردار اثرهای ثابت، $a =$ بردار اثرهای تصادفی ژنوتیپ، $pe =$ بردار اثرهای محیط دائم تصادفی و اثرهای ژنتیکی غیر افزایشی، $e =$ بردار اثرهای باقی‌مانده تصادفی و X, Z, W به ترتیب ماتریس-های ضرایب هستند که رابطه اثرهای ثابت، اثرهای ژنوتیپ و اثرهای محیطی دائمی را با رکوردها برقرار می‌کنند. در این مدل $Var(pe) = I\sigma_{pe}^2$ ، $Var(a) = A\sigma_a^2$ و $Var(e) = I\sigma_e^2$ و $Var(y) = ZAZ'\sigma_a^2 + ZZ'\sigma_{pe}^2 + I\sigma_e^2$ است.

برآورد چند صفتی: ارزش یک ژنوتیپ همیشه به یک صفت محدود نیست. به عنوان یک قانون کلی، ممکن است چندین صفت در بهبود ژنتیکی یک جمعیت مؤثر باشد. در پیش‌بینی ارزش‌های ارثی یک فرد به کمک مدل تک صفتی، توجهی به همبستگی ژنتیکی و فنوتیپی بین صفات نمی‌شود. اما یک مدل چند صفتی ارتباط بین صفات را در نظر می‌گیرد، زیرا واریانس و کوواریانس ژنتیکی و محیطی را در تخمین ارزش‌های ارثی لحاظ می‌نماید. بنابراین یک کوواریانس دقیق بین صفات ایجاد می‌گردد که این امر باعث تخمین بهتر ارزش‌های ارثی می‌شود. افزایش در صحت پیش‌بینی، وابسته به تفاوت در همبستگی ژنتیکی و محیطی بین صفات است. البته هر چه تفاوت این همبستگی‌ها بیشتر باشد، صحت بیشتر افزایش خواهد یافت. اگر وراثت‌پذیری و همبستگی ژنتیکی و محیطی بین دو صفت برابر باشد،

جدول ۱- آماره‌های توصیفی محاسبه شده برای صفات مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های سیاه تاغ

صفات	تعداد	میانگین	انحراف معیار	کمینه	بیشینه	اشتباه معیار	ضریب تغییرات
ارتفاع (cm)	۳۲۴	۷۲/۴۲	۳۸/۴۵	۶/۰۰	۲۰۲/۰۰	۲/۱۴	۱۹/۶۴
قطر کوچک تاج (cm)	۳۲۴	۶۰/۸۲	۳۱/۶۲	۲/۰۰	۱۹۱/۰۰	۱/۷۶	۲۴/۱۴
قطر بزرگ تاج (cm)	۳۲۴	۶۹/۷۴	۳۴/۸۹	۳/۰۰	۱۹۴/۰۰	۱/۹۴	۲۳/۶۲
قطر تنه (cm)	۳۲۴	۱/۶۹	۱/۱۸	۰/۱۰	۷/۳۰	۰/۰۷	۳۴/۶۱
تعداد شاخه	۳۲۴	۳/۳۰	۱/۴۵	۱/۰۰	۸/۰۰	۰/۰۸	۲۷/۴۳
شادابی	۳۲۴	۴/۷۸	۰/۶۲	۰/۰۰	۵/۰۰	۰/۰۳	۸/۶۱

نتایج تجزیه و تحلیل داده‌ها بر اساس تجزیه واریانس

نتایج نشان داد که کلیه اثرهای مدل در همه صفات مورد مطالعه در سطح اطمینان ۹۹ درصد معنی‌دار بودند (جدول ۲). نتایج تفکیک واریانس‌ها با استفاده از امید ریاضی

میانگین مربعات اثرها نیز نشان داد که بالاترین واریانس فنوتیپی و ژنتیکی به صفت ارتفاع و پس از آن به صفات قطر بزرگ و کوچک تاج مربوط بود (جدول ۲).

جدول ۲- نتایج تجزیه و تحلیل داده‌ها و تفکیک واریانس‌ها به روش تجزیه واریانس

منابع تغییر	درجه آزادی (DF)	میانگین مربعات (MS)					
		ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
سال	۳	۲۴۴۶۹/۶۸**	۲۳۷۴۱/۴۷**	۲۵۹۷۴/۷۴**	۴۳/۵۹**	۷۱/۷۷**	۱/۲۵**
ژنوتیپ	۱۴	۳۸۲۲/۷۴**	۱۵۶۰/۶۸**	۱۸۸۵/۳۰**	۱/۴۵**	۳/۸۳**	۰/۵۱**
نتاج (ژنوتیپ)	۱۳۴	۱۵۰۴/۵۲**	۹۰۷/۶۹**	۱۱۵۳/۱۱**	۱/۲۶**	۲/۰۷**	۰/۳۱**
خطا	۱۷۲	۲۰۲/۴۶	۲۱۵/۶۱	۲۷۱/۴۹	۰/۳۴	۰/۸۲	۰/۱۷
واریانس تفکیک شده ژنتیکی		۱۱۷/۱۰	۳۳/۱۴	۳۷/۲۱	۰/۰۱	۰/۰۹	۰/۰۱
واریانس تفکیک شده فنوتیپی		۱۳۳۹/۲۸	۹۷۲/۹۳	۱۱۵۸/۰۹	۱/۵۲	۲/۷۱	۰/۲۵
واریانس افزایشی		۴۶۸/۴۱	۱۳۲/۵۶	۱۴۸/۸۵	۰/۰۴	۰/۳۶	۰/۰۴

** معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪

نتایج تجزیه و تحلیل داده‌ها بر اساس مدل اول REML (غیر تکرارپذیر)

نتایج نشان داد بالاترین واریانس ژنتیکی به صفت ارتفاع و پس از آن به صفات قطر بزرگ و کوچک تاج مربوط بود

(جدول ۳). بیشترین واریانس محیطی نیز به قطر بزرگ تاج و پس از آن به قطر کوچک تاج و ارتفاع اختصاص یافت (جدول ۴).

جدول ۳- واریانس (روی قطر) و کوواریانس (زیر قطر) ژنتیکی حاصل شده از مدل غیر تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۷۳۱/۹					
قطر کوچک تاج	۴۳۰/۵	۳۷۴/۳				
قطر بزرگ تاج	۴۸۶/۴	۴۲۰/۰	۴۷۲/۷			
قطر تنه	۱۶/۳۹	۱۳/۱۷	۱۴/۸۳	۰/۵۰۷		
تعداد شاخه	۴/۱۴۲	۹/۰۲۸	۱۰/۱۰	۰/۱۸۴	۰/۷۳۶	
شادابی	۲/۱۶۰	۱/۷۴۳	۱/۹۶۴	۰/۰۵۶	۰/۰۵۰	۰/۰۳۰

جدول ۴- واریانس (روی قطر) و کوواریانس (زیر قطر) محیطی حاصل شده توسط مدل غیر تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۲۰۷/۹					
قطر کوچک تاج	۱۶۳/۶	۲۱۹/۶				
قطر بزرگ تاج	۱۹۲/۴	۲۱۷/۲	۲۸۰/۲			
قطر تنه	۴/۴۳۵	۵/۱۹۷	۵/۶۸۱	۰/۳۳۶		
تعداد شاخه	۱/۹۵۱	۲/۲۱۶	۲/۸۲۹	۰/۱۴۷	۰/۸۰۴	
شادابی	۱/۶۸۰	۱/۷۷۷	۲/۱۲۰	۰/۰۶۳	۰/۰۰۶	۰/۲۱۰

نتایج تجزیه و تحلیل داده‌ها بر اساس مدل دوم REML (تکرارپذیر)

نتایج برآورد واریانس - کوواریانس‌های ژنتیکی و محیطی دائمی و غیردائمی حاصل شده توسط مدل

تکرارپذیر نشان داد که صفت ارتفاع بیشترین واریانس ژنتیکی و محیطی دائمی را به خود اختصاص داد اما بیشترین واریانس محیطی غیردائمی به صفت قطر بزرگ تاج مربوط بود (جدول ۵، ۶ و ۷).

جدول ۵- واریانس (روی قطر) و کوواریانس (زیر قطر) ژنتیکی حاصل شده توسط مدل تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۱۵۱/۹۰۰					
قطر کوچک تاج	۴۰/۰۷۰	۳۷/۲۵۰				
قطر بزرگ تاج	۵۱/۲۵۰	۴۲/۰۱۰	۴۸/۰۷۰			
قطر تنه	۱/۹۷۶	۱/۳۰۶	۱/۵۲۲	۰/۰۵۴		
تعداد شاخه	۰/۰۶۲	۱/۴۶۱	۱/۵۳۸	۰/۰۳۰	۰/۱۲۶	
شادابی	۰/۹۷۳	۰/۴۷۶	۰/۵۶۸	۰/۰۲۱	۰/۰۰۷	۰/۰۱۱

جدول ۶- واریانس (روی قطر) و کوواریانس (زیر قطر) محیطی دائمی حاصل شده توسط مدل تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۴۵۹/۸۰۰					
قطر کوچک تاج	۳۱۱/۷۰۰	۲۷۳/۵۰۰				
قطر بزرگ تاج	۳۴۷/۳۰۰	۳۰۷/۱۰۰	۳۴۵/۴۰۰			
قطر تنه	۱۱/۳۶۰	۹/۵۰۳	۱۰/۶۷۰	۰/۳۶۲		
تعداد شاخه	۳/۲۷۳	۶/۱۰۲	۶/۹۴۳	۰/۱۲۳	۰/۵۰۸	
شادابی	۱/۰۷۷	۱/۱۰۵	۱/۲۴۴	۰/۰۳۰	۰/۰۳۵	۰/۰۴۰

جدول ۷- واریانس (روی قطر) و کوواریانس (خارج از قطر) محیطی غیردائمی حاصل شده توسط مدل تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۲۰۶/۳۰۰					
قطر کوچک تاج	۱۵۹/۲۰۰	۲۰۹/۵۰۰				
قطر بزرگ تاج	۱۸۷/۸۰۰	۲۰۶/۶۰۰	۲۶۹/۴۰۰			
قطر تنه	۴/۳۵۴	۴/۹۶۷	۵/۴۵۲	۰/۳۲۹		
تعداد شاخه	۱/۹۳۷	۲/۲۱۸	۲/۸۲۵	۰/۱۴۶	۰/۷۹۷	
شادابی	۱/۶۳۴	۱/۸۶۲	۲/۱۶۶	۰/۰۶۶	۰/۰۰۵	۰/۱۸۷

جدول ۸- همبستگی ژنتیکی (بالای قطر) و همبستگی فنوتیپی (زیر قطر) حاصل شده از روش تجزیه واریانس

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۱	۰/۸۳۸	۰/۷۴۵	۰/۷۷۹	۰/۳۶۰	۰/۳۶۰
قطر کوچک تاج	۰/۸۷۸	۱	۰/۵۶۰	۰/۷۳۵	۰/۱۸۱	۰/۱۳۸
قطر بزرگ تاج	۰/۸۸۵	۰/۹۷۱	۱	۰/۹۶۸	۰/۹۵۱	۰/۰۷۴
قطر تنه	۰/۸۲۸	۰/۸۸۹	۰/۸۸۰	۱	۰/۸۳۱	۰/۰۰۳
تعداد شاخه	۰/۳۸۵	۰/۵۴۲	۰/۵۳۹	۰/۵۲۹	۱	۰/۴۴۲
شادابی	۰/۲۰۹	۰/۲۱۵	۰/۲۲۹	۰/۱۷۷	۰/۰۰۷	۱

برآورد پارامترهای ژنتیکی

نتایج برآورد همبستگی‌ها با استفاده از روش تجزیه واریانس همبستگی ژنتیکی و فنوتیپی بالایی را بین صفات قطر تنه و تاج و ارتفاع نشان داد. کمترین همبستگی‌های ژنتیکی و فنوتیپی نیز بین صفت شادابی با سایر صفات مشاهده شد (جدول ۸). برآورد همبستگی‌ها با استفاده از روش RMLE و مدل غیرتکرارپذیر نیز بالاترین همبستگی ژنتیکی را بین صفات قطر تنه، تاج و ارتفاع نشان داد. نتایج

همچنین حکایت از همبستگی محیطی بالا در این صفات داشت. اما در همه موارد میزان همبستگی محیطی کمتر از همبستگی ژنتیکی برآورد شد که نشان‌دهنده سهم بیشتر ژنتیک در ایجاد تنوع بین پایه‌هاست. بر این اساس همبستگی ژنتیکی بین صفت ارتفاع و قطرهای تاج ۰/۸۲، ارتفاع و قطر یقه ۰/۸۵، بین قطر بزرگ و کوچک تاج ۰/۹۹ و بین قطر تنه با قطرهای کوچک و بزرگ تاج ۰/۹۵

برآورد شد. کمترین همبستگی ژنتیکی نیز بین صفت تعداد شاخه با ارتفاع (۰/۱۷۸) برآورد شد (جدول ۹). نتایج برآورد همبستگی‌ها با روش REML و مدل تکرارپذیر نیز همبستگی ژنتیکی و محیطی غیردائمی بالایی را بین صفات

قطر تنه، تاج، ارتفاع و شادابی نشان داد ولی همبستگی ژنتیکی و محیطی غیردائمی صفت تعداد شاخه فرعی با سایر صفات کمتر برآورد شد (جدول ۱۰).

جدول ۹- همبستگی ژنتیکی (بالای قطر) و همبستگی محیطی (زیر قطر) حاصل شده از روش REML و مدل غیرتکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۱	۰/۸۲۲	۰/۸۲۷	۰/۸۵۰	۰/۱۷۸	۰/۴۵۹
قطر کوچک تاج	۰/۷۶۵	۱	۰/۹۹۸	۰/۹۵۵	۰/۵۴۳	۰/۵۱۸
قطر بزرگ تاج	۰/۷۹۷	۰/۸۷۵	۱	۰/۹۵۷	۰/۵۴۱	۰/۵۱۹
قطر تنه	۰/۵۳۰	۰/۶۰۵	۰/۵۸۵	۱	۰/۳۰۲	۰/۴۵۹
تعداد شاخه	۰/۱۵۱	۰/۱۶۶	۰/۱۸۸	۰/۲۸۳	۱	۰/۳۳۹
شادابی	۰/۲۵۴	۰/۲۶۱	۰/۲۷۶	۰/۲۳۹	۰/۰۱۴	۱

جدول ۱۰- همبستگی ژنتیکی (بالای قطر) و همبستگی محیطی غیردائمی (زیر قطر) حاصل شده از روش REML و مدل تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
ارتفاع	۱	۰/۵۳۳	۰/۶۰۰	۰/۶۸۹	۰/۰۱۴	۰/۷۶۸
قطر کوچک تاج	۰/۷۶۶	۱	۰/۹۹۳	۰/۹۱۹	۰/۶۷۳	۰/۷۵۸
قطر بزرگ تاج	۰/۷۹۷	۰/۸۷۰	۱	۰/۹۴۳	۰/۶۲۴	۰/۷۹۶
قطر تنه	۰/۵۲۹	۰/۵۹۸	۰/۵۷۹	۱	۰/۳۶۵	۰/۸۸۲
تعداد شاخه	۰/۱۵۱	۰/۱۷۲	۰/۱۹۳	۰/۲۸۶	۱	۰/۱۹۵
شادابی	۰/۲۶۳	۰/۲۹۷	۰/۳۰۵	۰/۲۶۶	۰/۰۱۴	۱

جدول ۱۱- همبستگی محیطی دائمی حاصل شده از روش REML و مدل تکرارپذیر

صفات	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه
قطر کوچک تاج	۰/۸۷۹				
قطر بزرگ تاج	۰/۸۷۱	۰/۹۹۹			
قطر تنه	۰/۸۸۰	۰/۹۵۵	۰/۹۵۴		
تعداد شاخه	۰/۲۱۴	۰/۵۱۸	۰/۵۲۴	۰/۲۸۶	
شادابی	۰/۲۵۲	۰/۳۳۵	۰/۳۳۶	۰/۲۴۹	۰/۲۴۹

۰/۱۲۵ برآورد گردید (جدول ۱۲). برآورد وراثت‌پذیری صفات با روش REML و مدل تکرارپذیر نیز نشان داد که بیشترین وراثت‌پذیری به صفت ارتفاع و کمترین آن به شادابی مربوط است، به طوری که مقدار وراثت‌پذیری صفت ارتفاع، قطر کوچک تاج، قطر بزرگ تاج، قطر تنه، تعداد شاخه‌های فرعی و شادابی به ترتیب ۰/۱۸۶، ۰/۰۷۲، ۰/۰۷۲، ۰/۰۷۳، ۰/۰۸۸ و ۰/۰۴۶ برآورد شد. نتایج همچنین حکایت از تکرارپذیری بالا در بیشتر صفات مورد مطالعه داشت، به طوری که بیشترین تکرارپذیری به صفت ارتفاع و پس از آن قطر بزرگ و کوچک تاج و قطر تنه مربوط بود (جدول ۱۲).

برآورد وراثت‌پذیری صفات با روش تجزیه واریانس نشان داد که بیشترین وراثت‌پذیری به صفت ارتفاع و کمترین آن به قطر تنه مربوط بود، به طوری که مقدار وراثت‌پذیری صفت ارتفاع، قطر کوچک تاج، قطر بزرگ تاج، قطر تنه، تعداد شاخه‌های فرعی و شادابی به ترتیب ۰/۱۳۶، ۰/۱۲۸، ۰/۰۲۶، ۰/۱۳۱ و ۰/۱۵۱ برآورد گردید (جدول ۱۲). برآورد وراثت‌پذیری صفات با روش REML و مدل غیرتکرارپذیر نیز نشان داد که بیشترین وراثت‌پذیری به صفت ارتفاع و کمترین آن به شادابی مربوط بود، به طوری که مقدار وراثت‌پذیری صفت ارتفاع، قطر کوچک تاج، قطر بزرگ تاج، قطر تنه، تعداد شاخه‌های فرعی و شادابی به ترتیب ۰/۷۷۸، ۰/۶۳۰، ۰/۶۲۸، ۰/۶۰۱، ۰/۴۷۸ و

جدول ۱۲- برآورد وراثت‌پذیری و تکرارپذیری

وراثت‌پذیری و تکرارپذیری	ارتفاع	قطر کوچک تاج	قطر بزرگ تاج	قطر تنه	تعداد شاخه	شادابی
وراثت‌پذیری حاصل شده از روش تجزیه واریانس	۰/۳۵۰	۰/۱۳۶	۰/۱۲۸	۰/۰۲۶	۰/۱۳۱	۰/۱۵۱
وراثت‌پذیری حاصل شده از روش REML و مدل غیرتکرارپذیر	۰/۷۷۸	۰/۶۳۰	۰/۶۲۸	۰/۶۰۱	۰/۴۷۸	۰/۱۲۵
وراثت‌پذیری حاصل شده از روش REML و مدل تکرارپذیر	۰/۱۸۶	۰/۰۷۲	۰/۰۷۲	۰/۰۷۳	۰/۰۸۸	۰/۰۴۶
تکرارپذیری حاصل شده از روش REML و مدل تکرارپذیر	۰/۷۴۷	۰/۵۹۷	۰/۵۹۳	۰/۵۵۸	۰/۴۴۳	۰/۲۱۱

بحث

از مشاهدات دو صفت برای برآورد همبستگی بین آن دو استفاده می‌شود. بنابراین برآوردها از نظر مقدار عددی بین این دو روش قابل مقایسه نیست. اما همبستگی‌های ژنتیکی و وراثت‌پذیری‌های محاسبه شده در مدل تکرارپذیر نسبت به مدل غیرتکرارپذیر کاهش چشمگیری داشت. در واقع مدل تکرارپذیر سبب تعدیل وراثت‌پذیری کلیه صفات می‌شود که با واقعیت و ماهیت کمی صفات مورد مطالعه و اثرپذیری غیرقابل انکار آنها از محیط، تطابق بیشتری دارد. در این راستا نتایج ارزیابی ژنتیکی یک تحقیق روی برخی جمعیت‌های گونه سیاه‌تاغ طی یک آزمون نتاج با استفاده از تجزیه واریانس در استان یزد نشان داد که این گونه از تنوع بالای ژنتیکی بین و درون جمعیت‌های مورد مطالعه برخوردار بود. جمعیت‌های مورد مطالعه در تحقیق

بر اساس نتایج این تحقیق، برآورد پارامترهای ژنتیکی توسط دو مدل مختلف روش REML و روش تجزیه واریانس از روند کم‌وبیش مشابهی برخوردار بود، به طوری که بر اساس نتایج همه روش‌های مورد بررسی بیشترین وراثت‌پذیری به صفت ارتفاع مربوط بود. همچنین بالاترین همبستگی ژنتیکی بین صفات ارتفاع و قطرهای تاج مشاهده شد. اما میزان این برآوردها از نظر مقدار عددی تفاوت زیادی باهم داشتند. در روش REML به دلیل تجزیه و تحلیل چندصفتی، همبستگی بین صفات در برآوردها از اهمیت بیشتری برخوردار است. چون در روش چندصفتی از تمام مشاهدات برای برآورد همبستگی بین دو صفت استفاده می‌شود، در حالی که در روش تجزیه واریانس فقط

گزینش پایه‌ها می‌تواند دستاورد ژنتیکی مناسبی در نسل‌های بعد ایجاد نماید. نتیجه تحقیقات مختلف نیز حکایت از آن دارد که در بسیاری موارد وراثت‌پذیری صفت ارتفاع بالاتر از سایر صفات بوده و برای انتخاب زود هنگام مناسب می‌باشد (Tabandeh Saravi et al., 2007). باتوجه به اینکه وراثت‌پذیری بیشتر صفات پایین و یا متوسط است، در برنامه‌های اصلاحی و گزینش باید از روابط همبستگی موجود میان صفات برای دستیابی به اهداف طرح اصلاحی استفاده نمود (Pourmeidani et al., 2005).

بر اساس نتایج این تحقیق میزان تکرارپذیری در بیشتر صفات مورد مطالعه بالا برآورد شد. طی یک تحقیق، تکرارپذیری برای اندازه‌گیری عملکرد اولئورزین در ۱۰ توده از سه گونه کاج بومی جنوب آمریکا برآورد شد که برای اغلب توده‌های مورد بررسی بیش از ۰/۵ بود که بر بیشتر بودن تغییرات بین درختان نسبت به تغییرات درون درختان دلالت دارد (Roberds & Strom, 2006). در گام اول پس از برخورد با شباهت بین رکوردهای یک فرد برای یک صفت این موضوع در ذهن متبادر می‌شود که این شباهت می‌تواند ناشی از عملکرد ژنوتیپ فرد باشد. عدم استفاده از رکوردهای تکراری و حذف بخشی از واریانس به دلیل یادشده، موجب کاهش واریانس محیطی و در نهایت کاهش مخرج کسر وراثت‌پذیری و به تبع آن تورم وراثت‌پذیری می‌شود. اما در مدل تکرارپذیر واریانس ناشی از تکرار در رکوردگیری یک صفت حذف نشده، بلکه به‌عنوان یک مؤلفه تصادفی و به‌عنوان بخشی از واریانس محیطی لحاظ می‌شود که در نهایت موجب افزایش مخرج کسر وراثت‌پذیری و به تبع آن تعدیل وراثت‌پذیری خواهد شد. یکی از راه‌های مهم افزایش وراثت‌پذیری و تکرارپذیری، یکسان نمودن محیط و جلوگیری از تأثیر متفاوت محیط بر عملکرد گیاه است. این یکسان‌سازی عملاً در باغ بذر یا طی یک آزمون نتاج اعمال می‌شود. در باغ بذر پس از جمع‌آوری بذر از عرصه و کاشت آن به صورت دستی در محیط نه چندان وسیع، در هر سال تیمارهای یکسانی از جمله آبیاری، مبارزه با آفات، وجین و غیره انجام می‌شود.

مذکور از استان‌های یزد، سمنان، سیستان و بلوچستان و قم بودند. همچنین وراثت‌پذیری صفات ارتفاع، قطر تاج و قطر یقه بالا (به ترتیب ۰/۵۹، ۰/۹۶ و ۰/۹۹) و صفت تعداد شاخه‌های فرعی پایین (۰/۱۲) برآورد شد (Mirzaie-Nodoushan et al., 2009). به‌طورکلی وراثت‌پذیری و تکرارپذیری تا ۰/۲ را پایین، از ۰/۲ تا ۰/۴ را متوسط و بالای ۰/۴ را بالا طبقه‌بندی می‌کنند. بر این اساس، نتایج مطالعه مذکور با میزان وراثت‌پذیری برآورد شده در این تحقیق توسط روش REML و مدل غیرتکرارپذیر (روش اول) تا حدودی مطابقت دارد. در تحقیق Mirzaie-Nodoushan و همکاران (2009)، وراثت‌پذیری صفات قطر تاج و قطر یقه به ترتیب ۰/۹۶ و ۰/۹۹ برآورد شد که با عنایت به کمی بودن این صفات و قبول این مهم که محیط قادر است این صفات را تحت تأثیر قرار دهد تا حدودی نشان از ناکارآمدی روش برآورد و مدل استفاده شده دارد. اما برآورد این پارامتر توسط مدل تکرارپذیر در این تحقیق بسیار متفاوت و کمتر بود. به‌طورکلی در گونه‌های جنگلی وراثت‌پذیری از ۰/۵ کمتر است (Mosadegh, 2012) و در مورد صفات چندزنی که وراثت‌پذیری خصوصی دارند، در حدود ۰/۱ تا ۰/۳ است (White et al., 2007).

وراثت‌پذیری نشان می‌دهد چه میزان از تفاوت‌های عملکردی فرد برای یک صفت به عوامل قابل توارث در مقابل عوامل محیطی مربوط است. وراثت‌پذیری بالا گویای این واقعیت است که انتخاب می‌تواند ابزار مفیدی برای تغییر در میانگین این صفات در جمعیت نسل‌های بعد باشد و وراثت‌پذیری پایین نیز گویای این واقعیت است که بهبود شرایط محیطی می‌تواند موجب بهبود میانگین صفت در جمعیت شود. اما برای برخی صفات اقتصادی مهم که تغییر شرایط محیطی ممکن نیست، انتخاب می‌تواند راهگشا باشد. نتایج این تحقیق نشان داد که صفت ارتفاع بیشترین وراثت‌پذیری را بر اساس همه روش‌های مورد استفاده به خود اختصاص داد که این نتیجه با برآورد انجام شده توسط Mirzaie-Nodoushan و همکاران (2009) در مورد سیاه‌تاغ هماهنگی دارد. از این‌رو توجه به این صفت هنگام

مورد مطالعه مشاهده شد. همبستگی ژنتیکی اهمیت نسبی اثرهای پلیوتروپیک و تا حدودی پیوستگی را اندازه‌گیری می‌کند. همبستگی ژنتیکی موجب پاسخ همبسته به انتخاب می‌شود، بنابراین از پارامترهای مهم جمعیت و بسیار کاربردی است، به طوری که می‌توان به جای گنجاندن برخی صفات در شاخص انتخاب که در نهایت موجب کاهش اثر انتخاب روی تمام صفات هدف انتخاب می‌شود؛ با استفاده از پاسخ همبسته تعداد صفات شاخص را کم کرد، به طوری که پاسخ به انتخاب در صفات مورد نظر با کاهش کمتری مواجه شود. به نحوی که همبستگی ژنتیکی بین دو صفت را می‌توان همبستگی بین ارزش‌های ارثی دو صفت در افراد جمعیت دانست. روش REML و مدل تکرارپذیر قادر است برای هر فرد در کلیه صفات، ارزش ارثی و اثر محیطی مشترک (دائمی) پیش‌بینی نماید. بنابراین می‌توان با دقت بالا در مورد نگهداری یا جایگزینی افراد در جمعیت با هدف نگهداری یک جمعیت مطلوب و زایا نظر داد.

منابع مورد استفاده

- Aitkin, M., 1978. The analysis of unbalanced cross-classifications. *Journal of the Royal Statistical Society Series A (General)*, 141: 195-223.
- Akbarpour, O., 2017. Application of Variance Components Estimators in Plant Breeding (Review Article). *Plant Genetic Researches*, 1(4):1-24 (In Persian).
- Amani, M. and Parvizi, A., 1996. *Forestry and Silviculture of Saxaul*. Iranian Research Institute of Forests and Rangelands, Tehran, 118p (In Persian).
- Asadi, M., 2001. *Flora of Iran, Spinach Family (Chenopodiaceae)*. Iranian Research Institute of Forests and Rangelands Research, Tehran, 508p (In Persian).
- Bourdon, R.M., 1999. *Understanding Animal Breeding*. 2nd edition. Prentice Hall, Newjersey, USA. 500 p.
- Casella, G. and Berger, R.L., 1990. *Statistical Inference*. Cole Advanced Books & Software, Pacific Grove, California, USA, 660p.
- Falconer, D.S. and Mackay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Fourth ed, Longman Group Limited, Harlow, London, UK. 464 p.

بنابراین بخشی از کوواریانس بین رکوردهای یک فرد می‌تواند ناشی از اعمال محیط یکسان باشد. در صورتی اثر این عوامل نادیده گرفته شود، کوواریانس بین رکوردهای تکراری یک فرد اثر ژنوتیپ آن فرد تلقی می‌شود و همان‌طور که بیان شد منجر به تورم واریانس ژنتیکی خواهد شد. از مزایای دیگر مدل تکرارپذیر، امکان برآورد تکرارپذیری صفات و امکان تخمین رکوردهای آینده یک فرد است. تکرارپذیری بالای ۰/۴ به تکرارپذیری بالا تعبیر می‌شود (Bourdon, 1999). تکرارپذیری را می‌توان به صورت تغییر قابلیت تولید مورد انتظار به ازای هر واحد تغییر در ارزش فنوتیپی در نظر گرفت. بنابراین تکرارپذیری بالا در صفات ارتفاع، قطر کوچک و بزرگ تاج، قطر یقه و تعداد شاخه که طی این تحقیق در گونه سیاه‌تاغ بدست آمد، اصلاح‌نژادگران را قادر می‌سازد تا در مورد نگهداری این پایه‌ها در باغ بذر در سال‌های ابتدایی رکوردگیری تصمیم‌گیری نمایند. تکرارپذیری حد بالای وراثت‌پذیری است، بنابراین تکرارپذیری در تصمیم‌گیری برای حذف ژنتیکی نیز می‌تواند مهم باشد (Bourdon, 1999). وقتی تکرارپذیری بالا است، حذف افراد ضعیف براساس اولین رکورد آنها انجام می‌شود اما هنگامی که تکرارپذیری کم است قبل از تصمیم‌گیری برای حذف باید چندین رکورد از آن فرد داشته باشیم. پایین بودن تکرارپذیری، می‌تواند مؤثر بودن محیط موقت را در عملکرد صفت مورد بررسی نشان دهد. در باغ بذر و در گونه سیاه‌تاغ صفت تاج پوشش اهمیت ویژه‌ای در برنامه‌های اصلاحی دارد. اطلاع از همبستگی‌های مثبت و معنی‌دار این امکان را به محقق می‌دهد که ژنوتیپ‌های مناسب را برای بهبود تاج پوشش برای کاربرد در برنامه اصلاحی انتخاب نماید (Salar, et al., 2005). از میان صفات مورد بررسی در مطالعه سالار و همکاران (2005) بر روی ژنوتیپ‌های مختلف سیاه‌تاغ، مشخص شد که ارتفاع به‌عنوان مناسب‌ترین صفت در امر گزینش برای بهبود تاج پوشش می‌تواند مورد توجه قرار گیرد. در این تحقیق نیز براساس کلیه تجزیه‌وتحلیل‌ها همبستگی ژنتیکی بالایی بین صفت ارتفاع با قطر بزرگ و کوچک تاج در ژنوتیپ‌های

- Haloxylon aphyllum* from arid zones of Iran. Iranian Journal of Rangeland and Forests Plant Breeding and Genetic Research, 13(3): 227-246 (In Persian).
- Roberds, J.H. and Strom, B.L., 2006. Repeatability estimates for oleoresin yield measurements in three species of the southern pines, Forest Ecology and Management, 228:215-224.
 - Sahai, H. and Miguel, M.O., 2004. Analysis of Variance for Random Models Volume I: Balanced Data Theory, Methods, Applications and Data Analysis. Business Media New York, USA, 408p.
 - Salar, N.A., Mirzaei Nadoushan, H. and Jafari, A.A., 2005. Investigation of relationship between morphological traits in *Haloxylon aphyllum* genotypes. Iranian Journal of Rangeland and Forests Plant Breeding and Genetic Research, 13(3): 271-284 (In Persian).
 - Hassani, S. and Halabian, R., 2009. Variance Component Estimation Methods (translation). Beihag Press, Sabzevar, 220p (In Persian).
 - Tabandeh saravi, A., Tabari, M., Mirzaei Nadoushan, H. and Espahbodi, K., 2007. Heritability of some characteristics of *Sorbus torminalis* seedling. Pakistan Journal of Biological Sciences, 10: 2760-2763.
 - Tabandeh saravi, A., Tabari, M., Mirzaei Nadoushan, H. and Espahbodi, K., 2012. Variation within and among *Quercus castaneifolia* population based on their seedling characteristics. Iranian Journal of Rangeland and Forests Plant Breeding and Genetic Research, 20(1): 69-82 (In Persian).
 - White, T.L., Adams, W.T. and Neale, D.B., 2007. Forest Genetics. CABI, USA, 500 p.
 - Henderson, C., Searle, S. and Schaeffer, L., 1974. The invariance and calculation of method 2 for estimating variance components. Biometrics, 30: 583-588.
 - Lynch, M. and Walsh, B., 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sinauer Associates, Massachusetts, USA, 980p.
 - Mirzaie-Nodoushan, H., Mirhosseini, A., Maddah-Arefi, H. and Asadi-Corom, F., 2009. Heritability of vegetative characters in black saxaul (*Haloxylon aphyllum*). Pajouhesh and Sazandegi, 80: 129-135 (In Persian).
 - Mood, A.M., Graybill, F.A. and Boes, D.C., 1974. Introduction to the Theory of Statistics. 3rd ed, McGraw Hill USA, 480p.
 - Mosadegh, A., 2012. Breeding of Forest Tree. Agriculture sciences of Iran, Tehran, 171p (In Persian).
 - Mrode, R.A., 2013. Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values. CAB International, Wallingford, UK, 360p.
 - Nelder, J., 1977. A reformulation of linear models. Journal of the Royal Statistical Society Series A (General), 140: 48-77.
 - Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. and Wasserman, W., 2004. Applied Linear Statistical Models, Irwin Chicago, USA, 1408p.
 - Patterson, H.D. and Thompson, R., 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. Biometrika, 58(3): 545-554.
 - Pourmeidani, A., Khakdaman, H. and Mirzaei Nadoushan, H., 2005. Heritability and genotypic correlations between different characters in

Estimation of Genetic Parameters of *Haloxylon ammodendron* by REML Method and Repeatability Model

A. Tabandeh Saravi^{*1}, A. Mirhosseini², K. Espahbodi³ and B. Enayati⁴

1*- Corresponding author, Assist. Prof., College of Natural Resources, Yazd University, Yazd, I.R.Iran. Email: Tabandeh@yazd.ac.ir

2-Instructor, Forests and Rangelands Research Department, Yazd Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Yazd, I.R. Iran.

3- Assoc. Prof., Research Center of Agriculture and Natural Resources of Mazandaran, Sari, I.R. Iran

3- Ph.D graduated of genetics and animal breeding, Independent Scholar, Yazd, I.R. Iran

Received: 30.12.2019

Accepted: 04.04.2020

Abstract

This study aimed to estimate the genetic parameters of *Haloxylon ammodendron* located in the seed orchard of Yazd province, Iran, using REML method and repeatability model. For this purpose, among the stands of black saxaul in Yazd province, several rootstocks with suitable appearance, desirable quality, the relative balance between crown and trunk, resistance to pests and diseases selected and their seeds were sown in nursery, and the seedling were planted in the field based on a completely randomized design with unequal replications, 6 to 20 seedlings. The genotypes of each rootstock were planted on rows at 6-m intervals. Data collected and genetic parameters estimated for seedling traits as tree height, canopy expansion, trunk diameter, number of sub-branches, and freshness. Data were analyzed of variance using REML method, two different repeatability, and non-repeatability models. The results based on both models showed that the highest heritability was related to tree height. But these estimates between two methods were different so that, the genetic correlations and heritability values in the repeatability model were significantly lower than that for non-repeatability model. Repeatability was estimated based on the intragroup correlation between two independent variables on individuals and expressed as the ratio of differences between individuals to the existing phenotypic differences. Based on the results, the repeatability of the most traits was high. This result enables breeders to make good decisions about keeping rootstocks in the seed orchard during the growth stage in the early years. Finally, it was concluded that the repeatability model, could estimate moderate heritability for all of traits, which is more in line with the reality and quantitative nature of the studied traits and they could be more affected by the environment factors.

Keywords: Seed orchard, analysis of variance, genetic diversity, *Haloxylon ammodendron*, heritability, Yazd.