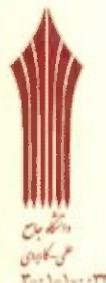




اصول اصلاح نژاد زنبور عسل



محمد رضا بصیری





بسمه تعالیٰ
وزارت جهاد کشاورزی
سازمان تحقیقات و آموزش کشاورزی
 مؤسسه آموزش عالی علمی کاربردی

اصل اصلاح نژاد زنبور عسل

مؤلف:
محمد رضا بصیری

انتشارات مؤسسه آموزش عالی علمی کاربردی جهاد کشاورزی

تهران: ۱۳۸۶

مورد تأیید دانشگاه جامع علمی و کاربردی

عنوان و پدیدآور:	اصول اصلاح نژاد زنیور عسل / مؤلف محمد رضا بصیری.
مشخصات نشر:	تهران: موسسه آموزش عالی علمی - کاربردی جهاد کشاورزی، ۱۳۸۵.
مشخصات ظاهری:	۲۰۶ ص: مصوب.
فروست شابک:	۷۰۰۰۵۰۰۰۰۹۷۸-۸۷۴۸-۰۸-۶
پایه داشت:	قیبا
پایه داشت:	کتابنامه: ص: ۲۵۰-۲۵۶.
موضوع:	زنیور عسل - زنیک.
موضوع:	زنیور عسل - اصلاح نژاد.
شناخت افزوده:	موسسه آموزش عالی علمی - کاربردی و زارت جهاد کشاورزی
ردیبندی کنگره:	QL ۵۶۸/.۹۶۸
ردیبندی دیوی:	۵۹۵۷۹۹
شماره کتابخانه ملی:	۳۷۵۵۳-۰۵

عنوان:	اصول اصلاح نژاد زنیور عسل
مؤلف:	محمد رضا بصیری
ناشر:	موسسه آموزش عالی علمی - کاربردی جهاد کشاورزی
ویراستار ادبی:	نجمه امیری
ویراستار فنی:	ناصر امام جمعه کاشان
سرویراستار:	ترانه امیر ابراهیمی (به نگاران)
صفحه آرا:	رقیه شکری
حروف چن:	یاسمی قدیری
طراح جلد:	محمد رضا بصیری
چاپ و صحافی:	دفتر خدمات تکنولوژی آموزشی - نشر آموزش کشاورزی
نویت چاپ:	اول
تاریخ نشر:	۱۳۸۶
شمارگان:	۱۵۰۰
قیمت:	۵۰۰۰۰ ریال
شابک:	۹۷۸-۸۷۴۸-۰۸-۶

تمام حقوق برای موسسه آموزش عالی علمی - کاربردی جهاد کشاورزی محفوظ است

تهران: صندوق پستی ۱۳۱۴۵-۱۷۵۷ تلفن: ۰۴۳۷-۶۶۴۳۰

پست الکترونیک: pub@itvh.ac.ir

وپ سایت: <http://www.itvh.ac.ir>

پیش‌گفتار ناشر

کتاب و کتاب‌خوانی، یکی از معیارهای توسعه کشورها و جوامع گوناگون است. به این سبب، هر سال سازمان‌های جهانی، مانند یونسکو و...، از آن بهمثابه یکی از شاخص‌های توسعه یافته‌گی استفاده می‌کنند و به بررسی میزان انتشار کتاب، نشریه و سایر منابع علمی و اطلاعاتی سازمان‌های آموزشی و پژوهشی می‌پردازند.

تولید منابع علمی و اطلاعاتی، چنان اهمیتی دارد که مهم‌ترین شاخص ارزشیابی کار اعضای هیئت‌های علمی سازمان‌های آموزشی و پژوهشی نیز به شمار می‌آید. اما در این زمینه، نیاز مؤسسه‌های آموزشی علمی - کاربردی به متون آموزشی، بیش از دیگر سازمان‌های فرهنگی است؛ زیرا این مؤسسه‌ها، باید از این متون برای تدریس به دانشجویانی استفاده کنند که علاوه بر آموزش‌های رسمی و کلاسیک، به آموزش جنبه‌های کاربردی محتوا و روش‌ها نیز نیازمندند.

مؤسسه آموزش عالی علمی - کاربردی جهاد کشاورزی، با توجه به اهمیت تولید و انتشار منابع اطلاعاتی و بهویژه کتاب‌های آموزشی، این مهم را در رأس کارهای خود قرار داده است. شایان ذکر است که تألیف و چاپ بیش از ۱۰۰ عنوان کتاب مربوط به دروس دوره‌های علمی - کاربردی در بخش کشاورزی، در دستور کار این مؤسسه قرار دارد و مسئولان آن امیدوارند با همکاری مدرسان و اعضای هیئت‌های علمی دانشگاه‌ها و مؤسسات آموزشی و پژوهشی، در راه افزایش کیفیت این کتاب‌ها گامی اساسی بردارند.

از آنجا که انتشار چنین مجموعه‌ای، کاری سترگ و نیازمند توجه و دقت بسیار است، امیدواریم استادان، صاحب‌نظران و مدرسان این کتاب‌ها، ما را در راه ارتقای کیفیت علمی آن‌ها پاری دهند و از ارسال انتقادها و پیشنهادهای خود دریغ نورزنند. بدون شک، حمایت‌ها و هدایت‌های بی‌دریغ مسئولان آموزش و تحقیقات در سطح وزارت جهاد کشاورزی، اعضای محترم هیئت امنی مؤسسه آموزش عالی علمی - کاربردی و بهویژه مدیران عالی سازمان و آموزش کشاورزی، در شکل‌گیری و ادامه چاپ این کتاب‌ها نقش اساسی دارد و امیدواریم نظارت عالیه آنان، تضمین‌کننده کیفیت کار ما باشد.

مجتبی رجب بیگی

مدیر مسئول و رئیس مؤسسه آموزش عالی علمی - کاربردی جهاد کشاورزی

بیش گفتار

«واوحى رىك الى النحل ان اتخذى من العجال بيوتاً و من الشجر و مما يعرشون» (نحل - ٦٨) زنبور عسل یکی از مخلوقات شکرگرف خداوند است که از دیرباز نحوه زندگی و تلاش مداوم آن در طبیعت، مورد توجه بوده است. بررسی منابع علمی موجود نشان می‌دهد که حدود ۳۳٪ تغذیه انسان به عمل گردهافشانی حشره‌ها بستگی دارد که در بین آنها زنبور عسل دارای رتبه اول است. شاید تصور شود که انسان بیشتر به محصولات دامی نیازمند است. ولی دام و طیور نیز به طور غیرمستقیم به زنبور عسل نیازمندند. زیرا گردهافشانی بسیاری از گیاهان، به حشره‌های گردهافشان، به خصوص زنبور عسل، بستگی دارد. زنبور عسل علاوه بر عمل گردهافشانی گیاهان، منافع دیگری نظری تولید عسل، گرده، موم، بره‌موم، ژله سلطنتی و زهر دارد که دارای اهمیت اقتصادی فراوان است. این امتیازها بهترین دلایل برای حمایت دولت‌ها در کشورهای گوناگون از صنعت زنبورداری است.

برای رسیدن به هدف‌های پرورش زنبور عسل، در سطح آموزش عالی کشور برنامه‌های آموزشی علمی - کاربردی پرورش زنبور عسل در دوره‌های کارданی، کارشناسی و... تصویب شده و در حال اجراست. این کتاب نیز برای کسب اطلاعات علمی مورد نیاز در زمینه ژنتیک واصلاح نژاد زنبور عسل تدوین شده است. با آن که مخاطبان این کتاب، دانشجویان دوره‌های علمی - کاربردی‌اند، مطالب آن برای سایر دانشجویان، مدرسان و پژوهشگران نیز قابل استفاده است.

محمد رضا بصیری

۱۳۸۵

فهرست مطالب

عنوان	صفحه
پیش‌گفتار	الف
مقدمه	د
فصل اول: مبانی ژنتیک زنبور عسل	۱
اصطلاحات و مفاهیم اولیه ژنتیک	۴
مشخصات کروموزوم‌ها	۷
مشخصات ژن‌ها	۸
ساختمان بیوشیمیایی ژن و کروموزوم	۸
ژنتیک سلولی زنبور عسل	۱۱
تقسیم سلولی میوز	۱۴
لقال یا بارور شدن تخم	۱۶
اهمیت تقسیم سلولی و بلوغ سلول‌های جنسی	۱۹
آل‌های جنسی در زنبور عسل	۲۱
بعضی از اصول اساسی توارث صفات در زنبور عسل	۲۳
توارث رنگ چشم در زنبور عسل	۲۷
خودآزمایی	۲۹
فصل دوم: گونه‌ها و نژادهای زنبور عسل	۳۱
رده‌بندی زنبور عسل	۳۳

۳۷	زنبورهای عسل بدون نیش
۳۸	گونه‌های متفاوت زنبور عسل
۴۲	زنبور عسل کوچک
۴۳	زنبور عسل هندی
۴۵	زنبور عسل بزرگ
۴۵	زنبور عسل اروپایی
۴۵	شناسایی و مقایسه نژادهای زنبور عسل
۴۸	۱. رنگ اسکلت خارجی بدن
۴۸	۲. اندازه جثه و قسمت‌های گوناگون بدن
۵۰	- اندازه طول زبان یا خرطوم
۵۲	۳. مشخصات موهای سطح بدن
۵۴	۴. مشخصات رگ‌بال‌ها
۵۶	نژادهای مهم زنبور عسل
۵۶	زنبور عسل نژاد سیاه اروپایی
۵۹	زنبور عسل نژاد ایتالیایی
۶۱	زنبور عسل نژاد کارنیولان (بالکانی یا کارنیکا)
۶۴	زنبور عسل نژاد قفقازی
۶۵	زنبور عسل نژاد ایرانی
۶۸	زنبور عسل نژاد جنوب آفریقا، نژاد کاپنسیس
۶۹	انواع زنبور عسل دو رگ
۷۳	خودآزمایی
۷۵	فصل سوم: روش‌های اندازه‌گیری صفات زنبور عسل
۷۹	صفات ظاهری
۸۶	تولید عسل
۸۷	مقدار تخم‌گذاری، نوزادان و جمعیت
۸۹	تمایل کلنی به بچه دادن
۹۱	رفتار دفاعی

۹۲	روش‌های اندازه‌گیری رفتار دفاعی
۹۷	عملکرد کوتاه مدت
۹۸	فعالیت صحراءگردی
۹۹	جمع آوری گرده
۱۰۰	تولید موم و شانسازی
۱۰۱	زمستان گذرانی
۱۰۲	صفات ملکه
۱۰۴	صفات آزمایشگاهی
۱۰۷	مقاومت به بیماری‌ها و آفت‌ها
۱۱۴	خودآزمایی
۱۱۵	فصل چهارم: برآورد روابط خویشاوندی در کلنهای زنبور عسل
۱۱۷	رابطه خویشاوندی در کلنهای زنبور عسل
۱۱۹	تعیین تعداد آمیزش ملکه
۱۲۰	زیرجمعیت‌های یک کلنی
۱۲۱	برآورد میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده هر کلنی
۱۲۷	برآورد میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنهای گوناگون (هر نسل)
۱۲۹	برآورد میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنهای دختری و مادری
۱۳۳	استفاده از پدرملکه‌ها و پدرزنبوروهای کارگر در آمیزش‌های کنترل شده
۱۳۴	برآورد ضریب هم‌خونی
۱۳۷	برآورد ضریب خویشاوندی
۱۴۰	خودآزمایی
۱۴۱	فصل پنجم: برآورد وراثت‌پذیری صفات زنبور عسل
۱۴۳	ضریب وراثت‌پذیری
۱۴۳	۱. وراثت‌پذیری به مفهوم عام
۱۴۴	۲. وراثت‌پذیری به مفهوم خاص
۱۴۴	عوامل مؤثر بر وراثت‌پذیری
۱۴۶	روش‌های برآورد ضریب وراثت‌پذیری

۱۴۶	برآورد ضریب وراثت‌پذیری در زنبور عسل
۱۴۷	روش رگرسیون نتاج بر والد (میانگین والدین)
۱۴۹	روش برآورد مؤلفه‌های واریانس
۱۴۹	مدل‌های آماری
۱۵۰	نوع رابطه‌ها در برآورد مؤلفه‌های واریانس
۱۵۰	روش سوم هندرسون
۱۵۱	روش برآورد حداکثر درست‌نمایی محدود شده
۱۵۲	مؤلفه‌های واریانس صفات زیست‌رفتاری
۱۵۳	مؤلفه‌های واریانس صفات ظاهری
۱۵۴	روش برآورد ضریب وراثت‌پذیری مربوط به ملکه و زنبورهای کارگر
۱۰۰	دقت برآورد ضریب وراثت‌پذیری
۱۰۰	مؤلفه‌های واریانس
۱۵۷	رگرسیون نتاج بر والد(ین)
۱۵۸	برآورد ضریب وراثت‌پذیری صفات زیست‌رفتاری
۱۶۰	برآورد ضریب وراثت‌پذیری صفات ظاهری
۱۶۲	خودآزمایی
۱۶۳	فصل ششم: برآورد ضریب همبستگی بین صفات زنبور عسل
۱۶۵	همبستگی بین صفات
۱۶۷	برآورد ضریب همبستگی
۱۷۱	همبستگی بین صفات با اثر ملکه و زنبورهای کارگر
۱۷۲	ضریب همبستگی بین برخی صفات زنبور عسل
۱۷۳	همبستگی تولید عسل با میزان نوزاد و جمعیت
۱۷۷	ضریب همبستگی بین برخی صفات ظاهری
۱۸۱	خودآزمایی
۱۸۳	فصل هفتم: روش‌های انتخاب برای اصلاح نژاد زنبور عسل
۱۸۵	انتخاب
۱۸۶	پاسخ انتخاب

۱۸۸ پیش‌بینی پاسخ انتخاب
۱۸۹ تفاوت انتخاب و شدت انتخاب
۱۹۱ افزایش پاسخ انتخاب
۱۹۴ روش‌های انتخاب
۱۹۴ روش‌های ساده
۱۹۴ انتخاب فردی
۱۹۴ انتخاب خانواده
۱۹۵ انتخابات داخل خانواده
۱۹۰ استفاده از شاخص
۱۹۷ پاسخ انتخاب شاخص
۱۹۷ انتخاب صفات هم‌بسته
۱۹۹ روش‌های انتخاب برای چند صفت
۱۹۹ روش سطوح حذفی مستقل
۲۰۰ روش تاندم
۲۰۰ روش شاخص انتخاب
۲۰۱ پاسخ انتخاب برای چند صفت
۲۰۱ انتخاب برای حالت‌های گوناگون
۲۰۲ انتخاب برای صفات کلني
۲۰۴ خودآزمایی
۲۰۵ فصل هشتم: روش‌های تلاقي در اصلاح نژاد زنبور عسل
۲۰۷ ایستگاه‌های آمیزش زنبور عسل
۲۰۸ فاصله ایستگاه آمیزش تا زنبورستان‌های مجاور
۲۰۹ کنترل آمیزش‌ها در ایستگاه
۲۱۳ آثار هم‌خونی در زنبور عسل
۲۱۴ آثار هم‌خونی بر زنبورهای نر
۲۱۴ آثار هم‌خونی بر زنبورهای ماده
۲۱۷ روش‌های تلاقي برای اصلاح نژاد

۲۱۸	آثار ژنتیک تلاقي های خويشاوندي
۲۱۹	آثار ژنتیک آميخته کردن
۲۲۱	عوامل مؤثر بر ميزان هتروزيس
۲۲۳	هدفها و مواد استفاده از آميخته کردن
۲۲۳	انتخاب برای قابلیت ترکیب
۲۲۳	اهمیت نسبی قابلیت ترکیب عمومی و خاص
۲۲۴	جمعیت های ترکیبی (ستیک)
۲۲۵	ترکیب های سه و چهار لاینی
۲۲۵	روش های تلاقي
۲۲۵	تلاقي دو لاینی
۲۲۵	۱. تلاقي پایانه ای دو لاین
۲۲۶	۲. تلاقي متناوب دو لاین
۲۲۷	۳. تلاقي ترفیعی
۲۲۹	تلاقي سه لاینی و چهار لاینی
۲۳۲	تلاقي دو طرفه
۲۳۳	اثر تزادها
۲۳۳	اثر مادری و اثر تلاقي معکوس
۲۳۵	برآورده اثر هتروزيس
۲۳۶	برآورده اثر هم خونی
۲۳۷	قدرت ترکیب عمومی
۲۳۸	قدرت ترکیب خاص
۲۴۰	تولید لاین در زنبور عسل
۲۴۶	خودآزمایی
۲۴۷	ضمیمه
۲۴۸	فهرست منابع

مقدمه

عموماً هدف اصلی اجرای برنامه‌های اصلاح نژاد زنبور عسل، افزایش تولید محصولاتی مانند عسل، گرده، ژله سلطنتی، زهر، مو و برهmom است. در ضمن، آرام بودن و تعامل کمتر به بجه دادن، از ویژگی‌های یک کلنی زنبور عسل است. مقدار تولید عسل به جمعیت و فعالیت کلنی بستگی دارد. جمعیت کلنی نیز به ظرفیت تخم گذاری ملکه، قابلیت زنده ماندن نوزادان و طول عمر زنبورهای کارگر واپسی است. با اجرای برنامه‌های خاص اصلاح نژادی، تعامل به بجه دادن و رفتار تهاجمی زنبورهای کلنی‌ها کاهش و تولید محصولات به مقدار زیادی افزایش می‌باید. برای نیل به چنین هدفی، باید با آگاهی از نحوه توارث صفات، وراثت پذیری و همبستگی ژنتیکی و فنتیکی بین آنها، برای انتخاب و آمیزش برنامه‌ریزی شود.

اغلب صفات اقتصادی در زنبور عسل با چند ژن کنترل می‌شود و چون تغییرات ژنتیک یک صفت کمی در جامعه، به تعداد ژن‌های مؤثر بر آن بستگی دارد، برآورد پارامترهای ژنتیک برای صفات گوناگون، دارای اهمیت بسیار است.

در زمینه اصلاح نژاد زنبور عسل، نکته مهم این است که این حشره از نظر خصوصیات زیست‌شناسی، با سایر حیوانات دیپلوئید تفاوت دارد. زیست زنبور عسل به صورت اجتماعی است و باعث افزایش کواریانس محیطی مشترک می‌شود. دیگر آن که تغییرات ظاهر صفات کمی در زنبور عسل به شدت تحت تأثیر محیط قرار دارد. به علاوه، صفات مهمی نظیر تولید عسل نتیجه عملکرد مجموع زنبورهای کارگر و ملکه موجود در یک کلنی است و نمی‌توان آنرا برای یک زنبور کارگر اندازه گرفت.

یکی از تفاوت‌های دیگر در زنبور عسل، وجود سیستم هاپلوبوئید - دیپلوئیدی است. به دلیل هاپلوبوئید بودن زنبور نر، استفاده از اصول و قوانین ژنتیک در مورد این حشره، با سایر موجودات تفاوت دارد. اگر تخمی که ملکه گذاشته است، بارور شود (دیپلوئید) بر حسب موقعیت و تغذیه لارو، به زنبور کارگر یا به ملکه تبدیل می‌شود. با توجه به این موارد، روش اندازه‌گیری صفات، برآورد روابط خویشاوندی و پارامترهای ژنتیک و روش‌های انتخاب در زنبور عسل، ویژگی‌های خاصی دارد. بنابراین، در خصوصیات بهنژادی زنبور عسل، علاوه بر این موارد خاص، باید معادله‌های آماری و اصلاح نژادی رایج برای سایر موجودات را نیز تغییر داد.

بررسی‌ها نشان می‌دهد که تاکنون در ایران، فعالیت زیادی در مورد اصلاح نژاد زنبور عسل صورت نگرفته است. اما به سبب وارد کردن ملکه‌های خارجی بدون کنترل صحیح، برنامه‌ریزی برای اصلاح نژاد زنبور عسل بسیار ضروری است.

فصل اول

مبانی ژنتیک زنبور عسل

هدفهای رفتاری

در پایان این فصل، از فرآگیرندگان انتظار می‌رود:

- ۱- اصول عمومی توارث صفات را بشناسند و درباره آن توضیح دهند.
- ۲- با مشخصات کروموزوم‌ها و ژن‌ها آشنا شوند و آنها را توصیف کنند.
- ۳- تفاوت صفات کمی و صفات کیفی را شرح دهند.
- ۴- از ژنتیک سلولی زنبور عسل آگاه باشند و عبارت‌های تخصصی آن را تعریف کنند.
- ۵- چگونگی عمل آللهای جنسی را در زنبور عسل توضیح دهند.

مبانی ژنتیک

ژنتیک علمی است که در آن، از نحوه انتقال عوامل توارث از یک سلول به سلول دیگر، از والدین به نتاج یا از نسلی به نسل دیگر بحث می‌شود. انتقال صفات از یک نسل به نسل دیگر، اساس تمایزها یا شباهت‌های افراد گوناگون است. مهم‌ترین موارد طبقه‌بندی علم ژنتیک عبارت از:

۱- ژنتیک کلاسیک (کیفی یا مندلی)

نحوه توارث صفات کیفی نظیر رنگ چشم، که به دو (یا چند) شکل متفاوت و قابل تشخیص (مقایسه) است و از طریق شمارش و نسبت افراد مطالعه می‌شود.

۲- ژنتیک سلولی^۱

مریبوط به مطالعه عوامل توارث صفات در سطح سلول است.

۳- ژنتیک بیوشیمی

نحوه فعالیت ژن‌ها و نقش آنها را از نظر بیوشیمیابی (نظیر ساخته شدن پروتئین و...) مورد مطالعه قرار می‌دهد.

۴- ژنتیک کمی

نحوه توارث صفات کمی نظیر تولید عسل را، که قابل اندازه‌گیری است و با پارامترهای آماری مطالعه می‌شود، مد نظر قرار می‌دهد.

۵- ژنتیک جامعه

در این بخش، فراوانی ژن‌ها و ژنوتیپ‌ها و چگونگی تغییرات آنها در جامعه مطالعه می‌شود.

اصطلاحات و مفاهیم اولیه ژنتیک

۱- صفت

صفت عبارت از یک خصوصیت قابل مشاهده و قابل توارث نظیر رنگ چشم زنبور، رنگ نوارهای شکمی زنبور نر، شکل گل یا نوع گروه خونی است. بعضی صفات با شدت‌های متفاوت و مقابله‌نمای هم، نظیر بلندی و کوتاهی یا سیاهی و سفیدی (رنگ چشم زنبور) بروز می‌کنند که مربوط به یک ویژگی ظاهری^۱ (ریخت‌شناختی) است. ولی صفاتی نظیر رفتار تهاجمی و میزان تخم‌گذاری ملکه، فیزیولوژیک است و به صورت پیوسته (از کم به زیاد) بروز می‌کند.

۲- کروموزوم^۲

کروموزوم در داخل هسته سلولی قرار دارد و حاوی مواد وراثتی است که اطلاعات ژنتیک تنظیم‌کننده تمام پدیده‌های سلولی موجودات زنده و عامل وراثت را شامل می‌شود. معمولاً تعداد و شکل آنها در هر یک از گونه‌های موجودات زنده ثابت و هنگام تقسیمات سلولی، میله‌ای (رشته‌ای) یا نخی است و با میکروسکوپ‌های نوری قابل مشاهده است.

۳- کروماتید^۳

کروماتید دو رشته یکسان هر کروموزوم است که در اثر همانندسازی دی. ان. آ (D.N.A) به وجود می‌آیند.

۴- ژن^۴

ژن قسمتی از کروموزوم (تعداد باز آلی با ترتیب معین در زنجیره اسید نوکلئیک) است که اطلاعات معین ژنتیک را برای یک وظیفه مشخص (در موجود زنده) در خود ضبط و نگهداری می‌کند و آنها را به صورت حروف لاتین W یا A و ... نشان می‌دهند و با میکروسکوپ‌های نوری قابل مشاهده نیستند.

۵- آلل^۵

فرم‌ها یا اشکال متفاوت یک ژن نظیر W و w یا A₁ و A₂ است که به یک مکان ژنی در کروموزوم‌های مشابه تعلق دارد و ویژگی خاصی نظیر رنگ چشم زنبور را کنترل می‌کند.

۶- آلل غالب^۱ و مغلوب^۲

معمولًاً اثر یکی از دو آلل روی صفت مربوط، بیشتر از آلل دیگر است. آلل با اثر بیشتر را آلل غالب می‌نامند و با حضور آلل غالب، فنوتیپ مغلوب ظاهر نمی‌شود. نظیر Ww که W (رنگ سیاهی چشم زنبور) غالب است و ظاهر می‌شود؛ ولی w (رنگ سفیدی چشم زنبور) ظاهر نمی‌شود و اگر زنبور دارای دو آلل W باشد، رنگ چشمش سفید می‌شود.

۷- مکان یا جایگاه ژنی^۳

محل قرار گرفتن یک ژن روی کروموزوم است.

۸- سانتروم^۴

قسمتی از کروموزوم‌ها که در آن، دو کروماتید به هم متصل‌اند.

۹- خالص^۵

موجود زنده‌ای که آلل‌های مکان‌های ژنی آن نظیر WW یا ww مشابه باشند (هموزیگوت).

۱۰- ناخالص^۶

موجود زنده‌ای که آلل‌های مکان‌های ژنی آن نظیر Ww یا A_1A_2 غیرمشابه باشد (هتروزیگوت).

۱۱- ژنوتیپ^۷

فرم یا ریخت ارثی یا وضع ژنتیک موجود زنده است.

۱۲- فنوتیپ^۸

وضع یا شکل ظاهری یک موجود است.

۱۳- کاریوتیپ^۹

اگر جفت کروموزوم‌های مشابه در یک موجود زنده، به ترتیب اندازه در کنار هم قرارداده شود، کاریوتیپ نام دارد.

1- Dominant

2- Recessive

3- Locus

4- Centromeres

5- Homozygote

6- Heterozygote

7- Genotype

8- Phenotype

9- Karyotype

۱۴- صفات کیفی یا مندلی

صفاتی که بروز آنها نظیر رنگ یا شکل گل، کاملاً مشخص و قابل تفکیک است و معمولاً یک یا تعداد کمی ژن آنها را کنترل می‌کنند و عوامل محیطی بر ظاهر آنها کمتر اثر دارند.

۱۵- صفات کمی

صفاتی که بروز آنها نظیر تولید شیر یا عسل، کمی و به راحتی قابل اندازه‌گیری است. در عین حال، نمی‌توان افراد را به گروه‌های فنتیپی طبقه‌بندی کرد و معمولاً تعداد زیادی ژن آنها را کنترل می‌کنند که بروز آنها تحت تأثیر عوامل محیطی است. وجهه تمایز صفات کیفی و کمی به شرح جدول ۱-۱ است:

جدول ۱-۱- مقایسه صفات کیفی و کمی

صفات کمی	صفات کیفی
<p>۱- توارث آنها به وسیله ژن‌های زیادی کنترل می‌شود و اثر هر ژن بسیار کم است و معمولاً قابل تشخیص نیست.</p> <p>۲- تنوع ظاهر این صفات، توزیع پیوسته دارد و معمولاً نرمال است.</p> <p>۳- واحد مطالعه، جامعه است.</p> <p>۴- عوامل محیطی بر ظاهر آنها مؤثر است.</p> <p>۵- با استفاده از پارامترهای آماری جامعه (میانگین و انحراف معیار) مطالعه می‌شوند.</p>	<p>۱- توارث آنها به وسیله یک یا تعداد کمی ژن کنترل می‌شود و اثر یک ژن منفرد، قابل تشخیص است.</p> <p>۲- گروه‌های فنتیپی مشخص و تمایز و توزیع آنها ناپیوسته است.</p> <p>۳- واحد مطالعه، افراد هستند.</p> <p>۴- عوامل محیطی، بر ظاهر آنها اثر زیادی ندارد.</p> <p>۵- نحوه توارث با استفاده از شمارش و محاسبه نسبت‌ها بررسی می‌شود.</p>

مشخصات کروموزوم‌ها

کروموزوم‌ها در هسته سلولی، که در حال تقسیم نیست، به صورت رشته‌های نامشخص‌اند و به آنها، شبکه کروماتینی^۱ می‌گویند. در حقیقت، هر یک از رشته‌های شبکه کروماتینی یک کروموزوم است. در طی مرحله تقسیم سلولی، این رشته‌های کروماتینی متراکم و ضخیم می‌شوند و در زیر میکروسکوپ قابل مشاهده‌اند. در این هنگام، هر کروموزوم به صورت دو رشته مجاور هم (کروماتید) ظاهر می‌شوند که در قسمتی به نام سانترومتر متصل هستند (تصویر ۱-۱).

اندازه کروموزوم‌ها متفاوت و از $۰/۲$ میکرون (در قارچ‌ها) تا ۳۵ میکرون در موجودات دیگر است. ولی معمولاً اندازه آنها بین ۱ تا ۱۰ میکرون است. کاریوتیپ یاشکل و تعداد کروموزوم‌ها به گونه‌های موجودات زنده بستگی دارد و معمولاً در یک گونه ثابت است (تصویر ۱-۳).

نصف کروموزوم‌ها در هسته سلول بدنش موجودات عالی از پدر و نصف دیگر از مادر به ارث می‌رسد. این موجودات را اصطلاحاً $2n$ کروموزومی (دیپلوئید) می‌نامند (مانند جنس ماده زنیبور عسل). به عبارت دیگر، در هر هسته سلول این موجودات، n کروموزوم از پدر و n کروموزوم از مادر به ارث می‌رسد (تصویر ۱-۲).

در هسته سلول بدنش موجودات دیگر نیز n کروموزوم وجود دارد (مانند جنس نر زنیبور عسل) که به آنها هاپلوئید یا n کروموزومی گویند. در هسته سلول‌های جنسی (گامت‌های نر و ماده) نیز n کروموزوم وجود دارد (تصویر ۱-۳).

تعداد کروموزوم بعضی موجودات هاپلوئیدی و دیپلوئیدی به صورت زیر است:

$$n = 1$$

$$2n = 8$$

$$\text{انسان} : 2n = 46$$

$$\text{جنس نر زنیبور عسل} : n = 16 \quad \text{جنس ماده زنیبور عسل} : 2n = 32$$

مشخصات ژن‌ها

ژن‌ها باعث بروز حالات متفاوت یک صفت می‌شوند و دو یا چند ترکیب گوناگون (آل) دارند. اثر ژن‌ها بر صفات کیفی (مثل رنگ) به صورت گسته است. برای مثال، در نخود فرنگی یک ژن عامل توارث رنگ است که به دو صورت قرمز یا سفید بروز می‌کند. در صورتی که صفات کمی (مانند تولید عسل)، به وسیله تعداد زیادی ژن کنترل می‌شود و تغییرات بروز صفت در جامعه، پیوسته است. تغییرات پیوسته صفات کمی در جامعه، در اثر دو عامل صورت می‌گیرد:

۱- تفرق تعداد زیادی ژن که یک صفت کمی را کنترل می‌کنند و هر ژن اثر بسیار اندکی بر کنترل آن صفت دارد.

۲- تغییر پیوسته‌ای که مریبوط به عوامل محیطی است.

اثر ژن‌ها معمولاً در صفات کیفی به صورت غلبه و در صفات کمی به صورت افزایشی (غالب نبودن) ظاهر می‌شود. اثر غالب بودن نیز با توجه به میزان شایستگی، به صورت‌های متفاوت زیر ظاهر می‌شود:

A₁A₁ ----- A₁A₂ ----- A₂A₂ : غالب نبودن:

A₁A₁ ----- A₁A₂ ----- A₂A₂ : غالب بودن ناقص:

A₁A₁-----
A₂A₂ : غالب بودن کامل:

A₁A₁ ----- A₂A₂ ----- A₁A₂ : فوق غالب بودن:

میزان شایستگی : →

ساختمان بیوشیمیایی ژن و کروموزوم

کروموزوم‌های موجودات عالی حاوی نوکلئوپروتئین است و ساختمان شیمیایی نوکلئوپروتئین‌ها از اسید نوکلئیک و پروتئین‌ها (مثل هیستون‌ها^۱) تشکیل شده است.

ساختار شیمیایی کروموزوم‌ها از اجزای زیر تشکیل شده است:

۱- اسید دی‌اکسی ریبونوکلئیک^۱ (DNA).

۲- اسید ریبونوکلئیک ^۲ (RNA).

۳- هیستون‌ها: پروتئین‌های دارای مقدار زیادی اسید آمینه لیزین و آرژین.

۴- سایر پروتئین‌ها.

۵- منزیم و کلسیم.

در تمام موجودات زنده، به غیر از برخی ویروس‌ها، اسید نوکلئیک دی. ان. ا حاوی اطلاعات ژنتیک و خود شامل اجزای زیر است:

الف) قند دی اکسی ریبوز ^۳: قند ریبوز که در کربن دوم اکسیژن ندارد.

ب) بازها: دو دسته باز پورین ^۴ و پیریمیدین ^۵ وجود دارند که عبارت‌اند از:

✓ پورین‌ها: شامل آدنین ^۶ (A) و گوانین ^۷ (G).

✓ پیریمیدین: شامل سیتوزین ^۸ (C) و تیمین ^۹ (T).

پ) اسید فسفریک: (H₃PO₄).

به این صورت که از مجموع یک باز و قند دی اکسی ریبوز، نوکلئوزید ^{۱۰} و از یک نوکلئوتید و اسید فسفریک، نوکلئوتید ^{۱۱} ایجاد می‌شود؛

(مولکول آب) + نوکلئوزید → قند(دی اکسی) ریبوز + باز

نوکلئوتید → اسید فسفریک + نوکلئوزید

آدنوزین → قند + آدنین

برای مثال:

(A.M.P) آدنوزین متوفسفات → اسید فسفریک + قند + آدنوزین

کوچک‌ترین واحد وراثت، نوکلئوتید است و نوکلئیدهای متفاوت، بازهای گوناگونی دارند و به عبارتی، انواع بازها، نوکلئیدهای متفاوت ایجاد می‌کنند. هر نوکلئوتید باعث ساختن یک اسید آمینه می‌شود. با توجه به این که چهار نوع باز وجود دارد، چهار نوع نوکلئوتید ایجاد می‌شود. اگر یک عدد باز (نوکلئوتید) به مثابه کد یا رمز، باعث تولید اسید آمینه شود، چهار نوع

1- Deoxyribonucleic Acid

2- Ribonucleic Acid

3- Deoxyribose

4- Purine

5- Pyrimidine

6- Adenine

7- Guanine

8- Cytosine

9- Thymine

10- Nucleoside

11-Nucleotide

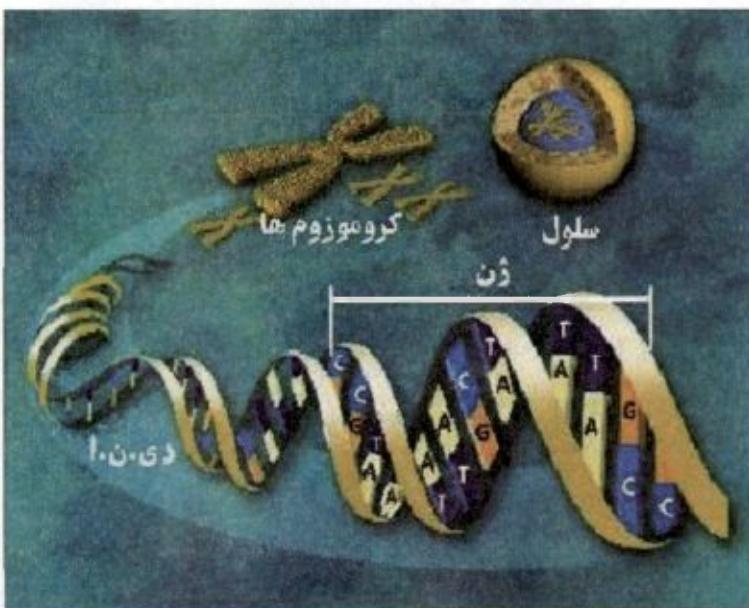
اسید آمینه تولید می‌گردد و اگر ترکیب دو عدد باز، باعث تولید اسید آمینه شود، ۱۶ نوع رمز تولید می‌شود. از آن‌جا که بیش از ۲۰ نوع اسید آمینه وجود دارد، حداقل ترکیب ۳ نوع باز باعث تولید اسیدهای آمینه می‌شود و معادل یک کد یا رمز است. در نتیجه، حدود ۶۰ نوع کد به وجود خواهد آمد که چند کد، معادل یک اسید آمینه خواهد بود. اسیدهای آمینه گوناگون نیز پروتئین‌های متفاوتی تولید می‌کنند. چند کد (رمز) ایجاد ژن می‌کند (تصویر ۱-۱).

ساختمان آر. ان. ا شبیه دی. ان. است؛ ولی با آن سه تفاوت دارد:

۱- آر. ان. ا به جای باز تیمین، دارای باز یوراسیل^۱ است.

۲- آر. ان. ا تکرشتهای است (دی. ان. ا دو رشته‌ای است).

۳- آر. ان. ا به جای قند دی‌اکسی ریبوز، قند ریبوز دارد.



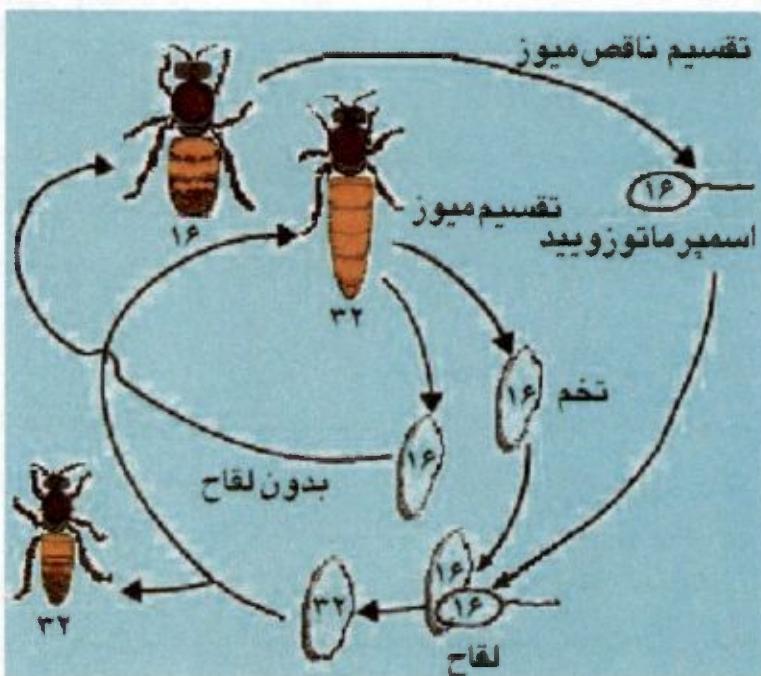
▲ شکل ۱-۱- ساختمان سلول، کروموزوم، دی. ان. ا و ژن

ژنتیک سلولی زنپور عسل

بدن زنپور عسل از تعداد بسیار زیادی سلول و مواد محتوی آنها تشکیل شده است. این سلول‌ها، شکل‌ها و وظایف متفاوتی دارند و هر یک از آنها دارای دیواره سلولی و حاوی مایع غلیظی به نام پروتوبلاسم^۱ است. پروتوبلاسم، سیتوپلاسم^۲ دارد و در وسط آن یک هسته^۳ کروی دیده می‌شود. هسته سلول، حاوی ماده‌ای است که بیشتر از سایر قسمت‌های سلول خاصیت رنگ‌پذیری دارد و به صورت شبکه کروماتین و حاوی عوامل ارثی (ژن‌ها) است (تصویر ۱-۱).

رشد یک موجود زنده در اثرافزایش تعداد سلول‌های بدن آن است. هر سلول کامل دارای ژن‌هایی است که سایر سلول‌ها دارند. بنابراین، برای رشد و نمو یک موجود زنده، به سازوکاری نیاز است که سبب افزایش تعداد سلول‌ها و تولید شبکه کروماتین کاملاً یکسانی در آنها شود. این سازوکار با یک نوع تقسیم سلولی به نام میتوز^۴ انجام می‌شود که طی آن، یک سلول به دو سلول مشابه تقسیم می‌گردد. این فرآیند تا بلوغ کامل موجود ادامه دارد. سلول‌های اندام تولید مثل جنسی ملکه زنپور عسل (تخمدان^۵، سلول جنسی ماده (اوول^۶) و اندام تولید مثل زنپور نر (بیضه^۷، سلول جنسی نر (اسپرماتوزئید^۸) تولید می‌کند که به طور کلی، به این سلول‌های جنسی گامت^۹ می‌گویند. یک ملکه در طول زندگی خود هزاران تخم و زنپور نر نیز حدود ۱۰ میلیون اسپرماتوزئید تولید می‌کند (۱۸). تعداد سلول‌های جنسی از طریق تقسیم میوز^{۱۰} افزایش می‌یابد (تصویر ۱-۴). اما قبل از تبدیل به گامت فعل، مرحله بلوغ را طی می‌کند. نصف کروموزوم‌های موجود در تخم بارور (یا زنپور ماده) از ملکه (مادر) و نصف دیگر کروموزوم‌ها از اسپرماتوزئید زنپور نر (پدر) متقل می‌شود. همان‌طور که پیش از این توضیح داده شد، در سلول‌های بدنه زنپورهای ماده ۱۶ جفت کروموزوم وجود دارد، به آنها دیپلونید^{۱۱} می‌گویند. تخم غیربارور (یا زنپور نر)، که فقط یک مجموعه کروموزومی (۱۶ عدد) از ملکه (مادر) دریافت کرده است، هاپلونید^{۱۲} نام دارد (تصویر ۱-۲).

1- Protoplasm	2- Cytoplasm	3- Nucleus	4- Mitosis	5- Quarry
6- Ovum	7- Testis	8- Spematozoa	9- Gametes	10- Meiosis
11- Diploid	12- Haploid			



◀ شکل ۱-۲- تعداد کروموزوم در سلول های بدئی، گامت ها و تخم بارور زنبور عسل

سلول های تناسلی ماده (اوول) در هنگام بلوغ (کامل شدن) فقط یک دسته کروموزوم (۱۶ عدد) دارند که در اثر تقسیم سلولی با کاهش کروموزوم یا تقسیم میوز یا وجود می آید. هر کروموزوم زنبور عسل وظایفی دارد که برخی از آنها شناسایی شده است (۲۳).

به صورتی که کروموزوم های شماره ۲، ۵ و ۱۰، رفتار صحراءگردی و کروموزوم های شماره ۳، ۴ و ۶ رفتار دفاعی (نیش زدن) را کنترل می کنند.

کروموزوم های شماره ۳ و ۱۰، علاوه بر وظایف پیش گفته، به ترتیب تعیین جنسیت و یادگیری را نیز کنترل می کنند. کروموزوم شماره ۱۱ اندازه بدن و تولید فرمون (های) خطر را کنترل می کند (تصویر ۱-۳).



▲ شکل ۱-۳- وظایف و کاریوتیپ برخی کروموزوم‌های زنبور عسل (۲۳)

تقسیم سلولی میوز

تقسیم میوز در سلول‌های تناسلی زنبور ماده در دو مرحله متوالی صورت می‌گیرد که مرحله دوم شبیه تقسیم میتوز است. در مرحله اول تقسیم میوزی، کروموزوم‌هایی با منشأ مادری و پدری جفت می‌شوند و به صورت ۱۶ جفت کروموزوم (مشابه)^۱ در اطراف محور تقسیم قرار می‌گیرند. جفت شدن کروموزوم‌های مشابه را سیناپس^۲ می‌نامند. هنگام سیناپس یا قبل از آن، کروموزوم‌های مشابه دوپراپر (تکثیر) می‌شوند و به جای یک جفت کروموزوم، یک گروه چهار کروموزومی یا تتراد^۳ ایجاد می‌شود. امکان دارد در حالت تتراد، قسمت‌هایی از کروموزوم‌ها با هم مبادله شوند؛ یعنی قسمتی از یک کروموزوم مادری با قسمت مشابه آن از کروموزوم پدری تعویض شود. تعویض قسمت‌های کروموزومی را کراسینگ‌اور^۴ می‌نامند. در اثر این عمل، گروهی از ژن‌ها، که روی یک کروموزوم هستند، با گروه دیگری از ژن‌ها، که روی کروموزوم مشابه آن قرار دارند، تعویض می‌شوند (تصویر ۱-۴).

دو کروموزوم یک تتراد به یک قطب انتقال می‌یابند و دو کروموزوم مشابه دیگر به قطب دیگر منتقل می‌شوند و دو سلول هاپلولئید تولید می‌کنند.

در مرحله دوم تقسیم، در هر قطب مجددًا تقسیم دومی انجام می‌شود. به این صورت که در محل تجمع کروموزوم‌ها در هر قطب، یک محور تقسیم ایجاد می‌شود. کروموزوم‌هایی که در تقسیم اول به یک قطب رفته‌اند، از هم جدا و هر یک به قطب تقسیم دوم منتقل می‌شوند. بنابراین، در هر سلول، کروموزوم‌ها روی محور تقسیم قرار می‌گیرند و رشته‌های یکسان کروموزوم‌ها از هم جدا می‌شوند. در نتیجه، چهار هسته جدید در تخم به وجود می‌آید که در هر کدام از آنها، تعداد کروموزوم‌ها نصف تعداد قبل در هسته تخم است. البته فقط یکی از این چهار هسته جدید باقی می‌ماند که به آن هسته اولیه تخم^۵ می‌گویند. سه هسته دیگر، که اجسام قطبی^۶ نام دارند، تجزیه می‌شوند و از بین می‌روند. هسته اسپرماتوزئید با هسته (باقی مانده) تخم ترکیب و تخم تلقیح یا بارور می‌شود (تصویر ۱-۵).

1- Homologus

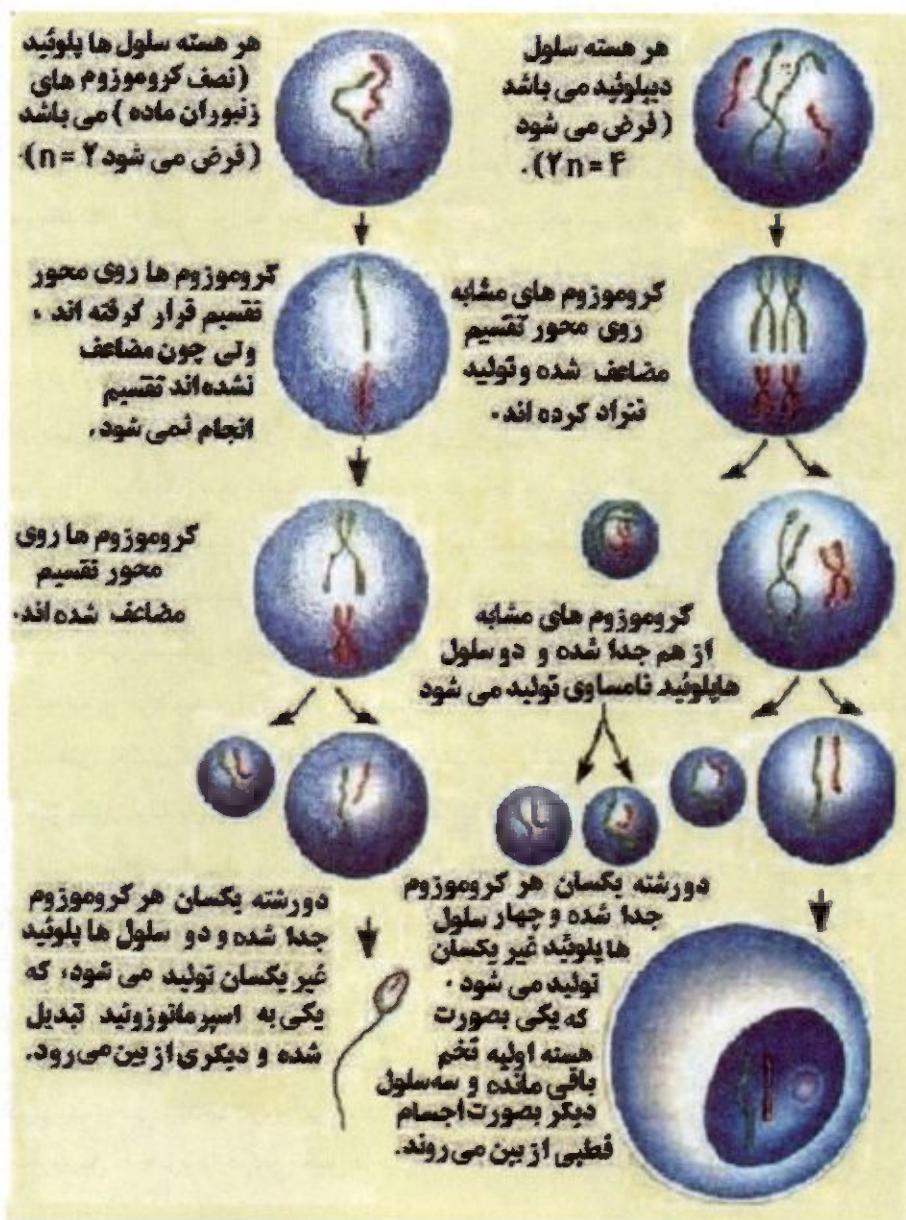
2- Synapsis

3- Tetrad

4- Crossing over

5- Pronucleus of the egg

6- Polar bodies



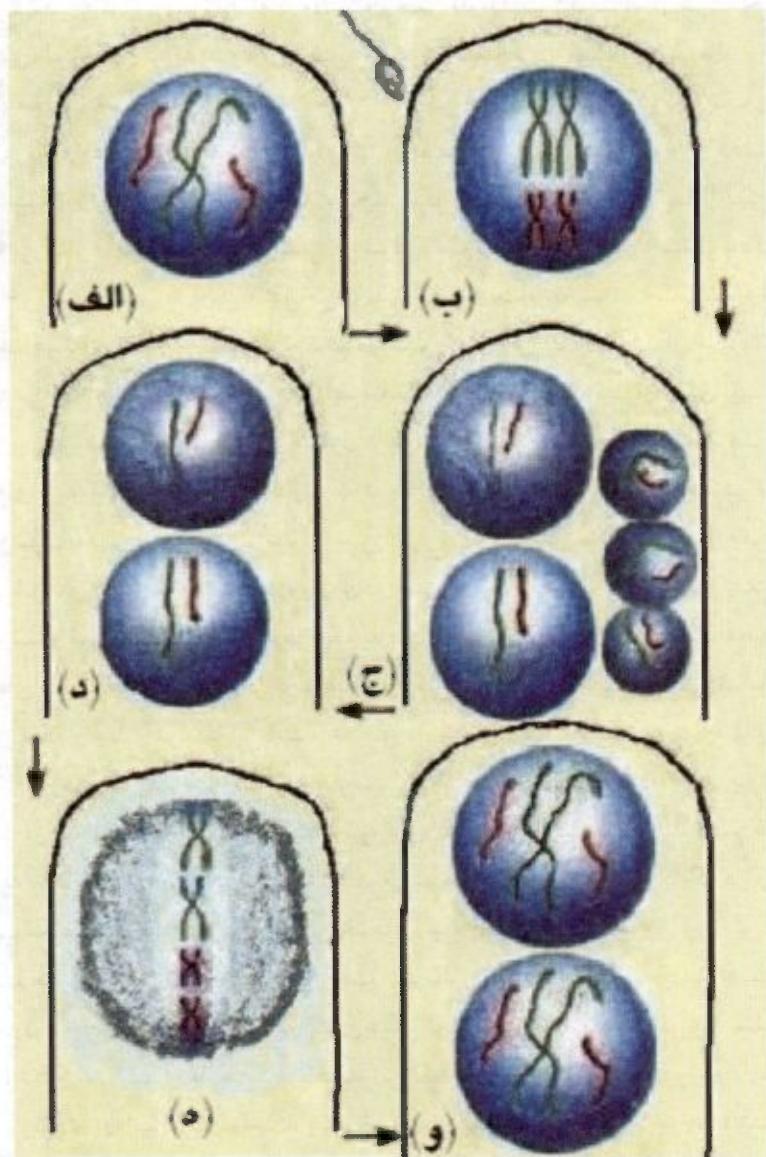
▲ شکل ۱-۴- تقسیم میوز برای تولید گامت ماده (در ملکه) و اسپرماتوزوئید (در زنیور نر)

اگر تخم بارور نشود، رشد و نمو می‌کند و از سلول تخم غیربارور، زنبور نر و از تخم بارور، زنبور ماده به وجود می‌آید. در هر دو حالت (تخم بارور یا تخم غیربارور)، تقسیمات میتوانی انجام و لارو زنبور تولید می‌شود. پیش از این که یک سلول جنسی نر، سلول جنسی ماده را بارور کند، باید در طی مراحلی از شکل سلول جنسی ابتدایی (شیوه سلول‌های بدنی یا سوماتیک^۱) به اسپرماتوزئید تغییر یابد. هر اسپرماتوزئید یک سر کوچک (محتوی کروموزوم‌های فشرده) و یک دم بلند و نازک دارد. حرکات موجی دم باعث حرکت اسپرماتوزئید می‌شود. برای تشکیل اسپرماتوزئید، ابتدا یک تقسیم میوز ناقص انجام می‌شود (تصویر ۴-۱). یعنی کروموزوم‌ها بعد از تشکیل محور تقسیم روی آنها زدیف و سپس بدون این که تقسیم صورت گیرد، از هم جدا می‌شوند و دیواره هسته از بین می‌رود. البته براساس یک نظریه، در مرحله میوز اول جوانه‌های سیتوپلاسمی از سلول جنسی خارج و سپس اجسام مدور از جنس پروتئین وارد این جوانه‌های سیتوپلاسمی می‌شود و در نهایت، از سلول جدا می‌گردد. پس از این مرحله، هسته دارای همان مجموعه ۱۶ کروموزومی اول است. پس از این تقسیم ناقص میوزی، محور تقسیم دیگری تشکیل می‌شود که با محور اول زاویه دارد و هر یک از کروموزوم‌ها نیز به دو رشته تبدیل می‌شوند و روی محور تقسیم قرار می‌گیرند. در این مرحله، غشای هسته ناپدید و رشته‌های یکسان کروموزوم‌ها از هم جدا می‌شوند و به طرف قطب‌های مخالف می‌روند. در پایان، سلول اولیه به دو سلول جدید تقسیم می‌شود که هر یک ۱۶ کروموزوم دارد. بخش اصلی پروتوبلاسم سلول والد وارد یکی از سلول‌های جدید می‌شود و این سلول، به اسپرماتوزئید کامل و سلول دیگر به یک اسپرماتوزئید ناقص تبدیل می‌شود و از بین می‌رود.

للاح یا بارور شدن تخم

اتحاد سلول جنسی نر با سلول جنسی ماده را عمل للاح^۲ یا بارور شدن تخم و سلول دیپلولوئید حاصل را تخم بارور^۳ می‌نامند. در قسمت بالایی تخم ملکه، سوراخ کوچکی به نام میکروپیل^۴ وجود دارد که محل داخل شدن اسپرماتوزئید‌هاست. پس از تلقیح ملکه،

اسپرماتوزئیدها در کیسه ذخیره اسperm یا اسperm دان^۱ آن ذخیره می‌شوند. از کیسه ذخیره اسperm با عمل پرتایی چند اسپرماتوزئید به درون لوله رحمی (اویداکت^۲) فرستاده می‌شود. تخم ملکه از انتهای لوله رحمی می‌گذرد و وارد مهبل^۳ می‌شود. این تخم در مهبل باقی می‌ماند و در این قسمت، متولد آن (میکروپیل) در مقابل مجرای خروجی اسپرم دان قرار می‌گیرد و یک یا چند اسپرماتوزئید وارد آن می‌شود. سپس ملکه آنها را در سلول‌های شان کلنی قرار می‌دهد. بعد از این که اسپرماتوزئید(ها) وارد تخم شدند و تغییر شکل یافته‌ند و زایده(دم) آنها از بین رفت، سر(ها) بزرگ‌تر و مجدداً به هسته تبدیل می‌شوند (تصویر ۵-۱). سپس در قسمت بالایی تخم و در داخل سیتوپلاسم، به پایین منتقل می‌شوند. در این هنگام، تخم در حال بلوغ است و تقسیمات هسته‌ای تمام می‌شود. هسته تخم در سیتوپلاسم حرکت و با یکی از اسپرماتوزئیدها برخورد می‌کند. هسته تخم و اسپرماتوزئید به هم نزدیک می‌شوند، دیواره‌های آنها از بین می‌رود و روی محور تقسیم منتقل و سلول دیپلوئید ایجاد می‌شود. بنابراین، هر یک از گامت‌های نر و ماده ۱۶ کروموزوم دارند که در اثر اتحاد آنها، تعداد کروموزوم‌ها در تخم ۳۲ عدد می‌شود. بعد از آن تقسیمات سلولی میتوز شروع و رشته‌های مشابه کروموزومی از هم جدا می‌شوند و به طرف قطب‌ها می‌روند و دو هسته جدید دیپلوئید به وجود می‌آید. از این زمان، رشد و نمو تخم شروع می‌شود. ملکه به طور اختیاری و بر مبنای وضعیت محیطی، در سلول‌های مخصوص زنیورهای نر تخم غیربارور می‌گذارد. وضعیت محیطی شامل فصل پرورش ملکه و مقدار مواد غذایی است؛ به صورتی که در فصل مناسب و با غذای کافی، معمولاً زنیورهای کارگر، سلول‌های مخصوص زنیورهای نر را تمیز و آماده تخم‌ریزی ملکه می‌کنند. در غیر این صورت، این فعالیت زنیورهای کارگر و به دنبال آن، تولید تخم غیربارور به وسیله ملکه، کاهش می‌یابد یا حتی متوقف می‌شود. گاهی نیز زنیورهای کارگر در وضعیت نامناسب محیطی، به صورت هم‌خواری، تخم‌های غیربارور (نر) را می‌خورند و از بین می‌برند. در محیط مناسب، ملکه تخم را بدون دریافت اسپرماتوزئید از مهبل عبور می‌دهد. هسته اویله تخم بدون برخورد با اسپرماتوزئید به انتهای دیگر تخم منتقل می‌شود و سپس با تقسیم‌های میتوز، رشد و نمو زنیور آغاز می‌گردد. هسته این نوع تخم بالغ فقط ۱۶ کروموزوم دارد و چون اسپرماتوزئید به آن اضافه نشده است، زنیور نر حاصل فقط ۱۶ کروموزوم خواهد داشت. این روش تولیدمثل را بکرزایی^۴ می‌نامند (۱۲).



▲ شکل ۱-۵- لقاح تخم زنبور عسل به وسیله اسپرماتوزوئید

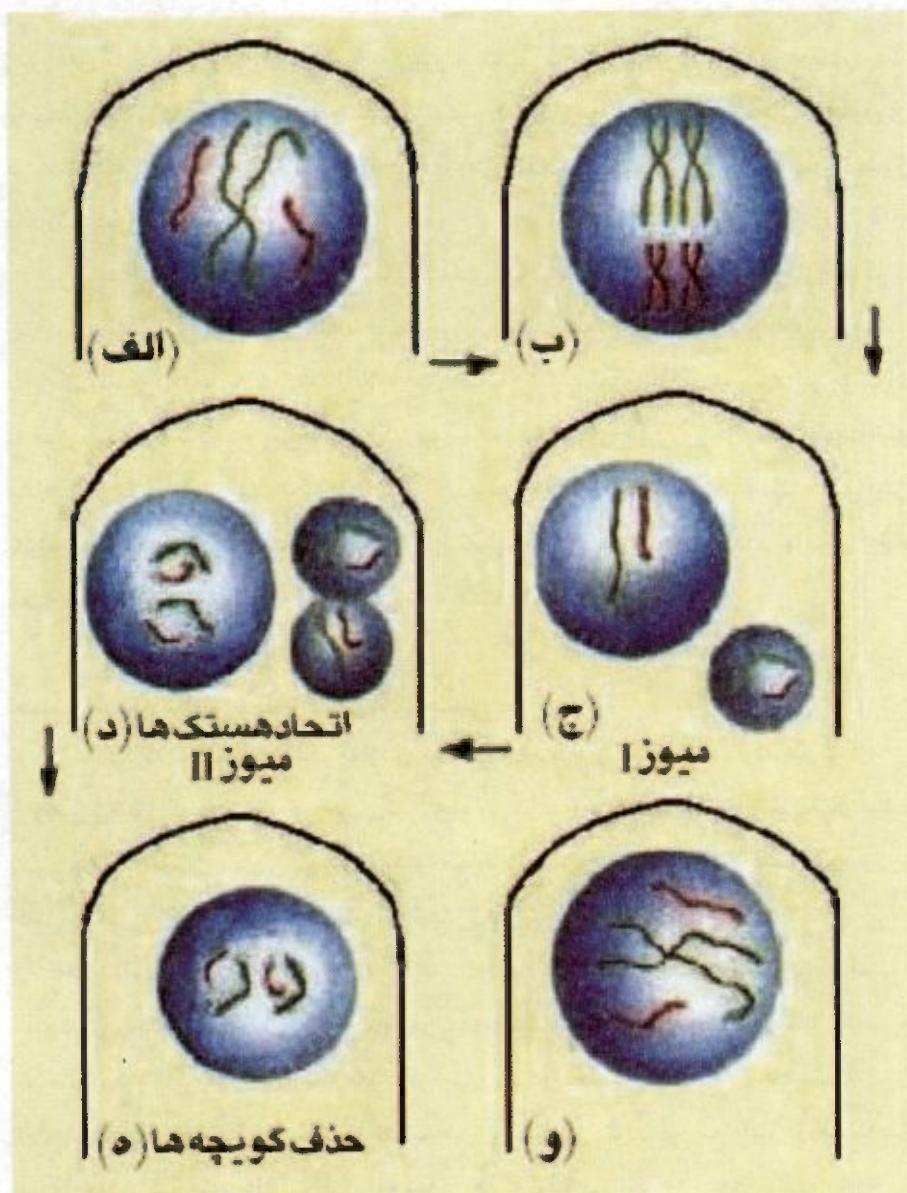
پدیده جالب توجه دیگر این است که در بیشتر نژادها، تخم‌های غیریارور ملکه یا زنبورهای کارگر (در وضعیت خاص) به زنبور نر تبدیل می‌شوند. زنبور کارگر در حضور ملکه تخم‌گذاری نمی‌کند؛ ولی در نژاد کاپنسیس^۱ (تصویر ۲۱-۲) زنبورهای کارگر تخم‌های غیریاروری می‌گذارند که اکثر آنها به زنبور ماده (۲n کروموزومی) تبدیل می‌شود و حتی در زمان حضور ملکه نیز کمی تخم‌گذاری می‌کنند.

این نژاد زنبور عسل قادر است ماههای متعددی بدون ملکه باقی بماند و زنبورهای کارگر با این روش تولید مثل می‌کنند و بدون آن که زنبور نر تولید کنند، به زندگی خود ادامه می‌دهند تا در زمان مناسبی، ملکه تولید کنند. از لاروهای حاصل از زنبورهای کارگر این نژاد نیز می‌توان به طور مصنوعی ملکه پرورش داد. تولید زنبور ماده از تخم‌های غیریارور در دیگر نژادها نیز مشاهده می‌شود؛ ولی نسبت تولید آنها بسیار کم و در حدود ۱ تا ۲ درصد است. دلیل این پدیده، به وجود آمدن دو هستک در مرحله دوم تقسیم میوز و سپس متحد شدن آنها برای ایجاد هسته اصلی سلول (تصویر ۶-۱) گزارش شده است (۱).

اهمیت تقسیم سلولی و بلوغ سلول‌های جنسی

از مطالبی که توضیح داده شد، مواردی که در اصلاح نژاد زنبور اهمیت دارد، عبارت از:

- تقسیم میتوز که در زنبور در حال رشد انجام می‌گیرد، باعث می‌شود تمام سلول‌های بدن زنبور به تعداد مساوی، دارای کروموزوم‌های مشابه باشند. از آنجا که هر جفت کروموزوم حامل ژن‌های به‌خصوصی است، تمام سلول‌ها ژن‌های یکسانی دارند.
- کاهش تعداد کروموزوم‌ها از ۳۲ به ۱۶ عدد در زمان بلوغ و تولید سلول‌های جنس ماده، سازوکاری ایجاد می‌کند که با آن، تخم بارور شده همیشه دارای ۳۲ کروموزوم باشد. (تخم و اسپرم‌اتوزنید ۱۶ کروموزوم دارند). تعداد کروموزوم‌ها در تخم بارور نیز ۳۲ عدد است.
- جدا شدن دو کروموزوم مشابه در تقسیم میوز و تصادفی بودن توزیع آنها در هسته‌ها، سبب ایجاد ترکیب‌های متفاوت کروموزوم‌ها در هسته اولیه می‌شود.



▲ شکل ۱-۶- ایجاد هسته دیپلولئید در تخم غیربارور زنبور عسل

- ۴- چون زنیور نر از تخم تلقیح نشده یا گامت ماده به وجود می‌آید، از نظر اصول ژنتیک معادل گامت است و نسل جدید منظور نمی‌شود.
- ۵- هنگام تولید و تکثیر سلول‌های جنسی نر، کاهش کروموزومی صورت نمی‌گیرد و تمام اسپرماتوزئیدها ژن‌های کاملاً یکسان بدنی دارند. بنابراین، اسپرماتوزئید در زنیور نر معادل گامت مادری است که میلیون‌ها برابر تکثیر شده است.
- ۶- بعد از آمیزش ملکه با یک زنیور نر، تمام اسپرماتوزئیدهای موجود در کیسه ذخیره اسپرم ملکه یکسان است و تفاوت‌های ژنتیک، که در زنیورهای کارگر نتاج آنها دیده می‌شود، به دلیل تفاوت در گامت‌هایی است که خود ملکه تولید می‌کند.
- ۷- تفاوت‌های ژنتیک بین زنیورهای نر به سبب تفاوت موجود در گامت‌های ملکه است.

آل‌های جنسی^۱ در زنیور عسل

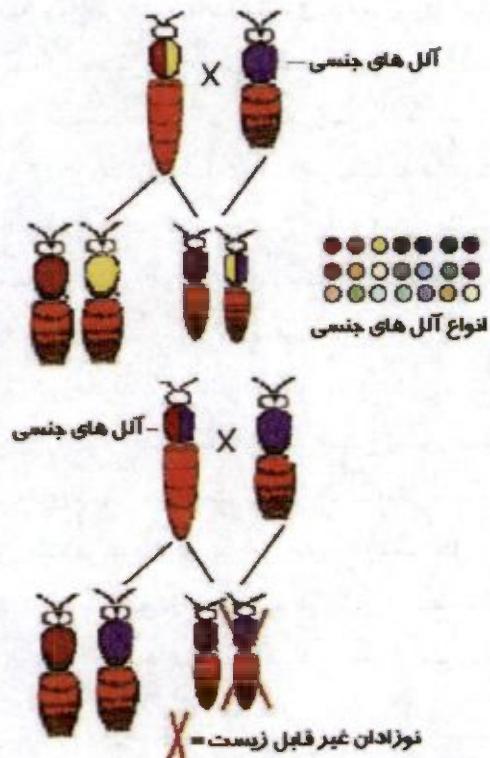
همان گونه که توضیح داده شد، ژن‌ها، که عامل توارث صفات‌اند، روی کروموزوم‌ها قرار دارند. نوع جنس (نر و ماده) در موجودات گوناگون، با کروموزوم‌های جنسی (XY، XX) یا (XZ، XX) تعیین می‌شود؛ ولی در زنیور عسل فقط یک مکان ژنی (مکان ژنی X) در تعیین جنس نقش دارد. در این جایگاه ژنی، حدود ۲۲ آل متغیر شناخته شده است که به صورت a_{۱۱} تا a_{۲۲} نشان داده می‌شوند. این آل‌های تعیین‌کننده جنس را آل‌های جنسی می‌نامند. اگر در یک زنیور دو آل جنسی متغیر (مثلاً a_{۱۱} و a_{۷۷}) باشد، جنس آن ماده است. اگر در سلول‌های زنیور فقط یک آل جنسی موجود باشد، جنس آن نر است (۷۶، ۶).

در راسته بال غشاییان^۲ (راسته مربوط به زنیورهای عسل)، تأثیر این آل‌ها افزایشی است؛ به این صورت که اگر یک آل باشد، جنس زنیور نر و اگر بیشتر باشد، جنس زنیور ماده خواهد شد. ولی به طور اختصاصی، در گونه‌های زنیور عسل معمولی، این اثر افزایشی وجود ندارد. اگر آل‌ها متغیر باشند، جنس زنیور ماده می‌شود و در غیر این صورت (یک آل یا آل‌های یکسان) جنس زنیور نر خواهد شد. از آنجا که در هر تخم غیربارور، فقط یک کروموزوم (یا یک آل جنسی) وجود دارد، جنس زنیور حاصل نر می‌شود. در بعضی موارد و

در هنگام آمیزش‌های طبیعی و به خصوص آمیزش‌های خویشاوندی، که دو آلل جنسی مشابه (نژیر a_۲ و a_۳) در یک تخم بارور قرار می‌گیرند، جنس زنبور حاصل نر دیپلوبloid است. در حالت طبیعی، زنبورهای کارگر لاروهای حاصل از این تخم‌ها را الحظه‌ای پس از تفریخ می‌کشند و به بیرون کندو متقل می‌کنند (تصویر ۱-۷).

ممکن است این پدیده به دلیل نبود فرمون مناسب در این نوع لارو باشد (۶). بنابراین، این نوع لارو زنبور نر داخل سلول زنبورهای کارگر است؛ ولی فرمون مخصوص لارو زنبور کارگر تولید نمی‌کند. از آنجا که دو آلل جنسی در کروموزوم‌های ملکه متفاوت است، از هر ملکه دو نوع زنبور نر تولید می‌شود. به علاوه، ممکن است در کیسه ذخیره اسپرم ملکه، تا ۲۲ نوع آلل جنسی متفاوت (اسپرماتوزنیدهای گوناگون)، که حاصل آمیزش با زنبورهای نر متفاوت است، موجود باشد. در مواردی که مجموع کروموزوم‌های ملکه و کروموزوم‌های اسپرماتوزنیدهای موجود در کیسه ذخیره اسپرم او، دارای

حداقل ۶ آلل جنسی متفاوت باشد، در بخش زیادی از سلول‌های (خصوص زنبورهای کارگر) شان‌ها تخم‌گذاری می‌کند. در غیر این صورت، سلول‌ها خالی می‌مانند یا زنبور نر (به خصوص دیپلوبloid) تولید می‌شود. بنابراین، در آمیزش طبیعی ملکه استفاده از زنبورهای نر حاصل از چند ملکه متفاوت توصیه می‌شود (۷۶).



► شکل ۱-۷-آلل‌های جنسی
در زنبور عسل

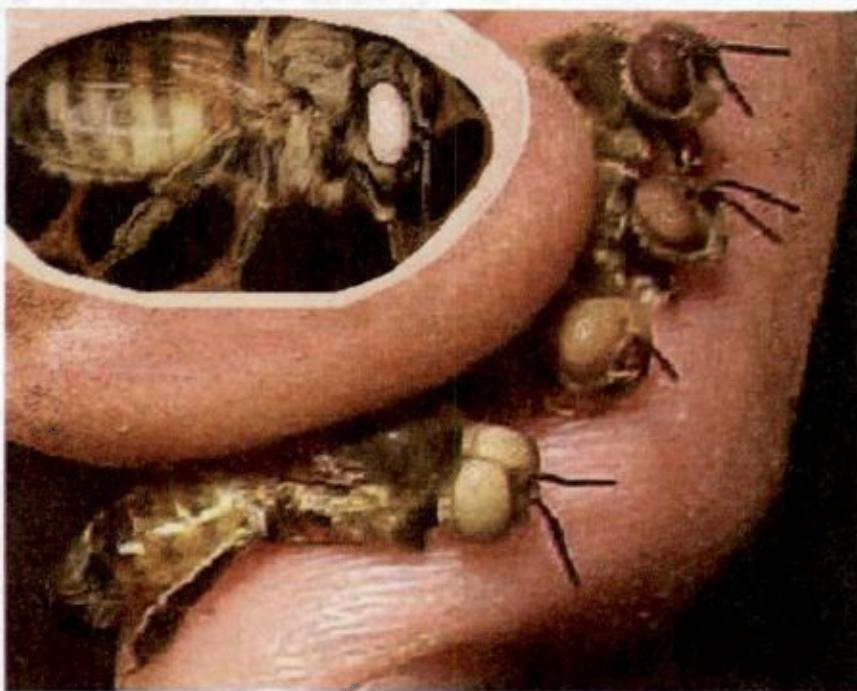
بعضی از اصول اساسی توارث صفات در زنبور عسل معمولاً در نژادهای زنبور عسل، شباهت‌های ویژه‌ای مشاهده می‌شود. برای مثال، زنبورهای نژاد ایتالیایی^۱، شباهت زیادی به هم دارند. تمام زنبورهای این نژاد، یک لکه شکمی زردرنگ دارند. زنبورهای ایتالیایی نه فقط با زنبورهای نژادهای دیگر در لکه‌های بدنی تفاوت دارند، بلکه در رنگ نیز با هم متفاوت‌اند. عامل تشابه نسل‌های متواالی یک نژاد به هم، وراثت^۲ است. ولی گاه بین زنبورهای یک نژاد نیز تفاوت وجود دارد که در اثر تنوع اتفاق می‌افتد. مطالعه وراثت صفات در زنبور عسل، به سبب تغییرات گسترده در ظاهر (در اثر عوامل محیطی) و مشکل بودن تشخیص یک صفت در ملکه، زنبورهای کارگر و نر، پیچیده است. برای مثال، رنگ معمول چشم زنبور، سیاه است. ولی گاه در یک کلنی، از زنبورهای چشم سیاه، زنبورهای نری پدید می‌آیند که رنگ چشم آنها سفید است (تصویر ۱-۸).

بعلاوه، لکه‌های شکمی زنبورهای نر نیز متغیر است و امکان دارد تغییرات ظاهری دیگری نیز در آن بروز کند. امکان دارد ژن‌هایی که بر یک صفت اثر می‌گذارند، آلل نباشند. در نتیجه، چند ژن بر یک صفت تأثیر می‌گذارند. برای مثال، چهار ژن متفاوت در مکان‌های ژنی گوناگون وجود دارند که رنگ سفید چشم را تولید می‌کنند و آلل یکدیگر نیستند.

اگر زنبور ماده‌ای در یک صفت خالص باشد، نتاج آن زنبور همیشه باید این صفت را داشته باشد؛ زیرا تمام سلول‌های تناسلی تولید شده مربوط به این صفت، ژن‌های یکسان دارند. اما اگر آلل‌های آن صفت غیریکسان باشند، نتاج زنبورها همیشه همان صفت را بروز نمی‌دهند؛ زیرا نصف گامت‌ها یک نوع آلل و نصف دیگر، نوع دیگری آلل دریافت می‌دارند. از آنجا که زنبورهای نر یک مجموعه کروموزومی دارند، فقط حامل یک عدد از هر جفت آلل هستند و در هر مکان ژئی به خصوص، آلل سیاهی چشم یا آلل سفیدی چشم (و نه هر دو) موجود است. در این صورت، فقط یک آلل صفت را کنترل می‌کند و در نتیجه، زنبور نر برای ژن‌ها خالص (هموزیگوس) است و گامت‌های تولید شده، آلل‌های یکسانی دارند. ژن‌های زنبور نر را می‌توان کاملاً وابسته به جنس فرض کرد.

1- *Apis mellifera linguistica*

2- Heredity



▲ شکل ۱-۸ - زنبورهای عسل با چشمان سفید

ژن‌ها بر هم نیز تأثیر می‌گذارند و به این عمل اپیستازی^۱ می‌گویند. یعنی یک ژن اثر ژن دیگر را ختنی می‌کند. همچنین در صفات کمی، آلل‌های یک ژن بر هم اثر تکمیلی یا افزایشی دارند. به این ترتیب، با افزایش تعداد آلل‌های مورد نظر، تأثیر ژن بر آن صفت بیشتر می‌شود و میزان (مقدار) آن صفت افزایش می‌یابد. با توجه به این‌که اغلب صفات کمی (تولیدی و اقتصادی) تحت تأثیر ژن‌هایی با اثر افزایشی قرار دارند و اثر این ژن‌ها قابلیت توارث دارد (برعکس اثر ژن‌ها با اثر غلبه و اپیستازی که قابلیت توارث ندارد)، اهمیت آنها در اصلاح نژاد بسیار زیاد است. شایان ذکر است که این صفات، تحت تأثیر وضعیت محیطی نیز قرار دارند.

1- Epistasis

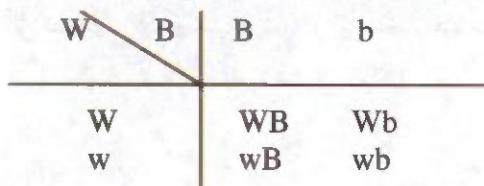
همان طور که می‌دانید، رنگ طبیعی چشم زنبور سیاه است؛ اما گاه زنبورهای نری با رنگ چشم سفید یا سبز - زرد یا قرمز یا فاقد رنگ پیدا می‌شوند. این انحرافات از حالت طبیعی در اثر تغییر ساختمان آلل‌های آن است و عامل یک ژن تغییر یافته را جهش (متواسیون^۱) می‌نامند. معمولاً ژن‌های جهش یافته، در مقایسه با ژن‌های طبیعی، حالت مغلوب دارند(۲۳).

هرگاه در نتیجه جهش در یک مکان ژنی، بیش از یک نوع آلل به موجود آید و با وجود این که سلول بیش از دو آلل در هر مکان ژنی ندارد، در مجموع، ژن مورد نظر بیش از دو آلل دارد. از دو آلل تولید شده در مکان ژنی جهش یافته در یک زنبور ماده، دو عدد و در یک زنبور نر فقط یک عدد موجود است. در این موارد، ژن اصلی (ژن‌های وحشی) یک سری آلل تولید می‌کنند که به آن آلل‌های چندگانه می‌گویند. این موضوع را می‌توان در مورد یک سری آلل در یک مکان ژنی (ch) مربوط به رنگ چشم زنبور بررسی کرد که به صورت \pm (سیاه طبیعی)، \pm (سبز - زرد)، \pm (ch) (سبز - زرد)، \pm (ch) (آلبالویی)، \pm (قرمز)، نشان داده می‌شود. در صورتی که اگر در سلول‌های یک ملکه دو آلل، یکی طبیعی مربوط به سیاهی رنگ چشم و دیگری جهش یافته مربوط به سفیدی رنگ چشم وجود داشته باشد، ملکه برای هر دو آلل ناخالص است. آلل سیاهی بر آلل سفیدی چشم غالب می‌شود و ملکه سیاه چشم خواهد شد. در حالاتی که آلل غالب (طبیعی) وجود نداشته باشد، حالت‌های دیگری نظیر رنگ‌های سبز - زرد و... بروز می‌کند.

در دوره بلوغ تخم، زمانی که در تقسیم میوز آلل‌های مربوط به رنگ چشم از هم جدا می‌شوند، یکی از آنها در هسته اولیه تخم باقی می‌ماند و دیگری در اجسام قطبی حذف می‌شود. این که کدام آلل در هسته اولیه تخم باقی می‌ماند، تصادفی است و به طور متوسط هر آلل ۵۰ درصد احتمال باقی ماندن دارد. بنابراین، تقریباً نصف تخم‌ها دارای آلل سیاه رنگ چشم و نصف دیگر دارای آلل سفیدی رنگ چشم است. اگر این تخم‌ها بارور نشوند، با نسبت یک به یک، به زنبور نر سیاه چشم و سفید چشم تبدیل خواهند شد.

جدا شدن آلل‌ها در تقسیم میوز و توزیع آنها در گامت‌های متفاوت (که امکان بروز مجدد اثر هریک از آنها بر صفات خاصی است)، تفرق^۱ صفات نامیده می‌شود. تفرق، ویزگی ثابت توارث صفات در تمام موجودات دیپلوئید است. ژن‌های (روی) کروموزوم‌های مشابه (همولوگ) مستقل از ژن‌های سایر کروموزوم‌ها تفرق می‌یابند و در سلول‌های جنسی توزیع می‌شوند. برای مثال، اگر فرض شود آلل‌های W و w، که بر رنگ چشم اثر دارند، روی یک جفت کروموزوم همولوگ و آلل‌های B و b، که بر رنگ نوارهای پشتی شکمی اثر دارند، روی یک جفت کروموزوم همولوگ دیگر قرار گرفته‌اند، ژن‌های W و w مستقل از ژن‌های B و b خواهند بود. نصف گامت‌ها W و نصف دیگر w و نصف آنها B و نصف دیگر b دریافت خواهند داشت. اما یک احتمال یکسان وجود دارد که W و B یا w و b وارد یک گامت شوند. در نتیجه، چهار نوع گامت با فراوانی‌های مساوی WB و WB و wb و wb تشکیل می‌شود (جدول ۲-۱). تفرق و توزیع مستقل ژن‌ها را در این ترکیبات، دسته‌بندی مستقل ژن‌ها گویند که از اصول اساسی توارث صفات (صفات کیفی) است (۲۳، ۱۸).

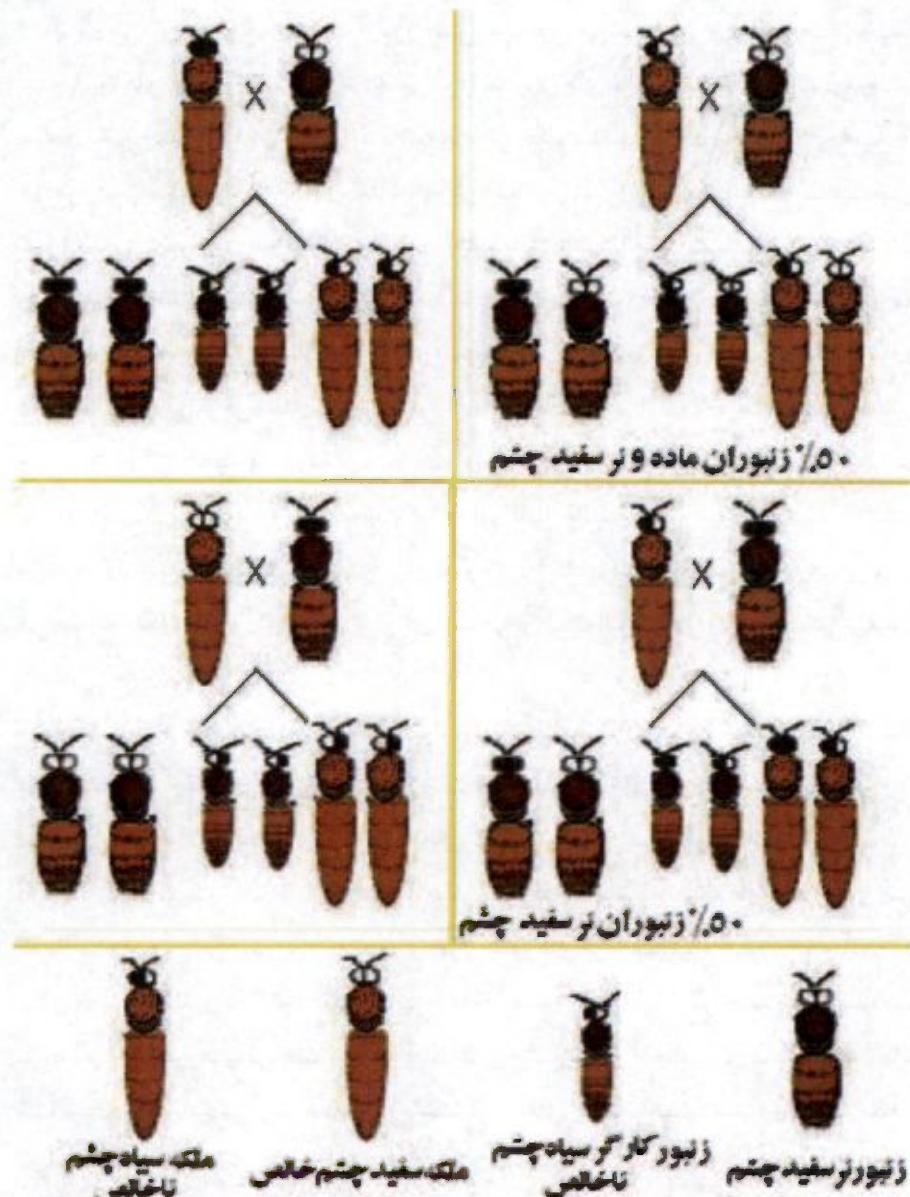
امکان دارد ژن سیاهی رنگ چشم، روی کروموزومی باشد که ژن غالب دیگری مربوط به یک صفت مستقل دیگر قرار دارد. از آنجا که هر دو روی یک کروموزوم قرار دارند، هنگام تشکیل گامت‌ها از یکدیگر جدا نمی‌شوند و همزمان وارد یک گامت می‌شوند. این ژن‌ها را ژن‌های پیوسته^۲ می‌نامند. در تقسیم میوز، زمانی که کروموزوم‌های مشابه جفت می‌شوند، قسمت‌های معینی در نقطه تلاقی به صورت کراسینگ‌آور با هم معاوضه می‌شوند. در نتیجه، ممکن است این دو ژن از هم جدا و در گامت‌های متفاوتی وارد شوند و در آنجا با ژن‌های دیگری پیوند یابند. این پیوستگی، تا کراسینگ‌آور بعدی برقرار خواهد ماند. معمولاً متخصصان ژنتیک در یک زمان تعداد کمی از ژن‌ها را بررسی می‌کنند.



توارث رنگ چشم در زنبور عسل

با بررسی توارث رنگ چشم در زنبور عسل، مشخص می‌شود از برخی ملکه‌های چشم سیاه، زنبورهای کارگر چشم سیاه تولید می‌شود؛ اما زنبورهای نر حاصل از آنها نیمی چشم سیاه و نیمی چشم سفید می‌شوند. اگر زنبورهای نر چشم سفید با زنبورهای نر حاصل از خواهر چشم سیاه خود (ملکه‌های جدید) آمیزش کنند، در نیمی از آمیزش‌ها با نسبت‌های تقریباً مساوی زنبورهای کارگر چشم سیاه و چشم سفید و نیز با همان نسبت‌ها، زنبورهای نر چشم سیاه و چشم سفید حاصل می‌شود. در نیم دیگر آمیزش‌ها، فقط زنبورهای کارگر و نر چشم سیاه تولید خواهد شد. از آن‌جا که در نسل اول از ملکه، هم زنبورهای نر چشم سیاه و هم چشم سفید تولید می‌شود، باید برای عوامل تولید رنگ چشم (ژن) ناخالص (هتروزیگوس) باشد. این عوامل اغلب با حروف اول نام ژن‌های جهش یافته مشخص می‌شوند. بنابراین در این مورد، ژن (آل) مغلوب رنگ سفیدی را با w و آل غالب رنگ سیاهی را با W نشان می‌دهند. ژنوتیپ و فنوتیپ ملکه و نتاج در تصویر ۱-۹ نشان داده شده است. این تصویر نشان می‌دهد که ملکه (مادر) حامل یک آل برای سیاهی و یک آل برای رنگ چشم سفید و ناخالص (هتروزیگوس) است.

ملکه دو نوع تخم و به تعداد مساوی تولید می‌کند که می‌توان آنها را با مضرب‌های ۲ نشان داد. در تصویر، چهار تخم نشان داده شده است که دو عدد از آنها پارور نشده‌اند و به زنبور نر تبدیل می‌شوند و دو عدد پارور و به زنبورهای کارگر تبدیل می‌شوند. از هر گروه، یک تخم، آل رنگ سیاه و یک تخم آل رنگ سفید چشم را دارد. تمام اسپرم‌اتوزوئیدهای زنبورهای نر، که با ملکه آمیزش می‌کنند، یکسان است و چون زنبورهای نر چشم سیاه هستند، تمام آنها ژن سیاهی چشم دارند و در نتیجه آمیزش آنها با ملکه، همه زنبورهای کارگر چشم سیاه شده‌اند. نتیجه آمیزش زنبورهای نر چشم سفید با ملکه‌های چشم سیاه و ناخالص در شکل نشان داده شده است. نتایج آمیزش زنبورهای نر و ماده با نسبت‌های یکسان چشم سیاه و چشم سفید خواهند بود (۱۸، ۲۳).



▲ شکل ۱-۹- نحوه توارث رنگ چشم در زنبور عسل

خودآزمایی

- ۱- تفاوت ساختمانی آر.ان.ا با دی.ان.ا در چیست؟
- ۲- اغلب صفات اقتصادی هستند و محیط بر آنها تأثیر دارد.
- الف) کیفی - زیاد ب) کیفی - کم ج) کمی - زیاد د) کمی - کم
- ۳- تفاوت تقسیم میوز در زنبور نر و زنبور ماده را توضیح دهید.
- ۴- نحوه تعیین جنس در زنبور عسل را توضیح دهید.
- ۵- نحوه توارث رنگ چشم را در زنبور عسل رسم کنید.

- ୧- ଲାକ୍ଷ୍ମୀର ପିଣ୍ଡର ଶବ୍ଦ ପାଇଁ ଏହା
 ୨- ଦେଖିବାର ପାଇଁ ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା
 ୩- ଦେଖିବାର ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା
 ୪- ଦେଖିବାର ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା
 ୫- ଦେଖିବାର ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା
 ୬- ଦେଖିବାର ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା
- ଏହାର ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା

ଶବ୍ଦ ପିଣ୍ଡର ପାଇଁ ଏହା

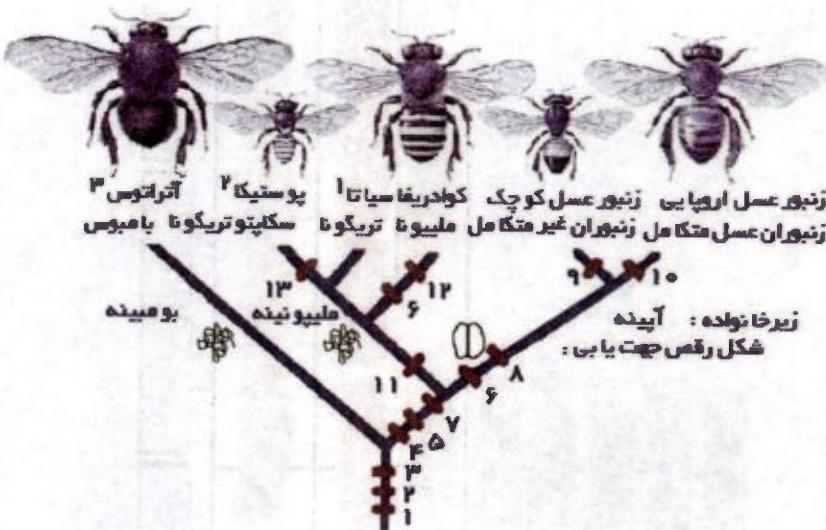
ବୁଦ୍ଧି ଏହା

رده‌بندی زنبور عسل

زنبور عسل از شاخه^۱ بندپایان^۲ (دارای اتصال پاهای) و رده^۳ حشرات^۴ (دارای سه قسمت سر، سینه و شکم) است. رده حشرات یا شش‌پایان^۵ از ۳۱ راسته^۶ تشکیل شده است. یکی از این راسته‌ها، بال غشاییان (دارای بال‌های غشایی) است. در این راسته، ۱۵ بالاخانواده^۷ قرار دارد که یکی از آنها بالاخانواده آپوئیده^۸ یا زنبورهای است.

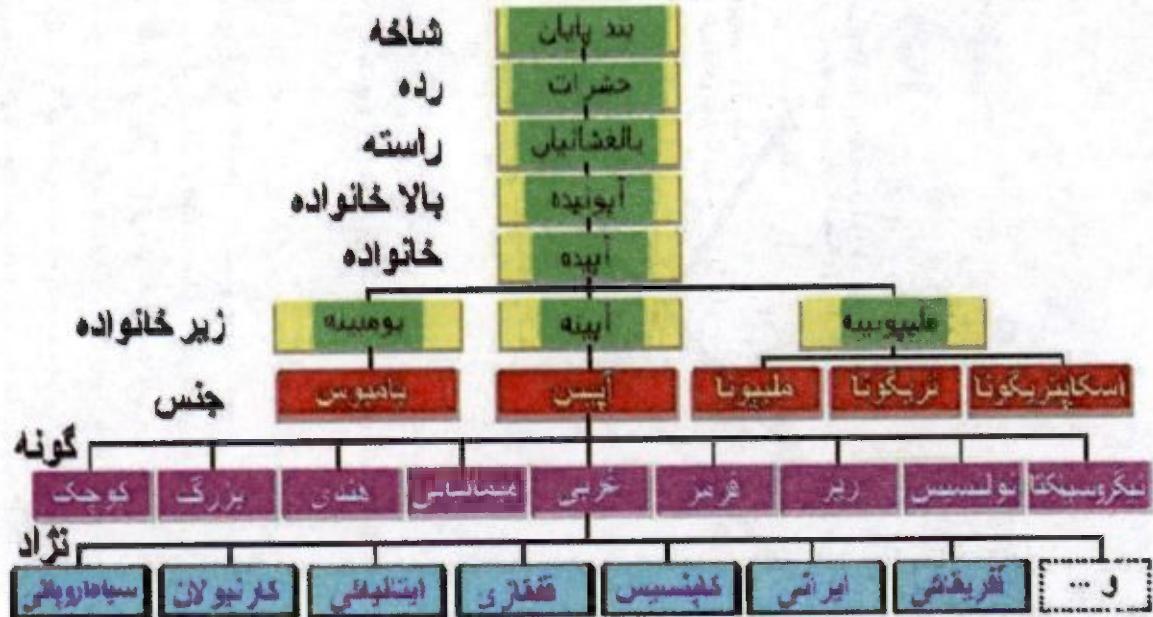
بالاخانواده آپوئیده خود از ۸ خانواده^۹ تشکیل شده که یکی از آنها خانواده آپیسde^{۱۰} است. خانواده آپیده نیز به سه زیرخانواده^{۱۱} بومبینه^{۱۲} (زنبورهای بامبل^{۱۳})، ملیونینه^{۱۴} (زنبورهای بدون نیش) و آپینه^{۱۵} (زنبورهای عسل دارای رقص جهت‌یابی نعل اسبی شکل) تقسیم می‌شود. زیرخانواده بومبینه هم بدون نیش‌اند و جنس^{۱۶} بامبوس^{۱۷} (نظیر آتراتوس^{۱۸}) را شامل می‌شوند. زیرخانواده ملیونینه سه جنس زنبورهای بدون نیش به نام‌های اسکاپتري‌گونا^{۱۹} (نظیر پوستیکا^{۲۰}، تری‌گونا (لانه موریانه‌ای) و ملیوننا^{۲۱} (نظیر کوادریفاسیاتا^{۲۲}) هستند. تمام گونه‌های^{۲۳} (معمولی) زنبور عسل در زیرخانواده آپینه دارای زندگی اجتماعی پایدار و از جنس آپیس^{۲۴} هستند (تصویر ۱-۲).

1- Phylum	2- Athropoda	3- Class	4- Insecta
5- Hexapoda	6- Order	7- Super family	8- Apoidea
9- Family	10- Apidae	11- Sub family	12-Bombinae
13- Bumble bees	14- Meliponinae	15- Apinae	16-Genus
17- Bambus	18- <i>Bambus atratus</i>	19- <i>Scaptotrigon</i>	20- <i>Scaptotrigona postica</i>
21- Melipona	22- <i>Melipona quadrifascitata</i>		
24- Apis			۲۳- گونه (Species) : مجموع افراد مشابهی که با هم آمیزش و نتاج بارور تولید کنند.



▲ شکل ۱-۲- ردپبندی و مشخصات زیست‌رفتاری خانواده آپیده (۴۶)

- ۱- زنبورها از محل زندگی (کلنی) خارج می‌شوند؛ ۲- زنبورهای کارگر شهد را کنترل می‌کنند و به داخل کلنی می‌آورند؛ ۳- محل منبع غذایی را به زنبورهای کلنی نشان می‌دهند؛ ۴- منابع غذایی را در دستگاه گوارش (عسلدان) تغییر شیمیایی و فیزیکی می‌دهند و در داخل کلنی ذخیره می‌کنند؛ ۵- زنبورهای کارگر برگشتی به کلنی، حرکات و صداهای گوناگونی تولید می‌کنند؛ ۶- شدت صدای تولید شده با نوع منبع غذایی ارتباط دارد؛ ۷- چند زنبور کارگر رقص جیت‌یابی انجام می‌دهند؛ ۸- شکل رقص جیت‌یابی، نعل اسبی است؛ ۹- رقص جیت‌یابی روی شانهای عمودی صورت می‌گیرد؛ ۱۰- رقص جیت‌یابی روی سطح افقی انجام می‌شود؛ ۱۱- زنبورهای دیگر را هدایت می‌کنند؛ ۱۲- پروازهای زیگزاگ انجام می‌دهند؛ ۱۳- با ترشح فرمون ردپامی گذارند (مانند مورچه‌ها).



زنبورهای عسل بدون نیش

زیرخانواده‌هایی از زنبور عسل به صورت اجتماعی زندگی می‌کنند که برخلاف زیرخانواده آپنه (زنبور عسل معمولی)، نیش ندارند. جنس‌ها و گونه‌های متفاوت این نوع زنبورها به صورت بومی در مناطق استوایی آسیا، آفریقا، استرالیا و آمریکا زندگی می‌کنند. معمولاً این نوع زنبورها از نظر شکل ظاهری و اندازه بدن تفاوت دارند (تصویر ۱-۲).

ملکه سر بزرگتری دارد و بدنش با موی زیاد پوشیده شده است. کلنی آنها دارای میانگین تولید عسل ۴ کیلوگرم در سال است که ارزش غذایی آن بیشتر و در نتیجه، گران‌تر است. اما کترول و نگهداری کلنی این زنبورها راحت‌تر است. با آن‌که این نوع زنبورها نیش ندارند، دارای خصوصیاتی هستند که می‌توانند در هنگام خطر، از خود دفاع کنند و این خصوصیات ممکن است حتی برای انسان نیز نامطلوب باشد. سازوکار دفاعی آنها در برابر انسان، گاز گرفتن، به سوزش آوردن چشم یا خزیدن روی چشم، گوش و ... است که با ترشح مایعات سوزاننده یا بوی نامطبوع همراه می‌شود. بیش از ۱۲۰ گونه و نژاد آن شناسایی و نام‌گذاری شده‌است که زنبور عسل بامبوس از زیرخانواده باشند (تصویرهای ۱-۲ و ۲-۲) نیز از جمله آنهاست.

بعضی از انواع آن آب و هوای سرد را نیز تحمل می‌کنند. ولی تجمع آنها در فصل زمستان به صورت خوش نیست. بسیاری از زنبورهای بدون نیش گرده‌افشان بسیار خوبی برای بعضی از محصولات کشاورزی به شمار می‌روند. آشیانه آنها حفره‌هایی است که ممکن است در داخل درخت و در یک فضای بسته یا در زیر زمین (مانند موریانه) باشد. انواع متفاوت آنها را می‌توان در آفریقا، آسیا و آمریکا، در کندوهای معمولی پرورش داد.

گونه *Melliponula axes*^۱ مربوط به زیرخانواده ملیپونینه را زنبور عسل بدون نیش تنہ درختی می‌نامند و می‌توان آنرا در کندوهای معمولی پرورش داد (۴۶).

1- *Melliponula axes*



▲ شکل ۲-۲- زنبور عسل بدون نیش بامبوس

گونه‌های متفاوت زنبور عسل

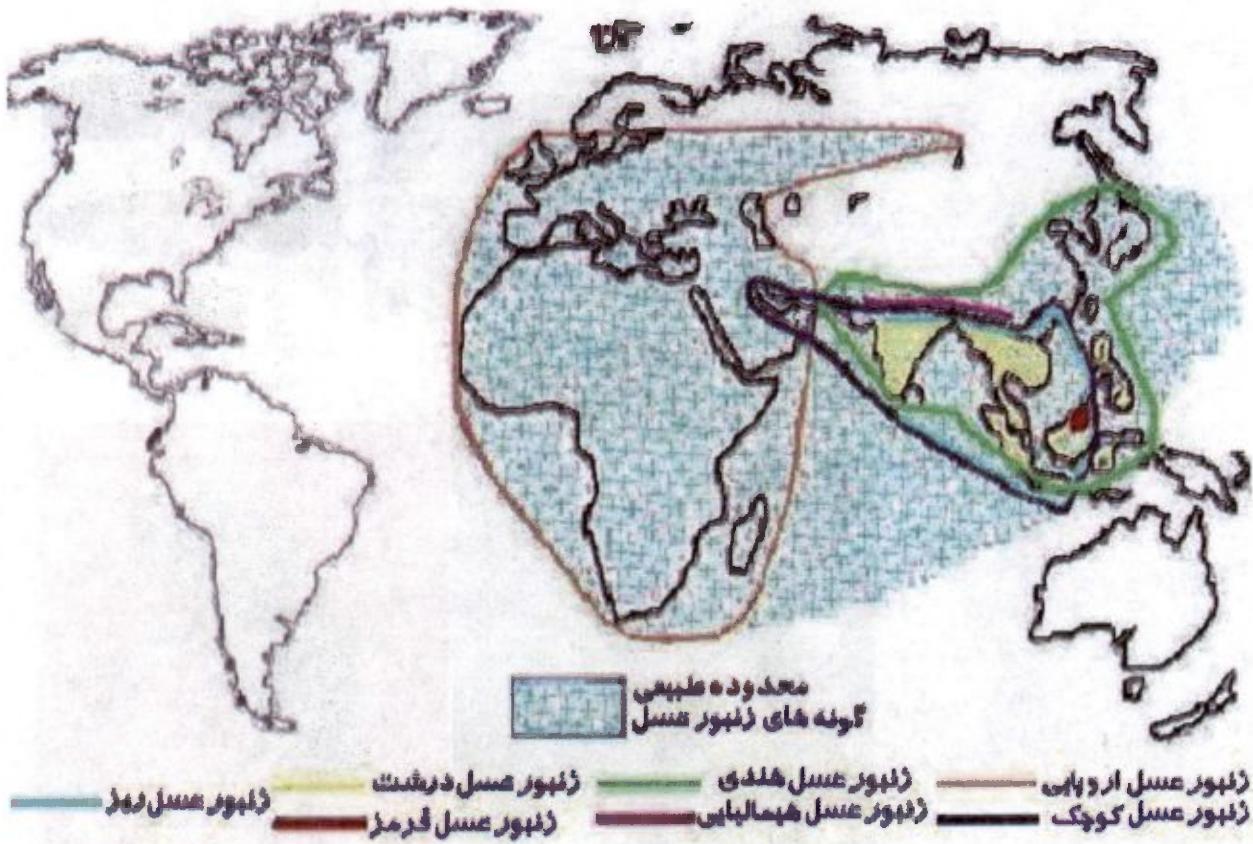
اندازه و شکل قسمت‌های بدن در گونه‌های زنبور عسل، تفاوت دارد (تصویر ۲-۳)؛ مشخص‌ترین وجه تمایز ظاهری در بین گونه‌های زنبور عسل (معمولی)، شکل و اندازه دستگاه تناسلی زنبورهای نر است. این عامل در جلوگیری از آمیزش بین ملکه و زنبورهای نر گونه‌های متفاوت، اهمیت بسیار دارد. تمام گونه‌ها رقص جهت‌یابی دارند؛ ولی باید توجه داشت که شکل رقص و جهت سطح رقص در این گونه‌ها تفاوت دارد. همان گونه که توضیح داده شد، در گونه‌هایی که داخل محوطه محصور زندگی می‌کنند، رقص جهت‌یابی، روی شان‌های عمودی انجام می‌شود؛ در صورتی که در گونه‌های دیگر، این رقص روی سطح افقی صورت می‌گیرد و فقط یک شان یا یک قطعه شان تولید می‌کنند.

گونه‌های هندی و غربی برای تهویه یا جلب سایر زنبورها، در مدخل کلنی پر می‌زنند و فرمون مخصوصی نیز از آنها به اطراف متصاعد می‌شود. در این حالت، سر زنبورهای گونه هندی به طرف بیرون کندوست؛ ولی سر زنبورهای گونه غربی به طرف درون کندو قرار دارد. عسلی که گونه‌های متفاوت تولید می‌کنند، از نظر مقدار قند و آنزیم با هم تفاوت دارد. تمام گونه‌های زنبور عسل از کلنی خود دفاع می‌کنند. برای گونه زنبور عسل کوچک، نیش زدن به پوست انسان مشکل است. با وجود این، به شدت به انسان حمله می‌کنند.

زنبورهای گونه بزرگ از نظر شدت نیش زدن معروف هستند و با مقدار کمی از فرمون ترشح شده در فضاء، تحریک می‌شوند. مقدار فرمون ایزوپیتیل استات^۱ در زنبورهای گونه بزرگ ۴۰، در گونه غربی ۲، در گونه هندی ۱ و در گونه کوچک ۰/۲ میکروگرم است. مقدار سمنی بودن زهر زنبور گونه هندی در حدود دو برابر گونه‌های بزرگ و غربی است و زهر زنبور عسل گونه کوچک، کمتر از همه سمنی است. معمولاً اگر در یک منطقه انواع گونه‌های زنبور عسل زندگی کنند، بر فعالیت هم اثر می‌گذارند؛ به صورتی که امکان دارد زنبورهای کارگر گونه‌های متفاوت، به کلنی‌های یکدیگر حمله و آنرا غارت کنند یا برای جمع آوری مواد غذایی به رقابت با هم پردازنند یا بیماری‌ها و آفت‌ها را به هم انتقال دهند. زنبورهای نر نیز ممکن است در طول مدت پرواز آمیزش مزاحمت‌هایی ایجاد کنند یا آنها نیز بیماری‌ها و آفت‌های گوناگون را به یکدیگر انتقال دهند (۷). گونه زنبور عسل غربی زیستگاه طبیعی اروپایی دارد و بقیه گونه‌ها دارای زیستگاه طبیعی آسیایی هستند که در تصویر ۴-۲ نشان داده شده است. چهار گونه زنبور عسل کوچک، هندی، بزرگ و غربی اهمیت بیشتری دارند؛ به همین سبب، در مورد آنها توضیح داده می‌شود.



▲ شکل ۲-۳- برخی گونه‌های زنبور عسل



زنبور عسل کوچک

مناطق انتشار این گونه از کشور عمان و جنوب ایران شروع می‌شود و تا شرق کره زمین، اندونزی، ادامه دارد (تصویر ۲-۴). معمولاً در مناطق کم ارتفاع زندگی و گاه به مناطق مرتفع تر مهاجرت می‌کنند. زنبور عسل کوچک (مانند گونه ریز) فقط یک قطعه شان می‌سازد که ابعاد آن ۲۵ تا ۳۰ در ۱۵ تا ۱۷ سانتی‌متر است و آن را در محوطه باز (تصویر ۵-۲) و بیشتر در میان درختان گرسییری (کنار، لیمو، نخل، انار، یاس و ...) زیر سقف ایوان، داخل شکاف‌های باز کوه‌ها و دیوار داخلی چاه آب (در عمق ۴ تا ۶ متری) مستقر می‌کند.



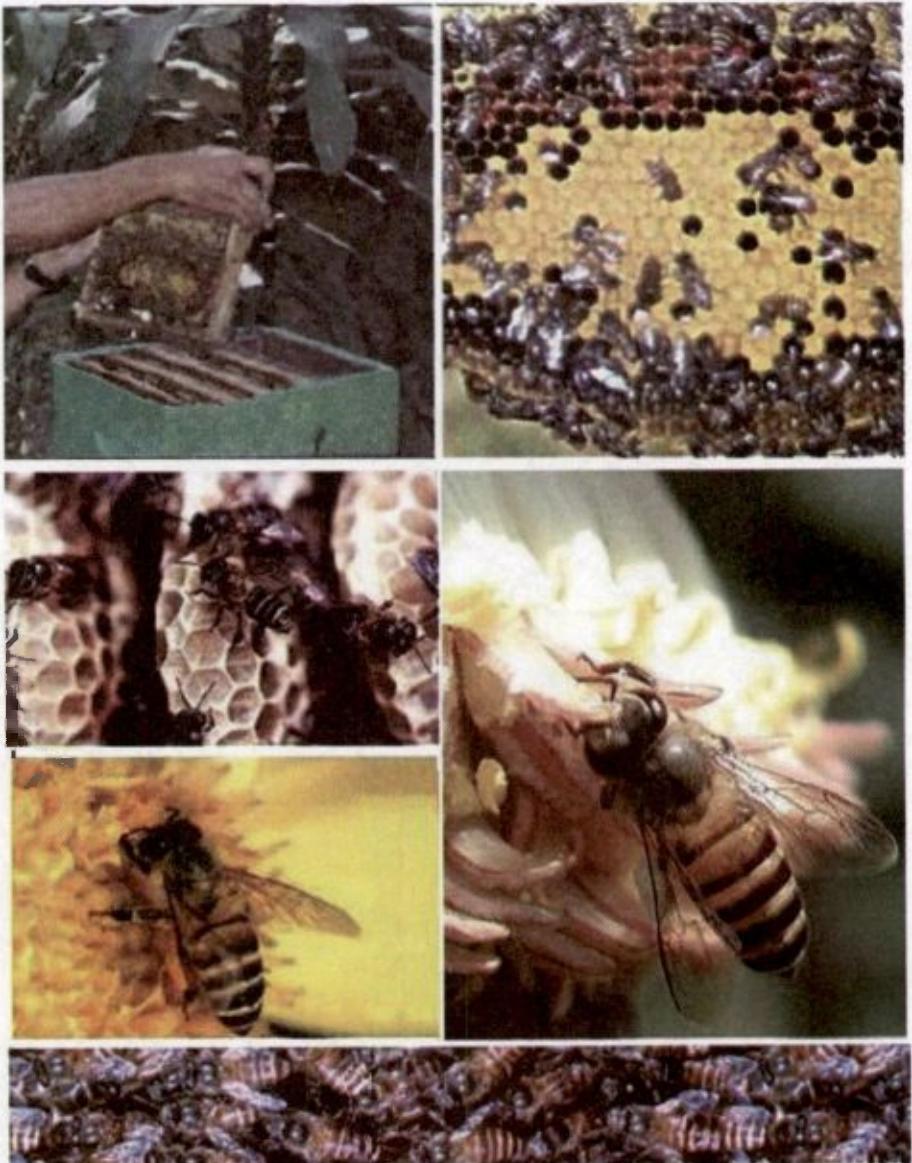
▲ شکل ۲-۵- گونه زنبور عسل کوچک

رقص جهت‌یابی روی سطح افقی، در روز و بدون تولید صدا صورت می‌گیرد. مقدار متوسط تولید عسل آن زیاد نیست و در ایران ۱ تا ۳ کیلوگرم در هر فصل پرورش است. عسل این گونه زنبور معمولاً متبلور نمی‌شود و از نظر مواد تشکیل دهنده، با سایر گونه‌های زنبور عسل تفاوت زیادی ندارد. از آنجا که جثه این زنبور کوچک و کلندی آن نیز در محیط باز است و امکان دارد مورد حمله دشمنان طبیعی قرار گیرد، حدود ۶۰ تا ۷۰ درصد از جمعیت، به طور دائم از کلندی محافظت می‌کنند (۱).

زنبور عسل هندی

این گونه مانند زنبور عسل غربی، در محوطه بسته زندگی می‌کند و از نظر جثه کمی از گونه غربی کوچک‌تر است. در بعضی نقاط آسیا (شمال چین، ژاپن تا سیبری شرقی و به خصوص در هندوستان)، برای تولید عسل پرورش داده می‌شود (تصویرهای ۴-۲ و ۶-۲).

رقص جهت‌یابی این گونه شبیه گونه غربی در سطح شانها و نعل اسبی شکل همراه با ارتعاش‌های شکمی (صدا) است. کلندی زنبور عسل هندی در سال به طور متوسط ۵ تا ۸ کیلوگرم عسل ذخیره می‌کند. این گونه به آفت واروآ مقاوم است و اگر محیط پرورش آن تزدیک به محیط پرورش زنبور عسل گونه غربی باشد، باعث انتقال این آفت به گونه اروپایی می‌شود. دلیل مقاوم بودن این گونه، کوتاه‌تر بودن طول مدت شفیرگی (در مرحله بسته بودن سلول‌ها) است. تشخیص این آفت در سلول‌ها و خروج شفیره آلوده به آفت از سلول‌ها (رفتار بهداشتی) و مبارزه فیزیکی با آن است (۶) که می‌توان از آن به صورت معیارهایی برای ایجاد مقاومت در گونه زنبور عسل غربی استفاده کرد (توضیح بیشتر در فصل سوم).



◀ شکل ۲-۶- گونه زنبور عسل هندی

زنبور عسل بزرگ

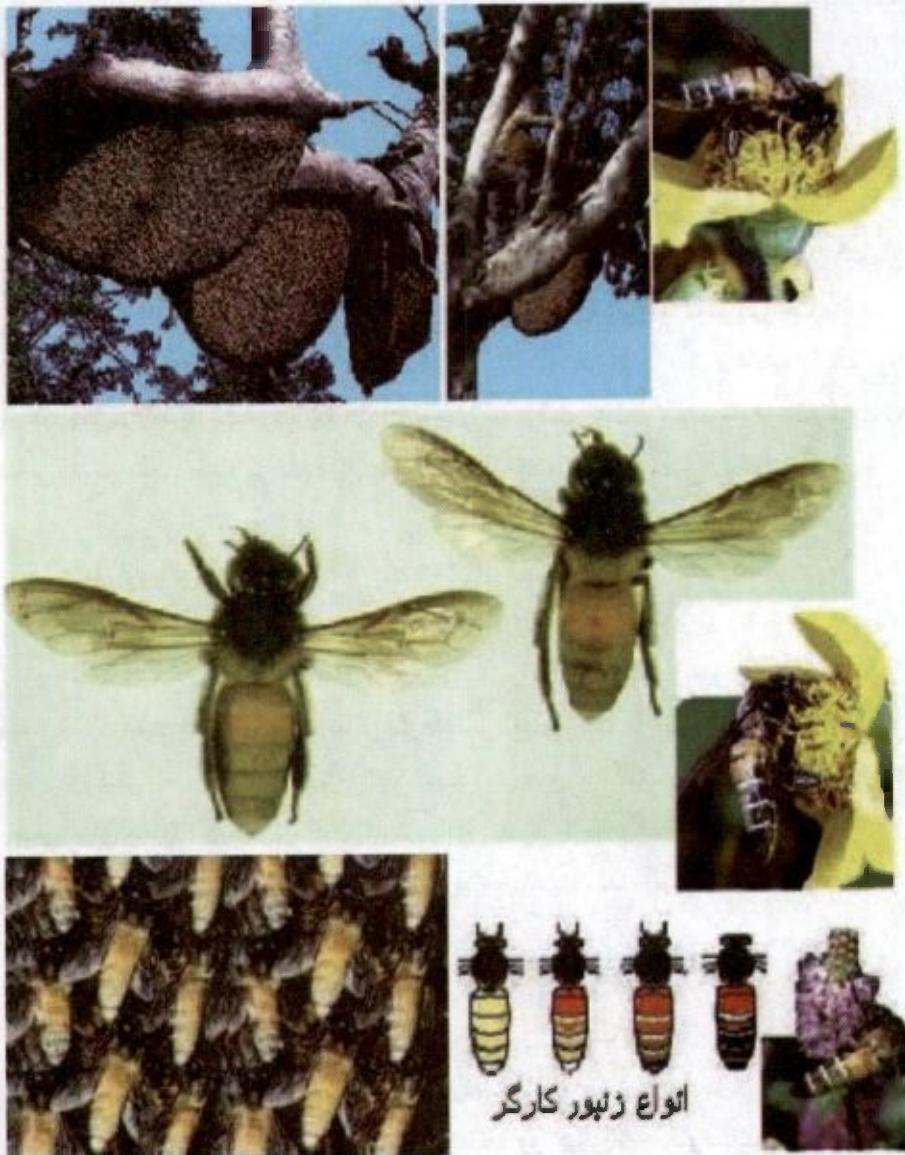
در بین گونه‌های زنبور عسل، این گونه جثه بزرگ‌تری دارد و در ارتفاعات منطقه جنوب غربی هند تا غرب چین گسترش یافته است (تصویر ۴-۲). این گونه در محوطه باز زندگی می‌کند. رقص جهت‌یابی در سطح افقی و همراه با صداست و گاه در شب نیز صورت می‌گیرد. امکان دارد جمعیت یک کلنی آن، تا ۸۰ هزار زنبور داشته باشد. این گونه، مانند گونه هیمالیایی، فقط یک شان بزرگ می‌سازد که ارتفاع آن به ۱۷۰ سانتی‌متر می‌رسد. اندازه سلول‌های زنبورهای کارگر و نر یکسان است. زنبورهای این گونه در ارتفاعات بیشتر از ۲ هزار متر زندگی می‌کنند و شان خود را به شاخه‌های ضخیم درختان، زیر سقف ایوان‌ها و دامنه صخره‌ها متصل می‌سازند (تصویر ۷-۲). میانگین تولید عسل هر کلنی، حدود ۵ تا ۱۰ کیلوگرم در هر فصل پرورش است. رفتار دفاعی آن به صورت توده‌ای است و پس از ترشح فرمون دفاعی، دسته‌جمعی حمله می‌کند. این زنبور نیز مانند گونه کوچک، مهاجرت می‌کند.

زنبور عسل اروپایی

همان‌طور که توضیح داده شد، این گونه از نظر پرورش، گسترده‌ترین و رایج‌ترین گونه زنبور عسل است که در محوطه بسته زندگی می‌کند. رقص جهت‌یابی نعل اسی شکل، در سطح عمودی شان‌ها و همراه با ارتعاش‌های شکمی (صدای) است. از نظر جثه، کمی از گونه هندی بزرگ‌تر و از گونه بزرگ، کوچک‌تر است. زنبورهای این گونه، سال‌های طولانی با وضعیت‌های محیطی مناطق گوناگون سازش یافته (تصویر ۴-۲) و به تدریج دارای نژادهای متفاوتی شده‌اند و تغییرات جزئی در رنگ و سایر خصوصیات بدن آنها به وجود آمده است.

شناسایی و مقایسه نژادهای زنبور عسل

نژادهای زنبور عسل با بعضی از خصوصیات ظاهری و زیست‌رفتاری قابل تشخیص‌اند. بعضی از این خصوصیات ظاهری (مانند رنگ قسمت‌های متفاوت بدن)، کاملاً مشخص است و با چشم غیرمسلح دیده می‌شود. در صورتی که تعدادی دیگر از خصوصیات به آسانی با چشم غیرمسلح قابل تشخیص نیست و باید آنها را به روش اندازه‌گیری در یک نمونه از جمعیت زنبور عسل (روش بیومتری) مشخص کرد.



▲ شکل ۲-۷- گونه زنبور عسل بزرگ

در میان این دسته از خصوصیات، اندازه قسمت‌های بدن مانند زیان، حلقه‌های سینه و شکم، طول و عرض بندهای پاهای، طول و عرض بالهای عقب و جلو، رگبال‌ها، نسبت رگبال‌ها به هم و زاویه‌های رگبال‌ها و ... اهمیت ویژه‌ای دارد. در میان خصوصیات زیست‌رفتاری، رشد کلنی، فعالیت صحراءگردی، مومناگی، دفاع از کلنی، تعایل به جمع آوری بره‌موم^۱، مقاومت در برابر بیماری‌ها و آفت‌ها، تولید عسل، تولید بچه کندو و نحوه زمستان‌گذرانی نیز حائز اهمیت است. در سال‌های ۱۹۲۵ تا ۱۹۴۰، Alpatov^۲ و Goetze^۳ اصول تشخیص و توصیف نژادهای زنبور عسل در جهان را براساس اندازه‌گیری دقیق خصوصیات ظاهری ارائه دادند. معمولاً برای اندازه‌گیری خصوصیات ظاهری از هر کلنی حداقل ۲۰ زنبور کارگر نمونه‌گیری می‌شود؛ ولی تعداد نمونه کمتر (حداقل ۱۲ زنبور) نیز مورد قبول است. در صورتی که هدف از اندازه‌گیری خصوصیات ظاهری، شناسایی و مقایسه نژادها به روش‌های گوناگون باشد، نمونه بیشتری مورد نیاز است. برای مثال، در روش شناسایی نژادهای زنبورهای آفریقایی، بهتر است ۵۰ زنبور کارگر از هر کلنی نمونه‌گیری شود. در یک بررسی برای مقایسه خصوصیات ظاهری زنبورهای اروپا، آسیا و آفریقا، از هر زنبورستان ۳ کلنی و از هر کلنی ۱۲ زنبور کارگر نمونه‌گیری و مشخص شد که اگر تعداد نمونه از هر کلنی بیشتر از ۱۲ زنبور کارگر باشد، تأثیری بر دقت آزمایش و نتایج آن ندارد (۱۱).

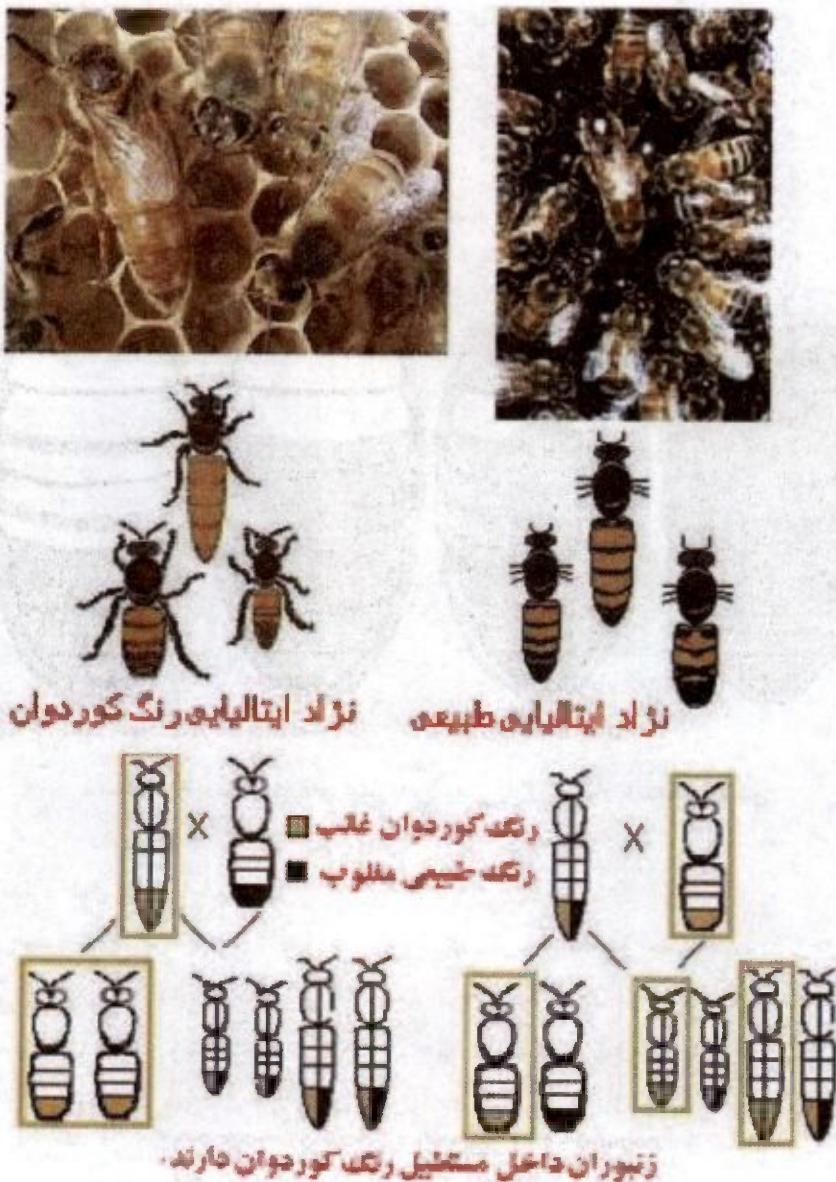
نمونه‌های هر کلنی (زنبور کارگر یا نر) باید در یک محلول خاص نگهداری شود تا هنگامی که در آزمایشگاه، عملیات اندازه‌گیری صورت می‌گیرد، خصوصیات ریخت‌شناسی زنبورها ثابت بماند و تغییری در رنگ و اندازه آنها ایجاد نشود. برای این کار، محلول‌های متفاوتی پیشنهاد شد که رایج‌ترین آنها محلول پامپل^۴ است. این محلول از ۳۰ قسمت آب م قطر، ۱۵ قسمت الکل اتیلیک ۹۵ درصد، ۶ قسمت فرمالدئید ۲۸ تا ۴۰ درصد و ۲ قسمت اسید استیک تشکیل شده است. برای مقایسه نژادها و توده‌های زنبور عسل، از صفات متفاوتی استفاده می‌شود که بالغ بر ۳۹ صفت است. بعضی از خصوصیات ظاهری نژادهای زنبور عسل، که در تحقیک و تشخیص آنها مورد استفاده قرار می‌گیرد و اهمیت بیشتری دارد عبارت‌اند از (۱۶، ۱):

۱- رنگ اسکلت خارجی بدن

هر یک از نژادهای زنبور عسل دارای رنگ مخصوص به خود است که در طول تاریخ و تحت تأثیر وضعیت محیطی و انتخاب طبیعی حاصل شده است. رنگ بدن برای مقایسه نژادها اهمیت زیادی دارد. تشخیص رنگ بدن نسبتاً ساده است و در شناسایی صحیح، حفظ و نگهداری نژادها یا لاینهای خالص، نقش مهمی دارد. باید توجه داشت که رنگ بدن، در اثر ژن‌های مربوط به آن است. تاکنون تأثیر ۶ مکان ژنی برای رنگ بدن تشخیص داده شده که ۳ ژن آن شناسایی شده است. از جمله یک ژن به نام کوردوان^۱ (cdg) که آلل مغلوب آن در نژاد زنبور عسل ایتالیایی، سبب بروز رنگ قهوه‌ای در انتهای شکم می‌شود و رنگ طبیعی آن سیاه است (تصویر ۸-۲). ژن‌های دیگر، ژن قهوه‌ای^۲ (brg) و ژن بازدارنده^۳ (ing) است که آلل مغلوب آنها به ترتیب، سبب بروز رنگ قهوه‌ای و مانع بروز رنگ زرد (باعث بروز رنگ سیاهی) می‌شود و در نتیجه، این سه صفت در زنبورهای نر دارای یک آلل مغلوب و زنبورهای ماده دارای دو آلل مغلوب (هتروزیگوت برای هر یک از ژن‌ها) است (۲۲). به طور کلی، در نژادهای گوناگون، رنگ اولین حلقه شکم از زرد تا سیاه متفاوت است و لکه یا نوارهایی روی حلقه‌های پشتی شکم مشاهده می‌شود (تصویر ۹-۲). با آن که امکان دارد بتوان از روی رنگ و لکه‌های روی بدن، نوع نژاد را تشخیص داد، رنگ بدن نباید اساس اصلی تشخیص نژادها قرار گیرد؛ زیرا حتی در یک نژاد نیز ممکن است بروز آن متغیر باشد. به این سبب، صفاتی که مربوط به ساختمان بدن و به راحتی قابل اندازه‌گیری و مقایسه باشند، اهمیت بیشتری دارند.

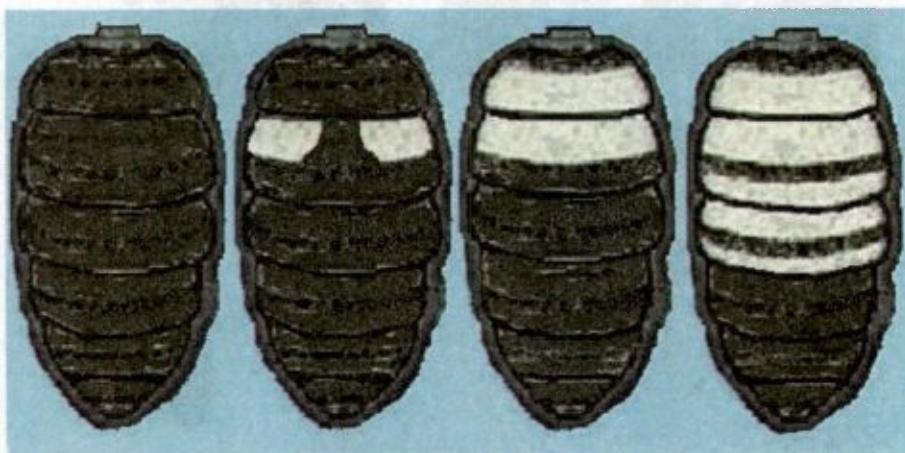
۲- اندازه جثه و قسمت‌های گوناگون بدن

اندازه جثه نژادهای گوناگون، با هم تفاوت دارد و اندازه قسمت‌های بدن آنها (مانند طول و عرض بدن، پاهای، بالهای، خرطوم و ...) نیز متفاوت و در تشخیص و شناسایی نژادها، حائز اهمیت بسیار است. اندازه سلول‌های شان زنبور عسل نیز متناسب با کوچکی و بزرگی جثه نژاد، ممکن است کوچک‌تر یا بزرگ‌تر باشد. به طور کلی، در جریان تکامل این حشره، تغییرات بدن به صورتی است که امکان بهره‌برداری هرچه بیشتر از گلهای منطقه جغرافیایی فراهم آید. به این سبب، به نظر می‌آید نژادهای بهتر، به طور نسبی جثه کوچک‌تر و پاهای، بالهای و خرطوم بلندتری دارند (جدول ۱-۲).



جدول ۲-۱- اندازه قسمت‌های متفاوت بدن نژادهای زنبور عسل غربی (۱۶)

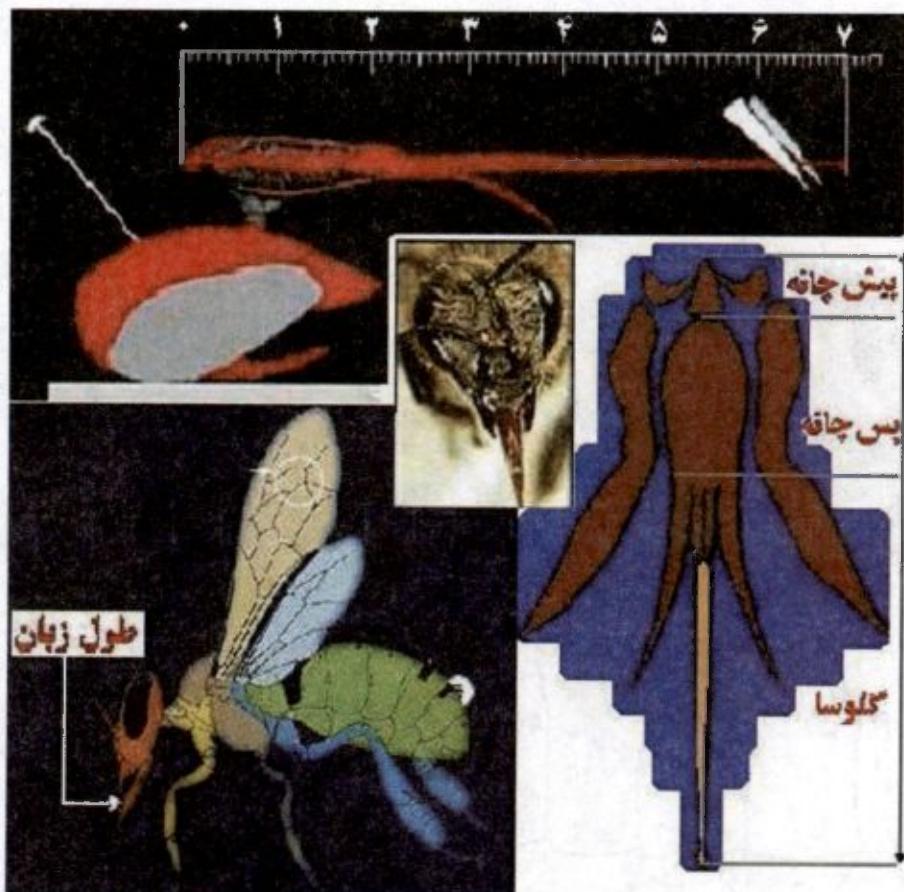
شناخت کوپیتال	طول پای عقبی	عرض بال جلو	طول بال جلو	طول خرطوم	صفت مقدار
۲/۶	۸/۶۱	۲/۳۱	۹/۷۵	۷/۲۶	حداکثر حدائق
۱/۰۳	۷/۶	۲/۶۴	۷/۶۴	۵/۰۲	



▲ شکل ۹-۲- رنگ حلقه‌های شکم زنبور عسل کارگر (با نواری بالکه‌های روشن).

- اندازه طول زبان یا خرطوم

طول زبان یا خرطوم زنبور عسل در نژادهای گوناگون، متفاوت است (تصویر ۱۰-۲) و یکی از معیارهای اصلی تشخیص نژادها به شمار می‌رود. طول زبان در نژادهای زنبور عسل بر عملکرد آنها از نظر تولید عسل تأثیر می‌گذارد. زیرا نژادهایی که طول زبان آنها بیشتر است، امکان استفاده از گل‌های متنوع را دارند؛ ولی نژادهایی با زبان کوتاه‌تر، از نظر استفاده از شهد گل‌های متنوع، محدودیت دارند. به این سبب، طویل بودن زبان یکی از خصوصیات برتر نژادی محسوب می‌شود.



▲ شکل ۱۰-۳- طول زبان زنبور عسل کارگر

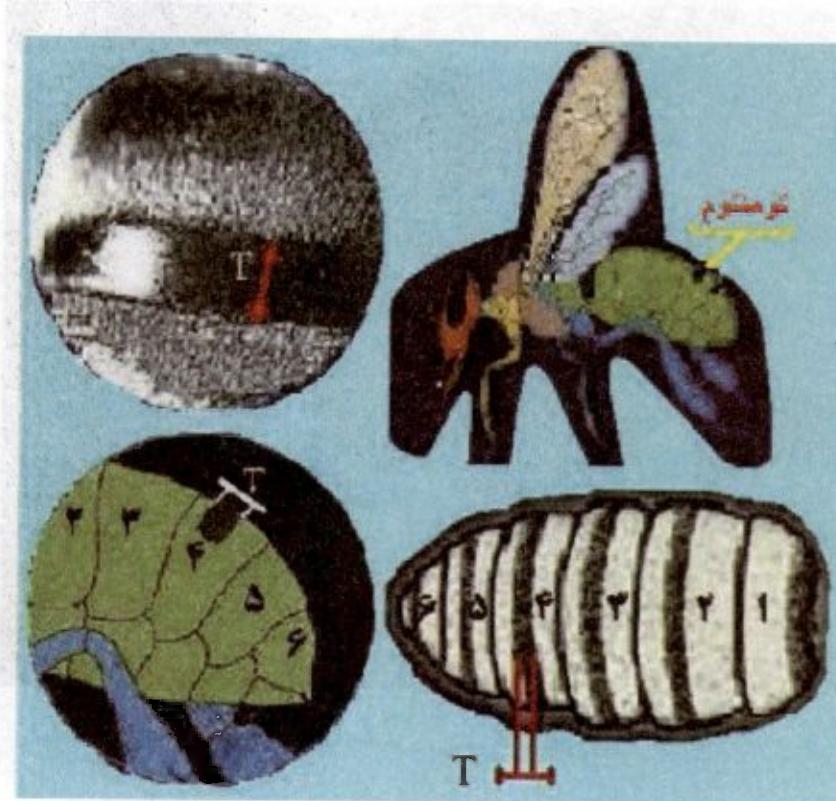
۳- مشخصات موهای سطح بدن

اندازه و رنگ موهای حلقه‌های پشتی شکم در تشخیص نژادها اهمیت دارد (تصویر ۱۱-۲). اندازه طول موهای پشت حلقه پنجم شکم^۱ زنبورهای کارگر در نژادهای گوناگون، از ۰/۳ تا ۰/۷ میلی‌متر متغیر است.



▲ شکل ۱۱-۲- وضعیت موهای پشت حلقه پنجم شکم

همچنین شاخص تومتم^۱ که نسبت عرض نوار موهای پشت حلقه چهارم شکم(T) به عرض نوار فاقد مو در همان حلقه و حلقه بعدی (R) است، در تشخیص و مقایسه نژادها ارزش زیادی دارد (تصویر ۱۲-۲).



▲ شکل ۱۲-۲- وضعیت موهای پشت حلقه‌های شکم

زنبور عسل کارگر و شاخص تومتم (T/R)

در بعضی از نژادها (نظیر نژادهای کارنیولان و فرقاژی) نوار موهای پشت حلقه چهارم شکم (T) پهن و متراکم و در بعضی دیگر (مانند نژاد سیاه اروپا) نوار باریک و متفرق است. در بعضی نژادهای آفریقایی نیز این نوار وجود ندارد. رنگ موهای بدن زنبورهای نر نیز در نژادهای گوناگون متفاوت و یکی از معیارهای تشخیص نژادهاست. برای مثال، موی بدن نژاد ایتالیایی به رنگ زرد، فرقاژی سیاه، کارنیولان خاکستری و نژاد تیره اروپا به رنگ قهوه‌ای تیره تا سیاه است (تصویر ۱۳-۲).



▲ شکل ۱۳-۲- رنگ سیاه و زرد موهای بدن زنبورهای نر

۴- مشخصات رگبال‌ها

اندازه، شکل و نسبت بعضی رگبال‌ها به هم و زاویه بین آنها در تشخیص و شناسایی نژادهای زنبور عسل اهمیت دارد. شاخص کوبیتال، که نسبت طول خط a به b است، رواج و اهمیت بسیار دارد (تصویر ۱۴-۲). برای تشخیص و طبقه‌بندی نژادهای زنبور عسل، علاوه بر

خصوصیات ارائه شده، از روش‌ها و معیارهای دیگری نیز استفاده می‌شود که در فصل مربوط به اندازه‌گیری صفات (ظاهری) توضیح داده می‌شود. بعضی از خصوصیات ظاهری چند نژاد اروپایی زنبور عسل، به طور خلاصه در جدول ۲-۲ ارائه شده است.



▲ شکل ۲-۱- رگ‌بال‌های بال جلو زنبور عسل کارگر و نسبت a:b یا شاخص کوبیتال

جدول ۲-۲- خصوصیات ظاهری چند نژاد زنبور عسل غربی (۱)

نژاد	زنبور کارگر					
	زنگ موها	شاخص کوبیتال	طول خرطوم	طول موهای پشت حلقه پنجم شکم	شاخص تومتم	شاخص کوبیتال
سیاه	- قهوه‌ای	۱/۰	۱/۳ میلی‌متر	۰/۰ میلی‌متر	۱	۱/۸
	مایل به سیاه	(۱-۱/۷)	(۶-۶/۴)	(۰/۰-۰/۷)	(۰/۰-۱/۸)	(۱/۰-۲/۱)
کارنوولان	خاکستری	۲	۶/۷ میلی‌متر	۰/۳ میلی‌متر	۲/۷	۲/۷
		(۱/۲-۳/۵)	(۶/۲-۶/۸)	(۰/۰-۰/۴)	(۲-۲/۲)	(۱/۰-۳/۰)
ایتالیائی	زرد	۱/۸	۶/۰ میلی‌متر	۰/۳ میلی‌متر	۲/۳	۲/۳
		(۱/۰-۲)	(۶/۲-۶/۶)	(۰/۰-۰/۴)	(۱/۰-۲/۸)	(۲-۲/۷)

نژادهای مهم زنبور عسل

نژادهای مربوط به زنبور عسل اروپایی (غربی) بر حسب گسترش جغرافیایی و بر مبنای سیستم طبقه‌بندی (دپرا^۱) به چهار گروه به شرح زیر تقسیم بندی می‌شود (تصویر ۲-۱۵):

۱- نژادهای شمال غربی اروپا (نژاد سیاه اروپایی);

۲- نژادهای جنوب شرقی اروپا (نژادهای کارنیولان و ایتالیایی);

۳- نژادهای خاورمیانه (نژادهای قفقازی و ایرانی);

۴- نژادهای آفریقایی (جنوب آفریقا).

زنبور عسل نژاد سیاه اروپایی

گسترش اولیه: این نژاد در تمام قسمت‌های شمال اروپا و غرب کوه‌های آلپ تا روسیه مرکزی مشاهده می‌شود. امروزه این نژاد در بعضی از کشورها نظیر اسپانیا، فرانسه، لهستان و روسیه نگهداری می‌شود. در بعضی از کشورها مانند سوئیس و کشورهای اسکاندیناوی نیز سویه‌های^۲ به گزیده شده این نژاد را پرورش می‌دهند (تصویر ۲-۱۵).

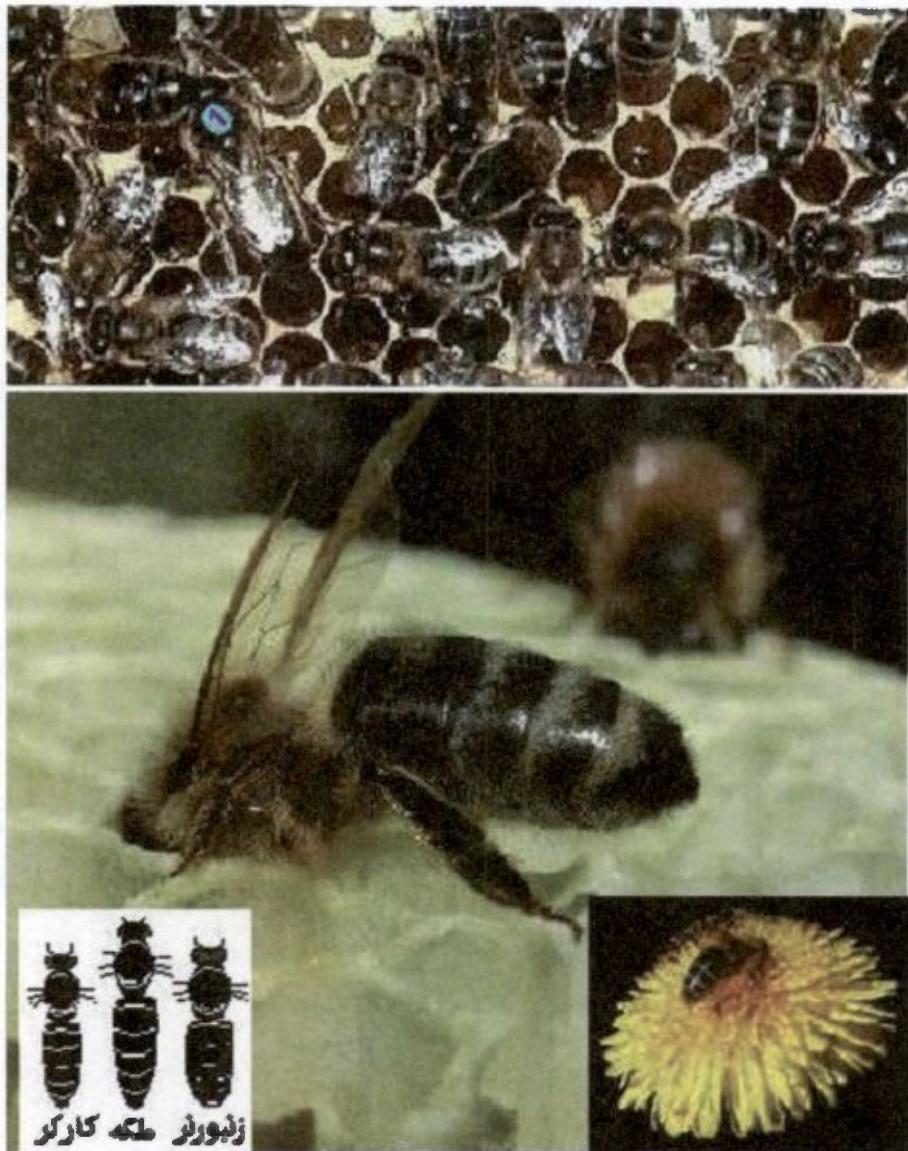
مشخصات ظاهری: جثه این نژاد بزرگ‌تر و خرطوم آن از سه نژاد دیگر اروپایی، کوچک‌تر است. طول خرطوم یا زبان آن ۵/۷-۷/۴ میلی‌متر و مقدار کیتین شکم پهن این زنبورها بسیار کم و سیاه تا قهوه‌ای تیره با موهای بلند و سیاه است. در نیم حلقه‌های دوم و سوم پشتی شکم، حالهای زرد کوچکی وجود دارد. موی سینه نرهای این نژاد قهوه‌ای تیره یا سیاه است (تصویر ۲-۱۶). شاخص کوییتال این نژاد کمتر از ۲ و از نژادهای دیگر متمایز است (جدول‌های ۲-۲ و ۳-۲).

1- Dupraw

۲- سویه (strain) زیر جمعیت یا تیپ‌های یک نژاد است که در وضعیت‌های محیطی متفاوت به وجود می‌آیند.



تصویر ۲-۱۸: انتشار چهار اندیشه اولیه نژادهای مهم زیبور عسل غربی



▲ شکل ۲-۱۶- زنبور عسل نژاد تیره اروپایی

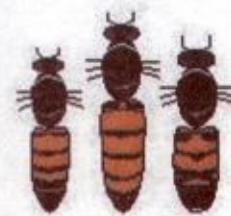
مشخصات رفتاری: در اغلب موارد، زنبورها عصبانی و مهاجم‌اند و پس از بیرون آوردن شان، کندو را ترک می‌کنند. رشد کلنی در بهار به کندی صورت می‌گیرد؛ ولی زمستان گذرانی خوبی دارد. تمایل به جمع آوری برهموم و تولید بچه کندو در آن کم است. ولی سویه‌ای از این نژاد به نام زنبور آلمانی وجود دارد که تمایل آن به تولید بچه کندو زیاد است. زنبورهای این نژاد، به سبب داشتن خرطوم کوتاه، قادر به استفاده از گل‌های شبدر قرمز نیستند و به طور کلی، تولید عسل آنها متوسط است. به بیماری‌های نوزادان و پروانه موم خوار^۱ نیز حساس‌اند (جدول ۴-۲).

سازگاری این نژاد از نظر وضعیت محیطی، مناسب مناطق سردسیر است. تمایل زیاد به نیش زدن، عیب بزرگ این نژاد محسوب می‌شود و از این نظر، پرورش آن در زنبورداری‌های مدرن توسعه زیادی نیافرته است (۱، ۸۵).

زنبور عسل نژاد ایتالیایی

گسترش اولیه: این نژاد قبیل از سال ۱۸۵۳ میلادی فقط در ایتالیا پرورش می‌یافتد. ولی از این سال به بعد، به آلمان و در سال ۱۸۵۹ به آمریکا برده شد. اکنون پرورش این نژاد در تمام دنیا، به خصوص در ایتالیا و آمریکا به سرعت در حال گسترش است (تصویر ۲-۱۵).

مشخصات ظاهری: جثه زنبور ایتالیایی از زنبور سیاه اروپایی کمی کوچک‌تر است. شکم این زنبورها باریک و خرطوم آنها نسبتاً طویل (۷۶-۷۳ میلی‌متر) است. رنگ کیفین و نیم حلقه زیر شکم این زنبورها زرد روشن است. البته رنگ‌های لیمویی و زرد تیره نیز وجود دارد که از نظر برخی صاحب‌نظران، زنبورهای دارای رنگ زرد تیره از بقیه بهترند. شاخص کوییتال آن بیش از ۲/۲۳ است (جدول‌های ۲-۲ و ۲-۳). روی نیم حلقه‌های پشتی شکم یک نوار زرد باریک (حلقه) وجود دارد. موی بدن این زنبورها، به خصوص در زنبورهای نر، کاملاً زرد رنگ و پر ز آنها کوتاه است. نوارهای زرد روی شکم آنها نیز بسیار متغیر و گاه باریک و زمانی پهن‌تر است (تصویر ۲-۱۷).



زنبووونر ملکه زنبور گارگو



▲ شکل ۲-۱۷- زنبور عسل نژاد ایتالیایی

مشخصات رفتاری: این نژاد تاحدودی آرام است، معمولاً شان خارج کلنی را ترک نمی‌کند و تمایل آن به تخم‌گذاری زیاد است. رشد بهاری کلنی به‌هنگام و با سرعت بسیار انجام می‌گیرد و اغلب تا اواخر پاییز نیز، بدون این‌که زنبورها به گرده و شهد خارج از کلنی توجهی داشته باشند، در کلنی تخم وجود دارد. از این نظر، جمعیت کلنی‌های این نژاد همیشه زیاد است و با وجود قوی بودن کلنی، تمایل به تولید بچه‌کنندو بسیار کم است. زمستانی گذرانی آن خوب است؛ ولی باید کلنی‌های قوی را، که غذای کافی دارند، نگهداشت. از نظر تولید عسل نیز بسیار خوب است.

آب و هوای معتدل مدیترانه‌ای (زمستان کوتاه، مرطوب و ملایم و تابستان پر از گل)، مناسب پرورش این نژاد است. در مناطقی که زمستان طولانی است و فصل بهار نیز دیرتر از فعالیت طبیعی کلنی ظاهر می‌شود، به کلنی‌های این نژاد خسارت زیادی وارد می‌شود. در این نژاد، خاصیت جمع‌آوری برهموم و گرده ذخیره‌ای زیاد نیست (جدول ۴-۲).

جهت‌یابی این نژاد در مقایسه با سایر نژادهای اروپایی، چندان خوب نیست و در زنبورستان‌هایی که کلنی‌ها نزدیک به هم قرار دارند، زنبورها به اشتباه از یک کلنی به کلنی‌های دیگر پرواز می‌کنند. اما به دلیل تمایل به غارت، باید فاصله مناسب بین کلنی‌ها رعایت شود. به‌طور کلی، این نژاد به دلیل سازش و مقاومت زیاد در مناطق نسبتاً گرم و مقاومت در برابر بیماری لوك اروپایی و پروانه موم‌خوار، بیشتر از نژادهای سیاه اروپایی پرورش داده می‌شود. زنبورهای آمریکایی سویه‌های به گزین شده نژاد ایتالیایی هستند. نتاج حاصل از آمیزش این نژاد با کارنیولان، به رفتار تهاجمی و عملکرد تولید عسل متوسط منجر شده است (۸۵، ۱).

زنبور عسل نژاد کارنیولان (بالکانی یا کارنیکا)

گسترش اولیه: در مناطق کوهستانی اروپا، به‌خصوص در منطقه جنوبی کوه‌های آلپ اتریش و شمال بالکان (یوگسلاوی) و شمال یونان و تمام مسیر رودخانه دونا (مجارستان، رومانی، بلغارستان) مشاهده می‌شود. شبه‌جزیره بالکان دارای زمستان‌های سرد، بهار کوتاه و تابستان گرم است. این نژاد از نظر درآمد اقتصادی مورد توجه زنبورداران دنیاست. امروزه

سویه‌های انتخاب شده این نژاد در اکثر نقاط دنیا (به خصوص در اتریش و آلمان) پرورش داده می‌شود (تصویر ۱۵-۲).

مشخصات ظاهری: مشخصات ظاهری آن شبیه نژاد ایتالیایی است و بدن باریک و خرطوم بلند (به طول ۷۸ - ۷۴ میلی‌متر) دارد. رنگ کیتین این نژاد خاکستری تیره تا قهوه‌ای است که از موهای کوتاه و انبوه خاکستری مایل به قهوه‌ای، پوشیده است. اغلب روی نیم حلقه‌های دوم و سوم پشتی شکم، خال‌های کوچک قهوه‌ای دیده می‌شود (تصویر ۱۸-۲). شاخص کوییتال آن بزرگ‌تر از نژادهای دیگر (حدود ۷/۷) است (جدول‌های ۲-۲ و ۳-۲).

مشخصات رفتاری: نژاد کارنیولان از نظر آرامش روی شان، آرام‌ترین نژاد است و زنبورهای این نژاد در خارج کندو، شان خود را هرگز ترک نمی‌کنند. از نظر رفتار دفاعی نیز چندان تهاجمی نیستند. وضعیت تخم‌ریزی ملکه آنها در کلنی‌ها متغیر است و به مقدار شهد و وضعیت آب و هوا بستگی دارد. زمستان‌گذرانی آن خوب و معمولاً دارای ذخیره غذایی کافی است. ذخیره‌سازی برهموم و گرده در این نژاد (ناظیرنژاد ایتالیایی) کم است (جدول ۴-۲).

تخم‌گذاری ملکه در فصل بهار با جریان شهد شروع می‌شود و به سرعت افزایش می‌یابد. در فصل تابستان، هنگام کاهش شهد گل یا نبود آن، تخم‌ریزی ملکه محدود می‌شود و در اواسط پاییز، به سرعت قطع می‌گردد. تولید عسل آن نیز خوب است.

از معایب این نژاد، کاهش جمعیت در زمستان، قدرت کم ساختن شان و حساس بودن در برابر بیماری‌های نوزما، آکارین و فلنجی است. تمایل به تولید بچه‌کندو در این نژاد زیاد است؛ ولی امروزه با اصلاح نژاد و انتخاب در برخی سویه‌های به گزین شده، این معایب برطرف شده است. جهت‌یابی این زنبورها خوب است. تمایل به غارت ندارند و خیلی کم برهموم مصرف می‌کنند. تخم و لاروهای زنبورهای این نژاد در برابر اغلب بیماری‌ها (به جز بیماری‌هایی که نام برده شد)، بسیار مقاوم‌اند.



▲ شکل ۲-۱۸- زنبور عسل نژاد کارنیولان

آمیزش بین سویه‌های این نژاد، بدون آنکه سبب بروز صفات نامطلوب (نظیر رفتار تهاجمی) شود، نتایج خوبی داشته است. بیشترین آزمایش‌ها برای ایجاد هیبرید از این نژاد صورت گرفته که در برخی موارد، نتایج خوبی داشته است.

زنبور عسل نژاد قفقازی

گسترش اولیه: در دره‌های مرکزی قفقاز مشاهده می‌شود (تصویر ۱۵-۲).

مشخصات ظاهری: جثه زنبورهای این نژاد، شبیه نژاد کارنیولان است. رنگ کیتین آن نسبتاً خاکستری است و در اوکین نیم حلقه‌های پشتی شکم، تعدادی خال قهوه‌ای رنگ وجود دارد. رنگ موی زنبورهای کارگر خاکستری سربی است. موی سینه زنبورهای این نژاد سیاه است. این زنبورها طویل‌ترین خرطوم را دارند که طول آن به $\frac{7}{2}$ میلی‌متر می‌رسد. شاخص کوبیتال آن متوسط (حدود ۲/۲) است (جدول ۳-۲). سویه‌های زیادی از این نژاد در منطقه قفقاز وجود دارد که رنگ بعضی از آنها زرد تیره است و رمیز^۱ نامیده می‌شوند.



▲ شکل ۲-۱۹- زنبور عسل نژاد قفقازی

مشخصات رفتاری: به طور کلی، زنبورهای این نژاد، از نظر رفتار دفاعی آرام‌ترین نژادند و مانند نژاد کارنیولان، شان خود را در خارج از کندو ترک نمی‌کنند. رشد بهاره کلثی کند است؛ ولی رشد کامل آن در اواسط تابستان صورت می‌گیرد. تمایل این نژاد به تولید بچه‌کندو کم است و برهmom زیادی جمع‌آوری می‌کنند. تولید عسل آنها نیز خوب است. زمستان‌گذرانی زنبورهای این نژاد خوب نیست و ذخیره غذایی کمی دارند. در پاییز، سوراخ پرواز کندو به اندازه‌ای کوچک می‌شود که فقط دو تا سه زنبور می‌توانند از میان آن عبور کنند. در مناطق شمال اروپا، این زنبورها به بیماری نوزما مبتلا می‌شوند (جدول ۴-۲). در روسیه، از نظر تولید عسل، بر نژاد سیاه برتری دارند. تمایل آنها به غارت کم است و جهت‌یابی مناسبی ندارند. نتایج حاصل از دورگ‌گیری آنها با سایر نژادها، رضایت‌بخش نبوده است (۱، ۸۵).

زنبور عسل نژاد ایرانی^۱

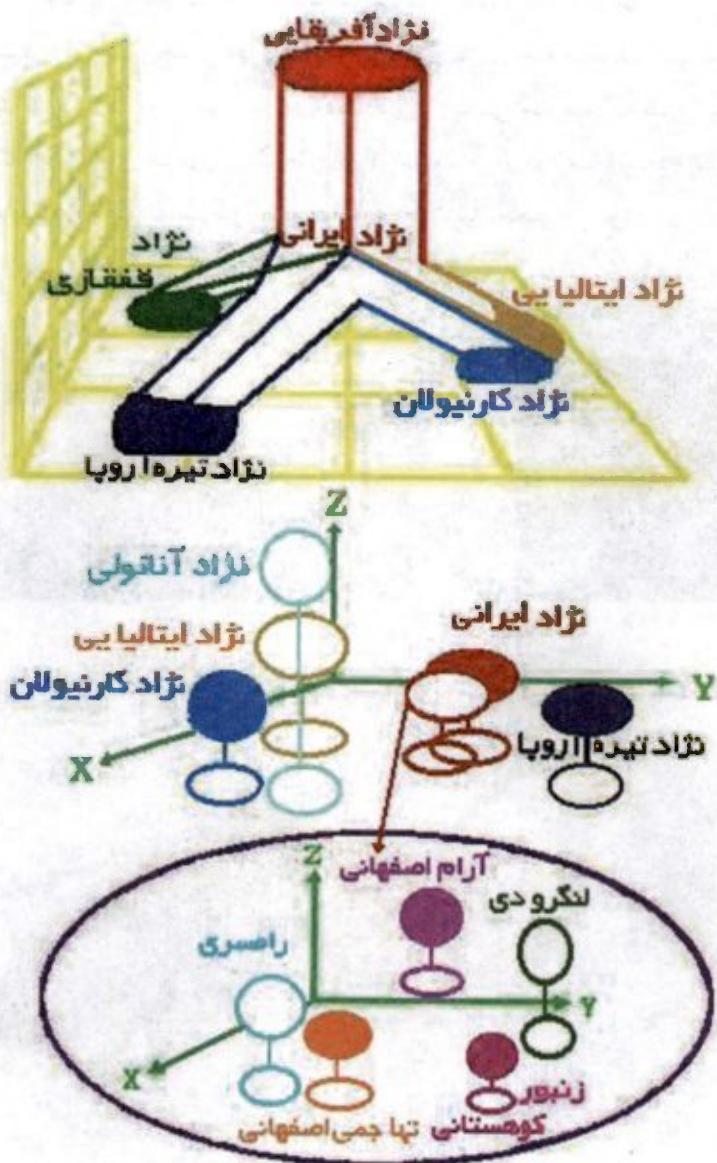
نام مدا در دانشگاه بن (آلمان) بر زنبورهای نژاد ایرانی گذاشته شده و از سلسله پادشاهان ماد گرفته شده است. بعضی از محققان، این نژاد را پرسیکا^۲ و ایرانیکا^۳ نیز می‌نامند. گسترش اولیه: در کوههای البرز و ایران مرکزی گسترش یافته است. در یک بررسی، سویه‌های متفاوت زنبور عسل نژاد ایرانی مشخص شد (تصویر ۲۰-۲). در بررسی دیگری نیز با اندازه‌گیری صفات ظاهری و روش بیوشیمیایی، زنبور عسل ایرانی به یک جماعت در ناحیه شمال و یک جماعت در غرب و ناحیه مرکزی تقسیم شد (۱۱).

مشخصات ظاهری: اندازه اعضاي بدن زنبورهای این نژاد، شبیه نژادهای اروپایی (بهخصوص کارنیولان و ایتالیایی) است. در این نژاد، رنگ بدن در قسمت شکم، زرد مایل به قهوه‌ای تیره و در حلقه‌های اول شکم، روشن‌تر است. تفاوت وضعیت زیستی سبب شده است زنبورهای شمال کشور، جثه بزرگ‌تر و رنگ تیره‌تری داشته باشند. شاخص کوییتا در آنها متوسط به بالا، بیش از ۲ (حدود ۲/۵) است. خصوصیات برخی از صفات ظاهری زنبور عسل (کارگر) نژاد ایرانی در مقایسه با بعضی نژادهای زنبور عسل غربی، در جدول ۳-۲ ارائه شده است.

مشخصات رفتاری: تمايل به نيش زدن و بچه دادن و جمع آوري برهموم در آنها زياد است. البته توليد برهموم در اين نژاد، كمتر از نژاد قفقازی است. مقدار غذای مورد نياز اين نژاد برای مصرف زمستانی از سایر نژادها كمتر است. از نظر رشد بهاره، خوب هستند و در اردیبهشت و اوایل خرداد ماه به حداکثر رشد سالانه خود می‌رسند. در این نژاد، تمايل به غارت وجود دارد و زمستانهای سرد را به خوبی تحمل می‌کنند (جدول ۴-۲). در سال‌های گذشته، تعداد زیادی ملکه زنبور عسل نژادهای دیگر و دورگ وارد کشور شد که سبب اختلاط دو یا چند نژاد شده است. ادامه ورود ملکه‌های خارجی و آمیخته بدون کنترل به ایران، یک خطر جدی برای زنبور عسل نژاد ایرانی است و سبب انحطاط آن می‌شود (۱، ۱۱).

جدول ۴-۳- مقایسه برخی صفات ظاهری نژادهای (زنبور عسل (کارگر) در جهان

منبع	روتک زنبور عسله سودیشی شکمی	طول غرده (میلی‌متر)	طول پای عقب (میلی‌متر)	شاخص کوپیتال	طول بال جلو (میلی‌متر)	صفت
طه‌مابی	۷/۰۴	۹/۴۸	۷/۷۱	۲/۴۸	۹/۰۷	ایرانی
روقتو و بوراپستر	۸/۳۲	۹/۳۴	۷/۸۲	۲/۵۶	۸/۹۷	ایرانی
غتابا	۸/۳۲	۹/۴۱	۷/۸۷	۲/۴۵	۸/۵	ایرانی (شمال سوریه)
روقتو	۷/۳۵	۹/۴	۱/۸	۲/۵۲	۹/۴	کارنیولان
روقتو	۷/۱	۹/۴	۸	۲/۵۵	۹/۲	ایتالیانی
روقتو	۴/۶	۷/۰۴	۸/۲۹	۲/۱۶	۹/۲۲	فلکازی
روقتو	۴/۴۵	۹/۰۵	۸/۱	۱/۸۴	۹/۲۳	نیزه اروپا



▲ شکل ۲۰-۲- مقایسه مشخصات ظاهری برخی نژادهای زنبور عسل اروپایی (۶) و سوبیه‌های زنبور عسل ایرانی (روتنر ۱۹۹۵)

زنبور عسل نژاد جنوب آفریقا، نژاد کاپنسیس^۱

نژادهای جنوب آفریقا، کلی نسبتاً کوچکی دارند و معمولاً بجهده و مهاجماند. زنبور عسل نژاد کاپنسیس، در منطقه جنوبی آفریقا زندگی می‌کند و دارای جثه متوسط، رنگ شکم تیره و کلی نسبتاً کوچک است؛ این نژاد دارای خصوصیات زیستی منحصر به فرد است. بدین صورت که از تخم‌های غیربارور زنبورهای کارگر نیز ملکه بوجود می‌آید (در اثر ادغام دو هستک هاپلوئید در طی تقسیم میوز تخم غیربارور، دیپلوئید حاصل می‌شود).



▲ شکل ۲۱-۲- زنبور عسل آفریقایی نژاد کاپنسیس

زنبورهای کارگر این نژاد فرمون جلب‌کننده جنس نر (۹ آکسودستونیک^۱، تعداد زیادی تخدان ۱۵ تا ۲۰ عدد) و یک اسپرم‌دان (نصف اسپرم‌دان ملکه) دارند و هنگام نبودن ملکه و حتی در حضور آن، تخمهای دیپلوئید تولید می‌کنند. مدت رشد و تکامل زنبورهای کارگر در این نژاد، کوتاه و حدود ۹/۶ روز بعد از بسته شدن در سلول‌های است و به این سبب، آفت واروآ به زحمت در نوزادان زنبورهای کارگر تولیدمث و تکثیر می‌کند (تصویر ۲۱-۲). این خصوصیت (کاهش طول شفیرگی در زمان بسته بودن سلول) روشی برای ایجاد مقاومت به آفت واروآ در سایر نژادهای است (۱، ۶).

دورگ‌های زنبور عسل

هر یک از نژادهای زنبور عسل در طول زمان در یک منطقه جغرافیایی، در وضعیت محیطی و اقلیمی آن پرورش و تکامل یافته‌اند. به این سبب، خصوصیات ظاهری و رفتاری خاصی دارند. بعضی از این خصوصیات از نظر اقتصادی مفید و بعضی دیگر زیان‌آور است. از نظر یک زنبوردار، نژادی مناسب و مورد علاقه است که به طور نسبی، از لحاظ خصوصیات گوناگون، در حد مطلوب باشد. برای مثال، آرام باشد، رشد بهاره خوب و جمعیت مناسب داشته باشد، قدرت جمع‌آوری شهد و تولید عسل آن زیاد باشد، زمستان‌گذرانی خوبی انجام دهد، در برابر بیماری‌ها و آفت‌ها مقاوم باشد، کمترین برهه‌موم را مصرف کند، غارت و بچددی نداشته باشدو بتواند خود را با وضعیت‌های آب و هوایی گوناگون، تطبیق دهد. بدیهی است در شرایط عادی، نمی‌توان انتظار داشت که بر اثر انتخاب طبیعی، تمام خصوصیات مطلوب در یک نژاد به خصوص وجود داشته باشد. ولی بررسی هاشان می‌دهند که در حال حاضر، بعضی از صفات هر یک از نژادها برای بهره‌برداری از پدیده برتری دورگ (هتروزیس)، در حد مطلوب است. می‌توان با استفاده از تلقیح مصنوعی یا آمیزش در مناطق ایزوله و به‌گزینی نژادهای خالص و لاینهای گوناگون آن، تلاقي‌های مناسبی انجام داد و خصوصیات مطلوب به هیبریدها یا نوزادان مستقل کرد. مطالعات زیادی در این زمینه انجام شده و هیبریدهایی تولید

شده که بعضی از آنها از نظر اقتصادی اهمیت دارند. نام تجاری و خصوصیات تولیدی تعدادی از این زنبورهای دورگ به شرح زیر است:

۱- زنبور عسل دورگ استارلاین^۱: این زنبور را کال^۲ از تلاقی لاین‌های انتخابی از زنبور عسل نژاد ایتالیایی (در آمریکای شمالی) به دست آورده. خصوصیات مهم این دورگ، یکنواختی رنگ بدن (رنگ زرد)، تولید عسل خوب، رشد بهاره سریع کلی، بیشتر بودن قدرت ادامه حیات نوزادان در مقایسه با والدین، آرام بودن، مصرف برهه‌موم، رفتار بچه‌دهی متوسط و زمستان گذرانی خوب است (جدول ۴-۲) فعالیت آن در آب و هوای گرم و دارای پوشش گیاهی مناسب، خوب است.

۲- زنبور عسل دورگ میدنایت^۳: این دورگ را آدام در اثر تلاقی بین سویه‌ها یا لاین‌های نژاد زنبور عسل قفقازی به دست آورده است. از خصوصیات این دورگ، رنگ بدن، تولید جمعیت خیلی زیاد، رفتار بچه‌دهی کم، آرام بودن، مقاومت در برابر جرب واروآ و جرب تراشه‌ای^۴ و فعالیت خوب در آب و هوای سرد کوهستانی است. تولید عسل آن نسبتاً خوب و عیب آن مصرف زیاد برهه‌موم است (جدول ۴-۲).

علاوه بر این هیبریدها، تلاش زیادی برای تولید هیبریدهای گوناگون با صفات یا خصوصیات مطلوب انجام شده است. از جمله این خصوصیات، مقاوم بودن در برابر بیماری‌ها و آفت‌ها، تولید عسل بیشتر، گردهافشانی بهتر و بیشتر و بهخصوص گردهافشانی روی یک محصول معین مانند یونجه است. گاه با تلاقی دورگ استارلاین و میدنایت، دورگ دوتایی^۵ تولید می‌شود که هم دارای تولید عسل خوب و هم نسبت به آفت واروآ مقاوم و رنگ آن زرد تیره است. آدام، نژاد نو ترکیبی به نام زنبور بوکفست^۶ ساخته است. ابتدا این زنبور عسل از تلاقی زنبور عسل ایتالیایی و زنبور عسل سیاه (قدیمی) انگلستان تولید شد و سپس نژادهای سیاه

1- Starline

2- G.H.Cale

3- Midnite

4- Tracheal mite

5- Double hybrid

6- Bukfast

فرانسه و سایر نژادها^۱ از جمله نژاد آناتولی با آن ترکیب شده‌اند (تصویرهای ۲۰-۲ و ۲۲-۲). این زنبور از نظر بچه‌دهی کم، رفتار نه چندان آرام، مصرف برهموم کم، تولید عسل خوب، رشد بهاره کند، زمستان گذرانی خوب و نسبت به برخی بیماری‌ها مقاوم (جدول ۴-۲) و به طور کلی مناسب مناطقی با زمستان‌های سرد و طولانی است.



▲ شکل ۲-۲۲- زنبور عسل نوترکیب بوکفسست

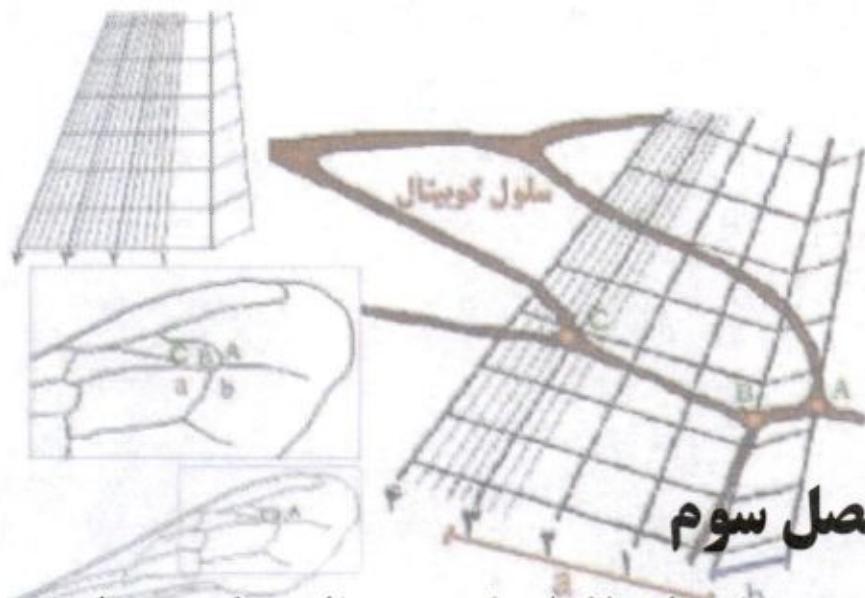
۱- سایر نژادها به ترتیب *Cecropia* از یونان، *Anatolica* از مرکز آناتولی، *Macedonica* از شمال یونان، *Monticola* از شرق آفریقا هستند که از سال ۱۹۹۰ تا ۱۹۹۰ ترکیب شده‌اند. *Sahariensis* از مراکش و

جدول ۲-۴- خصوصیات رفتاری نژادها و دورگهای مهم گونه زنبور عسل غربی (۱۴، ۸۵)

نژادهای معروف	رفتار	سیاه اروپایی	ایتالیایی	کاربیولان	فقارازی
رفتار بچددی	رفتار دفاعی و آرامش روی شان	کم	متوسط	زیاد	کم
جمع اوری بردهموم	تولید عسل	کم	متوسط	کم	خیلی زیاد
رشد بهاره	زمستان گذرانی	کند	متوسط	خوب	خوب
مقاآمت در برابر بیماریها	نژاد و دورگ	حسان به	حسان به	ذخیره غذایی	ذخیره غذایی
رفتار بچددی	رفتار دفاعی و آرامش روی شان	بیماری نژادان و پروانه موم خوار	بیماری نوزما، اکارین و فلنجی	خوب	خوب و ذخیره
جمع اوری بردهموم	رفتار	ایرانی	میدنایت	بوک فست	بوک فست
رشد بهاره	رفتار بچددی	زیاد	کم	کم	آرام
زمستان گذرانی	رفتار دفاعی و آرامش روی شان	آرام نیست.	آرام	خیلی آرام	خیلی آرام
مقاآمت در برابر بیماریها	نژاد و دورگ	حسان به	حسان به	نیست.	نیست.
جمع اوری بردهموم	رفتار	خوب	زیاد	زیاد	متوسط
رشد بهاره	رفتار بچددی	خوب	خوب	خوب	خوب
زمستان گذرانی	رفتار دفاعی و آرامش روی شان	خوب	زیاد	کند	سریع
مقاآمت در برابر بیماریها	نژاد و دورگ	بیماری ها	بیماری ها	نیست مقاوم به بیماری ها	نیست مقاوم به بیماری ها

خودآزمایی

- ۱- نام علمی گونه‌هایی از زنبور عسل که در محوطه محصور یا داخل کندو زندگی می‌کنند، چیست؟
- ۲- کدام یک از زنبورهای عسل بدون نیش را می‌توان در کندو پرورش داد؟
- ۳- معیارهای تشخیص و مقایسه نژادهای زنبور عسل را توضیح دهید.
- ۴- خصوصیات ظاهری و رفتاری نژاد زنبور عسل ایرانی را شرح دهید.
- ۵- خصوصیات زنبور عسل دورگاستارلاین را شرح دهید.



فصل سوم

روش‌های اندازه‌گیری صفات زنبور عسل

هدف‌های رفتاری

پس از پایان این فصل، از قرارگیرندگان انتظار می‌رود:

۱- صفات ظاهری را اندازه بگیرند.

۲- تولید عسل را اندازه بگیرند.

۳- مقدار (تعداد) نوزادان و جمعیت کلی زنبور عسل را اندازه بگیرند.

۴- روش‌های تعیین بچه‌دادن کلی زنبور عسل را بدانند.

۵- رفتار دفاعی را اندازه بگیرند.

۶- صفات مزرعه‌ای زنبور عسل را اندازه بگیرند.

۷- صفات آزمایشگاهی زنبور عسل را اندازه بگیرند.

۸- مقاومت زنبور عسل را در برابر بیماری‌های گوناگون اندازه بگیرند.

اندازه‌گیری صفات زنبور عسل

برای اندازه‌گیری صفات زنبور عسل، باید شناسنامه کلندی را برای ثبت مشخصات صفات و روابط خویشاوندی تهیه کرد (تصویر ۱-۳). به علاوه، خصوصیات (صفات) کلندی‌ها باید بر اساس میانگین زنبورستان (مانند میانگین جمعیت کلندی‌ها) همگن (یکسان) شود. به این صورت که بر اساس میانگین زنبورستان، جمعیت (عسل یا...) از کلندی‌های قوی به کلندی‌های ضعیف انتقال داده شود. البته با توجه به پای‌بندی زنبورهای کارگر به کلندی قبلی، باید زنبورها را ۴۸ ساعت در یک اتاقک تاریک (و وضعیت محیطی مناسب) محبوس کرده و سپس به کلندی‌های ضعیف انتقال داد. معمولاً صفات کمی، توزیع پیوسته و نرمالی دارند و برای مقایسه کلندی‌ها باید به سه نکته توجه داشت:

- ۱- تعیین یک روش مشخص برای اندازه‌گیری صفت
 - ۲- استفاده از یک مقیاس مشخص برای تعیین تفاوت‌های صفت بین کلندی‌ها (ملکدها)
 - ۳- بررسی نرمال بودن توزیع داده‌های تبدیل داده‌ها در صورت نیاز (توضیح در فصل هفتم) خصوصیات ظاهری زنبور عسل هر کلندی (یا ملکه) به راحتی قابل سنجش است. ولی برای اندازه‌گیری خصوصیات زیست‌رفتاری (تولیدی - رفتاری) کلندی‌ها به روش‌ها و امکانات خاصی نیاز است تا بتوان نحوه رفتار را به اجزای کوچک‌تر آن نشان داد (۷۳).
- برخی صفات زیست‌رفتاری (نظیر ظرفیت تخم‌گذاری و تولید فرمون) مربوط به ملکه و صفاتی مانند جمع‌آوری شهد، طول عمر زنبورها و پرورش نوزادان مربوط به زنبورهای کارگر است. ولی صفاتی نظیر تولید عسل، رفتار دفاعی و رفتار بچه‌دهی مربوط به چگونگی عملکرد ملکه و زنبورهای کارگر و به عبارتی، صفات کلندی است (تصویر ۲-۳). برای سنجش این

صفات، می‌توان آنها را برای زنبورهای کارگر در نظر گرفت و برای آثار مادری (ملکه) تصحیح کرد (۲۵، ۶). در این صورت، به آمیزش‌های کنترل شده و نیز برنامه‌های آماری و اصلاح نژادی نیاز است (در فصل‌های بعد، توضیح بیشتری داده می‌شود).

۱	۲	۳	۴	۵	۶
۱					
۲					
۳					
۴					
۵					
۶					
۷					
۸					
۹					
۱۰					
۱۱					
۱۲					



◀ شکل ۳-۳- صفات مربوط به ملکه، زنبورهای کارگر و کلنی زنبور عسل (۶)

صفات ظاهری

معمولًاً اندازه‌گیری صفات ظاهری، به روش روتنه صورت می‌گیرد. برای اندازه‌گیری این صفات، به نمونه‌هایی از زنبور عسل نیاز است. در زمان نمونه‌برداری، بیهوش کردن یا کشتن زنبورهای مورد آزمایش در اتر یا کلروفرم یا آب داغ، باعث کشیده و صاف شدن خرطوم آنها و آسان شدن اندازه‌گیری در آزمایشگاه می‌شود.

برای اندازه‌گیری بعضی صفات ظاهری نظیر بعضی از قطعات بدن، اسلايد میکروسکوپی (ثبتیت بین لام و لامل) تهیه و سپس اندازه‌گیری زیر میکروسکوپ یا زیر استریومیکروسکوپ

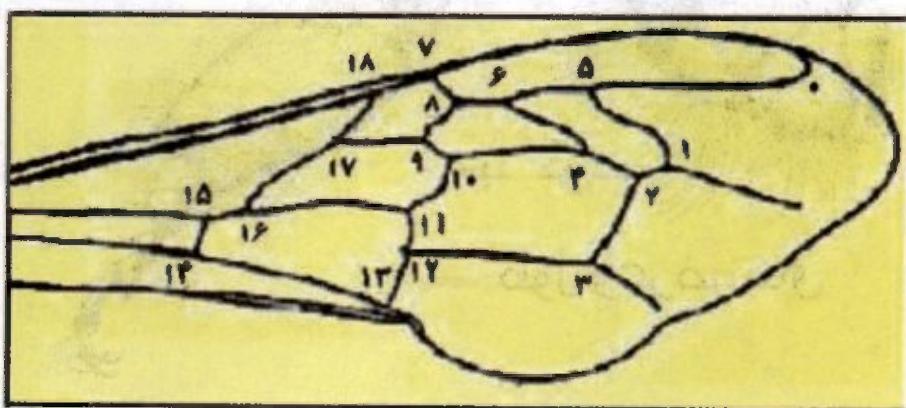
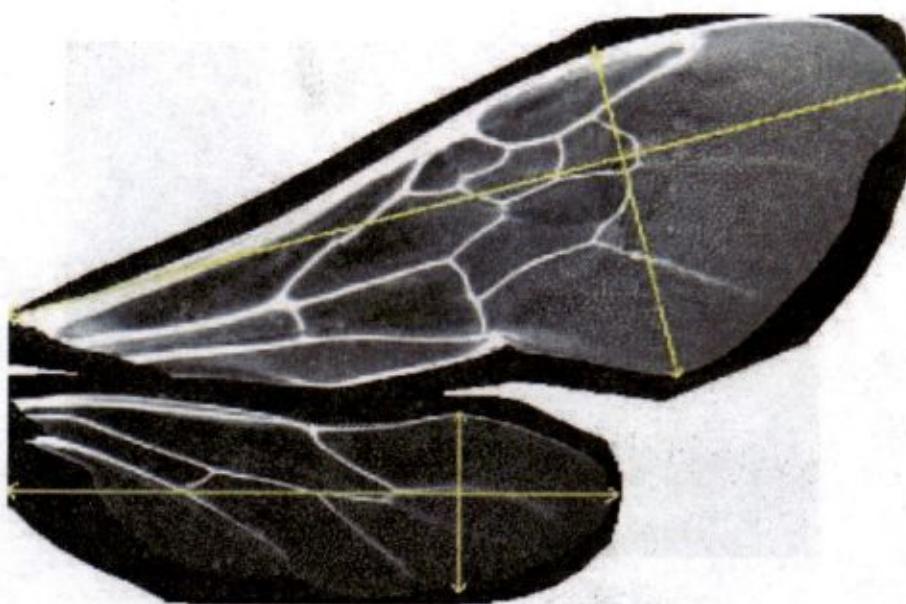
دارای عدسی چشمی مدرج، انجام می‌شود. برای اندازه‌گیری زاویه‌ها و طول رگبال‌ها، طول و عرض بال‌ها (تصویر ۳-۳) و شاخص کوبیتال نیز اسلاید پروژکتور تهیه می‌شود. برای این کار، بال‌ها بین دو طلق شفاف اسلاید ثبیت و سپس با پروژکتور روی تابلو نمایش داده می‌شوند. اندازه‌گیری این بال‌ها به راحتی با نقاله و خطکش صورت می‌گیرد. نسبت طول بال جلو به عرض آن، نسبت طول بال عقب به عرض آن و سطح سبد گرده از صفاتی هستند که مستقیماً اندازه‌گیری نمی‌شوند؛ بلکه با صفات دیگری نظیر طول بال جلو، عرض بال جلو و... محاسبه می‌شوند. طول خرطوم در مقدار جمع آوری شهد، طول بال جلو در قدرت پرواز و رفتار صحراگردی مؤثر و تفاوت آنها در نژادهای گوناگون، بر عملکرد آنها مؤثر است. اندازه زاویه‌ها و طول رگبال‌های بال جلو نیز از خصوصیات ظاهری مهم زنبور عسل است (تصویر ۴-۳).

همان‌طور که توضیح داده شد، اندازه‌گیری بعضی از قطعات بدن نظیر طول خرطوم (تصویر ۷-۲)، عرض و طول ساق پای عقب (تصویر ۵-۳) و سطح سبد گرده (نصف حاصل ضرب طول در عرض ساق پای عقب) با اسلاید میکروسکوپی در زیر استریو میکروسکوپ اندازه‌گیری می‌شود. برای اندازه‌گیری صفات کیفی، رنگ نیم حلقه سوم پشتی شکمی^۱ (تصویر ۳-۳) و رنگ سپرچه^۲ (تصویر ۳-۷) از روش رتبه‌بندی ۱ تا ۹ استفاده می‌شود (۱۷).

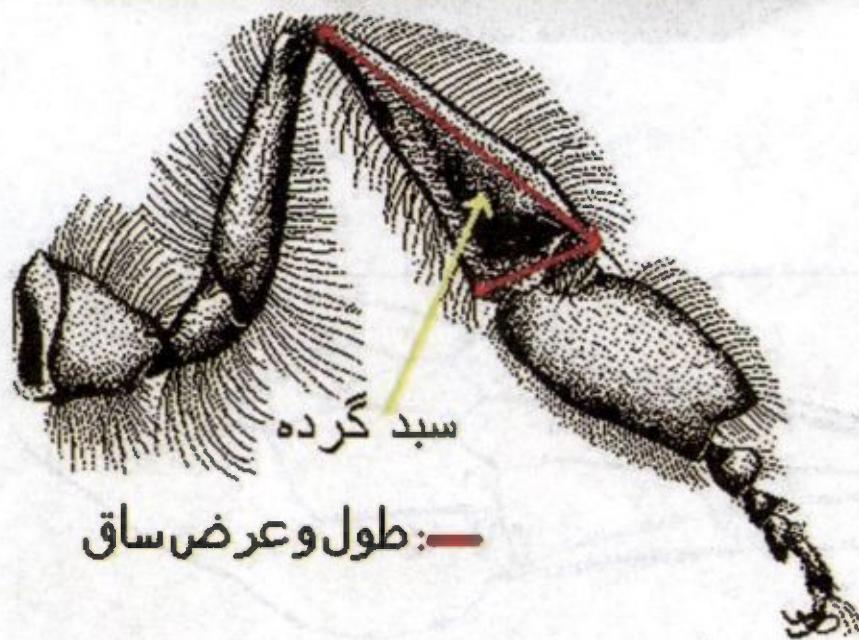
برای تعیین شاخص کوبیتال، نسبت اندازه رگبال‌های **a** به **b** ذر بال جلو محاسبه می‌شود (تصویر ۱۴-۲) که برای ساده شدن اندازه‌گیری این صفت، می‌توان از چارت شاخص کوبیتال (تصویر ۸-۳) استفاده کرد. این چارت بر اساس مقیاس یک (خطوط اریب) برای طول رگبال **b** و مقیاس ۱ تا ۴ (خطوط افقی) برای طول رگبال **a** است. با استفاده از این چارت روی پرده پروژکتور و تغییر آن تا جفت شدن رگبال **b** روی یکی از خطوط اریب و اندازه‌گیری رگبال **a** ضریب کوبیتال به راحتی اندازه‌گیری می‌شود. برای مثال، در تصویر ۸-۳ ضریب کوبیتال ۳/۲ محاسبه شده است.

1- Tergite

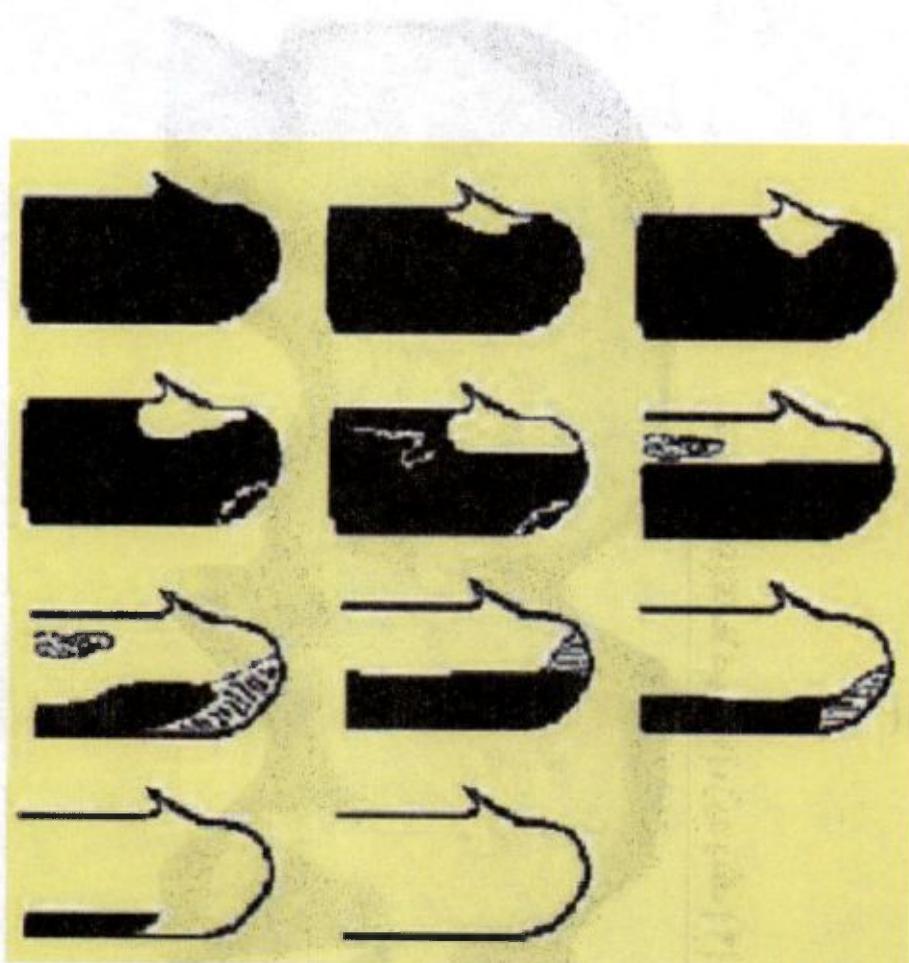
2- Scutellum



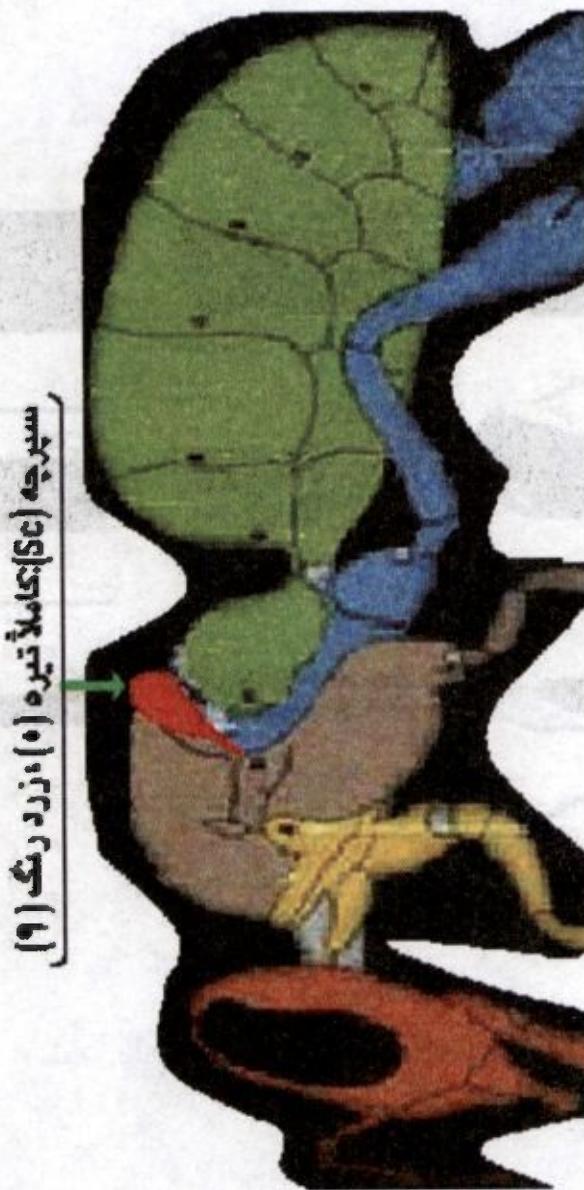
شکل ۳-۴- اندازه زاویه‌ها و طول رگ‌بال‌های بال جلو ▲



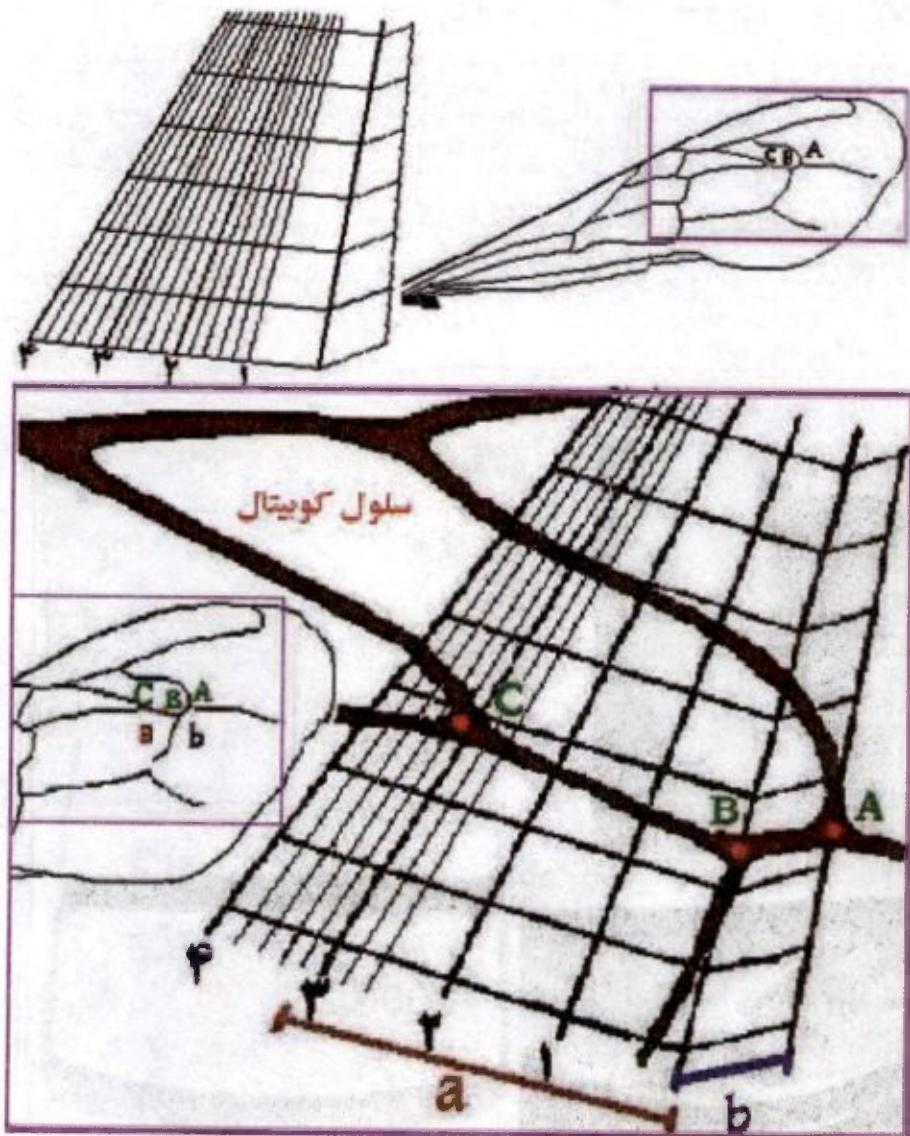
▲ شکل ۳-۵- طول و عرض ساق پای عقب و سبد گرده



▲ شکل ۳-۶- مقیاس امتیازبندی صفت رنگ نیم حلقه‌های دوم تا چهارم پشتی شکمی



▲ شکل ۳-۷- نحوه دسته‌بلدی رنگ سپرچه (Sc) قفسه سینه براساس صفر (کاملاً تیره) تا ۹ (زرد)



▲ شکل ۳-۸- نحوه اندازه‌گیری شاخص کوییتال ($\frac{a}{b} = a:b$)

تولید عسل

رایج‌ترین روش اندازه‌گیری تولید عسل، محاسبه تفاوت وزن شانهای یک کلنی قبل و بعد از استخراج عسل پس از فصل تولید عسل است (تصویر ۹-۳). همچنین می‌توان در اوایل بهار، یک طبقه را وزن کرد و روی بدنه اصلی کندو قرار داد. پس از پایان دوره ذخیره‌سازی عسل (در اواخر تابستان)، باید طبقه هر کلنی را مجدداً وزن کرد. تفاوت این دو وزن، مقدار تولید عسل قابل استخراج هر کلنی را نشان می‌دهد. مقدار عسل باقی‌مانده در هر کلنی بر اساس 0.33^0 کیلوگرم در هر دسی‌متر مربع شان عسل دار سرپوشیده (در دو طرف شان) محاسبه می‌شود. برای اندازه‌گیری ظرفیت تولید عسل لازم است که با کرج کلنی به مناطق مناسب، جریان شهد طبیعی در طول آزمایش برقرار باشد (۴، ۲۵، ۸۱).



▲ شکل ۹-۳- شان عسل برای وزن کردن و استخراج عسل

مقدار تخم‌گذاری^۱، نوزادان^۲ و جمعیت^۳

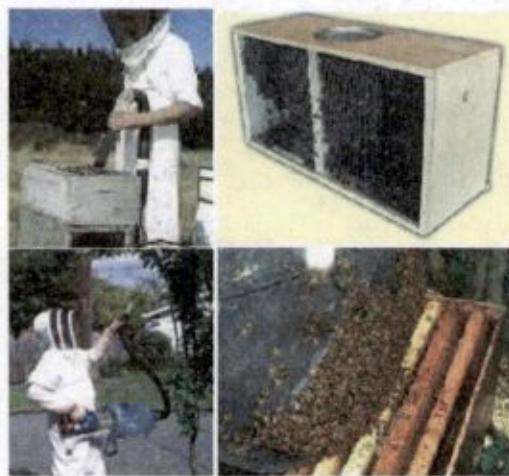
مقدار تخم‌گذاری و تعداد نوزادان بر اساس کل سطح شان حاوی تخم و نوزاد (لارو و شفیره) زنبور کارگر یا زنبور نر تعیین می‌شود. معیار اندازه‌گیری سطح شان (بر اساس مقیاس بین‌المللی) ۱۰ سانتی‌متر مربع است و برای اندازه‌گیری آن، از یک قطعه شیشه مستطیل شکل با سطح ۱۰ سانتی‌متر مربع استفاده می‌شود. با قرار دادن قطعه شیشه روی سلول‌های حاوی تخم و نوزاد و یادداشت کردن تعداد دفعات قرار دادن قطعه شیشه روی سطح حاوی تخم و نوزاد در هر کلنی، مقدار کل آن محاسبه می‌شود^(۱). در یک روش ساده‌تر، یک قاب، که با سیم به صورت شطرنجی تقسیم شده است، روی شان‌ها قرار می‌دهند و مقدار تخم‌گذاری و نوزادان را محاسبه می‌کنند (تصویر ۱۰-۳). همچنین بر اساس نمودارهای مخصوص درج شده روی قاب شیشه‌ای، مقدار تخم و نوزاد برآورد می‌شود. فاصله تکرار اندازه‌گیری هر ۲۱ روز (متوسط سن بلوغ زنبورهای کارگر) است. البته بهتر است این اندازه‌گیری هر ۷ تا ۱۰ روز یک بار انجام شود. ذر ضمن با توجه به این که در هر دسی‌مترمربع سطح شان ۴۱۲ سلول وجود دارد، می‌توان تعداد سلول‌های حاوی تخم و نوزاد را تعیین کرد^(۴).

نحوه تخم‌گذاری و وضعیت ظاهری نوزادان نیز بر اساس تعداد سلول‌های خالی رتبه‌بندی می‌شود. به این ترتیب، اگر از هر صد سلول شان تعداد صفر تا ۳، ۴ تا ۷، ۸ تا ۱۱ و ۱۲ تا ۲۰ و بیش از ۲۰ سلول خالی باشد، به ترتیب امتیاز ۵، ۴، ۳، ۲ و ۱ داده می‌شود^(۱۳). جمعیت هر کلنی نیز بر اساس تعداد کل شان‌های پوشیده از زنبور عسل برآورد می‌شود. طبق تعریف، یک شان جمعیت عبارت از شانی است که در هر دو طرف آن، یک لایه کامل جمعیت باشد. در روشی دیگر، زنبورهای بالغ موجود در کلنی را در یک جعبه می‌ریزند و وزن می‌کنند (تصویر ۱۱-۳). میانگین وزن تعداد ۱۰۰۰ زنبور بالغ معادل $113\frac{1}{8}$ گرم در نظر گرفته شده است و به این ترتیب، تعداد زنبورهای هر کلنی محاسبه می‌شود^(۴).

1- Oviposition

2- Brood

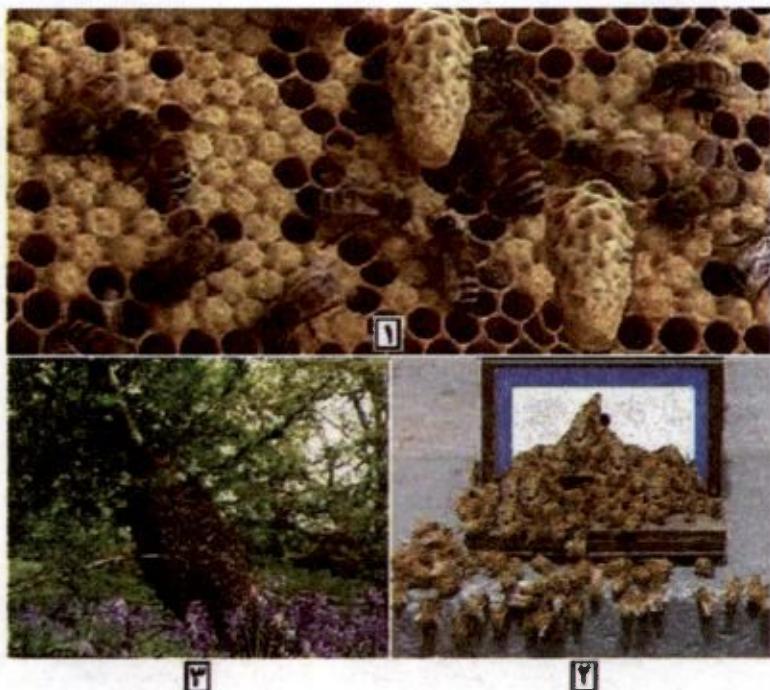
3- Population



▲ شکل ۱۱-۳- جمع‌آوری زنبورهای کلنی با جاروبرقی برای وزن کردن

تمایل کلنی به بچه دادن^۱

معمولًا زمانی که کلنی آماده بچه دادن می‌شود، زنبورهای کارگر در قسمت پایین و کناره شانها شروع به ساختن شاخون می‌کنند. هنگامی که در کلنی فعالیت به منظور بچه دادن زیاد می‌شود، ملکه داخل بعضی شاخون‌ها تخم‌ریزی می‌کند و زنبورهای کارگر، روی سلول‌هایی که دارای تخم و لارو زنبور کارگر است، شاخون می‌سازند. البته در این مرحله، در داخل کلنی تعدادی شاخون در مراحل متفاوت رشد دیده می‌شود که شامل شاخون‌های کامل و شاخون‌های در حال تشکیل است. تعداد شاخون به تمایل کلنی برای بچه دادن بستگی دارد (تصویر ۱۲-۳). البته تمایل به تولید شاخون در بین نژادها متفاوت است. برای مثال، تمایل به تولید شاخون در زنبورهای نژاد کارنیولان از زنبورهای نژاد ایتالیایی و قفقازی بیشتر است.



▲ شکل ۱۲-۳- مرادل بچه‌دهی؛ ساخت شاخون ملکه، خروج زنبورها از کلنی و یک بچه کلنی

1- Swarming

پس از خروج بچه کلنی و ملکه از کندو (تصویر ۱۲-۳) یک ملکه جدید پرورش داده می شود که در حدود ۱۰ روز بعد، کلنی دارای ملکه می شود. بچه کندو را به یک کندوی خالی مستقل می کنند و به صورت یک کلنی جدید نگهداری می شود. معمولاً بچه کلنی جدید در همان فصل نمی تواند بچه کندو تولید کند. قبل از بچه دادن، رفتار صحراءگردی زنبورهای کارگر کلنی کمتر است. به این سبب، اگر در فصل فعالیت زنبورها، رفتار صحراءگردی یک کلنی (سالم) در مقایسه با کلنی های دیگر کمتر باشد، می توان پیش بینی کرد که کلنی در حال تولید بچه است. تشکیل سلول های ملکه سه روز قبل از بچدهی طراحی می شود و از صبح روز تولد ملکه، زنبورهای کارگر در اطراف کندو حرکت و پرواز می کنند. ولی بچه دادن زمانی مشخص می شود که در فاصله ۱۰ تا ۱۴ سانتی متری دریچه پرواز، یک تاسه زنبور کارگر پرواز کند و زنبورها، روی سطح شانها یا اطراف دریچه پرواز کند و در حال رقص نعل اسی شکل (حرکت به سمت چپ و راست) باشند. معمولاً مهاجرت (بچدهی) در دو مرحله صورت می گیرد: در مرحله اول، زنبورها یک معکل مناسب (نظیر شاخه درخت) را به صورت موقت انتخاب می کنند و در آنجا مستقر می شوند. در مرحله دوم، روزنهای در تنه درخت یا چوب مناسب پیدا و به آنجا حرکت می کنند و گاه نیز به کندوی قبل بر می گردند.

تولید بچه کندو تابع وضعیت منطقه، شرایط پرورش، ملکه و ژنوتیپ زنبورهای است. به این سبب، در فصل زمستان، که شرایط پرورش ملکه جدید فراهم نیست، کلنی بچه تولید نمی کند. برای بررسی و تعیین رفتار بچه دادن در فصل پرورش ملکه از چهار روش استفاده می شود که سه روش اول بر اساس تعداد شاخون های موجود است و روش چهارم، تعاییل کلنی به ساختن شاخون را مشخص می کند:

- ۱- تعیین درصد کلنی های دارای شاخون ملکه؛
- ۲- تعیین درصد کلنی های دارای شاخون های ملکه و با تعداد مشخص شاخون؛
- ۳- تعیین تعداد شاخون های ملکه در هر کلنی و تعیین میانگین کلنی ها؛
- ۴- انتقال شاخون های مصنوعی یا طبیعی به کلنی های مورد آزمایش و مشاهده عملکرد کلنی، به این صورت که کلنی، شاخون ها را پرورش می دهد، تغییر نمی دهد یا از بین می برد.

در سه مورد اول، کلندی‌ها در فاصله ۷ تا ۱۰ روز بازرسی می‌شوند. ولی در مورد آخر، بازرسی کلندی‌ها در ۲۴، ۷۲ و ۱۲۰ ساعت بعد از انتقال شاخون‌های ملکه انجام می‌گیرد. در تمام روش‌ها، پس از یادداشت کردن شاخون‌های ملکه، باید آنها را تخریب کرد. باید توجه داشت که رفتار بچمدهی در اثر کمبود فضای کلندی و کاهش شهد افزایش می‌یابد؛ بنابراین، باید برای اندازه‌گیری این صفت، به نحو صحیح عمل کرد.

رفتار دفاعی^۱

بعد از تولید عسل، رفتار دفاعی، به خصوص برای زنبورداران، اهمیت زیادی دارد؛ بسیاری از اعمال و رفتارهای زنبور عسل تحت کنترل فرمان هستند. فرمان‌های هشدار خطر^۲، که از غدد نیش و غدد آرواره بالا ترشح می‌شوند، رفتار دفاعی را کنترل می‌کنند. از فرمان‌های غدد نیش برای علامت‌گذاری دشمن‌ها نیز استفاده می‌شود. در ترشحات غدد آرواره‌ای، هپتانون دو^۳ و استات ایزوپیتیل^۴ وجود دارد که محرک حمله به دشمنان است. هپتانون دو در علامت‌گذاری گل‌های بدون شهد و احتمالاً افزایش ذخیره شهد در کندو نقش مهمی دارد. در ترشحات اندام نیش زنبور عسل، الكل‌ها، استرها، اسیدها و ترکیبات معطر (آروماتیک) وجود دارند. استات ایزوپیتیل، آن استات بوتیل^۵ و نونانیل دو^۶ از مهم‌ترین ترشحات غدد نیش و محرک نیش زدن و رفتار دفاعی هستند.

زنبور کارگر در زمان وفور شهد، به طور طبیعی در قسمت دریچه پرواز کندوست و در حالت دفاع قرار ندارد یا کمتر حمله می‌کند. ولی در زمان کاهش جریان شهد، که رفتار دفاعی و تهاب‌جی شدید می‌شود، زنبورهای نگهبان ایندا دشمن(های) خود را شناسایی و سپس فرمان دفاعی ترشح می‌کنند. فرمان دفاعی، زنبورهای کارگر را هوشیار و برای نیش زدن آماده می‌کند. ولی زنبورها برای حمله به محرک‌های دیگری نیز نیاز دارند. برخی خصوصیات دشمنان (نظیر بوی بدن، حرکات نامنظم، پوشش موهای حسی سطح بدن و رنگ تیره)، به زنبورهای کارگر برای شناسایی کمک می‌کند و باعث رفتار دفاعی می‌شود. نیش زنبور در

1- Colony temper (defensive behavior)
4- Isoptole acetate

2- Alarm fremone
5- N-butyl acetate

3- 2-Hetanone
6- 2-Nonanil

حالت عادی در محفظه نیش قرار دارد؛ ولی در زمان حمله بیرون می‌آید و آماده فرورفتن در بدن دشمن می‌شود. سطح نیش خاردار است و زنبور کارگر نمی‌تواند آنرا از درون پوست جانوران مهره‌دار (و انسان) خارج کند. بنابراین، در حالتی که تلاش می‌کند دشمن را ترک کند، اندام نیش و غدد ضمیمه آن در بدن میزبان باقی می‌ماند. در این زمان، اندام نیش، زهر را به داخل بدن دشمن پمپ می‌کند و فرمان هشداردهنده نیز از قسمت سطح زیرین بدن نیش در محیط اطراف پراکنده می‌شود.

زنبورهای نگهبان، که در قسمت دریچه پرواز آماده هستند، در وضعیت تهدید، آرواره‌های خود را باز و بسته می‌کنند و فرمان دفاعی آزاد می‌شود. مشخص شده است که با افزایش سن زنبورهای کارگر، علایم هشداردهنده اندام نیش از نظر کیفی و کمی پیچیده‌تر می‌شود. زمانی که زنبورهای کارگر نگهبان کندو یا صحراء‌گرد می‌شوند، ساختن مواد استری در بدن آنها به حد اکثر می‌رسد. رفتار دفاعی دارای چهار مرحله هوشیاری، فعال شدن، شناسایی محرك‌ها و قدرت‌نمایی (حمله) است. دمیدن دود به داخل کندو، رفتار دفاعی را کاهش می‌دهد. زیرا ذرات دود بوبی فرمان‌های دفاعی را خنثی یا از تحریک شاخک‌ها به این مواد شیمیایی (فرمان‌ها) جلوگیری می‌کند. به علاوه، امکان دارد در اثر وجود دود، تعداد زیادی از زنبورهای کارگر شهد بیشتری مصرف کنند و در نتیجه، احتمال نیش زدن آنها کاهش یابد. با اجرای برنامه‌های اصلاح نژاد می‌توان این صفت را در جامعه تغییر داد و تعديل کرد (۴).

روش‌های اندازه‌گیری رفتار دفاعی

عموماً رفتار دفاعی به صورت یک صفت مركب و کمی و با روش‌های مشخص به شرح زیر اندازه‌گیری می‌شود (۴):

- ۱- در یک بررسی، از اجسامی با رنگ‌های مختلف، در حالت‌های سکون یا تحرک در مقابل دریچه پرواز به صورت هدف وارد کردن نیش زنبورها استفاده شد. رنگ تیره و حرکات سریع و نامنظم آنها برای رفتار نیش زدن زنبورهای کارگر مناسب نبود؛ در نتیجه، استفاده از گلوله چرمی سیاه پیشنهاد شد.

۲- روش گلوله چرمی سیاه با افرودن عامل زمان به صورت‌های متفاوتی پیش‌رفت کرد و معیارهای جدیدی حاصل شد که عبارت از زمان لازم برای تحریک زنبورهای کارگر یک کلنی برای پرواز در اطراف گلوله چرمی سیاه، تعیین زمان لازم اولین نیش به گلوله چرمی سیاه، شمارش تعداد نیش‌ها به گلوله در ۶۰ ثانیه، تعیین مسافت پرواز زنبورهای کارگر یک کلنی به دنبال گلوله چرمی سیاه پس از تحریک به مدت ۶۰ ثانیه بود.

۳- روش گلوله چرمی به این صورت تکمیل شد: یک گلوله چرمی سیاه رنگ به قطر ۳ سانتی‌متر به یک طناب سفید رنگ به طول یک متر آویزان شد. این گلوله را در اطراف دریچه پرواز کندو به مدت ۶۰ ثانیه حرکت دادند. سپس گلوله را در یک پاکت نایلونی گذاشتند و به آزمایشگاه انتقال دادند تا تعداد نیش‌های موجود در گلوله شمارش شود. آزمایش در روزهای آفتابی و آرام بین ساعات ۱۱ تا ۱۵ و در فصل برقراری جریان شهد طبیعی صورت گرفت (تصویر ۳-۱۳). این روش رایج‌ترین روش تعیین رفتار دفاعی است (۸۱).



▲ شکل ۳-۱۳- استفاده از گلوله چرمی برای اندازه‌گیری رفتار دفاعی

۴- در روش‌های دیگر، از یک هدف ثابت برای نیش زدن و مواد شیمیایی محرک رفتار دفاعی استفاده شد. یک گلوله پنبه‌ای را به فرمون دفاعی هپتانون دو آگشته کردند و نزدیک دریچه پرواز کندو قرار دادند. سپس تعداد زنبورهایی که برای رسیدن به گلوله پنبه‌ای کلنسی را ترک کردند، شمارش شد.

۵- در یک روش دیگر، یک قطعه چرم سیاه (به ابعاد 10×10 سانتی‌متر) و ماده شیمیایی ایزوآمیل استات (یکی از فرمون‌های دفاعی) را به منظور تحریک زنبورهای کارگر به کار بردند. برای تعیین رفتار دفاعی، قطعه چرم در فاصله ۳۰ سانتی‌متری دریچه پرواز کندو به صورت عمودی و افقی حرکت داده شد. بعد از ۳۰ ثانیه، تعداد نیش‌های زنبورها را روی قطعه چرم شمردند.

۶- در روش‌های دیگر، از مجموع فرمون‌های دفاعی با مقادیر متفاوت استفاده و مقدار مصرف فرمون‌ها تا حد تحریک رفتار دفاعی زنبورهای کارگر اندازه‌گیری شد.

۷- در یک روش، با دمیدن دود به در ورودی کندو به مدت ۳ دقیقه، تعداد زنبورهای خارج شده از کلنسی شمارش شد (آزمون تنفسی). آزمون با باز کردن در کندو و مشاهده عملکرد زنبورهای کلنسی ادامه یافت. در این آزمایش، در کندو به مدت ۳ دقیقه باز شد و تعداد زنبورهایی که به اطراف پرواز کردند، براساس سنجش چهارگانه (خیلی آرام با امتیاز یک و پرواز سریع به بیرون با امتیاز چهار) ثبت شد.

۸- در روش تشخیص هم‌کلنسی بودن زنبورهای کارگر به وسیله زنبورهای کارگر کلنسی‌های دیگر، زنبور کارگر کلنسی در محل دریچه پرواز کندو قرار داده شد. زنبورهای کارگر کلنسی‌های دیگر برای نیش زدن به زنبور کارگر مورد نظر تحریک شدند. اگر زنبورهای کارگر کلنسی رفتار دفاعی نشان دهند، نشانه هم‌کلنسی بودن آنهاست.

۹- یکی دیگر از روش‌های اندازه‌گیری رفتار دفاعی، مشاهده رفتار زنبورهای کارگر و رتبه‌بندی آنهاست. به این ترتیب، کلنسی‌ها به گروه‌های زنبور آرام (۴)، متوسط (۳)، تهاجمی (۲) و بسیار تهاجمی (۱) تقسیم شدند. با آنکه دقت این روش به اندازه روش گلوله چرمی نیست، مزیت آن مشاهده رفتار دفاعی طبیعی زنبورها در برابر زنبوردار است.

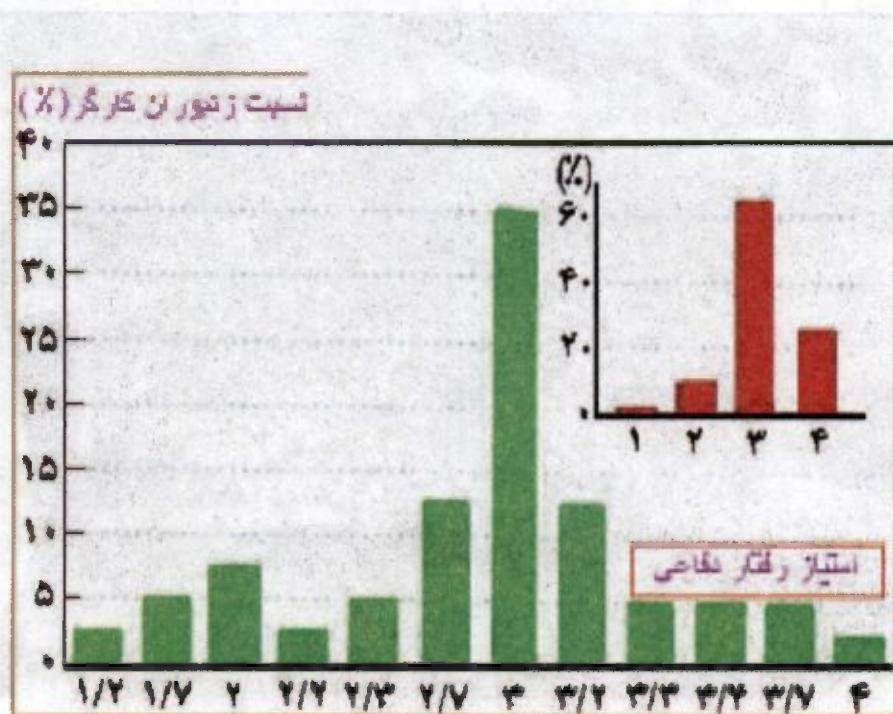
این صفت با صفت آرامش روی شان^۱ نیز به این صورت اندازه‌گیری می‌شود که یک شان حاوی زنبور را مدت ۵ دقیقه از کلندی خارج و میزان پرواز کردن زنبورها را از روی شان، از صفر تا ۱۰ رتبه‌بندی می‌کنند. اگر در این مدت هیچ یک از زنبورها پرواز نکنند، رتبه ۱۰ و اگر همه آنها پرواز کنند، رتبه صفر و به بقیه رتبه‌هایی بین صفر تا ۱۰ داده می‌شود(تصویر ۳-۱۴).



▲ شکل ۳-۱۴- اندازه‌گیری رفتار آرامش روی شان

1- Quietness of bees on the comb(Calm behavior)

بهتر است در روش‌های رتبه‌بندی، اندازه‌گیری‌ها چند بار تکرار شود و براساس اعداد حقیقی (و نه اعداد طبیعی) باشد (۲، ۱/۷، ۱/۳، ۱/۱، ۱) تا توزیع رکوردها به نمودار نرمال نزدیک‌تر شود و سنجش آماری صحیح‌تر باشد (تصویر ۱۵-۳).



▲ شکل ۱۵-۳- نمودارهای رتبه‌بندی رفتار دفاعی زنبورهای عسل

عملکرد کوتاه‌مدت^۱

ضریب وراثت‌پذیری و همبستگی ژنتیک این صفت با کل تولید کلنی زیاد است و هر کلنی را می‌توان در ابتدای سال بررسی کرد. در حقیقت، این صفت بسیار قابل توجه است (۶۷، ۳).

برای تعیین این صفت، وزن کلنی در صبح روزهای ۲۱، ۱۴، ۷ و ۲۱ فصل وفور جریان شهد طبیعی اندازه‌گیری می‌شود (تصویر ۳-۱۶).



▲ شکل ۳-۱۶- وزن کردن کلنی برای بررسی عملکرد کوتاه‌مدت

فعالیت صحراءگردی^۱

عموماً تولید کلنی زنبور عسل تابعی از فعالیت صحراءگردی و تعداد زنبورهای کارگر موجود در آن است. البته تأثیر فعالیت صحراءگردی در مقایسه با تعداد زنبورهای کلنی بیشتر و هم‌بستگی آن با کل تولید کلنی زیاد است. به این سبب، انتخاب این صفت برای افزایش تولید بسیار مفید و مؤثر است. برای سنجش کلنی، در فصل برقراری جریان شهد (گرده) و در یک روز آفتابی مناسب در بین ساعت‌های ۱۱/۵ تا ۱۳، دریچه پرواز کلنی را ۶۰ ثانیه مسدود می‌کنند. پس از این مدت، با دوربین مجهز به ماکرولنز (۵۵ میلی‌متری) و در فاصله مناسب و یکسان برای تمام کلنی‌ها، از دریچه پرواز هر کلنی عکس برداری می‌کنند. پس از ظهور عکس‌ها، زنبورهای در حال برگشت از صحراءگردی شمارش می‌شود (تصویر ۱۷-۳).



▲ شکل ۱۷-۳- شمارش زنبورهای کارگر صحراءگرد در عکس (تعیین رفتار صحراءگردی)

1- Foraging activity

جمع آوری گرده^۱

دانه گرده ماده غذایی مناسبی برای رشد زنبورها و تکثیر کلنی و تولید ژله سلطنتی است. در ضمن، به دلیل مصارف بسیار مفید دیگر در تغذیه انسان، داروسازی و ... هم از تولیدهای بالرزش زنبور عسل است. برای تعیین مقدار آن از دو روش زیر استفاده می‌شود (تصویر ۱۸-۳):

- ۱- برآورد مقدار گرده جمع آوری شده در هر سانتی‌مترمربع سطح شانهای هر کلنی بعد از فصل تولید؛

- ۲- نصب تله گرده‌گیر و وزن کردن (گرم) مقدار گرده جمع آوری شده در تله گرده‌گیر هر کلنی به مدت ۳ روز در خلال جریان شهد یا بعد و قبل از جریان شهد و حداقل در ۳ نوبت (۱۴).



▲ شکل ۱۸-۳- اندازه‌گیری مقدار گرده ذخیره شده

1- Pollen trapped

تولید موم و شان‌سازی

صفت تولید موم علاوه بر تأمین موم مورد نیاز زنبوردار، با تولید عسل رابطه مثبت و با بچه‌دهی رابطه منفی دارد. البته باید با تأمین برگه‌های آج دار، کلنی را برای تولید سلول‌های کارگر تحریک کرد. مقدار تولید موم در زمان جریان شهد طبیعی، به این صورت اندازه‌گیری می‌شود که یک شان حاوی برگه موم در داخل کلنی قرار می‌دهند و پس از ۴ روز، تفاوت وزن آن را با وزن اولیه (بدون ذخیره‌سازی عسل یا گرده) اندازه‌گیری می‌کنند. البته براساس رتبه‌بندی نیز می‌توان این صفت را برای هر کلنی تعیین کرد (۱۳). به این ترتیب، اگر یک برگه موم در مدت ۱، ۲، ۳، ۴ و بیش از ۴ روز باقی شود، به ترتیب رتبه‌های ۵، ۴، ۳، ۲ و ۱ به کلنی داده می‌شود (تصویر ۱۹-۳).



▲ شکل ۱۹-۳- بررسی صفت شان‌سازی زنبورهای کارگر

زمستان گذرانی

این صفت قدرت زنده ماندن کلنی به مدت طولانی (پاییز و زمستان) با داشتن ذخیره غذایی محدود، بدون پرواز زنبورها (در حال استراحت) را نشان می‌دهد (تصویر ۲۰-۳). در حقیقت، در اوایل فصل تولید (بهار)، تمام کلنی‌ها بازدید می‌شود. کلنی‌هایی که حاوی مقدار کافی تخم، نوزاد (حداقل ۶ شان کامل با تخم، لارو و شفیره) و جمیعت کافی باشند، برای تقسیم و تولید بجهه‌کنندو آمادگی داشته باشند، پایدار و موفق محسوب می‌شوند (۱۴).

برای سنجش این صفت، از مقدار غذای مصرفی در زمستان نیز استفاده می‌شود. بدین منظور، در فصل پاییز کلنی‌ها را در داخل پوشش نایلونی ضخیم می‌بیچند و در یچه‌های پرواز را تنگ می‌کنند و کلنی‌های آماده برای زمستان گذرانی، وزن می‌شوند. در اوایل فصل بهار، تمام کلنی‌ها وزن می‌شوند و تفاوت وزن آنها با وزن قبلی، مقدار غذای زمستانی مصرفی هر کلنی را مشخص می‌کند (تصویر ۲۰-۳).



▲ شکل ۳-۲۰-۳- کلنی‌ها در پوشش نایلونی و آماده زمستان گذرانی

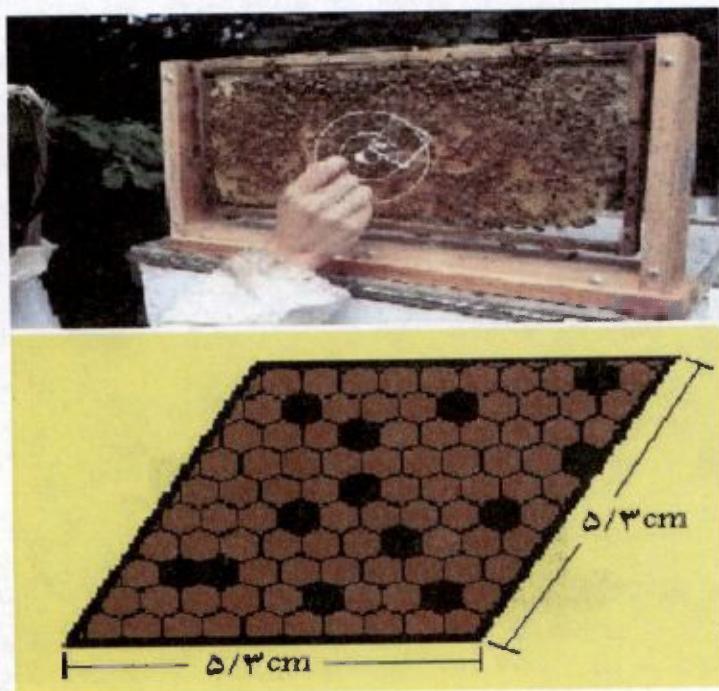
صفات ملکه

علاوه بر میزان تخم‌گذاری ملکه (که توضیح داده شد)، میزان تخم‌گذاری روزانه ملکه، در صد پذیرش و در صد جای‌گزینی ملکه از صفات مهم (مزرعه‌ای) مربوط به ملکه است که برای تعیین هر یک از آنها، از روش‌های زیر استفاده می‌شود:

۱- **تخم‌گذاری روزانه ملکه:** عموماً در هر اینچ مربع (۷/۵ سانتی‌مترمربع) ۲۶ سلول زنبور کارگر وجود دارد (تصویر ۲۱-۳). به این سبب، سطح تخم‌گذاری ملکه، حداقل در دو نوبت اندازه‌گیری و به تعداد سلول آن تبدیل می‌شود. با توجه به این که طول شفیرگی زنبور کارگر ۱۲ روز و اندازه‌گیری تعداد شفیره‌ها ساده است، تعداد شفیره‌ها حداقل در دو نوبت بر اساس معادله زیر اندازه‌گیری می‌شود:

$$X = \frac{a}{12} - \frac{a-b}{c}$$

در این معادله X تعداد تخم‌گذاری روزانه ملکه، a و b به ترتیب تعداد نوزدان در رکوردگیری اول و دوم و c فاصله رکوردگیری بر حسب روز است (۱۳).



▲ شکل ۲۱-۳- تعیین تخم‌گذاری روزانه ملکه بر اساس شمارش نوزدان

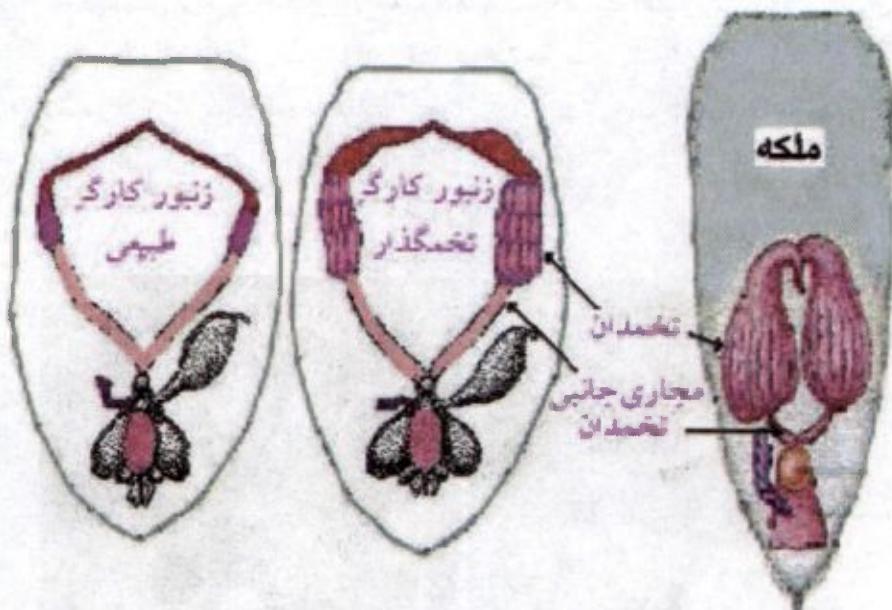
۱- درصد پذیرش ملکه‌ها: یک هفته پس از معرفی ملکه به کلنی، عملیات بازدید انجام و با مشاهده وجود تخم در شان‌ها، پذیرش ملکه مشخص می‌شود (۱۴). عموماً میانگین پذیرش ملکه حدود ۷۵ درصد است.

۲- درصد جای‌گزینی ملکه‌ها: با توجه به آن‌که اگر ملکه معرفی شده به کلنی از بین برود، عموماً حدود یک ماه بعد کلنی، ملکه جای‌گزین تولید می‌کند، کلنی‌ها در حدود یک ماه پس از معرفی ملکه‌ها بازدید می‌شوند و با مشاهده ملکه‌های دارای شماره (خالدار) و بالا کوتاه، مشخص می‌گردد که جایگزینی ملکه انجام نشده است (تصویر ۲۲-۳). می‌توان جایگزینی ملکه را به این صورت رتبه‌بندی کرد که چنانچه بعد از ۲۴، ۱۲، ۶ تا ۳، ۱۲، ۶ تا ۳، ۲ و ۱ داده می‌شود (۱۳).



▲ شکل ۳-۲۲-۳- مشاهده ملکه شماره‌دار (یک ماه پس از معرفی به کلنی)

در حقیقت، ملکه‌های خوب گاهی عقیم می‌مانند یا پذیرفته نمی‌شوند یا از بین می‌روند و جای‌گزینی صورت می‌گیرد. مرگ و میر ملکه گاهی پس از تلقیح مصنوعی (نامناسب) اتفاق می‌افتد. اگر کلی مدتی طولانی بدون ملکه بماند، زنبورهای کارگر شروع به تخم‌گذاری می‌کنند. به این صورت که تخدان‌های این زنبورها رشد می‌کند و قابلیت تخم‌گذاری (تخم‌های نر) را دارد (تصویر ۲۳-۳). همچنین زنبورهای کارگر را می‌توان با گاز CO_2 به تخم‌گذاری تحریک کرد که برای انتخاب صفات کلی مدتی قابل استفاده است (توضیح در فصل بعد).



▲ شکل ۲۳-۳- مقایسه تخدان‌های زنبورکارگر تخم‌گذار با زنبورکارگر معمولی و ملکه

صفات آزمایشگاهی

اگر صفات آزمایشگاهی همراه با صفات مزرعه‌ای اندازه‌گیری شود، در بزنامه‌های به نژادی بسیار مفید و مؤثر خواهد بود. از صفات آزمایشگاهی مهم می‌توان وزن ملکه پس از تلقیح و غلظت اسپرم زنبورهای نر را نام برد. این دو صفت در شروع تخم‌گذاری ملکه، تعداد تخم و نوزاد و توسعه کلی مؤثrend.

صفت وزن ملکه از راه وزن کردن آن، قبل و بعد از تلقیح (در زمان تخم‌گذاری)، تعیین می‌شود. غلظت اسپرم زنبورهای نر نیز از طریق ساتریفوژ مشخص می‌شود. از صفات مهم آزمایشگاهی دیگر می‌توان رفتار شربت‌برداشتی^۱، طول عمر زنبورهای کارگر^۲، وزن شفیره‌ها^۳ و مساحت سبد گرده^۴ را نام برد. ضریب هم‌بستگی سه صفت آخر با تولید عسل، معنی دار است. ولی در اغلب موارد، ضریب هم‌بستگی رفتار شربت‌برداشتی با تولید عسل معنی دار نیست. در حقیقت، این صفت را نمی‌توان جای‌گزین صفت تولید عسل یا رفتار صحراءگردی کرد.

✓ رفتار شربت‌برداشتی: برای تعیین این صفت در انکوباتور یا کندوچه‌های آزمایشگاهی، ۵۰ زنبور کارگر و مقدار معینی شربت (۵۰ سی سی) قرار داده می‌شود. سپس مدت مصرف آن (تغذیه و ذخیره کردن)، یادداشت می‌شود^(۳۴). البته روش صحیح تر آن است که به جای استفاده از شربت، در زمان معینی میزان ذخیره‌سازی شهد اندازه‌گیری شود (تصویر ۳-۲۴).

✓ صفت طول عمر: صفت طول عمر زنبورهای کارگر هر کلنی، در محیط مناسبی نظری انکوباتور تعیین می‌شود. به این صورت که یک شان مناسب را در زمان معینی، در قاب حبس ملکه قرار می‌دهند تا ملکه روی آن تخم‌گذاری کند و شفیره‌های هم‌سن تولید شوند. سپس تاریخ و ساعت تخم‌گذاری روی شان ثبت می‌شود و دو روز قبل از خروج شفیره‌ها، شان را به انکوباتور منتقل می‌کنند. هر یک از شان‌ها در یک قفس دارای توری و حاوی عسل قرار دارد و پس از تولد هر زنبور کارگر، به آن شماره می‌زنند و ساعت تولد را یادداشت می‌کنند. پس از مرگ هر زنبور، این تاریخ نیز ثبت می‌شود (تصویر ۳-۲۵). به این ترتیب، میانگین طول عمر زنبورهای کارگر هر شان مربوط به هر کلنی اندازه‌گیری می‌شود. این صفت عامل مهم و مؤثری در مورد تعداد زنبورهای کارگر هر کلنی در وضعیت مناسب محیطی است. میانگین طول عمر زنبورهای کارگر هر کلنی حداقل ۲۷ روز و عموماً بین ۳۰/۵ تا ۴۵/۵ روز متغیر است. در ضمن، ضریب وراحت‌پذیری این صفت کم است (۰/۱۸)، ولی با ایجاد زنبورهای دورگ (در اثر هتروزیس) می‌توان آن را افزایش داد^(۳۴).



▲ شکل ۳-۲۵-۳- زنبورهای کارگر شماره دار برای محاسبه میانگین طول عمر

- ✓ وزن شفیره‌ها: برای تعیین این صفت، تفاوت وزن شانهای حاوی شفیره‌های هم سن (با استفاده از قاب حبس ملکه شبیه صفت طول عمر)، با وزن شانها پس از تولد زنبورها اندازه‌گیری می‌شود. هم‌بستگی این صفت با تولیدات زنبور و طول عمر، مثبت است (۳۴).
- ✓ مساحت سبد گرده: برای تعیین این صفت، در آزمایشگاه طول و عرض ساق پای عقب (تصویر ۵-۳) اندازه‌گیری می‌شود. سپس (همان‌طور که در فصل دوم توضیح داده شد) از روی نصف حاصل ضرب این طول و عرض، مساحت سبد گرده را تعیین می‌کنند.

مقاومت در برابر بیماری‌های و آفت‌ها

بین نژادها و لاین‌های متفاوت زنبور عسل در برابر مقاومت به بیماری‌ها و آفت‌ها، تفاوت‌هایی وجود دارد که منشأ ژنتیک دارند. معمولاً مصنونیت طبیعی، که در حیوانات مشاهده می‌شود، در زنبور عسل وجود ندارد. البته در برخی نژادها از نظر مقاومت به بیماری لارو کیسه‌ای^۱ تنوع زیاد و تا حدی مصنونیت وجود دارد (تصویر ۲۶-۳). عموماً زیاد بودن هم‌خونی، مقاومت کلني‌ها را در برابر بیماری‌ها و آفت‌ها کاهش می‌دهد و هتروزیگوستی باعث افزایش مقاومت در نتاج دورگ نسل اول می‌شود (۷۶، ۶).

البته یک روش مناسب، به خصوص در مورد زنبور عسل، انتخاب نژادها و لاین‌های مقاوم است که با اندازه‌گیری و شناسایی مقاومت زنبورهای عسل در مقابل بیماری‌ها یا آفت‌ها، می‌توان توده یا لاین‌های مقاوم ایجاد کرد. برای شناسایی این لاین‌ها و نژادها، یکی از روش‌ها، انتقال عامل بیماری و آفت‌ها به نمونه‌هایی از کلني و بررسی میزان مقاومت کلني است.

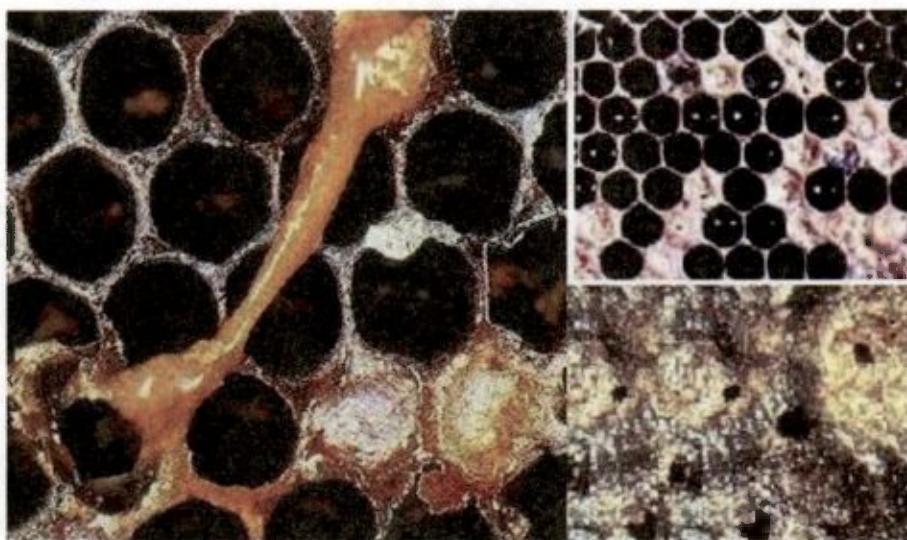
ممکن است عامل بیماری یا آفت، در کلني موجود باشد؛ ولی عوارض ناشی از وجود آن ظاهر نشود (نظیر بیماری نوزما، فلنجی و آفت واروآ)؛ اما در مواردی که زنبور عسل از نظر ژنتیک مقاوم نباشد، اثر وجود بیماری یا آفت ظاهر می‌شود برخی بیماری‌ها (نظیر نوزما) دارای علایم صحراوی و آزمایشگاهی است. در برنامه‌های شناسایی مقاومت به این بیماری‌ها حتماً باید بررسی‌های آزمایشگاهی نیز انجام گیرد تا اطمینان کافی حاصل شود. برای برآورده میزان مقاومت در برابر عامل بیماری، عوارض آن بر کلني مشاهده و ثبت می‌شود.



▲ شکل ۳-۲۶-۳- مشاهده بیماری لارو کیسه‌ای

برای مثال، در بیماری‌های لوك^۱ (نظیر لوك آمریکایی^۲) درصد نوزادان مرده (تصویر ۳-۲۷) و برای بیماری نوزما تعداد هاگ (اسپور) زنبور کارگر در نمونه آزمایشگاهی و در مورد آفت واروآ تعداد آنها در کلنی، به خصوص آفت‌های آسیب دیده در کف کندو ثبت می‌شود (تصویر ۳-۲۸).

بررسی‌ها نشان می‌دهد که مقاومت در برابر بیماری لوك آمریکایی، آفت واروآ و تراشه‌ای، منشأ رنتیک دارد و با اجرای برنامه‌های انتخاب می‌توان مقاومت را افزایش داد (۶,۷۴).



▲ شکل ۳-۲۷-۳- نوزادان مرده در بیماری لوک آمریکایی



▲ شکل ۳-۲۸-۳- مشاهده آفت واروآی آسیب دیده در کف کندو

مقاومت به آفت واروآ

مبارزه زنبور عسل با آفت واروآ به صورت فیزیکی و رفتار بهداشتی^۱ و مبارزه فیزیکی شامل زخمی کردن و کشتن آفت‌هاست. رفتار بهداشتی زنبور عسل برای مبارزه با آفت واروآ شامل باز کردن در سلول‌ها^۲ (حاوی شفیره‌های آلوده)، خارج کردن شفیره و آفت موجود روی آن، زخمی کردن و کشتن آفت با آرواره‌ها و ضخیم کردن پوشش سلول‌های آلوده برای ممانعت از تولید شفیره‌های آلوده است. در گونه زنبور عسل هندی، علاوه بر مبارزه فیزیکی و رفتار بهداشتی، کوتاه بودن طول دوره شفیرگی نیز در کاهش شدت آلودگی به آفت واروآ مؤثر است. به این سبب، در زنبور عسل غربی نیز می‌توان برای کاهش طول شفیرگی، مطالعاتی انجام و مقاومت را افزایش داد (تصویر ۲۹-۳).



▲ شکل ۳-۲۹-۳- مقاومت به آفت واروآ با کاهش طول شفیرگی (مرحله بسته بودن سلول)

البته چون کاهش طول شفیرگی سبب ضعیف شدن جمعیت کلنی و کاهش تولید عسل می‌شود، روش مناسبی نیست و روش‌های فیزیکی و بهداشتی مفیدتر است. یکی از روش‌های مناسب، آلوده کردن کلنی‌های مورد آزمایش و شمارش آفت‌های زخمی یا کشته شده (تصویر ۳-۲۸) یا آلوده کردن یک شان در انکوباتور و مشاهده رفتار بهداشتی آن است. بررسی‌ها نشان می‌دهد خصوصیات برداشت سرسلول و خارج کردن لاروها تحت تأثیر دو آلل مغلوب یک زن است (تصویر ۳-۳۰).

برای ایجاد مقاومت در برابر این بیماری، باید در زنبورهای نر یک آلل و در ملکه دو آلل مغلوب از این زن وجود داشته باشد (۶).

مقاومت در برابر بیماری لوک آمریکایی (AFB)

مقاومت کلنی زنبور عسل در برابر این بیماری به دو صورت رفتار بهداشتی زنبورهای کارگر و مقاومت لاروها^۱ به عامل بیماری است. رفتار بهداشتی زنبورهای کارگر به این صورت است که لاثه لاروهای مرده یا بیمار را به سرعت از کلنی خارج^۲ و محل را نظافت می‌کنند که به رفتار بهداشتی در مقابل آفت واروا شباهت دارد (تصویر ۳-۳۰).

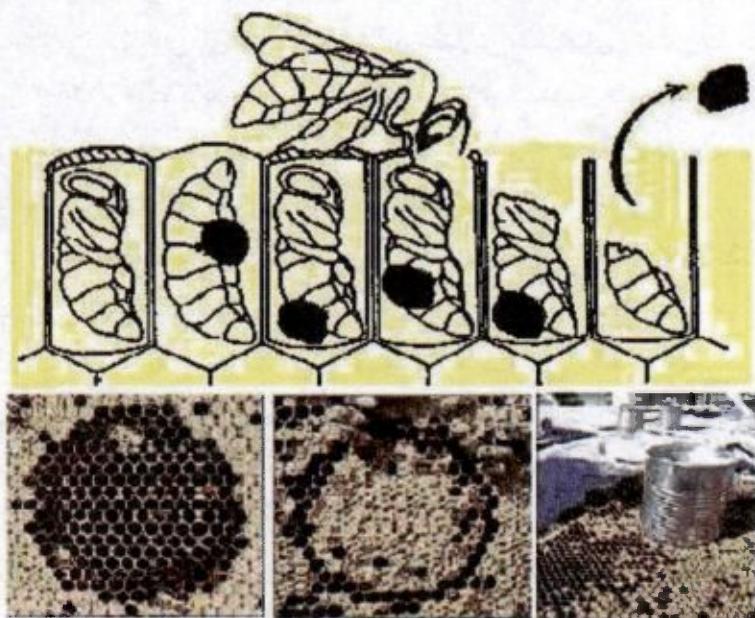
حتی ممکن است زنبورهای کارگر لاروهای آلوده را بخورند و در دستگاه گوارش خود هضم کنند.

مقاومت لاروها: مشاهده شده است که هاگ‌های عامل بیماری لوک آمریکایی در داخل دستگاه گوارش بعضی از لاروها جوانه تولید نمی‌کنند و به مرحله رویشی نمی‌رسند. از طرفی ممکن است این هاگ‌ها در قسمت عسلدان، متلاشی شود و به معده وارد نشود. همچنین در ژله سلطنتی تولیدی آنها غلظت ۱۰-هیدروکسی اینوئیک اسید^۳ بیشتر باشد که مانع جوانه‌زدن هاگ‌ها شود (۲۳).

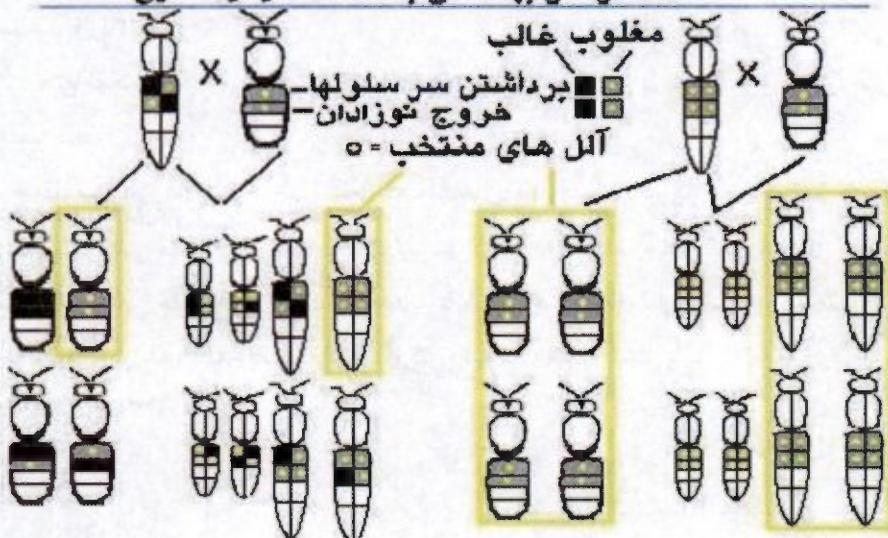
1- Larval resistance

2- Removing

3- 10-hydroxy-trans-2-enoic acid



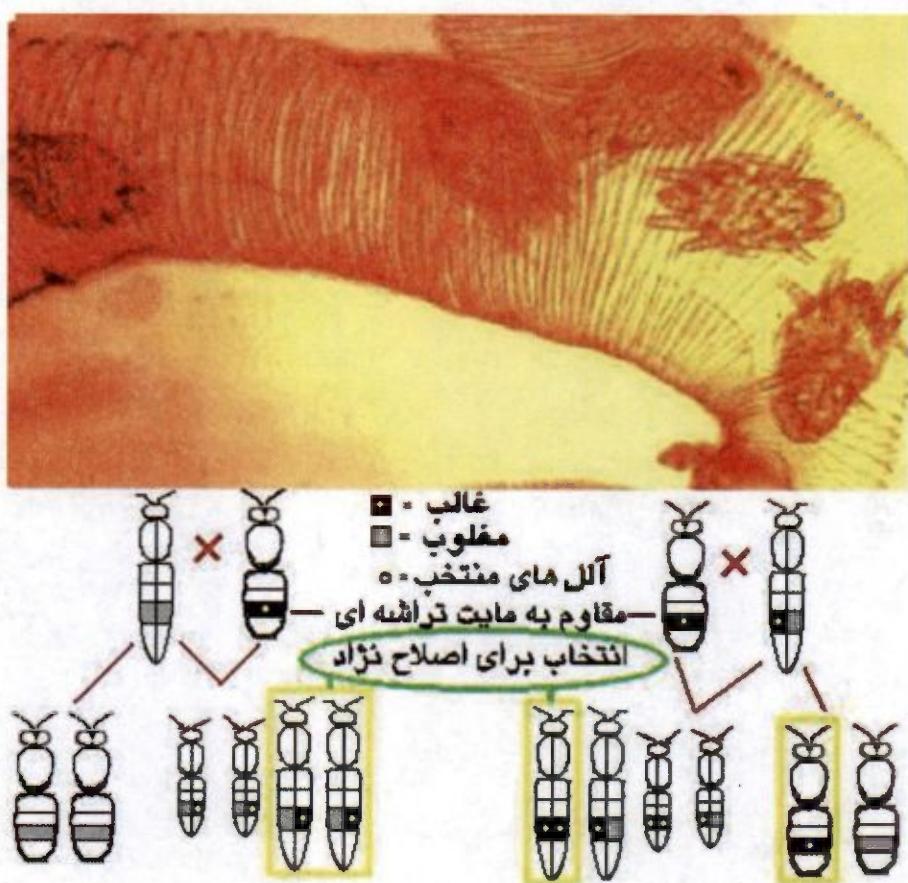
مشاهده رفتار بیداشتی با استفاده از ازت مایع



▲ شکل ۳-۳- تأثیر دو آلل مغلوب بر رفتار بیداشتی

مقاومت در برابر جرب تراشه‌ای^۱

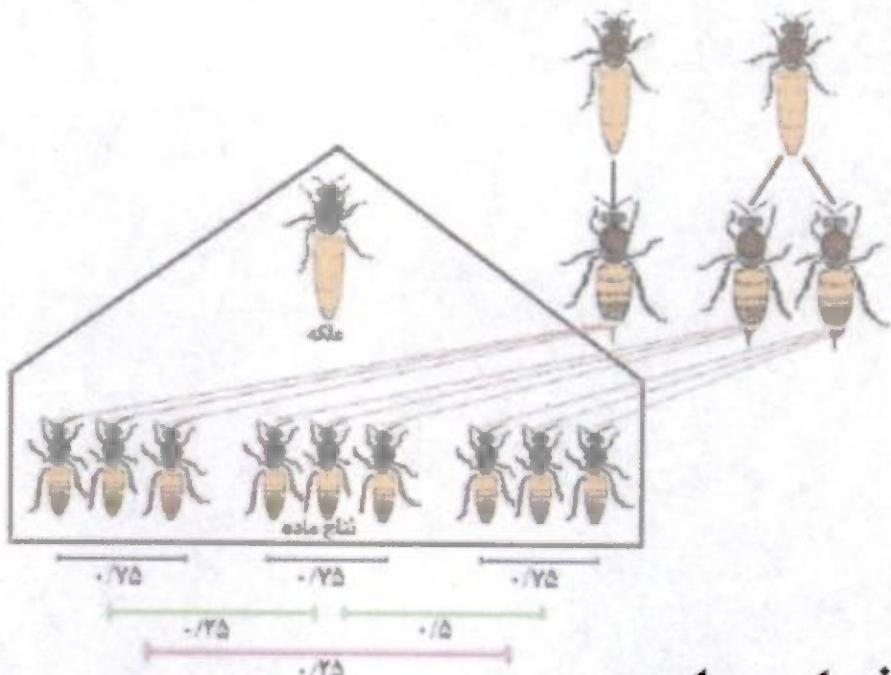
مقاومت به این آفت لوله‌های تنفسی زنبور عسل، با یک ژن کترل می‌شود و زنبورهای مقاوم، آلل غالب این ژن را دارند (تصویر ۳۱-۳). به این سبب، با شناسایی و انتخاب زنبورهای نر و ملکه مقاوم در برابر این آفت (دارای آلل غالب) و آمیزش بین آنها، مقاومت به نتاج منتقل می‌شود.



▲ شکل ۳۱-۳ - مقاومت به جرب تراشه‌ای

خودآزمایی

- ۱- سطح سبد گرده و رنگ سپرچه چگونه اندازه‌گیری می‌شود؟
- ۲- روش رایج اندازه‌گیری تولید عسل چگونه است؟
- ۳- روش اندازه‌گیری جمعیت را توضیح دهید.
- ۴- روش اندازه‌گیری ظرفیت بچه دادن را شرح دهید.
- ۵- روش معمول برای اندازه‌گیری رفتار دفاعی را توضیح دهید.
- ۶- روش اندازه‌گیری دو صفت آزمایشگاهی را توضیح دهید.
- ۷- عملکرد کوتاه‌مدت را شرح و روش اندازه‌گیری آنرا توضیح دهید.
- ۸- برخی صفات مربوط به ملکه را نام ببرید و روش تعیین آنرا توضیح دهید.



فصل چهارم

برآورد روابط خویشاوندی در زنبور عسل



هدف‌های رفتاری

پس از پایان این فصل، از فراگیرندگان انتظار می‌رود:

- ۱- رابطه خویشاوندی را در کلنی‌های زنبور عسل برآورده کنند.
- ۲- عوامل مؤثر بر رابطه خویشاوندی کلنی‌های زنبور عسل را تعریف کنند.
- ۳- تعداد آمیزش‌های ملکه را تعیین کنند.
- ۴- میانگین رابطه خویشاوندی را بین دو زنبور ماده هر کلنی برآورد کنند.
- ۵- ضریب هم‌خونی و ضریب خویشاوندی را در زنبور عسل برآورده کنند.

رابطه خویشاوندی در کلني های زنبور عسل

رابطه (ضریب) خویشاوندی^۱ احتمال تشابه ژن های دو موجود به سبب وجود والد (والدین) مشترک است. روش بررسی ژنتیکی راسته بال غشاییان (راسته مربوط به زنبور عسل) به دلیل آن که جنس نر دارای یک دسته کروموزوم (هاپلوئید) است، با سایر موجودات (دیپلوئید) تفاوت دارد. عموماً ۷۵ درصد از ژن های هر دو زنبور ماده (زنبور کارگر یا ملکه) حاصل آمیزش یک ملکه با یک زنبور نر (از راه تلقیح مصنوعی)، با هم مشابه است. از آن جا که نیمی از ژن های این فرزندان از ملکه دیپلوئید (مادر) و نیمی از ژن ها از زنبور نر هاپلوئید به ارت می رسد، احتمال تشابه ژن های دو زنبور ماده برابر با $= 0.75 = (1 \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2})$ است و رابطه خویشاوندی زنبورهای ماده حاصل از یک ملکه و یک زنبور نر را اصطلاحاً فوق خواهری^۲ می نامند. رابطه خویشاوندی بین زنبورهای موجود در یک کلني تحت تأثیر عوامل متفاوت، به شرح زیر است (۴)

۱- نحوه ذخیره شدن اسپرم ها در کيسه ذخیره اسپرم

در بررسی های انجام شده مشخص شد که اسپرم ماتزوژوئیدهای اولین و آخرین زنبور نری که با ملکه آمیزش می کند، در کيسه ذخیره اسپرم کاملاً مخلوط نمی شود. به عبارت دیگر، اسپرم ماتزوژوئیدها در کيسه ذخیره اسپرم ملکه به طور کامل مخلوط نمی شوند.

1- Relationship coefficient

2- Super sister

۲- تعداد زنبورهای نر مورد آمیزش با ملکه

در حالت طبیعی، ملکه زنبور عسل با چند زنبور نر آمیزش می‌کند. به این سبب، تعیین رابطه خویشاوندی زنبورهای داخل کلنی مشکل است. زیرا ساختار ژنتیک زنبورهای موجود در داخل کلنی بسیار متفاوت است. از طرفی آمیزش ملکه با چند زنبور نر سبب کاهش سهم اثر تأثیر مکان ژنی جنسی مربوط به هر زنبور مولد و در نتیجه سبب کاهش شیوع بیماری‌ها و مقاومت بیشتر در برابر وضعیت نامساعد محیطی می‌شود.

بررسی‌ها نشان می‌دهد که بین رابطه خویشاوندی زنبورهای کارگر داخل یک کلنی و صفات اقتصادی مهم (نظیر ذخیره‌سازی شهد، تعداد نوزاد و تولید فصلی^۱)، اثر متقابل وجود دارد. بنابراین، ساختار ژنتیک زنبورهای داخل یک کلنی به نوع رابطه خویشاوندی بین آنها (نحوه آمیزش) و قدرت زیستی جمعیت بستگی دارد. اگر تعداد آمیزش‌ها در ملکه‌های گوناگون، متفاوت باشد، رابطه خویشاوندی زنبورهای داخل کلنی‌های گوناگون نیز متفاوت خواهد بود. یعنی رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده برخی کلنی‌ها بیشتر از کلنی‌های دیگر است. همچنین اگر تعداد آمیزش‌ها در حد مناسب نباشد، به دلیل کافی نبودن میزان اسپرم ماتوزنید موجود در کیسه ذخیره اسپرم ملکه، کلنی اقدام به تولید ملکه جانشین می‌کند. به این ترتیب، زنبورهای کارگر شاخون ملکه تولید می‌کنند و پس از تولد ملکه دختری^۲، ملکه اصلی را از بین می‌برند.

۳- متفاوت بودن میزان تولید و انتزال اسپرم در زنبورهای نر

میزان تولید و انتزال اسپرم زنبورهای نر در اثر نوع نژاد، سن، نحوه پرورش و سایر عوامل محیطی و در زنبورهای نر گوناگون، متفاوت است.

۴- رابطه خویشاوندی زنبورهای نر مورد آمیزش با ملکه

اگر زنبورهای نر شرکت‌کننده در آمیزش‌ها با هم خویشاوند یا حاصل یک ملکه باشند، میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده داخل هر کلنی افزایش می‌یابد.

1- Seasonal gain

2- Daughter queen

۵- رقابت اسپرماتوزئیدها برای رسیدن به تخمک

نحوه رقابت بین اسپرماتوزئیدها در رسیدن به تخمک، میانگین همبستگی ژنتیک بین زنبورهای داخل یک کلنی را تغییر می‌دهد.

تعیین تعداد آمیزش ملکه

تعداد آمیزش ملکه با روش‌های متفاوتی تعیین می‌شود که دو روش مهم آن عبارت از تعیین حداقل تعداد زنبورهای نر مورد آمیزش با ملکه و تعیین تعداد مؤثر^۱ آمیزش هر ملکه است. حداقل تعداد زنبورهای نر در آمیزش با یک ملکه از راه نمونه‌گیری تصادفی ملکه‌ها و تقسیم کردن حجم اسperm موجود در کیسه ذخیره اسperm ملکه به میانگین حجم اسperm تولیدی یک زنبور نر تعیین می‌شود.

تعداد مؤثر آمیزش هر ملکه از معکوس احتمال ایجاد دو زنبور ماده کلنی حاصل از یک زنبور نر (با استفاده از نشانه گذارهای بیوشیمیایی) محاسبه می‌شود. بررسی‌ها نشان می‌دهد تعداد مؤثر آمیزش هر ملکه در خلال زندگی ملکه به مرور کاهش می‌یابد. به این ترتیب، با مصرف اسپرماتوزئیدها در کیسه ذخیره اسperm (و مسن شدن ملکه)، به خصوص در زمان بچدهی، رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی تغییر می‌کند. این مطلب نشان می‌دهد که اسپرماتوزئیدها در کیسه ذخیره اسperm کاملاً مخلوط نمی‌شود و یکی از عوامل بچدهی، کاهش تعداد مؤثر آمیزش ملکه است. به این سبب، بررسی تعیین تعداد آمیزش‌های ملکه باید قبل از تولید بچه‌کندو صورت گیرد.

بررسی‌ها نشان می‌دهد که در روش تلقیح مصنوعی و با مخلوط کردن اسپرماتوزئیدها، میزان مشارکت زنبورهای نر در رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده داخل کلنی یکسان است. میانگین تعداد زنبورهای نر شرکت‌کننده در آمیزش‌ها در مناطق معتدل ۷ تا ۸ عدد و در مناطق گرمسیر ۹/۸ تا ۱۷/۳ عدد گزارش شده است (۶۶، ۲۲).

زیرجمعیت‌های یک کلني

در هر کلني، جمعیت ماده (زنیورهای کارگر یا ملکه‌های دختری) زیرجمعیت‌هایی دارد. زنیورهای هر زیرجمعیت شامل فرزندان یک زنیور مولد نر (پدر) است. با توجه به این که زنیور نر هاپلوئید است، احتمال وجود ژن‌های یکسان بین دو فرزند مساوی با 0.75 و رابطه ژنتیک آنها فوق خواهری است.

$$\frac{(\text{احتمال وجود ژن‌های پدری یکسان در دو زنیور ماده}) + (\text{احتمال وجود ژن‌های مادری یکسان در دو زنیور ماده})}{2} = 0.75$$

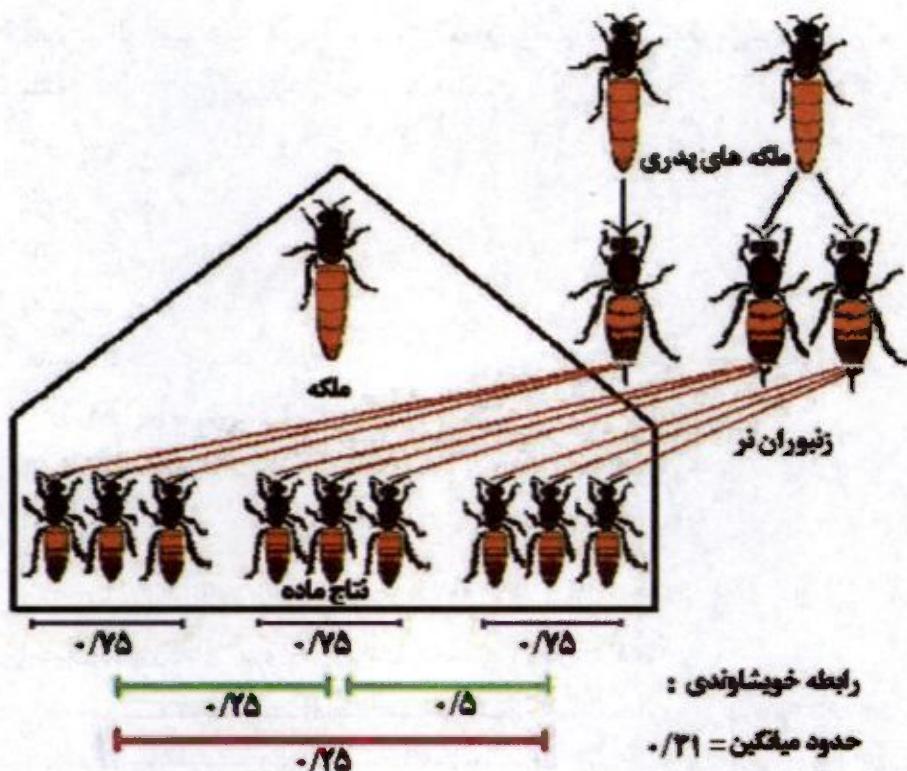
تعداد زیرجمعیت‌ها به نحوه آمیزش ملکه با زنیورهای نر بستگی دارد. این امکان وجود دارد که زنیورهای نر آمیزش‌کننده با یک ملکه، خود از یک ملکه حاصل شده باشند. در این حالت، این ملکه شبیه یک پدر دیپلوئید است که فرزندان نر او، گامت‌های II کروموزومی اش محسوب می‌شوند. در این صورت، رابطه خویشاوندی بین زیرجمعیت‌ها معادل خواهران تنی^۱ معادل 0.5 است. اگر زنیورهای نر مولد حاصل ملکه‌های متفاوت باشند، رابطه ژنتیک بین زیرجمعیت‌ها خواهران ناتنی^۲ معادل 0.25 است (تصویر ۱-۴). در این حالت، خصوصیات زیرجمعیت‌ها به دلیل متفاوت بودن زنیورهای نر، تفاوت دارد. همچنین ممکن است خصوصیات داخل یک زیرجمعیت نیز به دلیل تفرق ژنی در تخم‌های بارور (در مرحله میوز) تغییر کند.

در تصویر ۱-۴ رابطه خویشاوندی زنیورهای ماده داخل یک کلني نشان داده شده است. فرض می‌شود ملکه‌های تولیدکننده زنیور نر متفاوت هستند و زنیور نر ۱ با زنیورهای نر ۲ و ۳ رابطه خویشاوندی ندارد و زنیورهای نر ۲ و ۳ فرزندان یک ملکه هستند. در این حالت، رابطه خویشاوندی بین زنیورهای ماده داخل هر زیرجمعیت (a یا b یا c) معادل 0 (فوق خواهری)، بین زیرجمعیت‌های b و c معادل 0 (خواهران ناتنی) و بین زیرجمعیت‌های a و a-b و a-c معادل 0 (خواهران تنی) است. رابطه خویشاوندی بین ملکه‌های پدری با زنیورهای ماده دختری معادل 0 است. رابطه خویشاوندی ملکه (مادری) با زنیورهای نتاج ماده و نر خود به ترتیب

1- Full sisters

2-Half sisters

معادل/۰ و ۱ خواهد بود. به این ترتیب، رابطه خویشاوندی زنبورهای ماده با زنبورهای نر هر کلنی معادل $= 0.0 = (1 \times 0.5)$ است (۴، ۲۶).



◀ شکل ۴-۱- رابطه خویشاوندی (زنبورهای ماده داخل یک کلنی

برآورد میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده هر کلنی
 الف) در صورت نامشخص بودن تعداد ملکه پدری
 میانگین رابطه خویشاوندی بین دو زنبور ماده هر کلنی به سه حالت مستقل زیر در نظر گرفته می شود (۶۶):

- ✓ دو زنبور ماده فرزندان یک ملکه و (حاصل اسپرماتوزئیدهای) یک زنبور نر باشند.

- ✓ دو زنبور ماده فرزندان یک ملکه و زنبورهای نر حاصل از یک ملکه پدری باشند.
 ✓ دو زنبور ماده فرزندان یک ملکه و زنبورهای نر حاصل از ملکه‌های نامشخص باشند.
حالات اول: اگر یک ملکه با یک زنبور نر تلقيح مصنوعی شود یا از اسپرم‌اتوزیویدهای یک زنبور نر (در کيسه ذخیره اسپرم) استفاده گردد، به اين صورت نيشان داده می‌شود:

ملکه (والدين)	زنبور نر (هاپلوبloid)	$a_1 \times a_2, a_3$
		$p_1 m_1 \quad p_2 m_2$
	نتاج ماده	
: گامت زنبور نر (پدر)		a_1
: گامت‌های ملکه (مادر)		a_2, a_3
: ژن‌های پدری P		
: ژن‌های مادری m		

$$\text{احتمال تشابه ژن‌های مادری} = \frac{1}{4} = (m_2 = m_1) = \theta' \quad \text{احتمال} = \theta'$$

$$\left(\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\right) = \frac{1}{2} \quad ; \quad \frac{1}{4} = (m_1 = m_2 = a_3) = \frac{1}{4} \quad \text{و احتمال} = \frac{1}{4} = (m_2 = m_1 = a_2) = \frac{1}{4}$$

$$\text{احتمال تشابه ژن‌های پدری: } 1 = P_1(a_1) = P_2(a_1) = \theta = \text{احتمال آن‌که} (a_1 = a_2)$$

رابطه (ضریب) خویشاوندی R یا $\bar{\theta}$ بین دو زنبور ماده از معادله زیر برآورد می‌شود:

$$\bar{\theta} = \frac{\theta + \theta'}{2} \quad (1-4)$$

$$\bar{\theta} = \frac{1}{4} (1 + \frac{1}{4}) = \frac{3}{4} \quad (\text{رابطه خویشاوندی فوق خواهری})$$

حالات دوم: اگر ملکه با n زنبور نر حاصل از یک ملکه آمیزش کند، می‌توان نوشت:

ملکه (والدين)	زنبورهای نر (a ₁ , a ₂ و a ₁ , a ₂ ...)	a_r, a_s
$P_1 m_r$	$P_2 m_s$	

چون زنبورهای نر از یک ملکه پدری^۱ حاصل شده‌اند، فقط دو نوع گامت a_1, a_2 تولید می‌کنند. از طرفی گامت‌های ملکه مادری^۲ (a_3, a_4) با گامت‌های زنبورهای نر تفاوت دارند. در این صورت برای آن که ژن‌های پدری در دو زنبور ماده، یکسان باشد، دو احتمال وجود دارد:

✓ هر دو گامت از اسپر ماتوزئنیدهای یک زنبور نر حاصل شود. با توجه به این که آمیزش با n زنبور نر انجام می‌شود، احتمال آن که ژن‌های پدری دو زنبور ماده P_2 و P_1 از یک زنبور نر باشد، برابر $\frac{1}{n}$ و احتمال یکسان شدن ژن‌های یک زنبور نر (هاپلوبیت) برابر ۱ است. در نتیجه، احتمال یکسان شدن ژن‌های پدری برابر $\frac{1}{n} \times 1 = \frac{1}{n}$ است.

✓ اگر دو گامت مربوط به زنبورهای نر حاصل از یک ملکه باشد، احتمال آن به صورت زیر است:

$$\frac{1}{n} - 1 = \frac{n-1}{n} = \text{(احتمال آن که ژن‌ها از یک زنبور نر باشد)} - 1.$$

احتمال یکسان شدن ژن‌های پدری حاصل از زنبورهای نر برادر (حاصل از یک ملکه) برابر $\frac{1}{4}$ است. بنابراین، احتمال یکسان شدن ژن‌های پدری برابر با $(\frac{n-1}{n})^{\frac{1}{4}}$ است و در مجموع دو حالت وجود دارد:

و نظیر حالت قبل $\frac{1}{4} \theta'$ بنابراین:

$$\theta = 1 \times \frac{1}{n} + \frac{1}{4} \left(\frac{n-1}{n} \right)$$

$$\bar{\theta} = \frac{1}{4n} + \frac{n-1}{4n} + \frac{1}{4} = \frac{n+1}{4n} + \frac{1}{4} \quad (2-4)$$

حالت سوم: ملکه با n زنبور نر حاصل از ملکه‌های گوناگون آمیزش کند؛ در آن صورت و با فرض این که سهم اسپرم هر زنبور نر در آمیزش مساوی باشد، می‌توان نوشت:

-۱- ملکه پدری (Sire queen) ملکه‌ای است که با تخم‌گذاری در کلنی حاوی سلول‌های شان نر، زنبور نر پدری تولید کند.

-۲- ملکه مادری (Mother queen) ملکه‌ای است که با تخم‌گذاری در کلنی (مادری)، ملکه‌های باکره دختری تولید می‌کند.

(والدین)	زنبورهای نر	ملکه
a_1, a_2, \dots, a_n	a_{n+1}, a_{n+2}	
نتاج ماده	$p_1 m_1$	$p_2 m_2$

چون n زنبور نر از ملکه‌های متفاوت شرکت کرده‌اند، تعداد n نوع گامت پدری حاصل می‌شود و این گامت‌ها با گامت‌های مادری (a_{n+1}, a_{n+2}) متفاوت است.
 احتمال $(P_1 = P_2) =$ احتمال تشابه ژن‌های پدری: احتمال آنکه ژن‌ها از یک زنبور نر باشند (نظیر احتمال اول حالت قبل) $= \frac{1}{n}$ و احتمال یکسان بودن ژن a_1 با a_2 ، a_1 با a_3 تا a_1 با a_n $= \frac{1}{n}$ (هایپولوئید) $= 1$; بنابراین:

$$\theta = 1 \times \frac{1}{n}$$

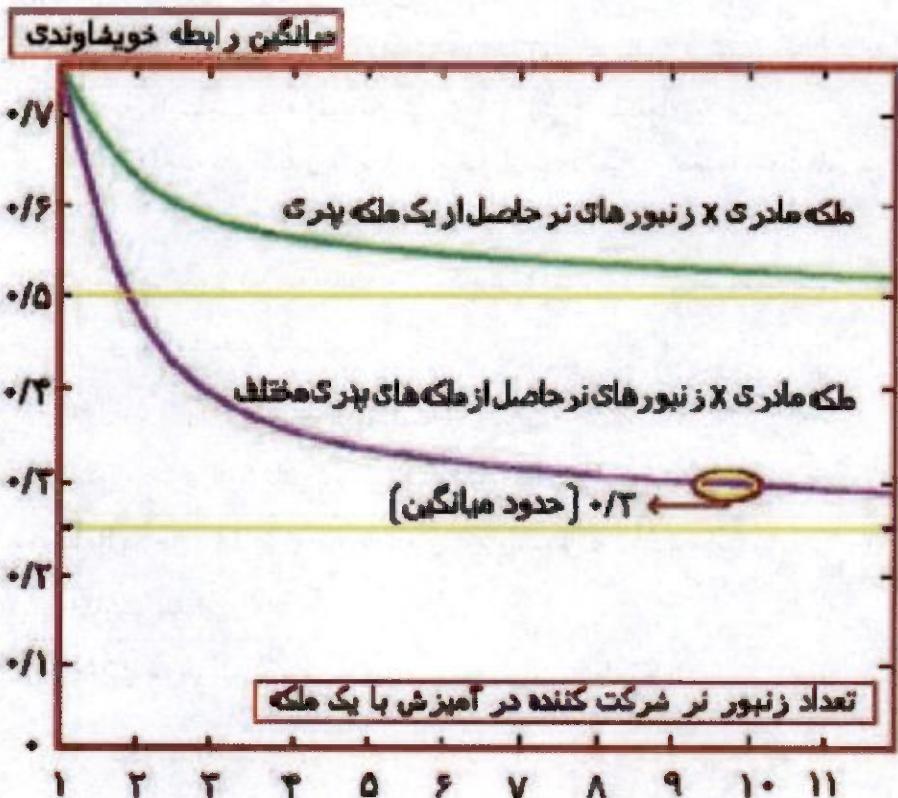
$$\bar{\theta} = \frac{1}{4} + \frac{1}{4n} \quad (3-4)$$

خلاصه نتایج این معادله‌ها در سه حالت مورد بحث، در جدول-۳ ارائه شده است:

جدول برآورد میانگین رابطه خوبشاؤندی بین دو زنبور ماده یک‌کلی در سه حالت متفاوت

حالات (نوع زنبور نر پدری)	$\bar{\theta} = \frac{1}{4}(\theta + \theta')$	θ	θ'
۱- زنبور نر پدری	$\frac{3}{4}$	۱	$\frac{1}{2}$
۲- زنبورهای نر یک ملکه پدری	$\frac{n-1}{4n} + \frac{1}{4}$	$\frac{1}{n} + \frac{n-1}{4n}$	$\frac{1}{2}$
۳- زنبورهای نر ملکه‌های نامشخص	$\frac{1}{4n} + \frac{1}{4}$	$\frac{1}{n}$	$\frac{1}{2}$

با افزایش تعداد زنبور نر شرکت کننده در آمیزش با یک ملکه، میانگین رابطه خویشاوندی بین دو زنبور ماده یک کلنی، در حالت دوم و سوم به ترتیب به سمت $\frac{1}{2}$ و $\frac{1}{4}$ میل می‌کند. به طور خلاصه، اگر آمیزش‌ها تصادفی باشد، رابطه خویشاوندی بین والدین وجود نداشته باشد و کلنی‌های پدری بدون انتخاب باشند، میانگین رابطه خویشاوندی بین دو زنبور ماده یک کلنی از معادله $3 - \frac{4}{n}$ برآورد یا حدود $0.33 - 0.75$ در نظر گرفته می‌شود (تصویر ۴-۲).



▲ شکل ۴-۲- اثر تعداد زنبور نر شرکت کننده در آمیزش با یک ملکه (۶۶)

ب) در صورت معین بودن تعداد کلی های پدری

میانگین رابطه خواشوندی بین دو زنبور ماده هر کلی با توجه به تصویر ۴-۱، از معادله

$$\bar{\theta} = \frac{\sum R_i \theta_i + \theta'}{4} \quad (4-4)$$

زیر برآورد می شود (۴، ۲۶، ۴۲، ۷۱):

این معادله، تکمیل شده معادله ۴-۱ است که در آن:

$$\theta' = \text{مجموع احتمال وجود زن های پدری مشابه در دو زنبور ماده} = \sum R_i \theta_i$$

$\theta' = \text{احتمال وجود زن های مادری مشابه در دو زنبور ماده};$

$\theta_i = \text{احتمال وجود زن های پدری مشابه در دو زنبور ماده در هر یک از هر سه حالت زیر:}$

$R_i = \text{احتمال هر یک از سه حالت متفاوت زیر:}$

✓ هر دو گامت از اسپرماتوزوئیدهای یکی از زنبورهای نر حاصل شود.

✓ هر دو گامت مربوط به زنبورهای نر حاصل از یکی از ملکه های پدری باشد.

✓ هر دو گامت مربوط به زنبورهای نر حاصل از تعداد معین (و محدود) ملکه های پدری باشد.

θ_i ها در هر یک از این سه حالت به ترتیب برابر 1 و $\frac{a_s}{2}$ است که a_s میانگین رابطه خواشوندی بین ملکه های پدری است.

$\theta' = \text{چون مربوط به یک ملکه مادری است، در هر یک از سه حالت برابر } \frac{1}{4} \text{ است.}$

اگر در آمیزش ها از S کلی پرورش دهنده زنبور نر و n زنبور نر استفاده شود، در آن

صورت R_i در حالت اول $\frac{1}{n}$ و در حالت های دوم و سوم به ترتیب برابر $(\frac{1}{s})(1 - \frac{1}{n})$ و $(1 - \frac{1}{s})(1 - \frac{1}{n})$ است. بنابراین (۷۱):

۱- حالت غیرخواشوند بودن ملکه های پدری در آمیزش ها :

$$\theta = \frac{1}{n} + \frac{1}{s} (1 - \frac{1}{n}) \quad (5-4)$$

در نتیجه، در این حالت $\bar{\theta}$ برابر است با:

$$\bar{\theta} = \frac{ns+n-1}{4sn} + \frac{1}{4} \quad (6-4)$$

با استفاده از معادله های ۴-۵ و ۴-۶ سه حالت متفاوت جدول ۴-۱ نیز به دست می آید:

- با استفاده از یک زنیور نر پدری: $n=1$ و $s=1$; بنابراین، $\theta = \frac{3}{4}$

- با استفاده از زنیورهای نر یک ملکه پدری: $n=s=1$; بنابراین، $\theta = \frac{1}{n} + \frac{n-1}{2n}$

- با استفاده از زنیورهای نر ملکه های نامشخص؛ $s=\infty$ و $n=1$; بنابراین: $\theta = \frac{1}{s}$

۲- در حالت وجود رابطه خویشاوندی بین ملکه های پدری (a_s)

$$\theta = \sum R_i \theta i = \frac{1}{n} + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{s}\right) + \frac{a_s}{2} \left(1 - \frac{1}{s}\right) \right] \quad (7-4)$$

و طبق معادله ۱-۴:

$$a_s = \frac{\theta_s + 1/5}{2}$$

با توجه به این که a_s میانگین رابطه خویشاوندی بین ملکه های پدری است و زنیورهای نر مورد آمیزش به صورت گامت های این ملکه ها هستند و نیمی از زن های یکسان از پدر انتقال

می یابد ($\frac{a_s}{2}$)، می توان θ_s را معادل θ در نظر گرفت (۲۵):

$$a_s = \frac{\theta + 1/5}{2}$$

$$\theta = \frac{1}{n} + \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{1}{s} + \frac{1}{8} \left[\left(1 - \frac{1}{n}\right) \cdot \left(1 - \frac{1}{s}\right) \right] + \frac{1}{4} \theta \left[\left(1 - \frac{1}{n}\right) \cdot \left(1 - \frac{1}{s}\right) \right] \quad \text{لذا:}$$

$$\theta = \frac{vs + 4n + ns - 4}{4(s + n + 4sn - 1)} \quad (8-4)$$

برآورد میانگین رابطه خویشاوندی زنیورهای ماده کلنی های گوناگون (هر نسل)
چون هر زنیور نر فقط یک بار با یک ملکه آمیزش می کند، هر زنیور نر بین زنیورهای ماده
کلنی های گوناگون، رابطه خویشاوندی ایجاد نمی کند و در این وضعیت، $a_s = \frac{1}{n}$ است.
همچنین با فرض آن که بین ملکه های مادری رابطه خویشاوندی وجود ندارد؛ $\theta' = 0$

احتمال وجود ژن‌های پدری مشابه و میانگین رابطه خویشاوندی زنبورهای ماده کلنی‌های گوناگون را می‌توان به ترتیب با θ^* و $\bar{\theta}^*$ نشان داد و در نتیجه:

(الف) در صورت مشخص نبودن کلنی‌های پدری (۲۵)

با توجه به آنکه $\theta^* = \frac{1}{s}$ و $\bar{\theta}^* = \frac{1}{n}$ است و با استفاده از معادله‌های (۴-۴) و (۵-۴)، می‌توان نوشت:

$$\theta^* = . \quad (9-4)$$

$$\bar{\theta}^* = . \quad (10-4)$$

(ب) در صورت مشخص بودن کلنی‌های پدری

- در حالت غیرخویشاوند بودن ملکه‌های پدری

با توجه به آنکه $\theta^* = \frac{1}{s}$ و $\bar{\theta}^* = \frac{1}{n}$ و با استفاده از معادله‌های ۴-۴ و ۵-۴ خواهیم داشت
:(۲۶، ۲۵)

$$\theta^* = \frac{1}{2s} \quad (11-4)$$

$$\theta^* = \frac{\theta^* + \cdot}{2} = \frac{1}{2s} \quad (12-4)$$

- در حالت وجود رابطه خویشاوندی (a₆) بین ملکه‌های پدری
مانند حالت قبل و با استفاده از معادله‌های ۱-۴ و ۷-۴ می‌توان نوشت:

$$\theta^* = \frac{1}{2s} + \left[\frac{a_6}{2} \left(1 - \frac{1}{s} \right) \right] = \frac{2s + 3n + ns - 2}{2(s + n + 2sn - 1)} \quad (13-4)$$

مثال: در صورت مشخص نبودن کلنی‌های پدری

با فرض تعداد ۸ زنبور نر در هر آمیزش: $\theta = 0/33$ ، $\bar{\theta} = 0/41$ و $\theta^* = 0$

مثال: در صورت مشخص بودن کلندی های پدری

با فرض تعداد ۸ زنیور نر در هر آمیزش و ۶ عدد کلندی پدری (ملکه های پدری)

$$\bar{\theta}^* = 0.12 \quad \theta^* = 0.08 \quad \bar{\theta} = 0.35 \quad \theta = 0.04$$

$$\bar{\theta}^* = 0.13 \quad \theta^* = 0.26 \quad \bar{\theta} = 0.42 \quad \theta = 0.35$$

برآورد میانگین رابطه خویشاوندی بین زنیورهای ماده کلندی های مادری و دختری همان گونه که توضیح داده شد، با توجه به آن که زنیورهای نر ها پلولئید نمونه تصادفی از گامت های ملکه والد (ملکه پدری) هستند، زنیورهای ماده (کارگر)، دختران بیولوژیک و ژنتیکی ملکه مادری و فقط دختران ژنتیکی ملکه پدری هستند (تصویر ۴-۳). به این سبب، بر حسب معین بودن ملکه پدری، اجرای دو برنامه تلاقی امکان پذیر است. روش اجرای این دو برنامه اصلاح نزاد در دو تصویر ۴-۴ و ۵-۴ آرائه شده است (۴).

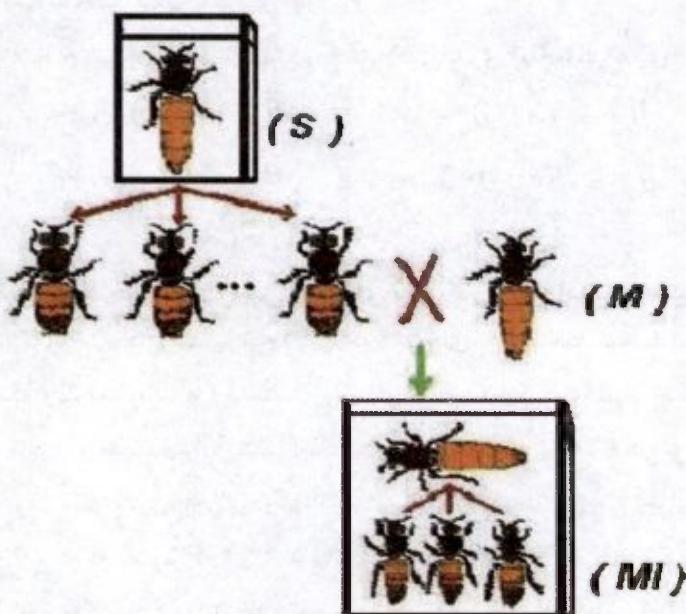
در برنامه اول، ملکه مادری (m) کلندی مادری را ایجاد می کند (تصویر ۴-۴). ولی در برنامه دوم، ملکه پدری (به وسیله زنیورهای نر)، کلندی مادری را ایجاد می کند (تصویر ۵-۴). کلندی های مادری، زنیورهای کارگر m_i دارند؛ ملکه دختری (d) کلندی دختری را ایجاد می کند و کلندی های دختری (d) زنیورهای کارگر d_j دارند.

حال اگر فرض شود که p_{mi} عملکرد i امین زنیور کارگر یک کلندی مادری و p_{dj} عملکرد j امین زنیور کارگر یک کلندی دختری باشد، کواریانس بین دو عملکرد (p_{mi} , p_{dj}) از معادله زیر محاسبه می شود (۴-۲):

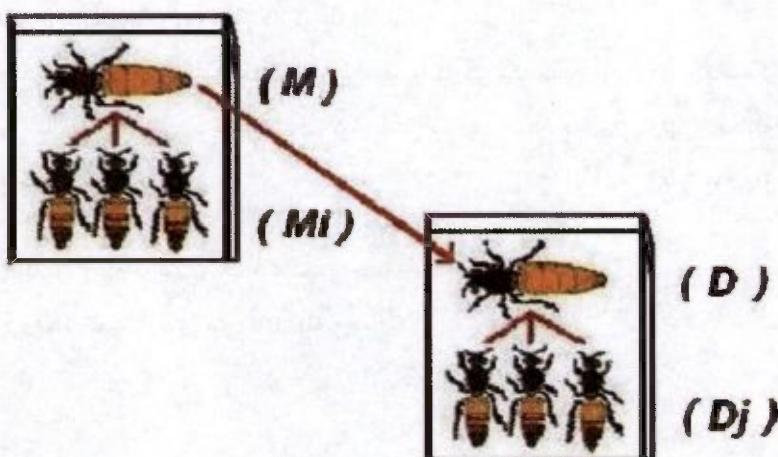
COV

$V_A =$ واریانس ژنی افزایشی یک صفت در جامعه

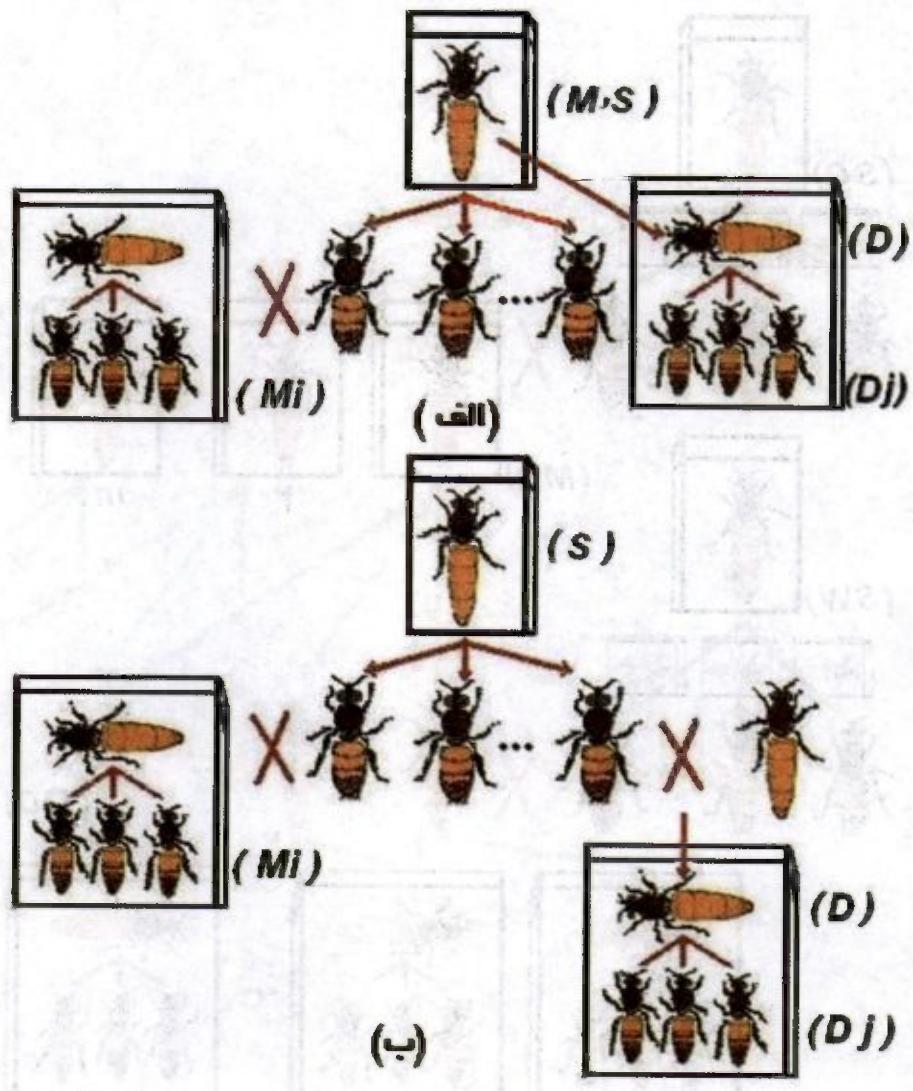
$dj, mi = \theta_{mi,dj}$ = رابطه خویشاوندی بین



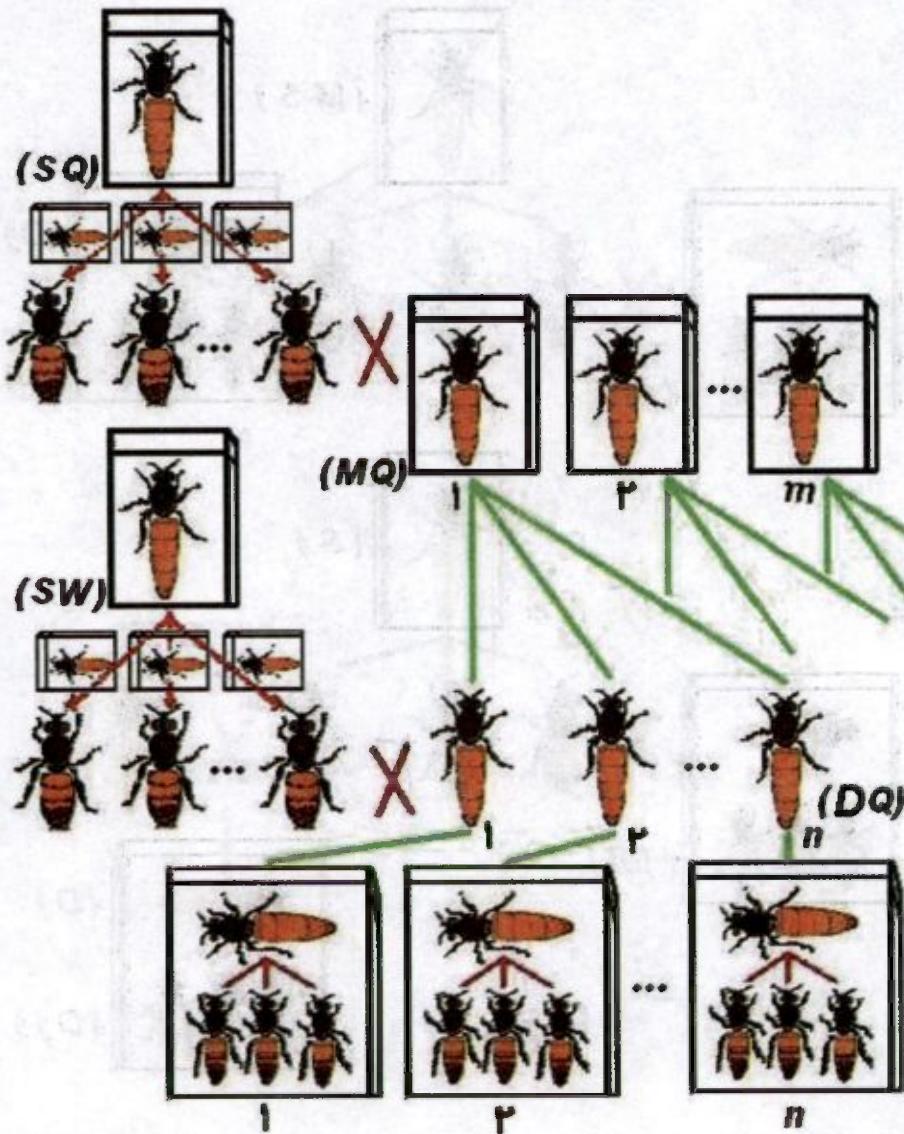
نران



▲ شکل ۴-۴- رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی‌های مادری و دختری با ملکه پدری نامعین: m: ملکه مادری، mi: i امین زنبورکارگر، d: ملکه دختری، dj: j امین زنبورکارگر



▲ شکل ۴-۵- رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلیهای مادری و دختری با ملکه پدری معین؛
 الف) استفاده از ملکه پدری در یک جهت: ملکه: M، S؛ پدر زنبورهای کارگر: m؛ مادر ملکه دختری d است. ب) استفاده از ملکه پدری در دو جهت: ملکه کا پدر زنبورهای ماده: m و d است.



▲ شکل ۴-۶- استفاده از پدر ملکه‌ها و پدر زنبورهای کارگر در آمیزش‌های کنترل شده (۲۵.۶)

رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی‌های مادری و دختری با ملکه پدری نامعین به صورت زیر است:

$$\theta_{mi,dj} = (\theta) = \frac{1}{4} \bar{\theta}$$

که در آن $\bar{\theta}$ میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای کارگر (ماده) کلنی مادری است. رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی‌های مادری و دختری با ملکه پدری معین به صورت زیر است:

$$\theta_{mi,dj} = (\theta) = \frac{1}{8} \quad (15-4)$$

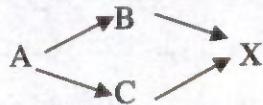
استفاده از پدرملکه‌ها و پدرزنبورهای کارگر در آمیزش‌های کنترل شده همان‌گونه که توضیح داده شد، یکی از روش‌های بررسی صفات کلنی، استفاده از آمیزش‌های کنترل شده است. در این روش، از یک ملکه پدرملکه‌ها (SQ) و یک ملکه پدرزنبورهای کارگر (SW) استفاده می‌شود (تصویر ۴-۶). بعلاوه، می‌توان به جای استفاده از یک ملکه پدری، که ممکن است با کمبود تعداد زنبور نر در آمیزش‌ها همراه باشد، از ملکه‌ای استفاده کرد که با زنبورهای نر خود آمیزش و تولید زنبورهای ملکه پدری کند. این زنبورهای ملکه پدری (S) از نظر خصوصیات ژنتیک شبیه مادر خود (SQ یا SW) هستند و لذا، می‌توانند با ملکه‌های مادری (MQ) یا ملکه‌های دختری (DQ) آمیزش کنند (۶).

با توجه به این موضوع که پدرملکه‌ها، یک عدد است، طبق معادله‌های ۲-۴ و ۴-۶ میانگین رابطه خویشاوندی بین ملکه‌های دختری برابر با $\frac{1}{4} + \frac{n+1}{4n}$ و میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای کارگر کلنی‌های دختری نیز طبق معادله ۱۲-۴، برابر با $\frac{1}{4}$ است. با مشخص بودن میانگین این رابطه‌های خویشاوندی، می‌توان اثر ملکه و اثر زنبورهای کارگر را بر صفات کلنی تدقیک کرد (البته هر ملکه دختری با زنبورهای کارگر خود، یک رکورد مشابه دارد) و می‌توان ضریب همبستگی بین این دو اثر (ملکه و زنبورهای کارگر) و نیز ضریب وراثت‌پذیری مربوط به ملکه و زنبورهای کارگر را به طور مجزا برآورد کرد. در نهایت، بر اساس این دو اثر، می‌توان صفات کلنی‌ها را انتخاب کرد که در این باره، در فصل‌های بعد توضیح داده می‌شود.

برآورد ضریب هم خونی^۱

تعیین ضریب هم خونی و ضریب خویشاوندی در زنبور عسل، مانند جانوران دیپلوفید، با استفاده از شجره‌نامه صورت می‌گیرد. طبق تعریف، ضریب هم خونی عبارت از احتمال یکسان بودن دو آلل یک مکان ژئی با منشأ مشترک (جد مشترک) در یک موجود است. برای مثال، اگر آلل A در نظر گرفته شود، که در دو موجود خویشاوند وجود دارد، ممکن است آن آلل از یک جد مشترک منتقل شده باشد. حال اگر این دو خویشاوند با هم آمیزش کنند، امکان دارد موجود هموژیگوت AA حاصل شود که هر دو آلل آن نسخه‌ای از آلل A موجود در جد مشترک است. این دو آلل، منشأ مشترکی دارند و به موجود حاصل، هم خون^۲ گفته می‌شود (تصویر ۷-۴).

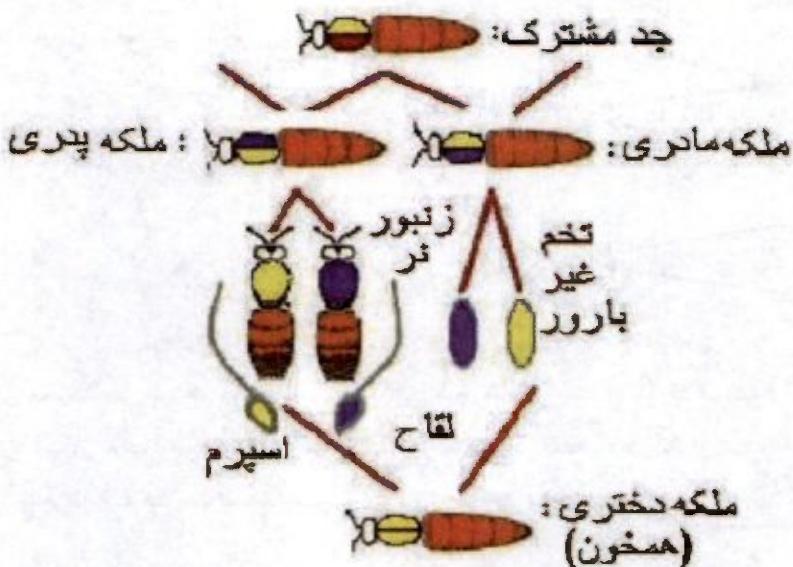
برای محاسبه ضریب هم خونی، ابتدا باید با مفهوم شجره‌نامه و جد مشترک آشنا شد. شجره‌نامه زیر را در نظر بگیرید:



این شجره‌نامه نشان می‌دهند که موجودات B و C فرزندان موجود A هستند و از آمیزش آنها موجود X حاصل شده است. بنابراین، شجره‌نامه رابطه بین والدین و فرزندان را طی نسل‌های متفاوت نشان می‌دهد. در این شجره‌نامه، موجود A را جد مشترک (یا سلف مشترک) می‌نامند. امکان دارد در یک شجره‌نامه، چند سلف مشترک وجود داشته باشد. بهطور کلی، سلف مشترک حیوانی است که در شجره‌نامه پدری و مادری یک حیوان وجود دارد. در شجره‌نامه بالا، سلف مشترک برای حیوان X، حیوان A است که با پدر و مادر موجود X یعنی B و C خویشاوندی دارد. عموماً از سلف مشترک، بیش از یک بردار خارج می‌شود (۱۰، ۱۵).

1- Inbreeding coefficient

2- Inbred



▲ شکل ۴-۷- تأثیر جد مشترک در ایجاد هم خونی

برای محاسبه ضریب هم خونی در هر شجره‌نامه‌ای، از معادله زیر استفاده می‌شود:

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{4} \right)^{n+1} * (1 + F_x) \quad (16-4)$$

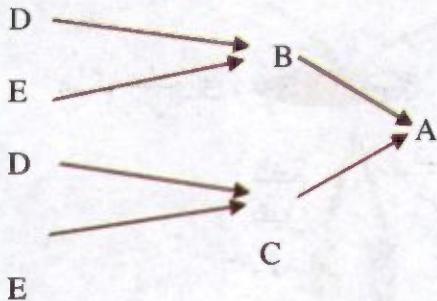
در این معادله، F_x ضریب هم خونی موجود x و F_A ضریب هم خونی سلف مشترک است و n تعداد والدین (غیر از جد مشترک) یا تعداد بردارهایی است که پدر و مادر موجود x را به سلف مشترک مربوط می‌کنند. پس در این مثال، ضریب هم خونی فرد x به روش زیر محاسبه می‌شود:

چون A سلف مشترک است، در زیر آن یک خط گذاشته می‌شود: $C - A - B$. در این مثال، n مساری ۲ است؛ زیرا یک بردار A را به B و بردار دیگری A را به C وصل می‌کند. پس ضریب هم خونی فرد x به صورت زیر محاسبه می‌شود:

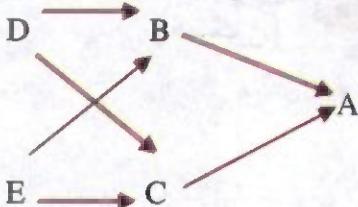
$$F_x = \left(\frac{1}{4} \right)^{n+1} + (1 + 0) = \frac{1}{4} = 12/5$$

پس انتظار می‌رود ۱۲/۵ درصد مکان‌های زنی هموزیگوت فرد x منشأ مشترکی داشته باشند. در این شجره‌نامه، F_A صفر است؛ چون سلف مشترک هم خون نیست.

در شجره‌نامه زیر، ضریب هم خونی فرد A چه قدر است؟



برای محاسبه ضریب هم خونی A باید ابتدا این شجره‌نامه را استاندارد کرد. شجره‌نامه استاندارد (پیکانی) شجره‌نامه‌ای است که در آن، سلف مشترک فقط یکبار تکرار شده باشد. اگر این شجره‌نامه به صورت استاندارد رسم شود، به صورت زیر درمی‌آید:



این شجره‌نامه نشان می‌دهد که حیوانات والد D و E دارای فرزندان B و C هستند که با هم خواهر و برادر ناتنی‌اند و موجود A، حاصل آمیزش دو موجود D و E است. اگر به این شجره دقت شود، در آن دو سلف مشترک D و E مشاهده می‌گردد؛ زیرا از هر کدام دو بردار خارج شده است. پس روش محاسبه ضریب هم خونی A به صورت زیر است:

$$\text{اگر } E \text{ جد مشترک باشد: } F_r = \left(\frac{1}{4}\right)^2 + (1+0) = \frac{1}{4} + 0 = \frac{1}{4}$$

$$\text{اگر } D \text{ جد مشترک باشد: } F_r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 + (1+0) = \frac{1}{4} + 0 = \frac{1}{4}$$

$$F_A = \sum F = F_r + F_d = \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2} \text{ یا } 50\%$$

برای بررسی شجره‌های بزرگ‌تر، باید به موارد زیر توجه کنید:

✓ همه جدهای مشترک در شجره‌نامه تعیین شود.

✓ بردارها از تمام والدین (و جد مشترک) به یک مسیر ختم شود.

✓ از ضریب هم خونی والدین، به جز در مورد جد مشترک، صرف نظر شود.

- معادله ۱۴-۴ و توضیحات آن برای حیوانات دیپلولئید ارائه شده است. برای تجزیه و تحلیل شجره‌های هاپلولئید - دیپلولئید (زنبور عسل) به موارد زیر توجه کنید:
- تمام زنبورهای ماده موجود در تمام مسیرها از یک والد (و خود والد) فرد مورد نظر تا جد مشترک (و خود جد مشترک) و برگشت تا والد دیگر، شمارش شوند.
 - اگر زنبور نر در مسیر جد مشترک باشد، بدون در نظر گرفتن آن، عبور کنید، مسیر را به صورت خطچین نشان دهید و شمارش کنید (تصویر ۸-۴).

برآورد ضریب خویشاوندی^۱

همان طور که توضیح داده شد، رابطه (ضریب) خویشاوندی احتمال تشابه ژن‌های دو موجود است و این دو موجودی را که یک یا چند سلف مشترک دارند، خویشاوند می‌نامند. در اصلاح نزد، به دو موجود، که رابطه ژنتیک آنها بیش از میانگین جامعه باشد، خویشاوند می‌گویند. در یک تعریف دیگر، که عملی هم هست، دو موجود وقتی خویشاوندند که در شش نسل اول شجره‌نامه آنها سلف مشترک وجود داشته باشد.

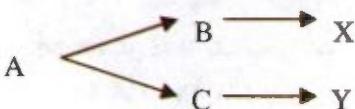
برای تعیین میزان خویشاوندی بین دو موجود، ضریب خویشاوندی آنها را محاسبه می‌کنند. روش محاسبه ضریب خویشاوندی، تا حدودی شبیه محاسبه ضریب هم‌خونی و

$$R_{xy} = \frac{\sum \left(\frac{1}{2} \right)^n \times (1 + F_A)}{\sqrt{(1 + F_x)(1 + F_y)}} \quad (17-4)$$

معادله آن به صورت زیر است:

در این معادله، R_{xy} ضریب خویشاوندی دو موجود x و y ، F_A ضریب هم‌خونی سلف مشترک و F_x و F_y ضریب هم‌خونی موجودات x و y است. n تعداد بردارها از سلف مشترک تا دو موجود x و y است (مانند ضریب هم‌خونی). اگر زنبور نر در مسیر شجره‌نامه باشد، از آن عبور می‌کنند و آن را به حساب نمی‌آورند (تصویر ۸-۴).

مثال: در شجره‌نامه زیر، ضریب خویشاوندی X و Y را محاسبه کنید (۱۵، ۱۰):



در این شجره‌نامه، A سلف مشترک است که هم خون نیست و موجودات X و Y نیز هم خون نیستند؛ بنابراین، می‌توان نوشت:

$$Y - C - \underline{A} - B - X$$

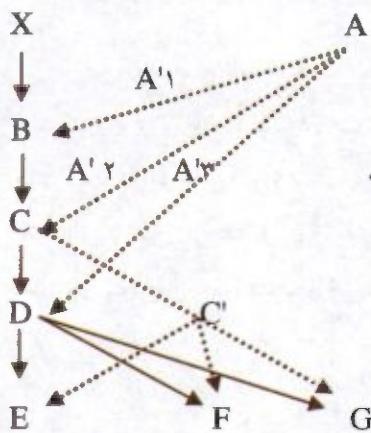
$$R_{xy} = \frac{\sum \left(\frac{1}{2} \right)^r \times (1+0)}{\sqrt{(1+0)(1+0)}} = \frac{1}{16} \text{ یا } 6\% / 25$$

این عدد به این معنی است که ۶/۲۵ درصد ژن‌های دو موجود X و Y مشابه است. ضریب خویشاوندی بین زنبورهای فوق خواهری ۷۵/۰، خواهران تنی ۵/۰، بین خواهران تنی ۰/۲۵، بین والد و نتاج ۰/۵ و بین پدربرزگ (یا مادربرزگ) و نوه ۰/۲۵ است. ضریب خویشاوندی

$$R_{ij} = \frac{2F_{ij}}{\sqrt{(1+F_i)(1+F_j)}} \quad (18-4)$$

به صورت زیر نیز نشان داده می‌شود:

در این معادله، F_{ij} برابر با ضریب هم خونی Fx (یک فرزند فرضی از دو فرد i و j) است. به عبارت دیگر، در صورت مشخص نبودن ضریب خویشاوندی، با دو برابر کردن ضریب هم خونی فرزند (فرضی) آنها، ضریب خویشاوندی به دست می‌آید. از ضریب هم خونی نتاج دو فرد خویشاوند، برای تعیین میانگین خویشاوندی بین افراد داخلی یا بین کلی‌ها نیز استفاده می‌شود. با استفاده از شجره‌نامه تصویر ۴-۴، ضریب هم خونی ملکه‌های C و D و رابطه خویشاوندی بین ملکه‌های E و G را محاسبه کنید.



◀ شکل ۴-۴- یک شجره‌نامه (زنبور عسل A, A'۱, A'۲, A'۳, C' و زنبورهای نر هستند).

۱- ضریب هم خونی از معادله ۱۶-۴ محاسبه می شود. در زیر حروف مربوط به جدهای مشترک خط کشیده شده است. در مسیر شجره نامه، از زنبورهای نر عبور می کنند (و منظور نمی شوند):

اما ملکه مادر (پدر) آنها در نظر گرفته می شود.

$$CBA = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/25$$

ضریب هم خونی ملکه C

$$DCBA = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/125$$

ضریب هم خونی ملکه D

$$DCA = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/25$$

$$\sum = 0/375$$

$$EDABC = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/0625$$

ضریب هم خونی برای ملکه E

$$EDAC = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/125$$

$$EDC(C') = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} (1 + 0/25) = 0/3125$$

$$\sum = 0/0$$

۲- رابطه خویشاوندی بین ملکه های E و G از معادله ۱۷-۴ برآورد می شود (۷۳). اگر در شجره نامه، جد مشترک زنبور نر باشد (مانند مثال قبل)، منظور نمی شود. مسیرها از ملکه E به صورت زیر است:

$$E(C)G = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/25$$

$$EDG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} (1/375) = 0/34375$$

$$EDCG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} (1/25) = 0/15625$$

$$EDACG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/0625$$

$$EDABC = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/03125$$

$$E(C)CDG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} (1/25) = 0/15625$$

$$E(C)CADG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/0625$$

$$E(C)CBADG = \left(\frac{1}{\underline{\quad}}\right)^{\circ} = 0/03125$$

$$\sum = 1/34375$$

$$REG = \frac{1/34375}{\sqrt{(1+0/0)(1+0/0)}} = \frac{1/34375}{1/0}$$

$$REG = 0/8908$$

خودآزمایی

- ۱- عوامل مؤثر بر رابطه خویشاوندی کلنی‌ها را نام ببرید.
- ۲- زیر جمعیت‌های کلنی‌های زنبور عسل کدام است؟
- ۳- یکی از روش‌های تعیین تعداد آمیزش‌های ملکه را توضیح دهید.
- ۴- میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی‌ها را در صورت مشخص نبودن کلنی‌های پدری و با میانگین ۱۰ زنبور در هر آمیزش برآورد کنید.
- ۵- میانگین رابطه خویشاوندی بین زنبورهای ماده کلنی‌ها را با تعداد ۷ کلنی پدری و میانگین ۸ زنبور نر در هر آمیزش، برآورد کنید.
- ۶- اگر برای سه نسل ملکه‌های خواهران نانتی را با هم آمیزش دهند و فرد حاصل X فرض شود، ضریب هم خونی X چه قدر است؟

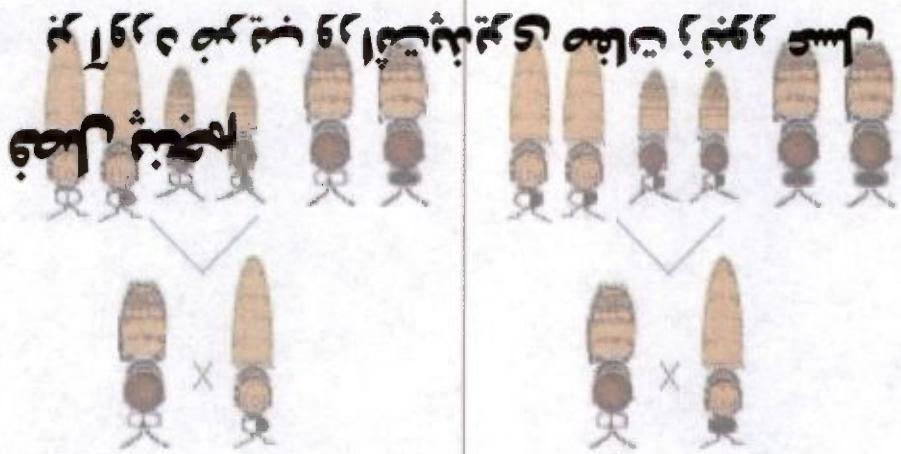
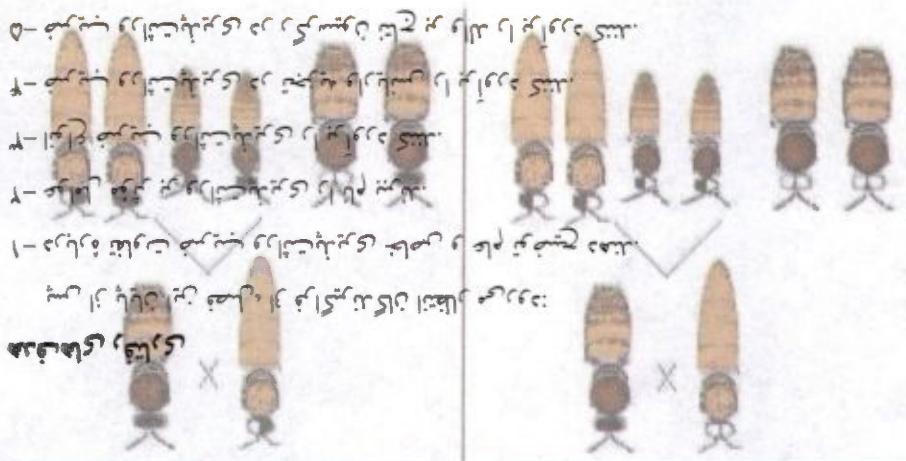
د) $\frac{5}{32}$

ج) $\frac{7}{32}$

ب) $\frac{21}{32}$

الف) $\frac{21}{64}$

- ۷- ضریب خویشاوندی بین خواهرزاده‌ها را برآورد کنید.



ضریب وراثت‌پذیری

ضریب وراثت‌پذیری^۱ یک مؤلفه ژنتیک است که سهم تغییرات فتوتیپی یک صفت ناشی از تغییرات آثار ژنی افزایشی در جامعه را نشان می‌دهد. وراثت‌پذیری یک مؤلفه مهم در میزان پیشرفت ژنتیک مورد انتظار در اثر اجرای برنامه انتخاب در جامعه است. به این سبب، قبل از تصمیم‌گیری درباره روش‌های مناسب اصلاح نژاد در هر جامعه، باید این مؤلفه را برای صفات مورد نظر برآورده کنند.

ضریب وراثت‌پذیری به صورت h^2 نشان داده می‌شود. اگر این ضریب برای یک صفت زیاد باشد، پیش‌بینی می‌شود برتری والدین در مورد آن صفت، به نسل آینده منتقل شود. وراثت‌پذیری به دو صورت نشان داده می‌شود (۴):

۱- وراثت‌پذیری به مفهوم عام^۲

این وراثت‌پذیری نسبتی از تغییرات فتوتیپی صفت را در جامعه نشان می‌دهد که منشأ آن تفاوت‌های ژنتیک است. نماد آنرا به صورت $B.S$ h^2 نشان می‌دهند و معادله آن به صورت زیر است:

$$h^2_{B.S} = \frac{V_G}{V_G + V_E} = \frac{V_G}{V_P} \quad (1-5)$$

1- Heritability

2- Broad sense heritability

در این معادله VG واریانس ژنتیک، VE واریانس محیطی و VP واریانس فتوتیپ است. هر چه واریانس محیطی بیشتر به سمت صفر میل کند، می‌توان ظرفیت ژنتیک موجود را درمورد آن صفت، با دقت زیاد و از روی فتوتیپ حیوان برآورد کرد.

۲- وراثت‌پذیری به مفهوم خاص^۱

نسبتی از تغییرات فتوتیپ صفت را در جامعه نشان می‌دهد که منشأ آن تفاوت‌های آثار ژنی افزایشی است. نماد آن به صورت $h^2_{N.S}$ نشان داده می‌شود و معادله آن به صورت زیر است:

$$h^2_{N.S} = \frac{V_A}{V_G + V_E} = \frac{V_A}{V_P} \quad (2-5)$$

$$h^2_{N.S} = \frac{V_A}{V_A + V_I + D_D + V_E} = \frac{V_A}{V_P} \quad \text{یا :}$$

در این معادله VA واریانس ژنی افزایشی، VD واریانس غلبه ژنی و VI واریانس اپیستازی است. اهمیت وراثت‌پذیری به مفهوم خاص در اصلاح نژاد بیشتر است و در عمل نیز بیشتر مورد استفاده قرار می‌گیرد.

طبق تعریف، مؤلفه واریانس محیطی، تمام تغییرات موجود در جامعه را شامل می‌شود که منشأ آن غیر ژنتیک است و ماهیت آن نیز تا حد زیادی به صفت و موجود مطالعه بستگی دارد. به طور کلی، واریانس محیطی به صورت یک منبع خطا، دقت مطالعات ژنتیک را کاهش می‌دهد. به این سبب، هدف این است که تا حد ممکن، با مدیریت دقیق یا طرح‌های مناسب آزمایشی، آثار آن کاهش یابد.

عوامل مؤثر بر وراثت‌پذیری

وراثت‌پذیری خصوصیتی ژنتیک مربوط به هر جامعه است و نمی‌توان مقدار آن را ثابت درنظر گرفت. دقیق‌ترین برآوردهای وراثت‌پذیری با تکرار و طی چند نسل به دست می‌آید؛ اما عوامل زیر در تغییرات مقدار آن مؤثر است (۳۳) :

۱- عوامل ژنتیک

وراثت‌پذیری یک صفت، بر حسب میزان تأثیر عوامل ژنتیک افزایشی یا غیر افزایشی، متغیر است. اغلب صفات مرتبط با سازگاری یا تولید مثل، آثار ژنی غیر افزایشی در تغییرات آنها مؤثرتر و به این سبب، وراثت‌پذیری این صفات کم است. برای مثال، می‌توان از قدرت تخم‌گذاری ملکه نام برد که ضریب وراثت‌پذیری آن $0/16$ گزارش شده است. ولی صفاتی که تأثیر آنها در میزان سازگاری طبیعی^۱ موجود کمتر است، آثار ژنی افزایشی، در تغییرات آنها مؤثرتر و در نتیجه، وراثت‌پذیری آنها زیاد است. برای مثال، ضریب وراثت‌پذیری صفات رنگ یا اندازه قسمت‌های متفاوت بدن، بین $0/92$ تا $0/53$ است.

۲- جامعه مورد مطالعه

نتایج اکثر بررسی‌ها نشان می‌دهد که وراثت‌پذیری یک صفت، در جوامع گوناگون، متفاوت است. به همین دلیل، با اجرای یک روش انتخاب مشابه در جوامع گوناگون، پاسخ انتخاب متفاوت است. به علاوه، اگر در یک جامعه انتخاب انجام شود، تنوع ژنتیک و در نتیجه، ضریب وراثت‌پذیری کاهش می‌یابد. در ضمن، در جوامع کوچک نیز ضریب وراثت‌پذیری صفت کمتر است.

۳- وضعیت محیطی آزمایش

عوامل محیطی در چگونگی ظاهر فتوتیپ یک صفت مؤثرند. اگر امکان کنترل وضعیت محیطی نباشد، بر مقدار ضریب وراثت‌پذیری اثر می‌گذارد. از جمله عوامل محیطی، آثار محیطی مشترک داخل کلی برویان تولید است. با تصحیح این اثر، مقدار ضریب وراثت‌پذیری به وراثت‌پذیری به مفهوم خاص نزدیک‌تر می‌شود. بعضی از عوامل محیطی عبارت‌اند از (۴، ۱۷):

- ✓ عوامل تغذیه‌ای و اقلیمی از مهم‌ترین عوامل محیطی است که می‌توان تا حدودی آن را کنترل کرد. اما در مورد زنیور عسل، کنترل این عوامل بسیار مشکل و تاحدی غیرممکن است.

✓ آثار مادری شامل آثار قبل و بعد از تولد است که کمتر می‌توان آنرا کنترل کرد. در زنبور عسل، تأثیر ملکه در کنترل کلی و اثر انواع فرمان‌های ملکه و ... از جمله آثار مادری است.

✓ اشتباه اندازه‌گیری: اگر صفت مورد نظر با واحدهای طول یا وزن سنجیده شود، معمولاً دقت اندازه‌گیری زیاد و واریانس مربوط به آن در مقایسه با بقیه واریانس‌ها ناچیز است. ولی در صورتی که سنجش صفت با مشاهده ظاهری (قضارت) انجام شود (مانند تغییرات رنگ صفت)، امکان دارد واریانس مربوط به اندازه‌گیری زیاد باشد.

۴- فراوانی ژن‌های مؤثر بر صفت در جامعه

فراوانی ژن‌های افزایشی مؤثر بر صفت در جامعه، باعث افزایش مقدار وراثت پذیری صفت می‌شود.

روش‌های برآورد ضریب وراثت‌پذیری

عموماً ضریب وراثت پذیری بر حسب نوع صفت و جامعه مورد مطالعه با استفاده از روشی‌هایی مانند برآورد مؤلفه‌های واریانس^۱، طرح‌های آمیزشی ترتیبی (اشتعابی^۲)، طرح‌های آمیزشی فاکتوریل^۳ (در حالت خاص روش‌های تلاقی دی‌آلل^۴)، رگرسیون نتاج بر والدین^۵ و مقدار پاسخ انتخاب^۶ (وراثت‌پذیری حقیقی یا مشاهده‌ای^۷) محاسبه می‌شود^(۸).

برآورد ضریب وراثت‌پذیری در زنبور عسل

برای برآورد ضریب وراثت‌پذیری در زنبور عسل باید تقاضوت‌های صفات ظاهری، فیزیولوژیک و رفتاری را بین زنبورهای یک کلني مورد توجه قرار داد. صفات مهمی مانند جمع‌آوری شهد، مربوط به زنبورهای کارگر است که بارور نیستند. ولی صفاتی نظیر مقدار تخم گذاری، مربوط به ملکه است. امکان دارد صفاتی مانند مقاومت در برابر بیماری‌های زنبور

- 1- Variance component analysis
- 3- Factorial mating designs
- 5- Parent -offspring regression
- 7- Realized heritability

- 2- Nested (hierachical) designs
- 4- Diallel crosses
- 6- Selection responses
- 8- Caste

عسل، مربوط به سه نوع^۱ زنبور موجود در کندو(ملکه، زنبورهای کارگر و زنبورهای نر) باشد. در نتیجه، برآورده وراثت‌پذیری از روش رگرسیون ملکه دختری بر ملکه مادری، نسبت به روش رگرسیون زنبورهای کارگر کلنی دختری^۲ بر زنبورهای کارگر کلنی مادری^۳، متفاوت است. طبق تعریف، کلنی‌های مادری کلنی‌های مولدی هستند که با ایجاد شاخون، در آنها ملکه باکره تولید می‌شود و به ملکه موجود در کلنی مادری، ملکه مادری و به ملکه تولید شده نیز ملکه دختری می‌گویند. از ملکه دختری پس از آمیزش، کلنی دختری ایجاد می‌شود. با توجه به این که زنبورهای کارگر فرزندان ملکه‌ها هستند، روش استفاده از تجربه واریانس صفات ملکه نسبت به روش تجزیه واریانس صفات (ظاهری) زنبورهای کارگر متفاوت است (۴).

برآورده ضریب وراثت‌پذیری صفات زیست‌رفتاری (بیولوژیک) در زنبور عسل با استفاده از روش رگرسیون نتاج بر والد(ین)، در مقایسه با روش تجزیه واریانس، ارجح است. زیرا ممکن است برآورده ضریب وراثت‌پذیری صفات در زنبور عسل از روش تجزیه واریانس، بیشتر از حد واقعی^۴ باشد و آثار محیط مشترک کلنی، واریانس بینی رکورهای صفت مورد نظر را افزایش دهد. ولی برآورده حاصل از روش رگرسیون نتاج بر والد(ین) مستقل از اثر محیطی مشترک کلنی است. زیرا والدین و فرزندان در کلنی‌های متفاوتی قرار دارند (۶۶). روش برآورده وراثت‌پذیری با استفاده از مقدار پاسخ به انتخاب در فصل آخر توضیح داده می‌شود.

روش رگرسیون نتاج بر والد (میانگین والدین)

رگرسیون رکورد نتاج بر رکورد یک والد یا میانگین والدین (با تعداد آمیزش مشخص از راه تلقیح مصنوعی) روش ساده‌ای در برآورده وراثت‌پذیری است. روش رگرسیون نتاج بر والد برای برآورده ضریب وراثت‌پذیری صفات مربوط به ملکه مناسب است. همبستگی ژنتیک یک ملکه دختری با ملکه مادری، شبیه همبستگی ژنتیک مادر با دختر در حیوانات دیپلوئید است. به این سبب، در جوامعی با آمیزش تصادفی، ضریب رگرسیون رکورد ملکه‌های دختری بر رکورد والد مادری آنها برابر $5h^0$ است. در چنین حالتی، صفات مربوط به ملکه (مانند تخم‌گذاری) در کلنی‌های دختری و کلنی‌های مادری اندازه گرفته می‌شود. زنبورهای نر

(هایپلوفیت) را می‌توان به صورت یک نمونه تصادفی از گامت‌های ملکه والد در نظر گرفت. این ملکه را ملکه پدری^۱ و به کلني مریبوط به آن، کلني پدری^۲ می‌گویند. با استفاده از رکورد کلني‌های پدری (در آمیزش کنترل شده یا تلقیح مصنوعی)، کلني‌های مادری و کلني‌های دختری (صفات مریبوط به ملکه)، می‌توان رگرسیون نتاج بر میانگین والدین (میانگین کلني‌های پدری و مادری) را نیز محاسبه کرد (۴).

اگر از مخلوط اسپرم تعداد زیادی زنبور فر (بیشتر از ۲۰ عدد) حاصل از یک ملکه برای تلقیح مصنوعی استفاده شود، می‌توان سیستم آمیزش را آمیزش بین دو موجود دیپلوفیت - ملکه مادری و ملکه پدری - فرض کرد. شبی خطر رگرسیون رکورد ملکه‌های دختری بر رکورد میانگین والدین (ملکه‌های مادری و پدری) یک برآورد مستقیم از ضریب وراثت پذیری صفات کمی و کیفی مریبوط به ملکه است. برای صفات مریبوط به زنبورهای کارگر و ملکه (مانند بیماری‌ها)، رگرسیون زنبورهای کارگر (دختری) بر ملکه نیز قابل استفاده است. این روش در مواردی مناسب است که بتوان در برنامه‌انتخاب ملکه، میزان پاسخ انتخاب را در زنبورهای کارگر (دختری) برآورد کرد. به علاوه، آثار محیطی، آثار ژئی غلبه و اپیستاتیک نیز نباید بین زنبورهای ماده وجود داشته باشد (۷۳).

همبستگی کلاسیک مادر - دختر برای صفات مریبوط به زنبورهای کارگر قابل استفاده نیست؛ ولی به جای آن از همبستگی زنبورهای کارگر کلني مادری با زنبورهای کارگر خواهرزاده (کلني دختری) استفاده می‌شود.

در روش رگرسیون نتاج بر والد(ین)، ضریب وراثت پذیری از معادله ۳-۵ و در صورت معین بودن ملکه پدری، از معادله ۴-۵ یا ۱۵-۴ برآورد می‌شود (۴۲):

$$h' = \frac{1}{\theta} \cdot bdm \quad (3-5)$$

$$h' = \lambda \cdot bdm \quad (4-5)$$

در این دو معادله، b_{dm} ضریب رگرسیون عملکرد زنبورهای کارگر کلني‌های دختری بر عملکرد زنبورهای کارگر کلني‌های مادری است. ارتباط کلاسیک بین ضریب وراثت پذیری و

1- Sire queen

2- Sire colony

ضریب رگرسیون عملکرد نتاج (ملکه دختری) بر عملکرد والد (ملکه مادری) به صورت زیر است که برای صفات مربوط به ملکه قابل استفاده است (۴۷).

$$h^r = 2 b_{dm} \quad (5-5)$$

روش برآورد مؤلفه‌های واریانس (۱۷)

مدل‌های آماری

- مدل آماری صفات زیست‌رفتاری

صفات زیست‌رفتاری (بیولوژیک) اندازه‌گیری شده در هر کلنی دختری در اثر فعالیت گروهی زنیورهای کارگر همان کلنی است. پس کل جمعیت یک کلنی (زنیورهای کارگر) به صورت یک واحد انتخاب در نظر گرفته می‌شود که منابع ایجاد واریانس برای این صفات عبارت از: ملکه‌های مادری، ملکه‌های دختری (یا میانگین زنیورهای کارگر حاصل از ملکه‌های دختری) درون ملکه مادری (واریانس اشتباه یا باقی‌مانده) است. بنابراین، مدل آماری مورد استفاده در تجزیه و تحلیل‌ها به صورت زیر است:

$$Y_{ij} = \mu + Mi + D(i)j \quad (6-5)$$

اجزای این مدل عبارت اند از:

Y_{ij} = رکورد ملکه دختری (j) ام از ملکه مادری (i) ام

M_i = میانگین جمعیت

$D(i)$ = اثر ملکه مادری (i) ام

$D(i)j$ = اثر اشتباه یا باقی‌مانده مربوط به ملکه دختری (j) ام از ملکه مادری (i) ام.

- مدل آماری صفات ظاهری

با توجه به این‌که رکورد صفات ظاهری هر کلنی (دختری) در نمونه زنیورهای کارگر (با انتخاب تصادفی) قابل اندازه‌گیری است، عوامل ایجاد واریانس برای این صفات عبارت از: ملکه‌های مادری، ملکه‌های دختری درون ملکه مادری و زنیورهای کارگر کلنی (واریانس اشتباه یا باقی‌مانده) است. بر این اساس، مدل آماری مورد استفاده در تجزیه و تحلیل و برآورد پارامترهای ژنتیک به صورت زیر است:

$$Y_{jik} = \mu + Mi + D(i)j + W(ij)k \quad (V-5)$$

اجزای این مدل عبارت اند از:

μ = رکورد زنبور کارگر (k) ام از ملکه دختری (j) ام از ملکه مادری (i) ام.
 Mi = میانگین جمعیت.

$D(i)j$ = اثر ملکه مادری (i) ام.

$W(ij)k$ = اثر ملکه دختری (j) ام از ملکه مادری (i) ام.

μ = اثر اشتباه یا باقی‌مانده مربوط به زنبورهای کارگر (k) ام ملکه دختری (j) ام ملکه
مادری (i) ام.

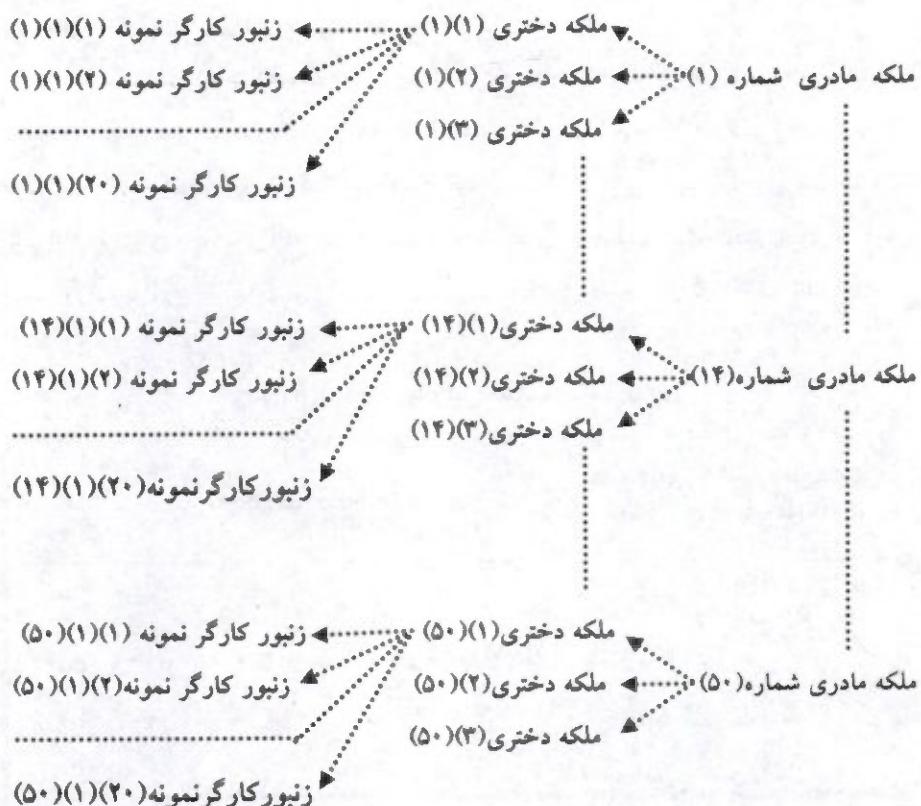
نوع رابطه‌ها در برآورد مؤلفه‌های واریانس

برای برآورد مؤلفه‌های واریانس و تشکیل جدول‌های واریانس، باید به نوع ارتباط ملکه‌ها
و زنبورهای کارگر (نمودار ۱-۵) توجه کرد.

روش سوم هندرسون

هندرسون (۱۹۵۳) در مواردی که رکوردها (داده‌ها) در زیرگروه‌ها نامساوی بودند،
روش‌هایی را برای برآورد اجزای واریانس و کوواریانس ارائه داد. یکی از این روش‌ها، روش
سوم هندرسون نام دارد. در این روش، از تجزیه مجموع مریع‌های مدل‌های دارای آثار ثابت
استفاده می‌شود. مجموع مریع‌های مورد استفاده در این روش عبارت از: کاهش مجموع
مریع‌های متغیر مورد بررسی، بر اساس برازش یک مدل کامل و مدل‌های کاهش یافته از آن
است.

کاهش‌های مورد نظر برای مجموع مریع‌ها به صورت مدل‌های درجه دوم از بردار
مشاهدات محاسبه شده است و مؤلفه‌ها نیز با استفاده این مدل و امیدهای ریاضی مربوط،
برآورد می‌شود. امیدهای ریاضی یک ترکیب خطی از مؤلفه‌های خواست و در این حالت، مهم‌ترین
مورد، محاسبه ضریب این ترکیبات خطی (K_i) است. این ضرایب با معادله امیدهای ریاضی
قابل محاسبه است.



نمودار ۱-۵- نحوه ارتباط ملکه‌ها و زنبورهای کارگر

روش برآورد حد اکثر درست‌نمایی محدود شده^۱ (REML)

در این روش، برای برآورد مؤلفه‌های واریانس (تجزیه واریانس) در مورد توزیع احتمالی مشاهدات، هیچ فرضی وجود ندارد. به عبارت دیگر، امکان دارد داده‌ها هر توزیع احتمالی داشته باشند و فقط باید انواع آثار ثابت و تصادفی را مشخص و مؤلفه‌های واریانس را برآورد کرد. در اینجا فرض می‌شود که مشاهدات موجود، نمونه‌هایی از یک جامعه آماری با توزیع احتمالی مشخص است.

مؤلفه‌های واریانس صفات زیست‌رفتاری

از خصوصیات صفات زیست‌رفتاری این است که نتیجه فعالیت گروهی زنبورهای کارگر است. بعضی از صفات اندازه‌گیری شده (مانند مقدار تولید سالانه عسل هر کلنی) در کلنی‌های دختری را نمی‌توان در همان فصل پرورش تکرار کرد. بنابراین، اندازه‌گیری هر صفت کلنی‌های دختری (خواهری) به صورت تکرار اندازه‌گیری آن صفت برای کلنی‌های مادری است. روش برآورد مؤلفه‌های واریانس صفات زیست‌رفتاری در جدول ۱-۵ آرائه شده است.

جدول ۱-۵- تجزیه واریانس صفات زیست‌رفتاری

امید ریاضی میانگین (EMS) مربع‌ها	دogrجه آزادی (df)	منابع واریانس (S)
$\hat{\sigma}^2_D + K\hat{\sigma}^2_M$	M-1	کلنی مادری (M)
$\hat{\sigma}^2_D$	M(D-1)	کلنی‌های دختری درون کلنی مادری با اثر باقی‌مانده (D/M)
	MD-1	کل کلنی‌ها (T)

M = تعداد کلنی‌ها

D = تعداد کلنی دختری برای هر کلنی مادری

$\hat{\sigma}^2_M$ = برآورد مؤلفه واریانس بین کلنی‌های مادری

$(\hat{\sigma}^2_D = \hat{\sigma}^2_e = \hat{\sigma}^2_D)$ = برآورد مؤلفه واریانس اشتباہ نمونه‌برداری

K = تعداد مؤثر تکرار نمونه هر کلنی مادری

روش محاسبه ضریب ثابت K

اگر تعداد کلنی دختری کلنی‌های مادری مساوی باشد، $K=D$ ؛ ولی اگر تعداد این کلنی‌ها مساوی نباشد، می‌توان K را حدود میانگین D فرض کرد.

به شرط آن که این نامساوی خیلی بزرگ نباشد. در غیر این صورت، مقدار دقیق آن از معادله (K) ضمیمه محاسبه می‌شود (۱۵).

مؤلفه‌های واریانس صفات ظاهری

برای برآورد مؤلفه‌های واریانس صفات ظاهری، باید به نوع رکوردهای اندازه‌گیری شده در کلندی‌های دختری، منابع ایجاد واریانس و مدل آماری مورد استفاده توجه کرد. روش برآورد مؤلفه‌های واریانس صفات ظاهری، در جدول ۲-۵ آمده است.

جدول ۲-۵- تجزیه واریانس صفات ظاهری

امید ریاضی میانگین (EMS) مربع‌ها	درجه آزادی (df)	منابع واریانس (S)
$\hat{\sigma}^2_w + K_r \hat{\sigma}^2_D + K_e \hat{\sigma}^2_M$	M	ملکه‌های مادری (M)
$\hat{\sigma}^2_w + K_r \hat{\sigma}^2_D$	M(D-1)	ملکه‌های دختری درون ملکه مادری (D/M)
$\hat{\sigma}^2_w$	MD(W-1)	زنبورهای کارگر ملکه‌های دختری (خواهری) یا اثر باقی‌مانده (W/D/M)
	MDW-1	کل (T)

$$\text{برآورد واریانس بین ملکه‌های مادری} = \hat{\sigma}^2_M$$

$$\text{برآورد واریانس بین ملکه‌های دختری (خواهری)} = \hat{\sigma}^2_D$$

$$\text{برآورد اشتباه نمونه‌برداری} = \hat{\sigma}^2_e = \hat{\sigma}^2_w$$

$$K_1 = \text{تعداد مؤثر تکرار نمونه برای ملکه‌های دختری}$$

$$K_2 = \text{تعداد مؤثر تکرار نمونه برای ملکه‌های دختری (خواهری)}$$

$$K_3 = \text{تعداد مؤثر ملکه دختری (خواهری)}$$

روش محاسبه ضریب‌های ثابت K

اگر تعداد کلندی دختری هر کلندی مادری و تعداد زنبورهای کارگر هر ملکه دختری مساوی باشد، $K_r = D \cdot W$ و $K_1 = K_2 = W$ ؛ ولی اگر مساوی نباشد، می‌توان K_1 و K_2 را حدود میانگین W و K_r را حدود حاصل ضرب میانگین‌های W و D فرض کرد. به شرط آن‌که این K_1 نامساوی خیلی بزرگ نباشد. در غیر این صورت، مقدار دقیق ضریب K_r مانند معادله $K_r = D \cdot K$ محاسبه می‌شود (می‌توان فرض کرد که $K_r = D \cdot K$) و ضریب‌های K_1 و K_2 نیز از معادله‌های $K_1 = K \cdot K_2$ ضمیمه به دست می‌آید (۱۵).

با اندازه‌گیری صفات تعدادی از نتاج ماده (ملکه‌های دختری) رکوردها (داده‌ها) به دست می‌آید. نتاجی که به این ترتیب اندازه‌گیری می‌شود، جمعیتی از فوق خواهری، خواهران تنی و ناتنی را تشکیل می‌دهد. سپس با روش تجزیه واریانس، واریانس فتوتیپی به اجزای مشاهده‌ای مربوط به اثر تفاوت بین ملکه‌های مادری ($\hat{\sigma}_M^2$) و اثر بین ملکه‌های دختری خواهری ($\hat{\sigma}_D^2$) و اثر تفاوت بین نتاج (زنبورهای کارگر) هر ملکه دختری (اثر داخل نتاج $\hat{\sigma}_W^2$) تجزیه می‌شود.

برای برآورد مؤلفه‌های واریانس، از روش تجزیه واریانس یک طرفه با مدل انتسابی (آشیانه‌ای^۱) نیز استفاده می‌شود. اگر M , D , W به ترتیب معادل مؤلفه‌های واریانس بین نرها، ماده‌ها و نتاج (در روش مؤلفه‌های واریانس) فرض شود، ضریب وراثت پذیری صفات زیست‌رفتاری و صفات ظاهری (یا صفات مربوط به زنبورهای کارگر) به ترتیب با معادله‌های زیر برآورد می‌شود:

$$h^2 = \frac{1}{\bar{\theta}} \cdot \frac{\hat{\sigma}_M^2}{\hat{\sigma}_M^2 + \hat{\sigma}_D^2} \quad (8-5)$$

$$h^2 = \frac{1}{\bar{\theta}} \cdot \frac{\hat{\sigma}_M^2}{\hat{\sigma}_M^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_W^2} \quad (9-5)$$

که در این معادله‌ها $\bar{\theta}$ میانگین رابطه خویشاوندی بین ملکه‌های دختری (خواهری) در معادله ۸-۵ و بین زنبورهای کارگر هر کلنی دختری در معادله ۹-۵ است.

σ^2_M = مؤلفه‌های واریانس بین ملکه‌های مادری

σ^2_D = مؤلفه‌های واریانس بین ملکه‌های دختری (خواهری)

σ^2_W = مؤلفه‌های واریانس بین زنبورهای کارگر هر کلنی دختری

روش برآورد ضریب وراثت پذیری مربوط به ملکه و زنبورهای کارگر برای برآورد ضریب وراثت پذیری صفات زیست‌رفتاری مربوط به ملکه و زنبورهای کارگر، بر اساس آمیزش‌های کنترل شده (تصویر ۶-۴)، از مؤلفه‌های واریانس استفاده می‌شود.

در حقیقت، رابطه خوشاوندی زنیورهای ملکه دختری (Q) و زنیورهای کارگر (W) متفاوت، ولی رکورد آنها (مربوط به یک کلنی) یکسان است. به این سبب، معادله‌های ضریب وراثت‌پذیری به صورت زیر خواهد بود:

$$h^r_Q = \frac{\sigma_Q^r}{\sigma_P^r} \quad (10-5)$$

$$h^r_W = \frac{\sigma_W^r}{\sigma_P^r} \quad (11-5)$$

در این معادله‌ها h^r_Q و h^r_W به ترتیب مؤلفه‌های واریانس بین ملکه‌های دختری (خواهری) و بین زنیورهای کارگر و h^r_P واریانس فتوتیپ است.

دقت برآورد ضریب وراثت‌پذیری

دقت برآورد ضریب وراثت‌پذیری را از انحراف معیار (جذر واریانس) همبستگی داخل گروهی (خانواده) یا ضریب رگرسیون (دو روش برای برآورد وراثت‌پذیری) محاسبه می‌کنند. برای مقدار معین دقت برآورد، باید تعداد مشاهده لازم را تعیین کرد. سپس برای یک برآورد دقیق و با در نظر گرفتن محدودیت امکانات، از بهترین روش و طرح آزمایشی بهره گرفت. طرح آزمایشی تابع تعداد افراد در هر خانواده است. تعداد کل افرادی که می‌توان رکورددگیری کرد، در اثر عواملی مانند فضای کارگر یا هزینه، محدود است. با افزایش تعداد افراد در هر خانواده، تعداد خانواده‌ها کاهش می‌یابد. پس سؤال این است که تعداد افراد در هر خانواده و تعداد خانواده‌ها چه اندازه باشد تا واریانس (و انحراف معیار) نمونه‌گیری ضریب همبستگی داخل گروهی یا ضریب رگرسیون حداقل باشد.

مؤلفه‌های واریانس

در ابتدا، برای سهولت فرض می‌شود در خانواده‌های دارای خواهران ناتنی پدری، فقط فرزند هر مادر اندازه‌گیری می‌شود. بنابراین، واریانس داخل گروهی (خانواده) به صورت زیر

$$\sigma_t^r = \frac{2[(1+(n-1)t)(1-t)^t]}{n(n-1)(N-1)} \quad (12-5)$$

محاسبه می‌شود (۴۷):

در این معادله، N و n به ترتیب تعداد خانواده‌ها و تعداد افراد در هر خانواده (تعداد کل افراد اندازه‌گیری شده برابر $T=nN$) و t همبستگی داخل گروهی (خانواده) است. هر گاه تعداد کل افراد مورد اندازه‌گیری (T) کم و $\frac{1}{t} = n$ باشد، واریانس همبستگی داخل گروهی حداقل است (معادله ۱۳-۵). بنابراین، بهترین اندازه خانواده به میزان همبستگی داخل گروهی و ضریب وراثت‌پذیری بستگی دارد. با توجه به تنوع جمعیت‌ها، اطلاع از مقدار ضریب وراثت‌پذیری در بهترین وضعیت نیز تقریبی است. به این سبب، نمی‌توان بهترین اندازه خانواده را از قبل به طور دقیق تعیین کرد. اگر اندازه خانواده کمتر از تعداد مورد نظر باشد، کاهش کارآیی طرح بیشتر از حالتی است که اندازه خانواده بیشتر از بهترین تعداد باشد. بنابراین، بهتر است اندازه خانواده‌ها بیشتر از اندازه مورد نظر باشد. برآورد تقریبی واریانس نمونه‌گیری همبستگی داخل گروهی در بهترین وضعیت آزمایشگاهی به صورت زیر است:

$$\sigma'_{\text{e}} = \frac{\Delta t}{T} \quad (13-5)$$

برای برآورد واریانس نمونه‌گیری وراثت‌پذیری، باید واریانس همبستگی خواهران تنی را در عدد ۴ و واریانس همبستگی ناتنی را در عدد ۱۶ ضرب کرد. سپس با منظور کردن $t = h^4$ در معادله ۱۳-۵، واریانس نمونه‌گیری وراثت‌پذیری خواهران تنی به صورت زیر

$$\sigma'_{h^2} = \frac{16}{T} \sigma'_{\text{e}} \quad (14-5) \quad \text{برآورد می‌شود:}$$

با قرار دادن $t = h^4$ در معادله ۱۳-۵ برآورد تقریبی واریانس نمونه‌گیری از خواهران ناتنی به صورت زیر خواهد بود:

$$\sigma'_{h^2} = \frac{32}{T} \sigma'_{\text{e}} \quad (15-5)$$

بنابراین در وضعیت مساوی، برآورد حاصل از خواهران تنی دو برابر دقیق‌تر از برآورد حاصل از خواهران ناتنی است. با توجه به معادله‌های ۸-۵ و ۹-۵، اشتباه معیار تقریبی ضریب وراثت‌پذیری صفات مربوط به زنبور عسل به صورت زیر برآورد می‌شود:

$$\sigma'_{h^2} = \frac{8h^4}{\theta T} \quad (16-5)$$

انحراف معیار ضریب وراثت‌پذیری از روش مؤلفه‌های واریانس جذر معادله‌های بالاست.

رگرسیون نتاج بر والد(ین)

معادله واریانس نمونه‌گیری ضریب رگرسیون به صورت زیر است:

$$\sigma_b^2 = \frac{1}{N-2} \left[\frac{\sigma_y^2}{\sigma_x^2} - b^2 \right] \quad (17-5)$$

در این معادله، σ_y^2 و σ_x^2 به ترتیب، واریانس‌های متغیر مستقل (والد) و متغیر وابسته (نتاج) و N نیز تعداد مشاهدات x و y است که به صورت جفت، مساوی تعداد خانواده‌های مورد آزمایش و b نیز ضریب رگرسیون y بر x است. اگر این معادله به صورت ساده و تقریبی نوشته شود، برای استفاده در یک طرح آزمایشی مناسب است. برآورد تقریبی واریانس نمونه‌گیری رگرسیون فرزند بر والد(ین) از معادله زیر محاسبه می‌شود:

$$\sigma_b^2 = \frac{K[1+(n-1)t]}{nN} \quad (18-5)$$

در این معادله، K تعداد والد، n تعداد نتاج اندازه‌گیری شده در هر خانواده، t هم‌بستگی فنوتیپ بین افراد خانواده‌ها و N تعداد خانواده‌های است. با توجه به این که nN تعداد کل نتاج اندازه‌گیری شده و محدودکننده مقیاس آزمایش است، هرگاه $t=1$ باشد، [یعنی $(n-1)t=0$] واریانس نمونه‌گیری حداقل است. بنابراین، مؤثرترین طرح آزمایشی در این وضعیت، داشتن بیشترین تعداد خانواده (در حد امکان) و اندازه‌گیری یک فرزند از هر خانواده است.

یک والد (ملکه مادری): $K=1$ و n (با شرایط مورد نظر) نیز مساوی ۱ است. بنابراین، اشتباه معیار تقریبی ضریب وراثت‌پذیری به صورت زیر است:

$$S.e(h^2) = 2\sigma_b = \frac{2}{\sqrt{N}} \quad (19-5)$$

دو والد (ملکه‌های مادری و پدری): $K=2$ و n (با شرایط مورد نظر) نیز مساوی ۱ است. بنابراین، اشتباه معیار تقریبی ضریب وراثت‌پذیری میانگین والد(ین) از معادله زیر برآورد می‌شود:

$$S.e(h^2) = \sigma_b = \sqrt{\frac{2}{N}} \quad (20-5)$$

بنابراین، در وضعیت مساوی، برآورد حاصل از میانگین والدین دقیق‌تر از برآورد حاصل از یک والد است. به علاوه، با توجه به معادله ۱۹-۵، اشتباه معیار تقریبی ضریب وراثت‌پذیری صفات مربوط به زنبورهای کارگر به صورت زیر برآورد می‌شود:

$$S.e(h^2) = \frac{1}{\theta} \cdot 0.08 \quad (21-5)$$

برآورد ضریب وراثت‌پذیری زیست‌رفتاری

بررسی‌ها نشان می‌دهد که مقدار ضریب وراثت‌پذیری صفات رفتاری بیشتر از صفات تولیدی است. به علاوه، ضریب وراثت‌پذیری صفات مربوط به تولید مثل (میزان تخم‌گذاری ملکه) کم است (۴).

در برخی بررسی‌ها، مقدار ضریب وراثت‌پذیری تولید عسل متوسط (۱۹، ۴) و در یک بررسی دیگر، زیاد برآورد شده است (۷۹). مقدار ضریب وراثت‌پذیری رفتار دفاعی نیز زیاد برآورد شده است (۴). برخی بررسی‌ها نشان می‌دهد که برآورد وراثت‌پذیری برای صفات تولید عسل و رفتار دفاعی، خیلی کم تا خیلی زیاد است. یک دلیل این تفاوت‌ها، روش‌های تولید عسل و رفتار دفاعی، خیلی کم تا خیلی زیاد است. ضریب وراثت‌پذیری از روش تجزیه واریانس، در مقایسه با روش رگرسیون نتاج بر والد کمی بیشتر و احتمالاً به دلیل تأثیر واریانس مربوط به آثار مادری و آثار ژنتیک غیر افزایشی است. تفاوت دیگر در مقادیر برآورد ضریب وراثت‌پذیری تولید عسل را احتمالاً می‌توان ناشی از متفاوت بودن برآورد روابط خویشاوندی بین زنبورهای کارگر هر کلنی دانست. اکثر صفات تولیدی، مانند تولید عسل، از آثار محیطی (عام و آثار مادری مربوط به فرمون ملکه) تأثیر می‌پذیرد و بهتر است با انتخاب بر اساس رکورد هر کلنی، همراه با رکوردهای کلنی‌های خویشاوند، پیشرفت ژنتیک این صفت مهم و اقتصادی را افزایش داد (فصل هفتم). با توجه به آن که سهم واریانس ژنتیک (افزايشی) در واریانس فتوتیپ صفات رفتاری (رفتار دفاعی و رفتار بچه‌دهی) در مقایسه با سایر صفات تولیدی بیشتر است، مشخص می‌شود که عوامل محیطی و ملکه، بر صفات رفتار کمتر تأثیر می‌گذارند و با عمل انتخاب بر اساس رکورد هر کلنی، پیشرفت ژنتیک نسبتاً مطلوب خواهد بود. ضریب وراثت‌پذیری صفات زیست‌رفتاری زنبور عسل در جدول ۳-۵ آمده است. ضریب وراثت‌پذیری برخی صفات زیست‌رفتاری مربوط به ملکه (Q) و زنبورهای کارگر (W)، که از معادله‌های ۱۲-۵ و ۱۴-۵ برآورد شده، در جدول ۴-۵ ارائه شده است.

جدول ۳-۵- ضریب وراثت‌پذیری بعضی صفات زیست‌رفتاری زنبور عسل

منبع	h^2	صفت	روش
Babdy (1967)	۰/۹۵	پرورش نوزادان در فصل زمستان	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۵۱	پرورش نوزادان در فصل مرکبات	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۲۴	پرورش نوزادان در فصل شبد	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۲۸	پرورش نوزادان در فصل پنه	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۹	پرورش نوزادان در طول سال	رگرسیون نتاج بر مادر
Rinderer(1968)	۰/۱۶	مقدار تخم گذاری ملکه	رگرسیون نتاج بر مادر
Prichner(1962)	۰/۳۵	پرورش نوزادان	تجزیه واریانس
همان	۰/۲۳	تولید عسل	تجزیه واریانس
Soller(1967)	۰/۶	تولید عسل بهاره	تجزیه واریانس
همان	۰/۵۸	تولید عسل سالانه	تجزیه واریانس
Collins(1984)	۰/۵۷	تعداد نیش در گلوله چرمی	تجزیه واریانس
Milne(1984)	۰/۶۴	وزن شفیره زنبورهای کارگر	تجزیه واریانس
Collins(1984)	۰/۲-۰/۹۲	مقدار تولید عسل در آزمایشگاه	تجزیه واریانس

پاسخ به یک فرمون هشداردهنده:

همان	۰/۰۴-۰/۱۲	الف) برای واکنش اولیه زنبورها	تجزیه واریانس
همان	۰/۳۱-۱/۲۸	ب) برای سرعت واکنش	تجزیه واریانس
همان	۰/۱-۰/۹۳	رفتار دفاعی	تجزیه واریانس
همان	۰/۴۹-۱/۱۵	اندازه سلول شان	تجزیه واریانس
بصیری (۱۳۷۶)	۰/۷۶۹±۰/۰۴۷	مقدار تخم گذاری و نوزاد	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۲۸۴±۰/۰۵۴	جمعیت کلی	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۴۰±۰/۰۵۴	مقدار عسل استخراجی	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۴۳۵±۰/۰۴۵	کل تولید عسل	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۹۳۸±۰/۰۵۹	تعداد نیش به گلوله چرمی	رگرسیون نتاج بر مادر
همان	۰/۰۹۱±۰/۰۲۹	تعداد شاخون ملکه	رگرسیون نتاج بر مادر

جدول ۵-۴- ضریب وراثت پذیری صفات (بست رفتاری ملکه و زنبورهای کارگر) (۲۵، ۶)

h^r_w	h^r_Q	صفت
۰/۲۶	۰/۱۵	تولید عسل
۰/۳۹	۰/۴۵	تولید موم
۰/۴۱	۰/۴۰	رفتار دفاعی
۰/۹۱	۰/۵۸	آرامش روی شان
۰/۷۶	۰/۴۶	رشد بهاره

برآورد ضریب وراثت پذیری صفات ظاهری

صفات ظاهری زنبور عسل پایه و اساس شناسایی نژادهای گوناگون است که در سطح جهان گسترش یافته‌اند. تشخیص تعدادی از این خصوصیات بسیار بارز و مشخص و تشخیص تعدادی دیگر، بسیار مشکل و مستلزم دقت بسیار است. تأثیر صفات ظاهری بر سازگاری طبیعی زنبور کم است. بنابراین، تأثیر عوامل محیطی بر آنها کمتر و در نتیجه، وراثت پذیری آنها زیاد است. برای مثال، می‌توان صفات رنگ یا اندازه قسمت‌های متفاوت بدن را، که ضریب وراثت پذیری آنها $۰/۹۲-۰/۵۳$ است، نام برد.

بررسی‌ها نشان می‌دهند که ضریب وراثت پذیری صفات ظاهری زنبورهای عسل اروپایی و آفریقایی مانند طول بال عقب، طول ساق و طول ران کم، طول پنجه اول و عرض غدد موم متوسط و طول بال جلو، عرض بال جلو، عرض بال عقب، طول غدد موم، فاصله غدد موم، تعداد قلاب‌های بال عقب و طول نیم حلقه سوم شکمی زیاد است (۶۸).

ضریب وراثت پذیری صفات طول بال جلو و طول ساق متوسط و طول خرطوم، عرض بال جلو و طول بال عقب زیاد برآورد شده است (۱۹). در بررسی دیگر ضریب وراثت پذیری طول بال عقب، عرض بال عقب و طول ساق پای سوم زیاد برآورد شد (۱۶).

ضریب وراثت پذیری صفات ظاهری زیاد و برای استفاده در زمینه خلوص و ثبت نژادی، بسیار مهم است. برآورد ضریب وراثت پذیری برخی از صفات ظاهری زنبور عسل در جدول ۵-۵ ارائه شده است.

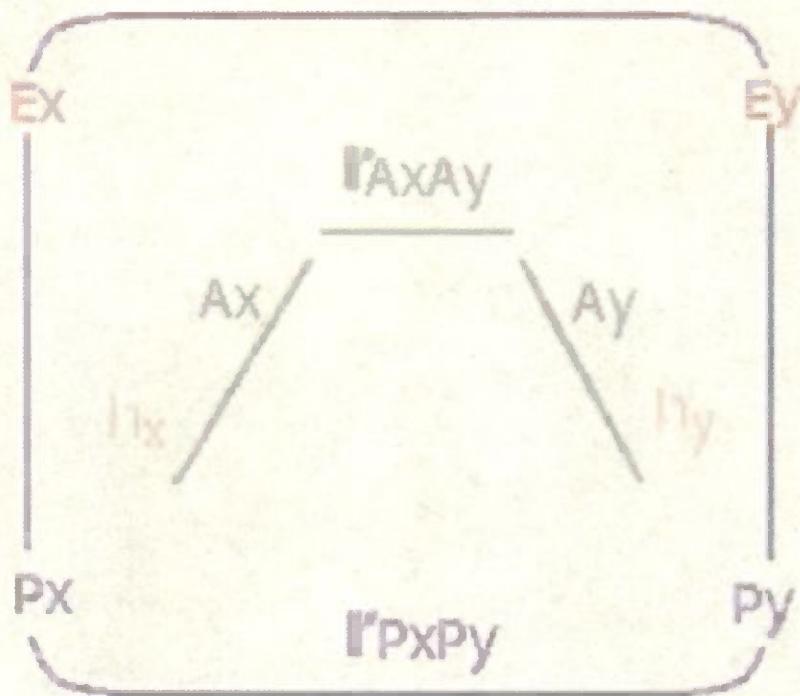
جدول ۵-۵- ضریب وراثت‌پذیری بعضی از صفات ظاهری (زیبور عسل)

منبع	h^r	صفت
مستأجران (۱۳۷۵)	۰/۷۶	طول خرطوم
(۱۳۷۹) قریشی و ۰/۴۱ و ۰/۳۰±۰/۰۳		طول بال جلو
همان	۰/۸۷ و ۰/۳۹±۰/۰۶	عرض بال جلو
همان	۰/۹۶ و ۰/۶۱±۰/۰۸	طول بال عقب
قریشی (۱۳۷۵)	۰/۶۴±۰/۰۸	طول ساق پای سوم
همان	۰/۶۴±۰/۰۸	عرض بال عقب
Oldroyd(1991)	۰/۱۹	طول ران
همان	۰/۳۷	طول پنجه اول
همان	۱/۱۹	عرض پنجه اول
همان	۰/۶۹	طول نیم حلقة سوم شکمی
همان	۰/۴۸	طول غدد موم
همان	۰/۲۲	عرض غدد موم
همان	۰/۶۲	فاصله غدد موم
همان	۰/۶۶	تعداد قلاب‌های بال عقب
قریشی (۱۳۷۹)	۱/۱۲±۰/۱۱	سطح سبد گرده
همان	۰/۴۱±۰/۰۶	رنگ نیم حلقه سوم شکمی
همان	۰/۴۰±۰/۰۶	رنگ سپرچه (Sc)

خودآزمایی

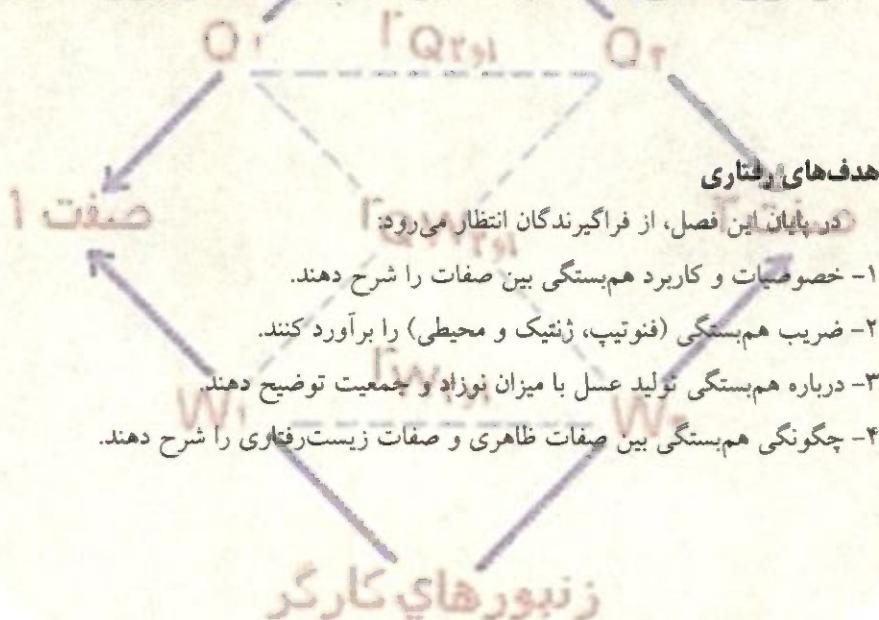
- ۱- اهمیت ضریب وراثت‌پذیری را در اصلاح نژاد شرح دهید.
- ۲- عوامل مؤثر بر وراثت‌پذیری را نام ببرید.
- ۳- اگر آثار افزایشی زن‌ها بر ظهور یک صفت زیاد باشد، وراثت‌پذیری صفت است:
- | | | | |
|----------|-------|----------|---------|
| الف) صفر | ب) کم | ج) متوسط | د) زیاد |
|----------|-------|----------|---------|
- ۴- بهترین روش برآورد ضریب وراثت‌پذیری را در زنبور عسل شرح دهید.
- ۵- در یک زنبورستان، آمیزش‌ها به صورت آزاد و ضریب رگرسیون صفت شهدآوری بین کلنی‌های دختری و مادری ۰/۳۵ است. وراثت‌پذیری این صفت را برآورد کنید.
- ۶- در کدام روش برآورد ضریب وراثت‌پذیری، دقت برآورد بیشتر است؟

r_{ExEy}



فصل ششم

برآورد ضریب همبستگی بین صفات زنبور عسل



همبستگی بین صفات

ضریب همبستگی معیاری است که ارتباط دو صفت مورد نظر را نشان می‌دهد. بسیاری از صفات زیست‌رفتاری و ظاهری موجودات با هم همبستگی نشان می‌دهند. امکان دارد همبستگی فنوتیپ بین دو صفت بر اثر همبستگی ژنتیک و محیطی و به خصوص اثر مقابل آنها باشد. به این سبب، جمع همبستگی‌های ژنتیک و محیطی دو صفت، با مقدار همبستگی مشاهده شده (فنوتیپ) برابر نیست.

در بررسی ژنتیک صفات و برای سنجش عوامل مشترک مؤثر بر دو صفت، سه نوع همبستگی ژنتیک^۱، فنوتیپ^۲ و محیطی^۳ محاسبه می‌شود. اهمیت همبستگی ژنتیک در اصلاح نژاد، بیش از مقادیر همبستگی فنوتیپ و محیطی است (۴۷). همبستگی ژنتیک بین صفات در اثر موارد زیر است (۵۴، ۴):

✓ پلیتوتروپی^۴؟

✓ پیوستگی بین ژن‌ها (لينکاژ)^۵؟

✓ غیر مشابه بودن آلل‌ها و ژن‌ها^۶ (هتروزیگوستی).

پلیتوتروپی به این معناست که یک ژن در یک مکان ژنی، بیشتر از یک صفت را کنترل کند. به عبارت دیگر، یک ژن به تنهایی در بروز بیش از یک صفت مؤثر باشد.

1- Genetic correlation

2- Phenotypic correlation

3- Environment correlation

4- Pleiotropy

5- Linkage

6- Heterozygosity

پیوستگی بین ژن‌ها (لینکاژ) به صورتی است که مکان ژن‌های کترل‌کننده دو صفت مورد مطالعه، روی یک کروموزوم و نزدیک به هم قرار گرفته باشند. پیوستگی بین ژن‌ها مانع از تفرق مستقل آنها در تقسیم میوز می‌شود و کروموزوم‌های حامل آلل‌های خاص در دو مکان ژنی به هم پیوسته، با آثار هم‌جهت یا غیر هم‌جهت، به یک گامت مستقل می‌شوند.

اگر در تقسیم میوز تبادل قطعات کروموزومی^۱ صورت گیرد، امکات دارد جهت اثر دو صفت موردنظر تغییر کند. بنابراین، اگر لینکاژ سبب همبستگی ژنتیک و آمیزش‌ها در چند نسل به صورت تصادفی باشد، ممکن است مقدار همبستگی به مرور تغییر کند؛ زیرا تبادل قطعات کروموزومی باعث می‌شود این پیوستگی از بین برود و لینکاژ در جامعه به حالت تعادل برسد. غیر مشابه بودن آلل‌ها و ژن‌ها (هتروزیگوستی) در یک مکان ژنی باعث افزایش قدرت زیست جانداران و بهبود برخی صفات دیگر (مانند تولید نوزادان) می‌شود. اگر همبستگی ژنتیک با روش صحیح برآورد شود، در برنامه‌های اصلاح نژاد اهمیت زیادی دارد. زیرا اگر بین دو صفت همبستگی ژنتیک وجود داشته باشد، انتخاب برای یک صفت، سبب تغییر در صفت دیگر نیز می‌شود.

هم‌بستگی ژنتیک افزایشی^۲ بین دو صفت مشابه و راثت‌پذیری به مفهوم خاص است و چون فقط در اثر متوسط ژن‌ها حاصل می‌شود و آثار ژنی غلبه و ایستازی بر آن مؤثر نیست، به نتاج قابل انتقال است.

هم‌بستگی محیطی (RE) بین دو صفت در صورتی زیاد است که یک محیط خاص هم‌زمان در هر دو صفت مؤثر باشد. مانند وضعیت محیطی که سبب افزایش تعداد نوزادان در کلنی و افزایش محصول عسل می‌شود. همبستگی محیطی بر اثر همبستگی ژنتیک غیر افزایشی (غلبه و ایستازی) به وجود می‌آید. البته تفکیک بخش همبستگی ژنتیک غیر افزایشی از همبستگی محیطی، تقریباً غیر ممکن است (۴۷).

هم‌بستگی فنوتیپ از رکورهای مربوط به دو صفت، که با هم ارتباط دارند، محاسبه می‌شود. مقدار ضریب همبستگی بین ۱ تا ۱- است (۴۶).

1- Crossing over

2- Additive genetic correlation

برآورد ضریب همبستگی

همبستگی فنوتیپ برابر با مجموع همبستگی ژنتیک افزایشی و همبستگی ژنتیک غیر افزایشی (عوامل محیطی و ژنتیک غیر افزایشی) یا اثر متقابل بین آنهاست. اگر فنوتیپ برای صفت X ، P_x شامل اثر ژنتیک افزایشی (A_x)، اثر محیطی و ژنتیک غیر افزایشی (E_x) و E_x مستقل از هم باشد (فرض شود اثر متقابل وجود ندارد)، می‌توان نوشت:

$$P_x = A_x + E_x \quad (1-6)$$

$$V_{P_x} = V_{A_x} + V_{E_x} \quad (2-6)$$

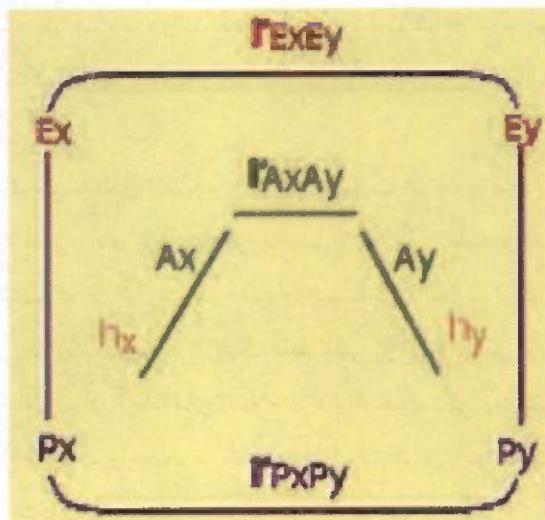
نسبت واریانس ژنتیک افزایشی به واریانس فنوتیپ، ضریب وراثت‌پذیری است و نسبت واریانس محیطی به واریانس فنوتیپ، e^r_x فرض می‌شود.

$$h^r_x = \frac{V_{A_x}}{V_{P_x}} \quad (3-6)$$

$$e^r_x = \frac{V_{E_x}}{V_{P_x}} \quad (4-6)$$

$$h^r_x + e^r_x = 1 \quad (5-6)$$

در تصویر ۱-۶، ارتباط همبستگی ژنتیک، فنوتیپ و محیطی نشان داده می‌شود.



▲ شکل ۱-۶- همبستگی فنوتیپ، ژنتیک و محیطی بین دو صفت x و y (۳۳)

با توجه به وجود رابطه زیر برای کوواریانس $P_x P_y$ برقرار خواهد بود:

$$CoV_{P_x P_y} = CoV_{A_x A_y} + CoV_{A_x E_y} + CoV_{E_x A_y} + CoV_{E_x E_y} \quad (6-6)$$

$$CoV_{A_x E_y} = CoV_{E_x A_y}$$

با فرض این که کوواریانس ژنتیک و محیطی برابر صفر باشد، یعنی تغییرات ژنتیک مستقل از تغییرات محیطی باشند، معادله ۶-۶ به صورت زیر تغییر می‌کند:

$$CoV_{P_x P_y} = CoV_{A_x A_y} + CoV_{E_x E_y} \quad (7-6)$$

بنابراین، کوواریانس فتوتیپ برابر با مجموع کوواریانس ژنتیک و کوواریانس محیطی است. متخصصان اصلاح نژاد به جای کوواریانس‌های بالا، از هم‌بستگی بین آنها استفاده می‌کنند. در نتیجه:

$$r_p = \frac{CoV_{P_x P_y}}{\sigma_{p_x} \sigma_{p_y}} = \frac{CoV_{A_x A_y}}{\sigma_{p_x} \sigma_{p_y}} + \frac{CoV_{E_x E_y}}{\sigma_{p_x} \sigma_{p_y}} \quad (8-6)$$

همچنین می‌توان نوشت:

$$r_p = r_A h_y + r_e e_x e_y \quad e_x e_y = \sqrt{(1-h_x^2)(1-h_y^2)} \quad (9-6)$$

بنابراین، عوامل محیطی در صورتی یکی از دلایل هم‌بستگی فتوتیپ است که همزمان، بر دو صفت مؤثر باشد. اگر ضریب وراثت‌پذیری هر دو صفت کم باشد، سهم اصلی هم‌بستگی فتوتیپ بر اثر هم‌بستگی محیطی است و اگر ضریب وراثت‌پذیری زیاد باشد، هم‌بستگی ژنتیک بر هم‌بستگی فتوتیپ مؤثرter است.

هم‌بستگی ژنتیک نیز مانند وراثت‌پذیری به دو صورت عام و خاص بیان می‌شود. در هم‌بستگی ژنتیک به مفهوم عام، علاوه بر اثر افزایشی ژن‌ها، اثر غلبه و ایستازی نیز وجود دارد. باید توجه داشت که دو اثر ژنتیک غلبه و ایستازی قابل توارث نیست و در پاسخ انتخاب، نقش مهمی ندارند. هم‌بستگی ژنتیک فقط ناشی از اثر افزایشی ژن‌هاست. عموماً از هم‌بستگی ژنتیک خاص برای برنامه‌های اصلاح نژاد و از هم‌بستگی ژنتیک بین صفات، برای تعیین اثر متقابل بین ژنوتیپ و محیط نیز استفاده می‌شود. اگر بین دو صفت هم‌بستگی ژنتیک وجود داشته باشد، انتخاب برای یکی از دو صفت سبب تغییر در صفت دیگر می‌شود که به آن پاسخ انتخاب غیر مستقیم می‌گویند. اگر هم‌بستگی ژنتیک بین دو صفت مثبت باشد، انتخاب

برای افزایش میانگین یک صفت، سبب افزایش میانگین صفت دیگر نیز می‌شود. اگر همبستگی ژنتیک بین دو صفت، به اندازه کافی زیاد باشد، می‌توان با رکورددگیری و انتخاب برای یک صفت، میانگین صفت دیگر را نیز تغییر داد (۴۷). از این پدیده در موارد زیر استفاده می‌شود:

- ۱- در صورتی که اندازه گیری یک صفت مشکل یا آن صفت غیر قابل اندازه گیری باشد.
- ۲- صفت مورد نظر در زمان انتخاب، قابل رکورددگیری نباشد.
- ۳- صفت فقط در یک جنس قابل رکورددگیری باشد (مانند تخم گذاری ملکه).
- ۴- برای رکورددگیری، در وقت، هزینه و وسایل صرفه‌جویی شود.

همبستگی محیطی بخشی از همبستگی فنوتیپ است که در اثر عوامل محیطی و عوامل ژنتیک غیر افزایشی (غلبه و اپیستازی) در مکان‌های ژئی به وجود می‌آید. اگر بین دو صفت همبستگی محیطی وجود داشته باشد، با تغییر عوامل محیطی (خاص) مؤثر بر یکی از آنها، صفت دیگر نیز تغییر می‌کند.

برای برآورد همبستگی بین صفات از روش رگرسیون نتاج بر والد با بهره گیری از نرم افزارهای مناسب یا از معادله‌های زیر استفاده می‌کنند (۴):

ضریب همبستگی فنوتیپ

$$r_p = \frac{\hat{\sigma}_{xy}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_x^2 \cdot \hat{\sigma}_y^2)}} \quad (10-6)$$

در این معادله $\hat{\sigma}_{xy}$ برآورد کوواریانس دو صفت x و y ، $\hat{\sigma}_x^2$ و $\hat{\sigma}_y^2$ به ترتیب برآورد واریانس صفت x و واریانس صفت y است.

ضریب همبستگی ژنتیک

$$r_g = \frac{\hat{\sigma}_{x_1 y_1} + \hat{\sigma}_{x_2 y_1}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{x_1 y_1}^2 \cdot \hat{\sigma}_{x_2 y_1}^2}} \quad (11-6)$$

در این معادله، رابطه‌های $\hat{\sigma}_{x_1 y_2}$ و $\hat{\sigma}_{x_2 y_2}$ به ترتیب، برآورد کوواریانس صفت x در نسل اول (والد) و صفت y در نسل دوم (نتاج) و برآورد کوواریانس صفت x در نسل دوم و صفت y در نسل اول است. $\hat{\sigma}_{x_1 y_2}$ و $\hat{\sigma}_{x_2 y_2}$ نیز برآورد کوواریانس صفات x و y در نسل اول و برآورد صفات x و y در نسل دوم است.

ضریب همبستگی محیطی

$$r_e = \frac{r_p - r_g h_1 h_\gamma}{\sqrt{(1-h_1^2)(1-h_\gamma^2)}} \quad (12-6)$$

در این معادله، r_p و r_g به ترتیب، ضریب همبستگی فتوتیپ و ژنتیک صفات است. h_1 و h_γ نیز جذر ضریب وراثت پذیری صفات ۱ و ۲ است. خطای معیار ضریب همبستگی ژنتیک، از معادله زیر برآورد می‌شود:

$$SE(r_g) = \frac{1-r_g^2}{\sqrt{2}} \cdot \sqrt{\frac{SE(h_1^2) \cdot SE(h_\gamma^2)}{h_1^2 h_\gamma^2}} \quad (13-6)$$

در این معادله، r_g^2 مربع ضریب همبستگی ژنتیک بین دو صفت ۱ و ۲، $SE(h_1^2)$ و $SE(h_\gamma^2)$ به ترتیب، خطای معیار ضریب وراثت پذیری دو صفت ۱ و ۲ است. با تجزیه واریانس و کوواریانس، ضریب همبستگی ژنتیک، فتوتیپ و محیطی بین صفات مورد نظر با معادله‌های زیر برآورد می‌شود (۱۷):

ضریب همبستگی فتوتیپ

$$r_{p(xy)} = \frac{\hat{\sigma}_{e(xy)} + \hat{\sigma}_{s(xy)}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{e(x)}^2 + \hat{\sigma}_{s(x)}^2)(\hat{\sigma}_{e(y)}^2 + \hat{\sigma}_{s(y)}^2)}} \quad (14-6)$$

ضریب همبستگی ژنتیک

$$r_{G(xy)} = \frac{\hat{\sigma}_{s(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{s(x)}^2 \cdot \hat{\sigma}_{s(y)}^2}} \quad (15-6)$$

ضریب همبستگی محیطی

$$r_{E(xy)} = \frac{\hat{\sigma}_{e(xy)} + 2\hat{\sigma}_{s(xy)}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{e(x)}^2 + 2\hat{\sigma}_{s(x)}^2)(\hat{\sigma}_{e(y)}^2 + 2\hat{\sigma}_{s(y)}^2)}} \quad (17-6)$$

اجزای این معادله‌ها عبارت اند از:

$\hat{\sigma}_{s(xy)}$ = برآورد کوواریانس دو صفت X و Y در بین ملکه‌های مادری؛

$\hat{\sigma}_{e(xy)}$ = برآورد کوواریانس دو صفت X و Y در داخل ملکه‌های مادری؛

$\hat{\sigma}_{s(x)}^2$ = برآورد واریانس صفت X بین ملکه‌های مادری؛

$\hat{\sigma}_{s(y)}^2$ = برآورد واریانس صفت Y بین ملکه‌های مادری؛

$\hat{\sigma}_{e(x)}^2$ = برآورد واریانس صفت X داخل ملکه‌های مادری؛

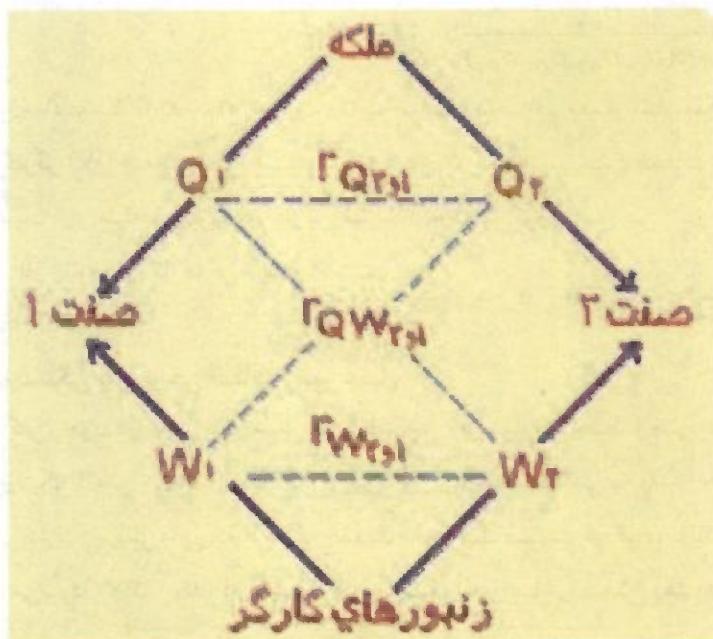
$\hat{\sigma}_{e(y)}^2$ = برآورد واریانس صفت Y در داخل ملکه‌های مادری.

برای محاسبه مقادیر انحراف معیار ضریب همبستگی، می‌توان از معادله‌های تعدیل شده تالیس^۱ استفاده کرد.

همبستگی بین صفات با اثر ملکه و زنیورهای کارگر

اگر آثار ملکه و زنیورهای کارگر بر دو صفت مؤثر باشد، همبستگی صفات ملکه و

زنیورهای کارگر با استفاده از روابط تصویر ۶-۴ برآورد می‌شود (۲۶، ۶) :



▲ شکل ۶-۴- همبستگی ژنتیک صفات با آثار ملکه و زنیورهای کارگر

در این همبستگی‌ها:

Q_1 و Q_2 به ترتیب آثار ملکه بر صفات ۱ و ۲؛

W_1 و W_2 به ترتیب آثار زنبورهای کارگر بر صفات ۱ و ۲؛

$r_{Q_1 \cdot Q_2}$ همبستگی ژنتیک بین Q_1 و Q_2 ؛

$r_{W_1 \cdot W_2}$ همبستگی ژنتیک بین W_1 و W_2 ؛

$r_{QW_1 \cdot Q_2}$ همبستگی ژنتیک بین Q_1 و W_2 یا W_1 و Q_2 (همبستگی متقابل) و در نتیجه،

همبستگی ژنتیک مربوط، به صورت زیر محاسبه می‌شود:

$$r_{Q_1 \cdot Q_2} = \frac{\sigma_{Q_1, Q_2}}{\sigma_{Q_1} \cdot \sigma_{Q_2}} \quad (16-6)$$

$$r_{W_1 \cdot W_2} = \frac{\sigma_{W_1, W_2}}{\sigma_{W_1} \cdot \sigma_{W_2}} \quad (17-6)$$

$$r_{QW_1 \cdot Q_2} = \frac{\sigma_{QW_1, Q_2}}{0.5(\sigma_{Q_1} \cdot \sigma_{W_2} \cdot \sigma_{Q_2} \cdot \sigma_{W_1})} \quad (18-6)$$

در این معادله‌ها، σ_{Q_1} ، σ_{W_1} ، σ_{Q_2} و σ_{W_2} به ترتیب انحراف معیار آثار ملکه (Q) و زنبورهای کارگر (W) صفات ۱ و ۲ است. $\sigma_{Q_1 \cdot Q_2}$ و $\sigma_{W_1 \cdot W_2}$ کوواریانس بین صفات ۱ و ۲ به ترتیب به سبب آثار ملکه و زنبورهای کارگر است. $\sigma_{QW_1 \cdot Q_2}$ نیز کوواریانس بین آثار ملکه بر صفت ۱ و آثار زنبورهای کارگر بر صفت ۲ است.

ضریب همبستگی بین برخی صفات زنبور عسل

به طور کلی، چون در کلی زنبور عسل اثر متقابل بین ژنتیک و محیط وجود دارد (۲۴)، همبستگی ژنتیک کاهش می‌یابد. ذخیره کردن عسل و رشد جمعیت کلی به مقدار جمجمه کندو شهد بستگی دارد. در کلیه‌ای که افزایش جمعیت به سرعت صورت می‌گیرد، تولید بجه کندو بیشتر دیده می‌شود (۷۷) که امکان دارد عملکرد تولید عسل آخر فصل را کاهش دهد. همبستگی ژنتیک صفات عملکرد کوتاه مدت و رفتار صحراءگردی با مقدار تولید عسل، زیاد و معنی دار است. همبستگی طول دوره شفیرگی با طول عمر زنبور کارگر مثبت، ولی با مقاومت در برابر آفت واروآ منفی است.

بعضی زنبورداران بر این باورند که بین دو صفت رفتار دفاعی و تولید عسل، همبستگی فنوتیپ مثبت وجود دارد (۸۲). ولی بررسی نشان می‌دهد که بین این دو صفت، همبستگی فنوتیپ وجود ندارد (۸۲، ۸۳). یا بسیار کم است و معنی‌دار نیست. بررسی‌های دیگر نشان می‌دهد که همبستگی بین میزان تخم‌گذاری و مقدار تولید عسل (در یک کلنی) با مقدار گرده ذخیره شده زیاد است. همبستگی صفات میزان غلظت اسپرم زنبور نر و تفاوت وزن ملکه پس از تلقیح، با توسعه کلنی و مقدار تولید عسل، معنی‌دار است. همبستگی بین تولید موم با تولید عسل مثبت و بین تولید موم و رفتار بهجه‌دهی منفی است (۶).

همبستگی برخی صفات آزمایشگاهی مانند ذخیره شهد، وزن شفیره‌ها، طول عمر زنبورهای کارگر و سطح سبد گرده با صفات میزان جمعیت و تولید عسل مثبت است (۳۴). به این سبب، می‌توان در برنامه‌های اصلاح نژاد، از آنها استفاده کرد.

همبستگی تولید عسل با تعداد نوزادان و جمعیت

معمولًا زنبورداران بر این باورند که ظرفیت تخم‌گذاری ملکه به طور مستقیم بر تعداد نوزاد تولید شده در کلنی تأثیر می‌گذارد که علاوه بر تأثیر بر میزان جمعیت کلنی، عامل مهمی در مقدار تولید عسل نیز هست. ولی باید توجه داشت کلنی‌هایی که بیشترین تعداد نوزاد را دارند، همیشه پرجمعیت‌ترین کلنی‌ها نیستند و پرجمعیت‌ترین کلنی‌ها نیز همیشه بیشترین مقدار عسل را تولید نمی‌کنند. زیرا بررسی‌ها نشان می‌دهد که تمام نوزادان، به زنبورهای بالغ تبدیل نمی‌شوند (۸۶، ۸۲).

بررسی‌های دیگر نشان داده است که ضریب همبستگی بین تعداد نوزادان و جمعیت کلنی و بین تعداد نوزادان و وزن عسل تولید شده و بین جمعیت کلنی و مقدار تولید عسل، بسیار متغیر و اغلب ضعیف یا حتی منفی است (۶۰، ۷۸). پرورش دهنده‌گان زنبور عسل می‌کوشند تولید نوزاد را افزایش دهند تا کلنی به حد اکثر جمعیت برسد؛ ولی عوامل مهم دیگر را نادیده می‌گیرند و به اهمیت نسبی تعداد زنبورهای عسل و تولید فردی (فعالیت فردی زنبور کارگر) کمتر توجه دارند.

به طور کلی، مقدار تولید عسل تابع روابط زیر است (۶۰):

تعداد زنبورهای کارگر \times تولید هر زنبور کارگر = تولید عسل

متوسط طول عمر زنبور کارگر بالغ \times متسط تعداد نوزاد متولد شده در روز = تعداد زنبور کارگر
نتایج یک بررسی نشان داد که در هر کلنی، تعداد زنبورهای کارگر بالغ از تعداد نوزاد
زنبور کارگر متولد شده در ۴۲ تا ۴۹ روز قبل کمتر است. در وضعیت مساعد محیطی، جمعیت
کلنی بیشتر به طول عمر زنبورهای کارگر بستگی دارد. به این سبب، ضریب همبستگی بین
تولید روزانه نوزاد و جمعیت کلنی، کم و معنی دار نیست. در وضعیت نامساعد محیطی،
جمعیت کلنی بیشتر به تولید روزانه نوزاد بستگی دارد. در نتیجه، ضریب همبستگی بین این دو
صفت زیاد و معنی دار است.

ضریب همبستگی بین تولید عسل و کل تعداد نوزاد در بهار، زیاد است؛ ولی بین تولید
عسل و جمعیت کلنی، کم و معنی دار نیست. نکته قابل توجه این است که اغلب تولید عسل به
جای جمعیت کلنی، با تعداد نوزاد همبستگی دارد و تولید هر زنبور کارگر در تمام کلنی‌ها
یکسان نیست و ضریب همبستگی این صفت با کل تولید عسل کلنی زیاد است. به علاوه،
مشخص شده است که افزایش تعداد نوزاد و تولید عسل، سبب کاهش طول عمر زنبورهای
کارگر می‌شود و اثر افزایش تعداد نوزاد در کاهش طول عمر زنبورهای کارگر، در مقایسه با اثر
افزایش عسل بیشتر است (۴، ۶۰).

باید توجه داشت که همواره جمعیت زیاد کلنی مورد نظر نیست؛ بلکه جمعیت مناسب مد
نظر قرار دارد. جمعیت مناسب را می‌توان با مشاهده پرورش زنبور نر مشخص کرد. نکته مهم
دیگر این است که باید بین مقدار جریان شهد طبیعی و جمعیت، تعادل برقرار باشد. ضریب
همبستگی فنوتیپ بین تعدادی صفات زیست‌رفتاری، در جدول ۱-۶، ضریب همبستگی
محیطی و ژنتیک برخی صفات زیست‌رفتاری در جدول ۲-۶ و ضریب همبستگی ژنتیک بین
برخی صفات مزرعه‌ای و آزمایشگاهی در جدول ۳-۶ ارائه شده است. همبستگی ژنتیک بین
تولید عسل و برخی صفات زیست‌رفتاری بر اساس اثر ملکه (Q) و زنبورهای کارگر (W) نیز
در جدول ۴-۶ آمده است.

جدول ۶-۱- ضریب همبستگی فلتویپ بین صفات زیست رفتاری زنبو رعل (۴) (۸۲، ۶۰)

صفت	۱۳	۱۲	۱۱	۱۰	۹	۸	۷	۶	۵	۴	۳	۲	۱
۱. وزن عسل بهاره						۰/۴۵		۰/۹۲	۱				
۲. وزن عسل تابستانه							۰/۸۶		۱				
۳. کل تولید عسل	۰/۰۳۶	۰/۰۰۱	۰/۰۲۵۸	۰/۰۲			۰/۸۵	۰/۷	۰/۰۳۳-۰/۹۶	۱	۰/۹۲		
۴. تولید عسل هر زنبو رگزگر										۱	۰/۸۳-۰/۹۶		
۵. میزان تخم گذاری										۱	۰/۷		
۶. تعداد نوزاد در بهار										۱	۰/۸۵		
۷. تعداد نوزاد در تابستان										۱	۰/۸۶		
۸. تعداد نوزاد در زمستان										۱	۰/۴۵		
۹. تعداد نوزاد در تمام سال			۰/۲-۰/۵۶	۱							۰/۸۲		
۱۰. میزان جمعیت بالغ		۰/۱۲۸	۱			۰/۲-۰/۵۶					۰/۸۵		
۱۱. میزان رشد جمعیت				۱		۰/۱۲۸					۰/۲		
۱۲. تولید بچه کنندو	۰/۱۰۹	۱									۰/۰۰۱		
۱۳. رفتار دفاضی				۱							۰/۰۳۶		

جدول ۶-۲- ضریب همبستگی ژنتیک (بالا، چپ) و محیطی (پایین، راست)

برخی صفات زیست رفتاری (۴)

صفت	۶	۵	۴	۳	۲	۱
۱. مقدار تخم گذاری و نوزاد						
۰/۵۹ ($\pm 0/042$) ۰/۴ ($\pm 0/075$) ۰/۴۱ ($\pm 0/04$) ۰/۶۸ ($\pm 0/05$) ۰/۹۵ ($\pm 0/074$) ۱						
۰/۳۲ ($\pm 0/062$) ۰/۸۷ ($\pm 0/23$) ۰/۳۸ ($\pm 0/084$) ۰/۳۷ ($\pm 0/04$) ۱ ۰/۴						
۰/۵۳ ($\pm 0/034$) ۰/۴۴ ($\pm 0/06$) ۰/۶۲ ($\pm 0/051$) ۱ -۰/۲۴ -۰/۴۸۸						
۰/۴۵ ($\pm 0/04$) ۰/۱۸ ($\pm 0/08$) ۱ ۰/۳۳ ۰/۲ -۰/۰۶۱						
۰/۴۸ ($\pm 0/041$) ۱ ۰/۰۱۴ -۰/۰۵۳ ۰/۶۵۷ -۰/۰۳۶۴						
-۰/۴۸ ($\pm 0/041$) ۱ ۰/۰۱۶ -۰/۰۴۶ -۰/۰۵۶ -۰/۰۴۷ -۰/۰۲۲۹						
۱ -۰/۰۷۱ -۰/۰۴۶ -۰/۰۵۶ -۰/۰۵۷ -۰/۰۲۲۹						

همه مقادیر ضریب همبستگی ژنتیک در سطح آماری ۰/۰۱ معنی دار است.

جدول ۴-۳- همبستگی زنتیک بین صفات مزرعه‌ای و صفات آزمایشگاهی زنبور عسل (۷۴)

اندازه سلول‌های شان	میزان شهدآوری در آزمایشگاه روز دوم روز سوم روز چهارم روز پنجم	صفات آزمایشگاهی	٪ ویژگی
تعداد نیش به (رفتار دفاعی):			
-----	۰/۸۹±۰/۰۵	۰/۹۲±۰/۰۶	۰/۹۰±۰/۰۶
-۰/۱۰	-----	-----	-----
-----	<-۱/۰	<-۱/۰	<-۱/۰
تعداد زنبورها در (عکس‌برداری به مدت رفتار صحراءگردی):			
۰/۹۴±۱	-----	-----	-----
-----	۰/۱۵±۰/۰۸	۰/۵۰±۰/۰۹	۰/۱۸±۰/۱۱
-----	۰/۰۶±۰/۰۷	۰/۱۲±۰/۱	۰/۰۳±۰/۰۹
۰/۳۶±۰/۰۸	۰/۳۶±۰/۰۷	۰/۶۵±۰/۰۶	۰/۲±۰/۰۹
زمان صفر			
۳۰ ثانیه			
۶۰ ثانیه			
۹۰ ثانیه			

جدول ۴-۴- همبستگی زنتیک بین تولید عسل و برخی صفات زیست‌رفتاری
با اثر ملکه و زنبورهای کارگر (۷۴)

T _{QW}	T _Q	T _W	همبستگی زنتیک	:
-۰/۸۶	۰/۷۵	۰/۷۲		تولید موم
۰/۱۱	-۰/۰۶	۰/۰۳		رفتار دفاعی
-۰/۴۴	۰/۳۱	۰/۳۶		آرامش روی شان
-۰/۰۳	۰/۱۸	-۰/۰۳		رشد بهاره

ضریب همبستگی بین برخی صفات ظاهری

همبستگی فنوتیپ بین طول بال جلو، طول خرطوم و قطعات گوناگون پای عقب، مثبت و زیاد است. همبستگی طول رگ بال ۵ (در بال جلو) با طول خرطوم، طول بال جلو و قطعات پای عقب، مثبت است (۷). مشخص شده است که بین صفات مربوط به اندازه بدن (طول بال، طول رگ بال‌ها، اندازه زاویه‌های رگ بال‌ها، طول نیم حلقه سوم شکمی و اندازه عدد موم‌ساز) با ارتفاع محل زیست، همبستگی محیطی وجود دارد. یعنی در ارتفاع کمتر و هوای خشک و گرم‌تر، این صفات کاهش می‌یابد (۴۵). ولی در مطالعات دیگر مشخص شده است که طول قسمت‌های پای عقب زنبور عسل با ارتفاع محل و تغییر وضعیت محیطی همبستگی ندارد یا همبستگی بین طول پای عقب و طول خرطوم با ارتفاع محل، همبستگی کم و مثبتی دارند (۱۶، ۱۷).

در یک بررسی، همبستگی فنوتیپ بین صفات ظاهری زنبورهای کارگر نژاد ایرانی، برآورد شد و نتایج آن در جدول ۵-۶ ارائه شده است. در این بررسی مشخص شد که هر چه زنبورهای کارگر بزرگ‌تر باشند، طول بال، طول خرطوم و طول پای عقب آنها نیز بزرگ‌تر و همبستگی فنوتیپ بین آنها بسیار و زیاد است (۱۱).

نتایج مطالعه دیگری در مورد همبستگی‌های فنوتیپ بین صفات ظاهری نشان می‌دهد که همبستگی صفت طول بال جلو با مساحت سبد گرده، طول خرطوم، طول ساق، عرض بال جلو مثبت و زیاد است. همبستگی عرض بال جلو با طول ساق، طول خرطوم و مساحت سبد گرده مثبت و همبستگی طول ساق با مساحت سبد گرده نیز مثبت است (۲۰). همبستگی فنوتیپ بین طول بال جلو، طول خرطوم، طول ساق، عرض بال جلو، طول بال عقب، نسبت طول به عرض بال جلو و نسبت طول به عرض بال عقب مثبت است. همبستگی ژنتیک بین صفات طول بال جلو، طول ساق، عرض بال جلو، عرض بال عقب و نسبت طول به عرض بال عقب نیز مثبت است (۱۹).

نتایج یک بررسی دیگر نشان می‌دهد که همبستگی ژنتیک بین صفات طول ساق پای سوم با طول بال جلو و مساحت سبد گرده، رنگ سپرچه با رنگ نیم حلقه سوم پشتی، طول بال جلو با عرض بال جلو، طول بال عقب و عرض بال عقب، عرض بال جلو با عرض بال عقب مثبت

است. در همین بررسی مشخص شد که همبستگی ژنتیک تولید عسل فقط با طول ساق پای سوم و مساحت سبد گرده، متوسط و معنی دار است (۱۷).

ضریب همبستگی ژنتیک بین صفات ظاهری و زیست رفتاری توده مرکزی ایران در جدول ۵-۶ و ضریب همبستگی فتوتیپ و ژنتیک بین صفات ظاهری زنبور عسل ایرانی در جدول های ۶-۶ و ۷-۶ ارائه شده است.

به طور کلی، می توان گفت که همبستگی اکثر صفات ظاهری (به غیر از طول و عرض بالها و مساحت سبد گرده یا طول ساق پای سوم) با صفات تولیدی و رفتاری زیاد نیست و از آنها بیشتر برای تشخیص نژادها استفاده می شود.

جدول ۵-۶- ضریب همبستگی بین صفات ظاهری و زیست رفتاری
توده زنبورهای عسل منطقه مرکزی ایران (۱۷)

صفت	تولید عسل	رفتار دفاعی (تعداد نیش در گلوله چرمی)
طول خرطوم	-۰/۱۶۶ ^{ns} ± ۰/۰۸۳	-۰/۰۵۲ ^{ns} ± ۰/۰۳۵
طول ساق پای سوم	۰/۴۲۳ ^{**} ± ۰/۱۲۴	۰/۱۰۳ [*] ± ۰/۰۷۵
رنگ نیم حلقه سوم پشتی شکمی	-۰/۰۳۵ ^{ns} ± ۰/۰۱۵	۰/۱۴۶ [*] ± ۰/۰۹۱
طول بال جلو	۰/۲۶۵ ^{**} ± ۰/۱۱۲	-۰/۰۳۱ ^{ns} ± ۰/۰۱۲
عرض بال جلو	-۰/۱۱۶ ^{**} ± ۰/۰۹۷	۰/۰۱۹ ^{ns} ± ۰/۰۴۲
طول بال عقب	۰/۱۸۶ [*] ± ۰/۰۷۸	۰/۰۱۹ ^{ns} ± ۰/۰۱۳
عرض بال عقب	۰/۰۰۱ ^{ns} ± ۰/۰۰۰۵	-۰/۱۸۰ [*] ± ۰/۰۶۹
مساحت سطح سبد گرده	۰/۳۰۱ ^{**} ± ۰/۱۲۶	۰/۲۱۸ ^{**} ± ۰/۱۲۰
نسبت طول به عرض بال جلو	-۰/۰۲۳ ^{ns} ± ۰/۰۱۰	۰/۰۸۷ ^{ns} ± ۰/۰۲۳
نسبت طول به عرض بال عقب	-۰/۱۸۶ [*] ± ۰/۰۹۴	۰/۱۷۷ [*] ± ۰/۰۸۹
رنگ سپرچه	۰/۰۲۴ ^{ns} ± ۰/۰۱۱	۰/۲۶۱ ^{**} ± ۰/۱۳۷

** = در سطح آماری ۱ درصد معنی دار است ns = در سطح آماری ۵ درصد معنی دار نیست.

* = در سطح آماری ۵ درصد معنی دار است. تعداد مشاهدات = ۱۱۴ عدد

جدول ۶-۶- ضریب همبستگی فنوتیپ بین صفات ظاهری (زنبورهای عسل کارگر ایران) (۱۱)

صفت	A _۲	گویتال	۲. شاخص	D _۷	۳. زاویه	G _{۱۶}	۴. زاویه	طبول پای	۵. طول بال	جلو
-۰/۰۷۱۰ [*]										۲
-۰/۰۳۱۸۱ ^{**}	-۰/۰۷۱۰ [*]	-۰/۰۰۰۸۴	-۰/۰۷۷۳ [*]	-۰/۰۷۲۸ ^{**}	-۰/۰۱۲۷۰ ^{**}	-۰/۰۹۱۴ ^{**}	-۰/۰۱۶۱۲ ^{**}	-۰/۰۷۰۴ [*]	-۰/۰۱۶۴۳ ^{**}	۳
-۰/۰۰۰۸۴	-۰/۰۰۰۰۱۷	-۰/۰۰۰۴۸	-۰/۰۰۰۴۸	-۰/۰۱۲۴	-۰/۰۱۷۷۷ ^{**}	-۰/۰۰۰۹۰	-۰/۰۰۰۹۰	-۰/۰۰۰۹۰	-۰/۰۰۰۹۰	۴
-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۴	-۰/۰۰۰۷۴	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۷۳	۵
-۰/۰۰۰۳۲۹	-۰/۰۰۰۳۲۹	-۰/۰۰۰۳۴۰	-۰/۰۰۰۳۴۰	-۰/۰۰۰۳۳	-۰/۰۰۰۳۳	-۰/۰۰۰۳۲	-۰/۰۰۰۳۲	-۰/۰۰۰۳۲	-۰/۰۰۰۳۲	۶
-۰/۰۰۰۱۱۰	-۰/۰۰۰۱۱۰	-۰/۰۰۰۱۰۸	-۰/۰۰۰۱۰۸	-۰/۰۰۰۱۰۴	-۰/۰۰۰۱۰۴	-۰/۰۰۰۱۰۴	-۰/۰۰۰۱۰۴	-۰/۰۰۰۱۰۴	-۰/۰۰۰۱۰۴	۷
-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۴	-۰/۰۰۰۰۷۴	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	-۰/۰۰۰۰۷۳	۸
-۰/۰۰۰۴۶۴	-۰/۰۰۰۴۶۴	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	-۰/۰۰۰۴۷۸	۹
-۰/۰۰۰۹۵ ^{**}	-۰/۰۰۰۹۵ ^{**}	-۰/۰۰۰۶۶۷ [*]	-۰/۰۰۰۶۶۷ [*]	-۰/۰۰۰۱۲۱	-۰/۰۰۰۱۲۱	-۰/۰۰۰۱۲۱	-۰/۰۰۰۱۲۱	-۰/۰۰۰۱۲۱	-۰/۰۰۰۱۲۱	۱۰
-۰/۰۰۰۱۸۳	-۰/۰۰۰۱۸۳	-۰/۰۰۰۸۳۱ [*]	-۰/۰۰۰۸۳۱ [*]	-۰/۰۰۰۸۷	-۰/۰۰۰۴۴۶	-۰/۰۰۰۴۴۶	-۰/۰۰۰۴۴۶	-۰/۰۰۰۴۴۶	-۰/۰۰۰۴۴۶	۱۱
-۰/۰۱۳۹۲ ^{**}	-۰/۰۱۳۹۲ ^{**}	-۰/۰۲۹۳ ^{**}	-۰/۰۲۹۳ ^{**}	-۰/۰۷۸۹ [*]	-۰/۰۲۲۲ ^{**}	-۰/۰۲۲۲ ^{**}	-۰/۰۲۲۲ ^{**}	-۰/۰۲۲۲ ^{**}	-۰/۰۲۲۲ ^{**}	۱۲
صفت	۷- طول خروطوم	۸- شاخص نیم حلقه ششم شکمی	۹- رنگ سپرچه	۱۰- نیم حلقه سوم و پشتی شکمی	۱۱- طول نیم حلقه سوم و چهارم شکمی	۱۲- رنگ	۱۳- طول	۱۴- نیم حلقه سوم و چهارم شکمی	۱۵- رنگ	۱۶- طول جلو
-۰/۰۰۰۴۱۲										۸
-۰/۰۱۱۶۸ ^{**}	-۰/۰۱۱۶۸ ^{**}	-۰/۰۲۴۹								۹
-۰/۰۱۲۰۰ ^{**}	-۰/۰۱۲۰۰ ^{**}	-۰/۰۱۳۵۶ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	-۰/۰۱۹۸ ^{**}	۱۰
-۰/۰۲۰۷۳ ^{**}	-۰/۰۲۰۷۳ ^{**}	-۰/۰۲۰۸	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	-۰/۰۲۷۶۳ ^{**}	۱۱
-۰/۰۰۰۰۲۰	-۰/۰۰۰۰۲۰	-۰/۰۰۰۵۷۹	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	-۰/۰۰۰۴۰۳	۱۲- هرچهار جلو

** و * : به ترتیب در سطح آماری ۱ درصد و ۵ درصد معنی دار است.

جدول ۶-۷- ضریب همبستگی زنتیک بین صفات ظاهری توده زنبورهای عسل منطقه مرکزی ایران (۱۷)

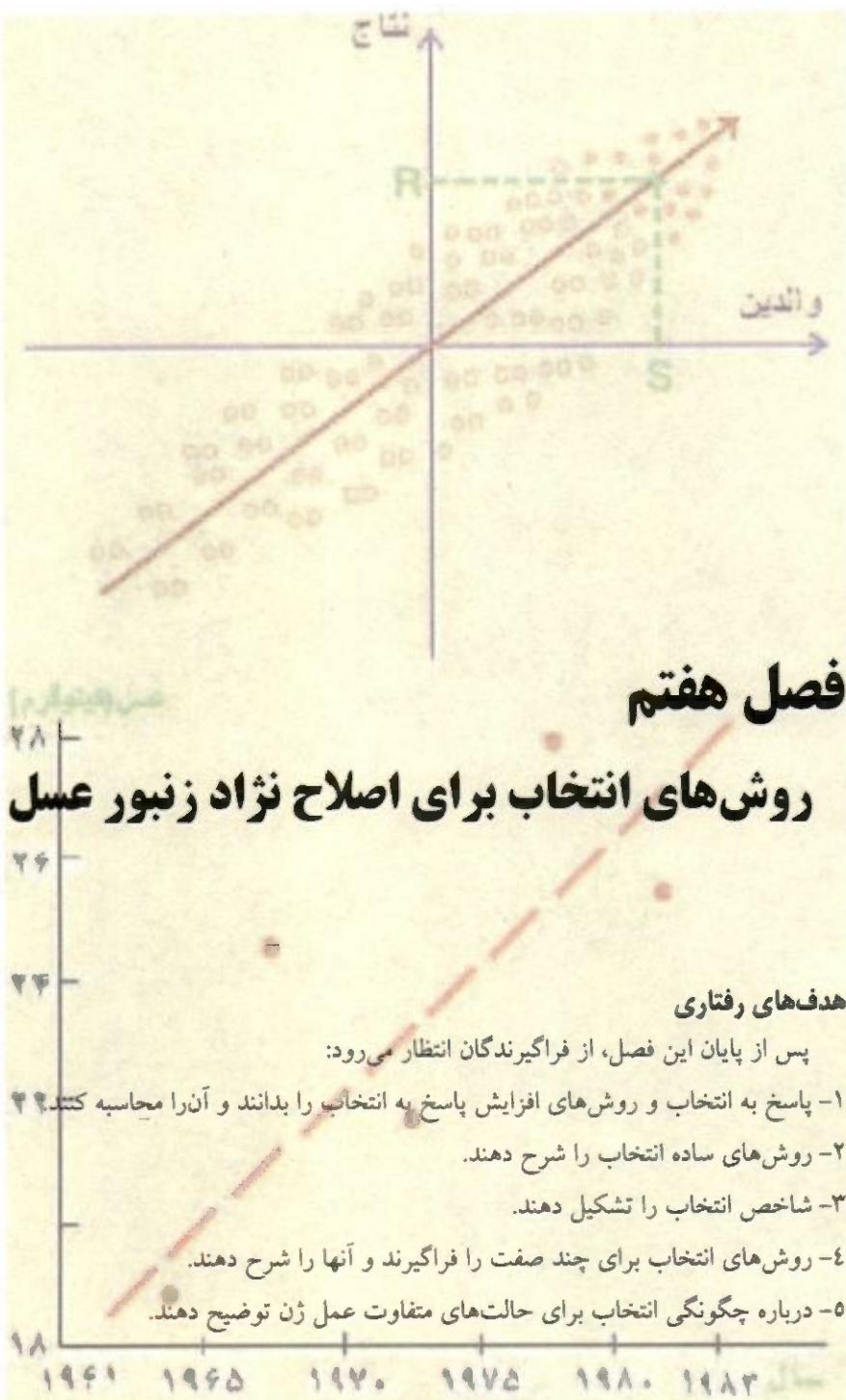
صفت	۱. طول خرطوم	۲. طول ساق پای سوم	۳. رنگ نیمه طفله سوم پشت شکمی	۴. طول بال جلو	۵. عرض بال جلو	۶. طول بال عقب
۱	۰/۱۸۶ ^{**} ± ۰/۱۰۸	-۰/۱۲۳ ^{**} ± ۰/۰۹۹	۰/۰۰۱ ± ۰/۰۰۲	۰/۰۰۳ ± ۰/۰۰۴	-۰/۰۲۹ ± ۰/۰۱۷	
۲	-۰/۳۹۹ ^{**} ± ۰/۱۳۰	-۰/۲۲۷ ^{**} ± ۰/۱۵۳	۰/۰۰۰ ^{**} ± ۰/۰۸۹	-۰/۱۲۸ ^{**} ± ۰/۰۹۸		
۳	-۰/۰۷۸ ^{**} ± ۰/۰۶۲	-۰/۰۷۳ ^{**} ± ۰/۱۰۷	-۰/۰۶۳ ^{**} ± ۰/۰۲۹			
۴	۰/۰۸۶ ± ۰/۱۳۴	-۰/۰۷۸ ^{**} ± ۰/۱۶۸				
۵	-۰/۳۰۸ ^{**} ± ۰/۱۴۲					
۶. رنگ سبزچه	۱۰. نسبت طول به عرض بال جلو	۹. نسبت طول به عرض بال عقب	۸. مساحت سطح سبد گرد	۷. عرض بال عقب		
۱	-۰/۰۴۵ ± ۰/۰۳۱	-۰/۲۶۱ ^{**} ± ۰/۱۲۸	۰/۱۵۶ ^{**} ± ۰/۰۹۱	۰/۰۲۲ ± ۰/۰۱۰	-۰/۱۰۷ ^{**} ± ۰/۰۸۱	
۲	-۰/۲۷۷ ^{**} ± ۰/۱۰۳	-۰/۱۶۹ ^{**} ± ۰/۰۹۳	-۰/۱۴۲ ^{**} ± ۰/۰۱۱	-۰/۰۳۳ ^{**} ± ۰/۰۰۸۱	-۰/۱۳۵ ^{**} ± ۰/۱۰۸	
۳	-۰/۰۸۱ ^{**} ± ۰/۱۰۴	-۰/۰۷۴ ^{**} ± ۰/۱۰۳	-۰/۰۵ ^{**} ± ۰/۱۶۸	-۰/۰۲۸۸ ^{**} ± ۰/۰۱۶	-۰/۰۵۲ ^{**} ± ۰/۱۰۳	
۴	-۰/۰۷۱ ^{**} ± ۰/۱۳۸	-۰/۰۲۸ ^{**} ± ۰/۱۲۶	-۰/۰۱۹ ± ۰/۰۴۴	-۰/۰۸۴ ^{**} ± ۰/۰۱۱	-۰/۰۰۲ ^{**} ± ۰/۰۸۵	
۵	-۰/۰۰۷ ^{**} ± ۰/۰۰۹	-۰/۰۰۷ ^{**} ± ۰/۱۴۲	-۰/۰۶۸ ^{**} ± ۰/۰۱۰۴	-۰/۰۳۹۱ ^{**} ± ۰/۰۱۳۳	-۰/۰۷۴ ^{**} ± ۰/۰۰۸۷	
۶	-۰/۰۲۱ ^{**} ± ۰/۰۱۶	-۰/۰۲۸ ^{**} ± ۰/۱۳۴	-۰/۰۹۱ ^{**} ± ۰/۰۱۰۲	-۰/۰۷۹ ^{**} ± ۰/۰۱۳۰	-۰/۰۴۸ ^{**} ± ۰/۰۱۲۷	
۷	-۰/۰۰۰ ^{**} ± ۰/۰۴۶	-۰/۰۷۸۴ ^{**} ± ۰/۱۲۶	-۰/۰۰۹۸ ^{**} ± ۰/۱۰۰	-۰/۰۳۸۰ ^{**} ± ۰/۱۲۶		
۸	-۰/۰۱۱ ^{**} ± ۰/۱۳۰	-۰/۰۱۰ ^{**} ± ۰/۰۹۸	-۰/۰۰۰۷ ± ۰/۰۰۰			
۹	-۰/۰۳۷ ^{**} ± ۰/۱۰۱	-۰/۰۰۹ ^{**} ± ۰/۱۱۲				
۱۰	-۰/۰۳۳ ± ۰/۰۲۶					

* و **: به ترتیب در سطح آماری ۱ درصد و ۵ درصد معنی دار است.

تعداد مشاهدات = ۲۲۸ عدد

خودآزمایی

- ۱- مزایای استفاده از همبستگی بین صفات را توضیح دهید.
- ۲- ممکن است همبستگی ژنتیک بین دو صفت در اثر به وجود آید.
 - الف) پلیشوری و پیوستگی زن‌ها
 - ب) کراسینگ آور
 - ج) هموزیگوستی
 - د) هر سه
- ۳- روش برآورده ضریب همبستگی ژنتیک را شرح دهید.
- ۴- همبستگی تولید عسل با نوزاد و جمعیت زنبورهای عسل را توضیح دهید.
- ۵- همبستگی کدام صفت ظاهری با صفات تولید عسل زیاد است؟



انتخاب

معمولآً برنامه‌های اصلاح نژاد در هر جامعه با بهره‌گیری از انتخاب افراد برتر (والدین نسل بعد) و کنترل تلاقی‌ها به صورت آمیزش خویشاوندی و آمیخته‌گری صورت می‌گیرد. در این فصل، در مورد روش‌های انتخاب افراد برتر و در فصل بعد، روش‌های تلاقی توضیح داده می‌شود.

پیش از بررسی روش‌های انتخاب، باید توجه داشت که وضعیت محیطی، برای کلنسی‌های گوناگون، یکسان باشد. در غیر این صورت، برای تصحیح اثر محیط‌ها و نرمال کردن توزیع رکوردها و مقایسه صحیح داده‌ها از مقیاس Z : $\frac{X_i - \bar{X}_i}{\sigma_i} \times 100$ استفاده می‌شود که در آن،

\bar{X}_i و σ_i به ترتیب، میانگین رکوردها و انحراف معیار رکوردهای هر زنجیره‌است. به عبارت دیگر، مقیاس یکسان‌کننده‌ای است که برای تبدیل توزیع‌های طبیعی به مقدارهای توزیع نرمال (منحنی نرمال) و استاندارد به کار می‌رود (۶). استفاده از مقیاس Z با یک مثال در جدول ۱-۷ توضیح داده شده است:

جدول ۱-۷- مثال برای انتخاب کلندی های برتر در زنبورستان با استفاده از مقیاس Z

۲	۱	ایستگاه پرورش
۲۰ ۱۹ ۱۸ ۱۷ ۱۶ ۱۵ ۱۴ ۱۳ ۱۲ ۱۱	۲۵ ۲۳ ۱۰ ۸ ۷	شماره کلندی
۱۷ ۱۵ ۱۱ ۱۰ ۱۲	$\bar{X}_2 = 13$ $\sigma_2 = 2/9$	تولید عسل، X (کیلو گرم):
$\bar{X}_1 = 14/6$ $\sigma_1 = 8/7$	۱۲۸ ۶۹ ۶۹ -۶۹ -۱۰۳ -۴۴ -۳۴ -۷۶ -۰۳ ۹۷ ۱۲۰	میانگین و انحراف معیار:
	$\left(\frac{X_i - \bar{X}_i}{\sigma_i} \right) \times 100 : Z$	مقیاس Z

با توجه به ارقام این جدول، اگر بدون تصحیح رکوردها (رکوردهای طبیعی) کلندی های برتر انتخاب شود، کلندی های شماره ۱۵، ۱۴ و ۲۰، به ترتیب، بهترین کلندی ها خواهند بود. ولی پس از تصحیح رکوردها (بر اساس ایستگاه پرورش)، ترتیب کلندی های برتر ۲۰، ۱۵ و ۱۴ خواهد بود. به این ترتیب، کلندی شماره ۲۰ در حالت اول کمترین امتیاز و در حالت دوم بیشترین امتیاز را بین کلندی های برتر خواهد داشت. کاهش امتیاز آن در مرحله اول، در نتیجه عامل محیطی ایستگاه پرورش است. تصحیح رکوردها با این روش، سبب افزایش دقیق انتخاب کلندی های برتر می شود.

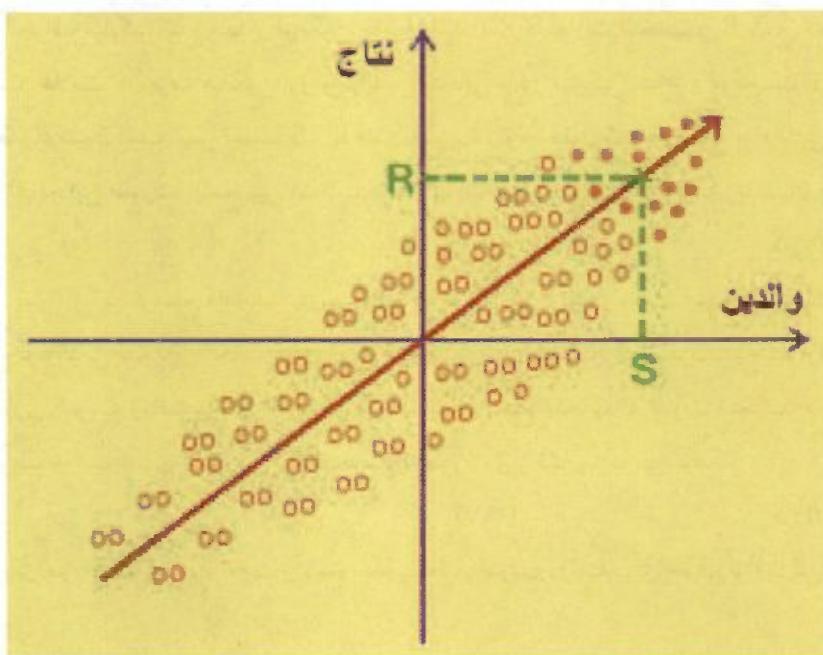
پاسخ انتخاب

در اثر انتخاب در جامعه، فراوانی زنی صفت مورد نظر تغییر می کند. البته برای یک صفت کمی، فراوانی زنی مشخص نیست؛ زیرا اثر مکان های زنی مربوط به صفت کمی را نمی توان به صورت انفرادی بررسی کرد و به این سبب، تغییرات فراوانی زنی به صورت کلی در نظر گرفته می شود.

مهم ترین اثر انتخاب، تغییر در میانگین جمعیت است. این تغییر را پاسخ انتخاب^۱ می نامند و با علامت R نشان می دهند. پاسخ انتخاب عبارت از تفاضل میانگین ارزش فتوتیپ نتاج حاصل از والدین انتخابی و میانگین ارزش فتوتیپ کل جامعه در نسل والدین (قبل از انتخاب)

1- Selection response

است. تفاوت میانگین عملکرد افراد انتخاب شده با میانگین جامعه را تفاوت انتخاب^۱ می‌نامند و آن را با S نشان می‌دهند. برای آن که بین پاسخ انتخاب و تفاوت انتخاب، رابطه‌ای برقرار شود، دو نسل متواالی از یک جمعیت دارای سیستم آمیزش تصادفی (نمودار ۱-۷) در نظر گرفته می‌شود.



نمودار ۱-۷- خط رگرسیون میانگین ارزش‌های نتاج بر ارزش‌های میانگین دو والد

در این نمودار، هر نقطه معرف یک جفت از والدین و نتاج آنهاست و مختصات آن بر اساس میانگین ارزش دو والد در محور افقی و میانگین ارزش نتاج در محور عمودی تعیین می‌شود. مبدأ مختصات، میانگین جمعیت را نشان می‌دهد و فرض شده که میانگین جمعیت در دو نسل یکسان است. خط شیبدار رگرسیون نتاج بر میانگین دو والد است. اگر گروهی از

افراد نسل والد را، که به سبب داشتن بالاترین ارزش انتخاب شده‌اند، در نظر بگیرید، جفت والدهای انتخابی و نتاج آنها به شکل دایره‌های توپر در این تصویر مشخص شده‌اند. والدین بر اساس ارزش‌های فنوتیپ خود انتخاب شده‌اند و ارزش‌های نتاج یا سایر خویشاوندان آنها در این انتخاب دخالت نداشته است.

فرض می‌شود که S انحراف میانگین ارزش فنوتیپ والدهای انتخابی از میانگین جامعه و R انحراف میانگین نتاج آنها از میانگین جامعه باشد. پس S تفاوت انتخاب و R پاسخ انتخاب است. علامت $+$ معرف میانگین ارزش والدین انتخابی و نیز میانگین نتاج و موقعیت آن روی خط رگرسیون است. پس نسبت S / R همان ضریب زاویه خط رگرسیون نتاج بر والدین است (۴۷). در این صورت، پاسخ بین انتخاب و تفاوت انتخاب را می‌توان با معادله زیر نشان داد:

$$R = b_{0p}S \quad (1-7)$$

پیش از این توضیح داده شد، در صورتی که عوامل غیر ژنتیک سبب ایجاد شباهت بین نتاج و والدین نشود و انتخاب طبیعی وجود نداشته باشد، ضریب رگرسیون نتاج بر والدین مساوی ضریب وراثت‌پذیری است. در نتیجه، نسبت پاسخ انتخاب به تفاوت انتخاب، مساوی ضریب وراثت‌پذیری است و پاسخ انتخاب به صورت زیر نشان داده می‌شود:

$$R = h^2 S \quad (2-7)$$

در صورت معلوم بودن تفاوت و پاسخ انتخاب، مقدار ضریب وراثت‌پذیری حقیقی برآورد می‌شود.

پیش‌بینی پاسخ انتخاب

معادله ۱-۷ برای پیش‌بینی پاسخ انتخاب قابل استفاده نیست؛ زیرا برای محاسبه رگرسیون نتاج بر والد، باید اطلاعات مربوط به نسل نتاج در اختیار باشد. به این سبب، از معادله ۲-۷ برای پیش‌بینی پاسخ بر مبنای اطلاعات موجود (ضریب وراثت‌پذیری در نسل‌های قبل) استفاده می‌شود. ضریب وراثت‌پذیری مورد استفاده در پیش‌بینی را می‌توان از راه‌های متفاوتی مانند استفاده از رابطه خواهران تنی (یا ناتنی) و... برآورد کرد. اما نمی‌توان تفاوت انتخاب (S) را قبل از انتخاب والدین، محاسبه و تعیین کرد؛ در صورتی که ارزش مورد انتظار آن قابل پیش‌بینی است (۴۷). در مثال جدول ۲-۷ روش محاسبه تفاوت انتخاب، پاسخ انتخاب و

پیش‌بینی میزان پاسخ انتخاب برای صفت تولید عسل آمده است. ضریب وراثت‌پذیری تولید عسل در جمعیت پایه و قبل از انتخاب برآورد شده که مقدار آن 0.45^0 است. برتری میانگین والدین، که به دلیل تولید عسل بیشتر انتخاب شده‌اند، ۵ کیلوگرم ($S = 20 - 15$) است. پیش‌بینی پاسخ به انتخاب با استفاده از معادله $2-7 = 2/25 \times 0.45 \times 5 = 17-15$ کیلوگرم است. پاسخ انتخاب مشاهده شده برابر با $2 : 17-15$ کیلوگرم عسل است.

جدول ۷-۲- مثال مربوط به پاسخ انتخاب تولید عسل

نسل		میانگین تمام افراد	میانگین افراد انتخاب شده	تفاوت انتخاب	پاسخ	موردنظر مشاهده شده
		والدین				
نتاج		۱۵	۲۰	۵	$2/25$	---
		۱۷	—	—	—	۲

پیش‌بینی مقدار پاسخ انتخاب اغلب فقط برای یک نسل معتبر است. مقدار پاسخ انتخاب تابع ضریب وراثت‌پذیری صفت در نسل والدین است. بنابراین، در نسل‌های بعد باید مجدداً آنرا برآورد کرد. تغییر ضریب وراثت‌پذیری به دو دلیل است:

۱- در اثر عمل انتخاب، فرآوانی‌های ژنی تغییر می‌کند.

۲- انتخاب والدین سبب کاهش واریانس ژنتیک می‌شود که در نسل‌های اولیه بیشتر است. با این حال، تغییر در ضریب وراثت‌پذیری زیاد نیست و آزمایش‌ها نشان داده است که در اثر انتخاب، مقدار آن در چند نسل (10 نسل و بیشتر) کمی تغییر می‌کند (15).

تفاوت انتخاب و شدت انتخاب

برای پیش‌بینی تفاوت انتخاب باید آنرا بر حسب انحراف معیار فتوتیپ (σ_p) تصحیح (استاندارد) کرد. این تفاوت انتخاب استاندارد شده (S/σ_p) را شدت انتخاب^۱ می‌نامند و

آن را با i نیز نشان می‌دهند. به این سبب، تفاوت انتخاب (S) با σ_p و پاسخ مورد انتظار از معادله ۲-۷ به صورت زیر است:

$$R = i h \sigma_p \quad (3-7)$$

با توجه به این که $h = \sigma_A / \sigma_p$ (جذر وراثت‌پذیری خاص) دقت انتخاب^۱ است، می‌توان معادله ۳-۷ را به صورت زیر نوشت:

$$R = i h \sigma_A \quad (4-7)$$

دقت انتخاب عبارت از ضریب همبستگی بین ارزش ارشی حقیقی (A) و ارزش ارشی برآورده شده (\hat{A}) است که آن را با $r_{\hat{A}A}$ نیز نشان می‌دهند. افزایش دقت انتخاب، باعث افزایش پاسخ انتخاب می‌شود. اگر ضریب وراثت‌پذیری یک صفت زیاد باشد، با انتخاب افراد بر مبنای فنوتیپ بهتر، موجوداتی با ارزش ارشی بهتر نیز انتخاب می‌شوند. اگر ضریب وراثت‌پذیری صفت کم باشد، انتخاب بر مبنای فنوتیپ، سبب کاهش انتخاب می‌شود و پیشرفت ژنتیک کم خواهد بود. در چنین مواردی، باید از تعداد بیشتری از رکوردهای فرد یا از رکوردهای خویشاوندان او استفاده کرد.

گاه از معادله ۴-۷ برای مقایسه روش‌های گوناگون انتخاب استفاده می‌شود. شدت انتخاب (i)، فقط به نسبت افراد انتخاب شده در جمعیت بستگی دارد و اگر توزیع ارزش‌های فنوتیپ نرمال باشد، می‌توان آن را با استفاده از جداول‌های توزیع نرمال (جدول Z) تعیین کرد. اگر P نسبت افراد انتخاب شده و Z ارتفاع محور زها در نقطه انتخاب باشد، می‌توان با استفاده از خواص ریاضی توزیع نرمال، معادله زیر را ارائه داد (۶، ۴۷):

$$\frac{S}{\sigma_p} = i = \frac{Z}{P} \quad (5-7)$$

بنابراین، فقط با معلوم بودن نسبت افراد انتخاب شده (P) می‌توان میانگین افراد مورد انتخاب را بر حسب انحراف معیار فنوتیپ تعیین کرد که همان شدت انتخاب است. ارتباط بین i و P در معادله ۵-۷ فقط در مورد نمونه‌های بزرگ، یعنی وقتی که تعداد زیادی از افراد اندازه‌گیری شوند و انتخاب روی آنها صورت گیرد، صحیح است. در معادله ۳-۷ پاسخ

انتخاب مربوط به یک نسل است؛ ولی پاسخ انتخاب در واحد زمان (برای مثال سال) مناسب‌تر است. به این سبب، می‌توان آنرا به صورت رابطه زیر تصحیح کرد:

$$R = \frac{ih' - \sigma_p}{I} \quad (6-7)$$

در این معادله I فاصله زمانی (بر حسب سال) بین دو نسل^۱ است که متوسط فاصله بین آمیزش‌ها در نسل‌های متولی یا متوسط سن والدین هنگام تولد نتاج انتخاب شده آنها به شمار می‌رود (۴۷). تفاوت انتخاب (S) در معادله $2-7$ و شدت انتخاب i در معادله $3-7$ مقدار برتری میانگین والدین مورد مطالعه را نشان می‌دهد. اگر تعداد والدین (ملکه‌های پدری و مادری) انتخاب شده متفاوت و به عبارت دیگر شدت انتخاب ملکه‌های پدری و مادری متفاوت باشد، مقادیر S یا i از میانگین تصحیح شده دو والد محاسبه می‌شود. یعنی:

$$S = \frac{1}{2}(S_m + S_f) \quad (7-7)$$

$$i = \frac{1}{2}(i_m + i_f) \quad \text{یا}$$

که در این معادله، اندیس‌های m و f به ترتیب مربوط به پدرها (ملکه‌های پدری) و مادرها (ملکه‌های مادری) است.

برای مثال، اگر فقط ملکه‌های مادری انتخاب شوند $S_f = \frac{1}{2}S_f$ و پاسخ مورد انتظار $R = \frac{1}{2}h' S_f$ است. با توجه به این که نصف زن‌های نتاج از یک والد و نصف بعدی از والد دیگر منتقل می‌شوند و معمولاً تعداد ملکه‌های پدری از ملکه‌های مادری کمتر است، تأثیر زنیک هر والد پدر در آمیزش‌ها بیشتر است؛ به این سبب، توصیه می‌شود بهترین ملکه‌ها به صورت ملکه پدری انتخاب شوند.

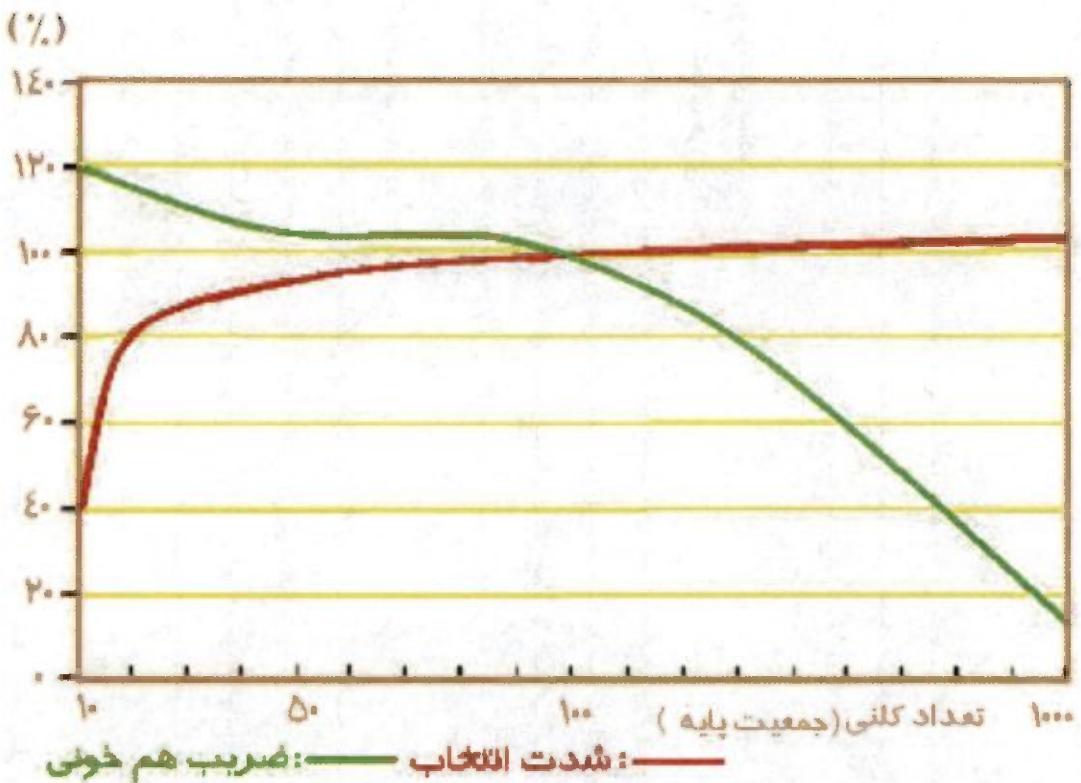
افزایش پاسخ انتخاب

عوامل مؤثر در افزایش پاسخ انتخاب را می‌توان از معادله $R = \frac{ih' - \sigma_p}{I}$ مشخص کرد.

انحراف معیار فنوتیپ (σ) فقط ویژگی ظاهری توزیع جامعه را نشان می‌دهد. ضریب وراثت‌پذیری را نیز فقط می‌توان با کاهش اثر عوامل محیطی با روش پرورش صحیح، اداره یکسان و زیاد کردن تعداد رکوردها و نرمال (استاندارد) کردن داده‌ها تصحیح کرد که تنها باعث افزایش دقت انتخاب می‌شود. عامل دیگر، فاصله نسلی است که معمولاً در موجودات ثابت است. البته در مورد زنبور عسل، با انتقال به مناطق مناسب (و گرم) می‌توان چند بار در سال ملکه پرورش داد. به این ترتیب، می‌توان فاصله نسلی را بر حسب سال کاهش داد. به طور کلی، مهم‌ترین عامل افزایش پاسخ انتخاب، شدت انتخاب است؛ ولی به دو دلیلی که در پی می‌آید، شدت انتخاب نیز محدود است:

۱- مقدار تولید مثل موجود زنده، شدت انتخاب را محدود می‌کند. یعنی هر چه قدرت تولید مثل موجود بیشتر باشد، به همان اندازه امکان افزایش شدت انتخاب در نتاج بیشتر خواهد بود. اگر هر ملکه پدری با چند ملکه مادری آمیزش کند، تعداد نتاج پدرها بیشتر از مادرهاست. به این ترتیب، ممکن است انتخاب پدرها شدیدتر از انتخاب مادرها باشد. فرض کنید هر ملکه پدری با ۱۰ ملکه مادری آمیزش و هر ملکه مادری به طور متوسط ۵ ملکه دختری تولید کند. در نتیجه، هر ملکه پدری به طور متوسط، $5 \times 10 = 50$ ملکه دختری تولید می‌کند. در این حالت، شدت انتخاب برای ملکه‌های مادری $= 1/4$ و برای ملکه‌های پدری $i_m = 2/42 = 1/21$ است. بنابراین، میانگین شدت انتخاب طبق معادله ۷-۷ برابر با $1/91$ است.

۲- اندازه جمعیت و تأثیر آن بر میزان هم خونی نیز بر شدت انتخاب مؤثر است. هم خونی مقدار شایستگی تولید مثل و صفات وابسته به آن را کاهش می‌دهد. بنابراین، برای کنترل اثر سوء هم خونی، باید تعداد والدین را در حد کافی (زیاد) در نظر گرفت که خود باعث کاهش شدت انتخاب می‌شود. به عبارت دیگر، برای افزایش شدت انتخاب باید تعداد جمعیت اولیه (جمعیت مربوط به والدین) را افزایش داد که این عامل نیز باعث افزایش هزینه‌ها خواهد شد. در نتیجه، باید تعداد جمعیت (کلنی‌های اولیه مطلوب باشد. تعداد مطلوب کلنی‌ها در یک جامعه محدود (با کنترل آمیزش‌ها) حدود ۸۰۰ عدد است (تصویر ۲-۷). اگر انتخاب در چند نسل انجام شود، در اثر کاهش واریانس ژنتیک، پاسخ انتخاب در نسل‌های بعد، در مقایسه با پاسخ انتخاب در نسل اول، کاهش می‌یابد؛ ولی دقت انتخاب بیشتر می‌شود (۶).



▲ شکل ۷-۲- تأثیر افزایش جمعیت پایه بر افزایش شدت انتخاب و کاهش ضریب هم‌خوی

روش‌های انتخاب

ارزش فنوتیپ یک فرد (P)، که به صورت انحراف از میانگین باشد، شامل دو مؤلفه انحراف میانگین خانواده از میانگین جامعه (P_f) و انحراف فرد از میانگین خانواده (P_w) است. یعنی:

$$P = P_w + P_f \quad (A-7)$$

پس بر حسب این که از کدام اطلاعات استفاده شود، روش انتخاب متفاوت خواهد بود. به این ترتیب، بر حسب میزان تأثیر عوامل محیطی یا هم‌بستگی محیط مشترک بین افراد و نیز ضریب وراثت‌پذیری، از یکی از روش‌های زیر استفاده می‌شود (۱۵، ۴۷):

روش‌های ساده

۱- انتخاب فردی^۱

انتخاب بر اساس رکورد خود فرد (برای صفت مورد نظر) انجام می‌شود و به آن انتخاب توده‌ای^۲ نیز می‌گویند. این مورد در حالتی است که افراد منتخب به صورت دسته‌جمعی (نظیر ملکه‌های پدری و مادری در یک زنبورستان بسته یا کنترل شده) با هم آمیزش کنند. در این صورت، به هر یک از دو مؤلفه P_f و P_w ضریب یکسان داده می‌شود.

۲- انتخاب خانواده^۳

انتخاب بر اساس انحراف میانگین هر خانواده (P_f) از میانگین جامعه انجام و ضریب مؤلفه انحراف درون‌خانواده‌ای (P_w) صفر منظور می‌شود. در این روش، تمام افراد مربوط به خانواده دارای میانگین برتر انتخاب می‌شوند. با استفاده از این روش، انحراف‌های محیطی از میانگین خانواده‌ها خشی می‌شود. در نتیجه، میانگین فنوتیپ خانواده تقریباً معادل میانگین ژنوتیپ است. این روش در صورتی کارآیی زیادی دارد که واریانس محیطی زیاد و ضریب وراثت‌پذیری آن (مانند میزان تخم‌گذاری ملکه) کم باشد. به علاوه، لازم است که عوامل محیطی مشترک و آثار مادری بر واریانس فنوتیپ خانواده مؤثر نباشد و تعداد افراد خانواده‌ها نیز زیاد باشند. دو روش زیر، انواعی از انتخاب خانواده است:

- ✓ آزمون نتاج^۱: این روش در اصلاح نژاد، کاربرد زیادی دارد. معیار انتخاب، میانگین ارزش نتاج یک فرد است. تفاوت آن با روش انتخاب خانواده در این است که نمی‌توان والدی، مانند کلثی پدری را، رکوردگیری و از آن در میانگین ارزش خانواده استفاده کرد. در این روش، والدین منتخب و نتاج آنها همزمان در زمرة والدین نسل بعد استفاده می‌شوند.
- ✓ انتخاب برادر - خواهری^۲: این روش نیز شبیه انتخاب خانواده است؛ با این تفاوت که نتاج مورد انتخاب نظیر زنبورهای نر، قابل رکوردگیری نیستند و در میانگین ارزش خانواده سهمی ندارند.

۳- انتخاب داخل خانواده^۳

انتخاب بر اساس رکورد فرد از میانگین خانواده (P_{ii}) انجام و ضریب مربوط به میانگین خانواده (P_j) صفر در نظر گرفته می‌شود. در این روش، بهترین فرد از هر یک از خانواده‌ها انتخاب می‌شود. استفاده از این روش باعث حذف واریانس محیطی مشترک و آثار مادری (مانند اثر فرمون بر فعالیت زنبورهای کارگر) می‌شود.

استفاده از شاخص

هر دو مؤلفه P_j و P_{ii} در نظر می‌گیرند و ضریب موازنۀ متفاوتی برای آنها منظور می‌کنند تا بتوانند از هر دو منبع (و حتی منابع دیگر) اطلاعات استفاده کنند. این روش را انتخاب مرکب یا به طور کلی، انتخاب شاخصی^۴ می‌نامند. زیرا در این روش، با تشکیل یک شاخص، حداقل پاسخ انتخاب حاصل می‌شود.

یک شاخص را می‌توان بهترین پیش‌بینی خطی از ارزش اصلاحی یا ارزش ارثی^۵ (A) یک فرد تعریف کرد. ارزش ارثی هر فرد ظرفیت ژنتیکی است که امکان دارد به نسل بعد منتقل شود. اگر ارزش ارثی دو والد به ترتیب ۵ و ۷ کیلوگرم عسل باشد، مقدار تولید فرزندان این والدین، به طور میانگین $\frac{5+7}{2} = 6$ کیلوگرم بیشتر از میانگین جمعیت خواهد بود. معیار شاخص

از روش رگرسیون چندگانه ارزش ارثی بر تمام منابع اطلاعات موجود محاسبه می‌شود. ساده‌ترین حالت این است که انحراف ارزش فتوتیپ خود فرد از میانگین جمعیت در اختیار باشد. پس ارزش ارثی پیش‌بینی شده یا مورد انتظار برابر $E(A) = b_{AP} \cdot P$ است که b_{AP} برابر با ضریب رگرسیون ارزش ارثی بر ارزش فتوتیپ خواهد بود. در این حالت $b_{AP} = h'$ می‌شود که شبیه معادله ۲-۷ است.

حال فرض می‌شود که اطلاعات بیشتری مانند P_1, P_2, P_3, \dots وجود دارد. هر P معرف ارزش فتوتیپ یک فرد یا گروهی از خویشاوندان به صورت انحراف از میانگین جامعه است. پس شاخص یک فرد به صورت زیر است:

$$I = b_1 P_1 + b_2 P_2 + b_3 P_3 + \dots + b_n P_n \quad (9-7)$$

در این معادله، I ها عبارت از ضریب رگرسیون هر یک از منابع رکورد هستند و هدف این است که بهترین مقدار برای هر یک از ضریب‌ها، به صورتی محاسبه شود که هم‌بستگی شاخص با ارزش ارثی (r_{IA}) حداقل باشد. بنابراین مقدار b حاصل، ضریب رگرسیون نسبی ارزش ارثی، یعنی $\sum (I - A)^2$ حداقل باشد. ضریب رگرسیون (r_{IA}) روش استانداردی برای برآورد ضرایب رگرسیون نسبی است.

با انجام دادن این عملیات و حل معادله‌های چند مجهولی، مقادیر b برای استفاده در معادله ۹-۷ برآورد می‌شود. این «معادله‌های شاخص» برای سه منبع اطلاعات در معادله ۱۱-۷ ارائه شده است. نماد P واریانس یا کواریانس اطلاعاتی است که با اندايس مشخص شده‌اند. برای مثال، P_{11} واریانس فتوتیپ منبع رکورد ۱ و P_{22} کواریانس فتوتیپ منبع رکورد ۲ است. واریانس و کواریانس‌های ژنتیک (ارزش‌های ارثی) به همان ترتیب با نماد A مشخص شده‌اند.

$$\left. \begin{aligned} b_1 P_{11} + b_2 P_{12} + b_3 P_{13} &= A_{11} \\ b_1 P_{21} + b_2 P_{22} + b_3 P_{23} &= A_{21} \\ b_1 P_{31} + b_2 P_{32} + b_3 P_{33} &= A_{31} \end{aligned} \right\} \quad (10-7)$$

برای حل این معادله‌ها باید مقادیر عددی P و A را محاسبه کرد. تمام P ‌ها و A را می‌توان بر حسب پارامترهای واریانس فتوتیپ V به شکل^۵، ضریب وراثت‌پذیری ارزش‌های انفرادی (h^2)، همبستگی‌های فتوتیپ بین افراد به شکل t و ضریب‌های روابط خویشاوندی به شکل r نشان داد. در حالتی که «رکوردها» میانگین افراد در گروه‌ها هستند، باید تعداد افراد در گروه‌ها (n) نیز مشخص شود. برای مثال، اگر یک فرد و یک خویشاوند او دارای رکورد باشند، می‌توان نوشت (۴۷):

$$P_{11} = P_{rr} = \sigma^2 \quad A_{11} = h^2 \sigma^2$$

$$P_{1r} = P_{r1} = t\sigma^2 \quad A_{r1} = r h^2 \sigma^2$$

سپس این مقادیر در معادله ۱۰-۷ قرار می‌گیرند و هر دو طرف معادله‌ها بر σ^2 تقسیم می‌شوند. در نتیجه، b_1 و b_r هم محاسبه می‌شوند.

$$b_1 + t b_r = h^2 \quad (11-7)$$

$$t b_1 + b_r = rh^2$$

پاسخ انتخاب شاخص

این پاسخ انتخاب از معادله زیر محاسبه می‌شود.

$$R = i r_{IA} \cdot \sigma_A \quad (12-7)$$

اگر مقیاس شاخص تغییر نکرده باشد، می‌توان نوشت:

$$R = i \sigma_I \quad (13-7)$$

که در آن σ_I انحراف معیار ارزش‌های شاخص است.

مثالی از انتخاب تولید عسل به مدت ۲۳ سال در آلمان غربی (سابق) که سبب افزایش میانگین تولید عسل زنبورستان‌ها از ۱۸ به ۲۸ کیلوگرم شد (تصویر ۷-۳).

انتخاب صفات همبسته^۱

اگر همبستگی ژنتیک چند صفت مثبت باشد، انتخاب برای یکی از آنها سبب ایجاد تغییر در صفات دیگر می‌شود که آنرا پاسخ انتخاب همبسته^۲ می‌نامند و با CR نشان می‌دهند. در

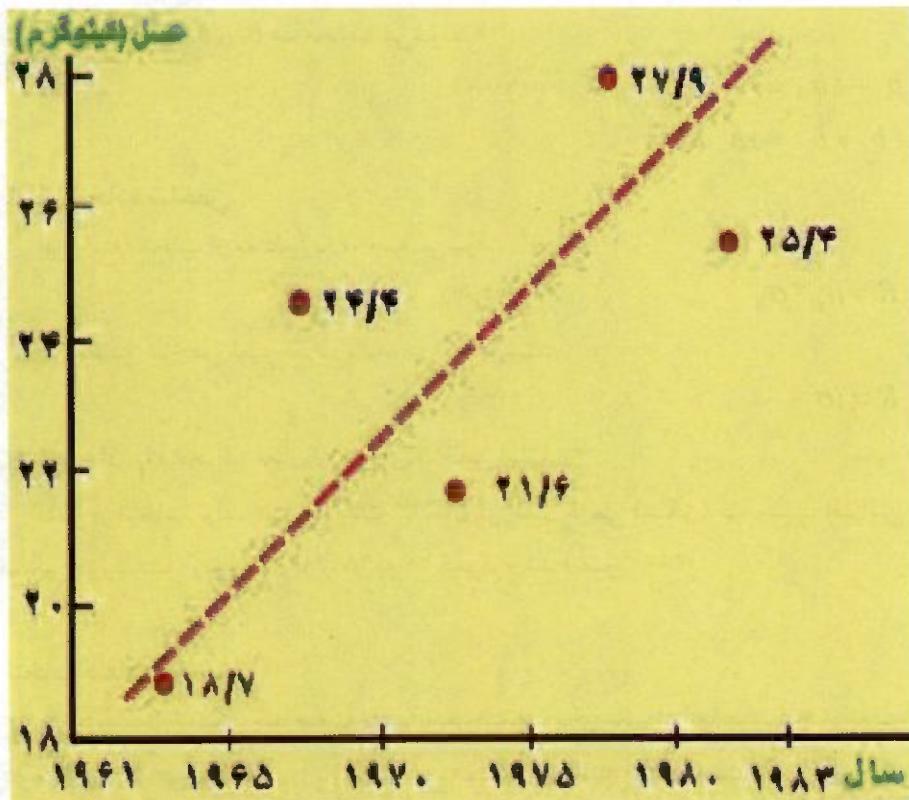
1- Correlated characters.

2- Correlated selection response

این حالت، اگر انتخاب برای صفت x انجام شود، آنرا انتخاب مستقیم می‌گویند. ولی چون میانگین صفت لا نیز، که با صفت x هم‌ستگی ژنتیک دارد، تغییر می‌کند. به این سبب، برای آن نیز انتخاب انجام می‌گیرد که انتخاب غیرمستقیم نام دارد. میزان CR از معادله زیر محاسبه می‌شود:

$$CR_y = i \cdot h_x \cdot h_y \cdot r_A \cdot \sigma_{py} \quad (14-7)$$

CR_y میزان پیشرفت در صفت y برای انتخاب روی صفت x باشد انتخاب i است. مقادیر h_x و h_y نیز جذر ضریب وراثت‌پذیری دو صفت x و y ، r_A ضریب هم‌ستگی ژنتیک دو صفت و σ_{py} نیز انحراف معیار فتوتیپ صفت y است.



▲ شکل ۷-۳- تأثیر انتخاب تولید عسل در آلمان غربی (سابق) طی سال‌های ۱۹۶۱ تا ۱۹۸۳

روش‌های انتخاب برای چند صفت

روش‌های رایج انتخاب برای چند صفت شامل روش سطوح حذفی مستقل^۱، روش تاندم^۲ و شاخص انتخاب^۳ است.

روش سطوح حذفی مستقل (ICL)

در این روش، به طور همزمان یا در مراحل متفاوت زمانی می‌توان موجودات را برای دو یا چند صفت، که دارای حداقل مقدار تعیین شده باشد، انتخاب کرد. بنابراین، موجودی که برای تمام صفات موردنظر، دارای رکورد بیش از مقدار حداقل باشد، برای تولید مثل انتخاب می‌شود. ولی اگر رکورد موجود برای یکی از صفات کمتر از مقدار حداقل باشد، حذف می‌گردد (۱۰).

در روش سطوح حذفی مستقل، با افزایش تعداد صفات مورد انتخاب، شدت انتخاب برای هر صفت کاهش می‌یابد. فرض می‌شود انتخاب برای دو صفت A و B انجام می‌شود و ۱۰ درصد بهترین موجودات انتخاب می‌شوند. اگر موجودات فقط برای صفت A انتخاب شوند، ۱۰ درصد بهترین موجودات برای این صفت انتخاب می‌شوند و شدت انتخاب برابر ۱/۷۶ است. ولی اگر انتخاب به صورت همزمان برای دو صفت A و B انجام شود، باید حاصل ضرب نسبت موجودات انتخاب شده برای هر دو صفت ۱/۰ باشد؛ یعنی:

$$P_A \times P_B = 0/1$$

چون $P_A = P_B$ است، در نتیجه $P_A = P_B = 0/316$ خواهد شد. بنابراین، اگر هر دو صفت A و B به یک اندازه مورد توجه باشند، برای این که ۱۰ درصد موجودات از نظر هر دو صفت بالاتر از مقادیر حداقل باشند، باید ۳۱/۶ درصد موجوداتی که برای صفت A بالاترین رکورد را دارند و ۳۱/۶ درصد موجوداتی که برای صفت B دارای بالاترین رکورد هستند، انتخاب شوند. شدت انتخاب برای عدد ۳۱/۶ درصد برابر ۱/۲ است که به مراتب کوچک‌تر از ۱/۷۶ (در حالت یک صفتی) است.

1- Independent culling level

2- Tandem method

3- Selection index

در این روش، نسبتی که برای دو صفت (P_A, P_B) باید انتخاب گردد تا حداقل پیشرفت ژنتیک حاصل شود، به اهمیت دو صفت بستگی دارد. اهمیت هر صفت از معادله زیر محاسبه می شود:

$$a = V \cdot h^2 \cdot \sigma_P^2 \quad (15-7)$$

در این معادله، a اهمیت صفت، V ارزش (اقتصادی) صفت، h^2 ضریب وراثت پذیری و σ_P^2 انحراف معیار صفت در جامعه مورد بررسی است. هرچه اهمیت صفت A بیشتر باشد، نسبت افراد حذف شده برای این صفت زیاد و نسبت افراد حذف شده برای صفت B کمتر می شود. به طور کلی، این روش انتخاب دارای معایب زیر است:

- ✓ یک موجود که از نظر یک صفت بسیار برتر است، به دلیل نداشتن حداقل رکورد صفت دیگر، حذف می شود.
- ✓ با کاهش شدت انتخاب برای هریک از صفات، پیشرفت و پاسخ انتخاب کاهش می یابد.

روش قاندم

این روش به این صورت است که در زمان معینی، برای یک صفت انتخاب انجام می شود تا آن صفت در موجودات به حد مطلوب برسد. سپس برای صفت بعدی انتخاب صورت می گیرد. این روش انتخاب، معایب زیر را دارد:

- ✓ انتخاب برای چند صفت طولانی است.

- ✓ اگر بین صفات هم بستگی منفی باشد، پیشرفت یک صفت باعث کاهش صفت دیگر می شود.

روش شاخص انتخاب

در این روش، ارزش ارشی n صفت مورد نظر یک موجود در اعدادی به نام شاخص (ها) ترکیب می شود. اعداد شاخص، اهمیت نسبی هریک از صفات را نشان می دهد که به نژادگر آن را تعیین می کند و با معادله ۱۵-۷ محاسبه می شود. در حقیقت، روش شاخص، ارزش کلی^۱

یک موجود را نشان می‌دهد. اگر این روش به طور صحیح محاسبه شود، نتیجه حاصل بسیار بهتر از روش‌های دیگر انتخاب است.

شاخص انتخاب هر فرد در حالت کلی به صورت زیر است:

$$H = a_1 A_1 + a_2 A_2 + \dots + a_n A_n \quad (16-7)$$

در این معادله، A_i ها ارزش ارثی برای n صفت موردنظر و a_i ها اهمیت نسبی هر صفت است. ارزش ارثی صفات با استفاده از معادله‌های شاخص $10-7$ بدست می‌آید. در زنیور عسل، تعداد صفات موجود در یک شاخص برحسب اهداف اصلاح نژاد متفاوت است. امکان دارد شاخص انتخاب زنیور عسل شامل میزان تولید عسل، جمعیت، رفتار دفاعی و رفتار بچه‌دهی باشد. شاخص انتخاب به نحوی محاسبه می‌شود که همبستگی آن با ارزش ژنتیک کل موجود بیشترین مقدار باشد (47).

پاسخ انتخاب برای چند صفت (شاخص انتخاب)

پاسخ انتخاب برای شاخص انتخاب به صورت زیر است:

$$R_H = i r_{HH} \sigma_H \quad (17-7)$$

اگر مقیاس شاخص تغییر داده نشده باشد، مانند معادله $13-7$ است:

$$R_H = i \sigma_I \quad (18-7)$$

انتخاب برای حالت‌های گوناگون عمل ژن

پیش از این توضیح داده شد که ژن‌ها، دو اثر افزایشی و غیرافزایشی دارند. اثر غیرافزایشی خود شامل غلبه، غلبه ماورایی (فوق غالبیت) و اپیستاتیک است.

برخی از صفات اقتصادی مهم زنیور عسل از ژن‌هایی با اثر افزایشی متأثر می‌شود. در این صورت، ضریب وراثت پذیری صفت نسبتاً زیاد است. اما تفاوت عملکرد حاصل از دورگ‌گیری زیاد نخواهد بود و در نسل‌های متفاوت، میانگین صفت چندان کاهش نمی‌یابد. به این سبب، انتخاب افراد برتر باعث تولید افراد برتر می‌شود. نکته مورد توجه این است که در حالت انتخاب برای اثر افزایشی ژن‌ها، باید عوامل محیطی برای تمام موجودات تا حد امکان یکسان شود (همگن کردن کلتهای) تا واریانس ژنتیک ناشی از عوامل محیطی، تا حد امکان

کاهش یابد. آن‌گاه باید بهترین موجودات به صورت یک توده یا یک جمعیت والد انتخاب و با هم آمیزش داده شوند.

در صورت وجود اثر ژنی غلبه، غلبه ماورائی (ناخالص‌ها برتر از هموزیگوت‌ها) یا اثر متقابل بین ژن‌ها (اپیستازی)، میانگین صفت در نسل‌های متفاوت تغییر می‌کند و حتی ممکن است بیشتر از میانگین نسل والدین باشد. این برتری میانگین نتاج را در مقایسه با میانگین والدین، که نتیجه اثر غیرافزايشی ژن‌هاست، هتروزیس^۱ می‌نماید. نکته قابل توجه این است که اگر اثر ژنی غیرافزايشی در ایجاد تفاوت بین فنوتیپ موجودات مؤثر باشد، انتخاب موجودات برتر سبب افزایش میانگین جامعه در نسل‌های بعد نمی‌شود. در این حالت باید چند توده (لاین) را با پرورش خویشاوندی تکثیر کرد تا برای اغلب آلل‌ها خالص شود. سپس این لاین‌ها را با هم تلاقی داد تا معلوم شود کدام‌یک از آنها از نظر ژنتیک با هم تطابق دارند و ترکیب ژنی بهتری در نتاج به وجود می‌آورند. در صورت مشخص شدن این موضوع، می‌توان دو یا چند لاین موردنظر را در سال‌های بعد با هم تلاقی داد و از نتاج حاصل، از نظر تجاری بهره‌برداری کرد. البته نمی‌توان اثر ژنی غیرافزايشی را در یک لاین یا نژاد ثبت کرد. ولی با تلاقی دو یا چند توده (لاین) خالص، می‌توان از پدیده هتروزیس بهره‌گرفت. بنابراین، برای بهره‌گیری از اثر ژنی غلبه، غلبه ماورائی و اپیستازی، علاوه بر اثر افزایشی ژن‌ها، ابتدا داخل دو یا چند توده (لاین) انتخاب انجام می‌دهند و سپس با تلاقی آنها (داخل یک نژاد)، دورگ‌گیری صورت می‌گیرد (۶، ۱۰). در فصل بعد، در این باره توضیح بیشتری داده می‌شود.

انتخاب برای صفات کلنی

اثر ملکه بر صفات کلنی (تولید عسل، تولید موم، رفتار تهاجمی و رفتار بچه‌دهی) با اثر زنبورهای کارگر متفاوت است و اغلب بین آنها همبستگی منفی وجود دارد. یعنی ممکن است ملکه از نظر خصوصیات مربوط (نظیر تولید فرمون) مناسب باشد؛ ولی زنبورهای کارگری تولید کند که از نظر صفات زنبورهای کارگر (نظیر شهدآوری) مناسب نباشند. برعکس، ممکن است یک ملکه خود از نظر تولید فرمون، تخم و خصوصیات دیگر مناسب نباشد؛ ولی

زنیورهای کارگری تولید کند که از نظر جمع‌آوری شهد، طول عمر و پرورش نوزادان خوب باشند. پس در انتخاب کلني‌ها باید تأثیر ملکه و زنیورهای کارگر در صفات کلني مشخص شود. برای تولید و پرورش کلني‌هايي که هم از نظر ظرفيت توليد (عسل) ملکه و ظرفيت توليد زنیورهای کارگر خوب باشد، باید از کلني‌هايي با زنیورهای کارگر دارای صفات مناسب، ملکه پرورش داد و از آنها به صورت ملکه پدری استفاده کرد. همچنین می‌توان آن کلني را بدون ملکه (يتيم) و پس از مدتی شاخون‌هاي توليد شده را خراب کرد تا زنیورهای کارگر شروع به تخم‌گذاري کنند. اين تخم‌ها به زنیورهای نری تبدیل می‌شوند که صفات برتر زنیورهای کارگر را انتقال می‌دهند. در مرحله بعد، اين زنیورهای نر حاصل از ملکه‌هاي پدری یا کلني‌هاي يتيم را با ملکه‌هاي دارای صفات برتر آمييزش می‌دهند. در اين حالت، اين ملکه‌ها، کلني‌هاي توليد می‌کنند که دارای صفات مناسب مربوط به ملکه و زنیورهای کارگرند (۶).

مي‌توان براساس يكسان‌سازی اثر پدر ملکه‌ها و نيز ملکه پدر زنیورهای کارگر (تصویر ۶-۴) اثر ملکه‌ها و زنیورهای کارگر را تفکيک و با استفاده از مدل حيواني^۱ زيرملکه‌ها و زنیورهای کارگر برتر را انتخاب کرد.

$$y = X b + Z_w a_w + Z_r a_r + e \quad (19-V)$$

که در آن y ، b ، a_w ، a_r و e به ترتیب عبارت از رکوردها (مشاهدات)، آثار عوامل محیطی (ثابت)، اثر زنیورهای کارگر، اثر ملکه‌ها و آثار باقی مانده تصادفی (خطا) است و X ، Z_w و Z_r نيز به ترتیب ضریب‌های آثار عوامل محیطی، اثر زنیورهای کارگر و اثر ملکه‌هاست. برای برآورد آثار زنیورهای کارگر و اثر ملکه‌ها، آنرا به معادله زير تبدیل می‌کنند که اين ضریب‌ها به صورت ماتریس خواهند بود.

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_w & X'Z_r \\ Z_w'X & Z_w'Z_w + A^{-1}\alpha & Z_w'Z_r + A^{-1}\beta \\ Z_r'X & Z_r'Z_w + A^{-1}\gamma & Z_r'Z_r + A^{-1}\beta \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} b \\ a_w \\ a_r \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_w'Y \\ Z_r'Y \end{bmatrix}$$

همچنین در اين معادله $A^{-1}\alpha$ ، $A^{-1}\beta$ و $A^{-1}\gamma$ به ترتیب ماتریس‌های روابط خویشاوندی مربوط به کلني‌ها، زنیورهای کارگر و ملکه‌ها هستند (۶).

خودآزمایی

- ۱- اگر ضریب وراثت‌پذیری تولید عسل $0/3$ ، انحراف معیار فنوتیپ معادل 500 واحد و شدت انتخاب معادل 2 باشد، پاسخ انتخاب را در یک نسل محاسبه کنید.
- ۲- روش‌های افزایشی پاسخ به انتخاب را شرح دهید.
- ۳- کدام یک از گزینه‌های زیر صحیح است؟
- الف) برای انتخاب خانواده باید ضریب وراثت‌پذیری صفت بالا باشد.
- ب) اگر ضریب وراثت‌پذیری صفت بالا باشد، میانگین فنوتیپ خانواده، نماینده خوب ژنوتیپ آن است.
- ج) در انتخاب خانواده، معیار انتخاب، میزان انحراف هر حیوان از میانگین خانواده است.
- د) آزمون نتاج یک نوع انتخاب خانواده است.
- ۴- با تأثیر ملکه بر صفات کلنی، روش مناسب انتخاب صفات کلنی را شرح دهید.
- ۵- در روش سطوح حذفی مستقل صفات
- الف) انتخاب برای دو یا چند صفت در یک زمان انجام می‌شود.
- ب) اهمیت اقتصادی و همبستگی بین صفات درنظر گرفته می‌شود.
- ج) در یک زمان فقط برای یک صفت انتخاب انجام می‌شود.
- د) ضریب وراثت‌پذیری صفت، معیار تعیین سطح انتخاب است.
- ۶- شاخص انتخاب پارامتری است که به کمک آن ارزش افراد سنجیده می‌شود.
- الف) اصلاحی ب) ژنوتیپ ج) ژنتیک د) فنوتیپ
- ۷- چگونگی انتخاب برای حالت‌های مختلف عمل ژن را توضیح دهید.
- ۸- در مثال زیر، تولید عسل 10 کلنی در دو منطقه A و B اندازه‌گیری شده است. بهترین کلنی‌ها را بر اساس مقیاس Z انتخاب کنید ($\sigma_B = ?$ $\sigma_A = ?$):

B	A	منطقه
۱ ۲ ۳ ۴ ۵	۶ ۷ ۸ ۹ ۱۰	
شماره کلنی		
۲/۰ ۳/۰ ۸/۰ ۱۹/۰ ۲۰/۰	۷/۰ ۰/۰ ۶/۰ ۱۰/۰ ۱۲/۰	کلوگرم عسل

فصل هشتم

روش‌های تلاقی در اصلاح نژاد زنبور عسل

هدف‌های رفتاری

در پایان این فصل، از فرآگیرندگان انتظار می‌رود:

۱- ایستگاه‌های آمیزش زنبور عسل را بشناسند و معرفی کنند.

۲- درباره اثر هم خونی در زنبور عسل توضیح دهند.

۳- روش‌های تلاقی خوستاخنی و آمیخته کردن را نام ببرند.

۴- اهداف و موارد استفاده آمیخته کردن را شرح دهند.

۵- روش‌های تلاقی را تعریف کنند.

۶- روش تلاقی دوطرفه را تعریف کنند.

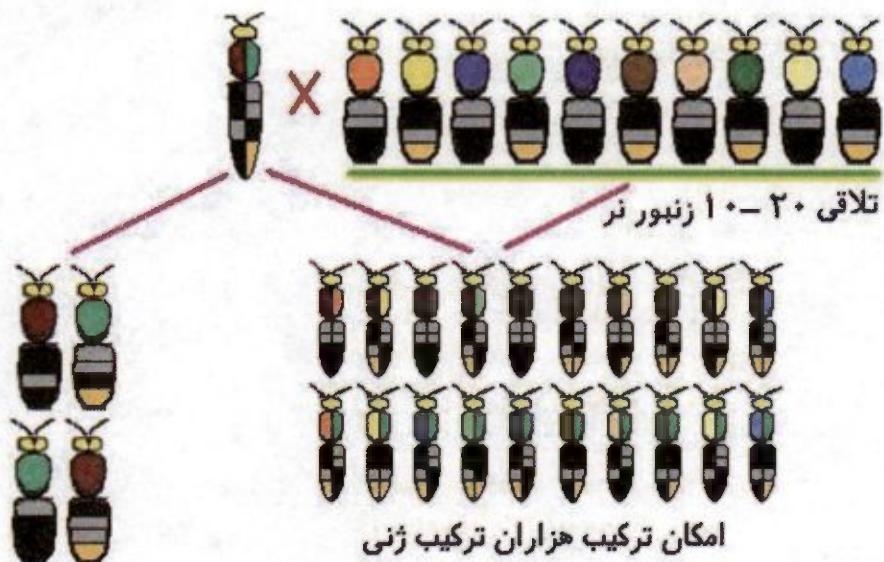
۷- درباره چگونگی تولید لاین زنبور عسل توضیح دهند.

روش‌های تلاقی

پیش از بررسی روش‌های تلاقی، باید به اهمیت ایستگاه‌های آمیزش و اثر هم‌خونی در اصلاح نژاد توجه کرد.

ایستگاه‌های آمیزش زنبور عسل

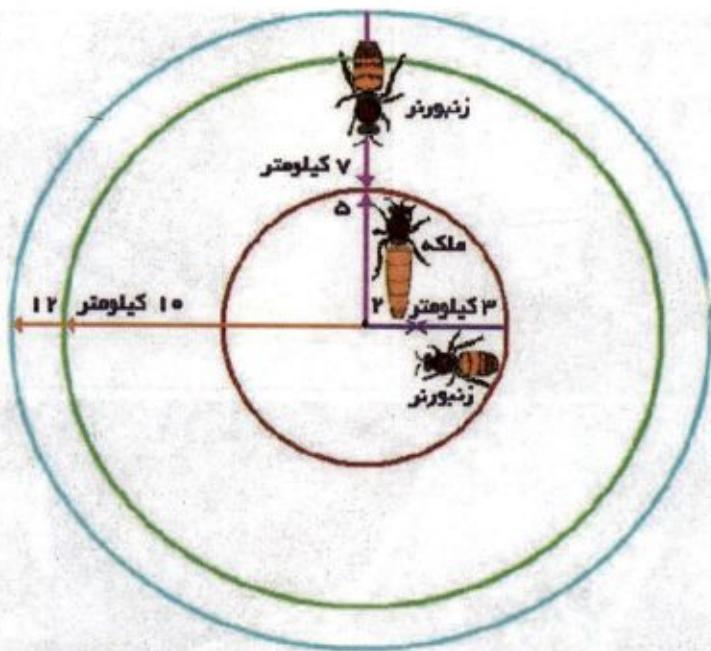
یکی از اصول بهنژادی، کترل آمیزش‌هاست. در زنبور عسل، که آمیزش هر ملکه با چند زنبور نر در حین پرواز صورت می‌گیرد، کترل آمیزش‌ها مشکل‌تر و مهم‌تر است (تصویر ۱-۸). کترل کامل آمیزش زنبورهای نر با ماده، از راه تلقیح مصنوعی امکان‌پذیر است. البته استفاده از این روش، به مهارت زیادی نیاز دارد و برای تولید ملکه‌های تجاری نیز مقرن به صرفه نیست. به این سبب، ساده‌ترین راه کترول آمیزش‌ها در ملکه‌های اصلاح نژادی یا تجاری، استفاده از ایستگاه‌های آمیزش کترول شده (ایزوله)^۱ است. در این ایستگاه‌ها، باید در مورد رعایت فاصله کافی تا زنبورستان‌های مجاور و کترول آمیزش‌ها توجه کافی مبذول داشت.



▲ شکل ۱-۸-آمیزش ملکه با چند زنبور نر

فاصله ایستگاه آمیزش تا زنبورستان‌های مجاور

حداکثر شعاع پرواز زنبورهای نر و ملکه به ترتیب ۷ و ۵ کیلومتر است. به این سبب، مجموع شعاع پرواز آن دو، ۱۲ کیلومتر است. ولی احتمال آن که زنبورهای نر و ملکه همزمان به حداکثر شعاع پرواز برسند، نادر و شعاع ۱۰ کیلومتر نیز کافی است (تصویر ۸-۲). در مجموع، می‌توان توصیه کرد که برای یک ایستگاه آمیزش جهت اصلاح نژاد، باید تا شعاع ۱۰ کیلومتر، زنبوردار دیگری وجود نداشته باشد. اگر نتوان این حدود و فاصله را کاملاً رعایت کرد، توصیه می‌شود تعداد زنبورهای نر موردنظر را در ایستگاه، با قرار دادن شانهای زنبور نر به حداکثر (اشبع) برسانند یا زمان پرورش ملکه را در مقایسه با زنبورداران مجاور تغییر دهند. چنانچه ایستگاه آمیزش داخل جزیره باشد، شعاع و فاصله کمتر می‌شود. زیرا شعاع پرواز زنبور عسل در سطح آب کمتر و حداکثر شعاع پرواز زنبورهای نر و ملکه به ترتیب ۴ و ۳ کیلومتر است. به این دلیل، توصیه می‌شود که در این وضعیت، شعاع ۶ کیلومتر رعایت شود (۶).



— میانگین پرواز — حداقل پرواز — شعاع ایستگاه آمیزش —

▲ شکل ۲-۸- میانگین و حداقل پرواز زنبورهای نر و ملکه

کنترل آمیزش‌ها در ایستگاه

برای آمیزش ملکه‌ها از کندوهای معمولی، کندوهای دارای دو دریچه (دو طرف کندو دارای دریچه پرواز) و کندوچه استفاده می‌شود. استفاده از کندوچه‌های جفت‌گیری باعث بهبود مدیریت تولید، کاهش هزینه و زمان تولید و راحتی حمل و نقل می‌شود. به این سبب، اغلب مورد استقبال پرورش دهنده‌گان ملکه و متخصصان اصلاح نژاد قرار می‌گیرد. البته در مواردی اندازه این کندوچه‌ها بسیار کوچک است که به دلایل زیر، مناسب نیست:

- ✓ با این کندوچه‌ها نمی‌توان وضعیت نامساعد آب و هوا را کنترل کرد.
- ✓ فضای کافی برای تخم‌گذاری ملکه وجود ندارد و تلفات ملکه‌ها نیز در آن زیاد است.
- ✓ در صورت استقرار در مجاورت کلنی‌های دیگر، جمعیت زنبورهای این کندوچه‌ها کاهش می‌یابد. بنابراین، باید توجه کرد که اندازه این کندوچه‌ها، از حجم سهشان کمتر نشود (تصویرهای ۳-۸ و ۵-۸).



▲ شکل ۳-۸- کندوچه‌های جفت‌گیری

فاصله بین کندوچه‌ها باید دست کم ۳ متر باشد و چنانچه هیچ‌گونه نشانه طبیعی در منطقه نباشد، باید به کندوچه‌ها رنگ‌های متفاوتی زد و آنها را در جهت‌های گوناگون قرار داد. از نکات مهم کترول آمیزش‌ها، شماره زدن ملکه‌های است. شماره زدن ملکه‌های باکر، بهترین و دقیق‌ترین روش کترول ملکه‌ها در آمیزش‌های مورد نظر است (تصویر ۳-۲۲). از موارد مهم دیگر، تأمین تعداد زنبورهای نر به حد کافی است. برای آمیزش هر ملکه حداقل ۱۰ زنبور نر مورد نیاز است. ولی در منطقه آمیزش حداقل ۶ و به طور معمول ۱۰ برابر این تعداد زنبور نر بالغ مورد نیاز است تا زنبورهای نر، به نحو مناسب‌تری در آمیزش‌ها شرکت کنند. هر کلني

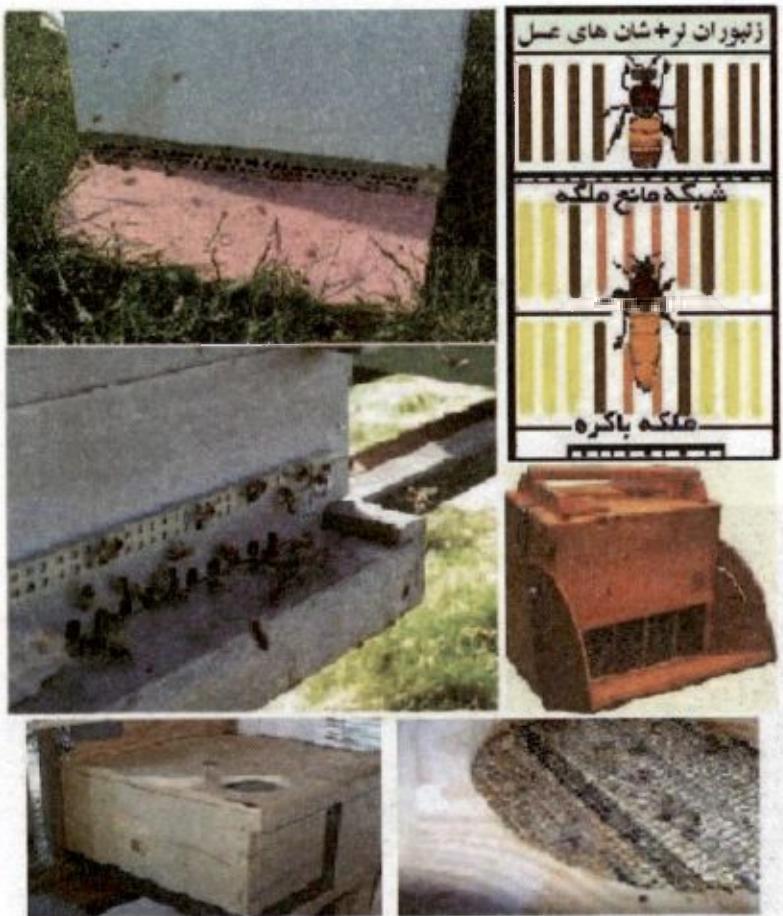
پدری در زمان آمیزش، باید حداقل ۲هزار زنبور نر داشته باشد و برای جلوگیری از یکسان شدن آلل‌های جنسی، باید حداقل تعداد کلنی‌های تولیدکننده زنبور نر ۶ عدد باشد. بنابراین، توصیه می‌شود از شان‌های مخصوص زنبورهای نر استفاده شود. همچنین لازم است در زمان مناسب، سلول‌ها و نوزادان زنبور نر کلنی‌های دیگر زنبورستان (غیرازکلنی‌های پدری) حذف شوند (تصویر ۴-۸).



▲ شکل ۴-۸- شان حاوی سلول‌های زنبور نر و حذف نوزادان زنبورهای نر

برای کنترل ورود زنبورهای نر به کلنی‌های دیگر، شبکه مانع ملکه در جلو دریچه پرواز قرار داده می‌شود. ولی با این عمل زنبورهای نر با زحمت از دریچه خارج و تلف می‌شوند. لذا بهتر است شبکه مانع ملکه بین طبقه بالا و کندو قرار داده شود تا زنبورهای نر در طبقه بالا

محبوس شوند (۶). در این کلني‌ها از ملکه بارور یا باکره استفاده می‌شود. همچنین می‌توان در بالای این کلني‌ها یک دریچه شیشه‌دار تعییه کرد تا بتوان از آن، تعداد و فعالیت زنبورهای نر را مشاهده کرد (تصویر ۵-۸).



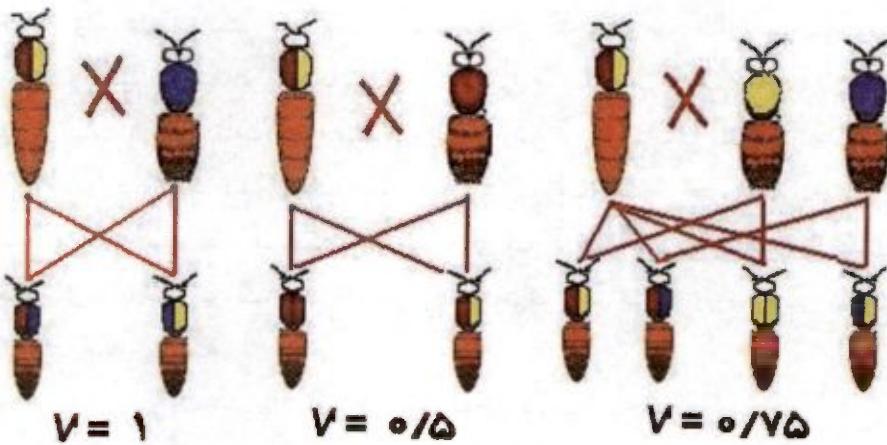
▲ مشکل ۵-۸- کلني‌های پرورش دهنده زنبور نر حاوی شبکه مانع ملکه و دریچه دارای شیشه

با بررسی صفات ظاهری زنبورهای کارگر تولید شده، می‌توان میزان اعتبار کترول آمیزش‌ها را مشخص کرد. اگر در یک ایستگاه حداقل $\frac{3}{4}$ زنبورهای کارگر دارای خصوصیات ظاهری موردنظر باشند، اعتبار کترول آمیزش‌ها با زنبورهای نر موردنظر، قابل قبول است.

آثار هم‌خونی^۱ در زنبور عسل

یکی از مهم‌ترین برنامه‌های اصلاح نژاد خلوص نژادی یا ایجاد لاین است. معمولاً در این برنامه‌ها از آمیزش خویشاوندان استفاده می‌شود. اگر در این آمیزش‌ها رابطه خویشاوندی نزدیک باشد یا در سال‌های متمادی آمیزش‌های مشابه تکرار شود، سبب افزایش هم‌خونی در کلنی‌ها می‌شود. با مشابه شدن آل‌های نیز هم‌خونی ایجاد می‌گردد (تصویر ۷-۴). اثر هم‌خونی در کلنی‌ها نظیر اغلب حیوانات، شامل کاهش تولید، کاهش سازگاری با محیط و حساسیت بیشتر در برابر بیماری‌هاست. بروز آثار هم‌خونی در زنبور عسل، با سایر حیوانات، دو تفاوت دارد:

- ۱- با توجه به وجود آل‌های جنسی در زنبور عسل، اگر ملکه‌ای با زنبورهای نر خویشاوند نزدیک آمیزش کند، زنبورهای نر دیپلوئید تولید می‌شوند که با از بین رفتن آنها، جمعیت کلنی کاهش می‌یابد. همچنین با وجود آل‌های جنسی مشابه، قدرت زیست^۲ نوزادان ماده کاهش می‌یابد (تصویر ۷-۸).
- ۲- از آنجا که زنبورهای نر هاپلوئید هستند، آثار هم‌خونی در آنها ظاهر نمی‌شود؛ مگر آنکه زنبورهای کارگر دارای هم‌خونی بالا، آنها را پرورش دهند (۶).



▲ شکل ۷-۸- کاهش قدرت زیستی نوزادان (V) با افزایش رابطه خویشاوندی زنبورهای نر با ملکه

1- Inbreeding depression.

2- Viability.

آثار هم خونی بر زنبورهای نر

زنبورهای نری که زنبورهای کارگر پرورش می‌دهند، هم خونی زیاد و توانایی‌های تولید مثل، آثار فیزیولوژیک و خصوصیات بیوشیمیایی نامناسبی دارند (۲۸، ۶۳).

✓ توانایی تولیدمثل: رشد زنبورهای نر تا زمان پرواز آمیزشی، طول مدت پرواز، تعداد پرواز در روز و تعداد اسپرماتوزئید کاهش می‌یابد.

✓ آثار فیزیولوژیک: مقاومت در برابر سرما و مصرف اکسیژن در این زنبورها کاهش می‌یابد.

✓ خصوصیات بیوشیمیایی: آنزیم‌های سوخت‌وسازی اکسیداتیو (ستز مواد)، فعالیت کمتر و آنزیم‌های مربوط به سوخت‌وساز پروتئین‌ها در این زنبورها فعالیت بیشتری دارد. به عبارت دیگر، در سوخت‌وساز این زنبورهای نر، نوعی حالت نامتعادل وجود دارد.

آثار هم خونی بر زنبورهای ماده

در سوخت‌وساز زنبورهای ماده‌ای که هم خون نباشند، ولی ملکه مادری آنها هم خونی زیادی داشته باشند، نوعی حالت نامتعادل ایجاد می‌شود. این حالت، در مقایسه با حالت نامتعادل زنبورهای نر، بیشتر است. به علاوه، ذخیره پروتئین تخم‌های ملکه‌هایی با هم خونی زیاد، کافی نیست و رشد این تخم‌ها نیز کم است. بنابراین، علاوه بر کاهش تعداد لاروها، قدرت زیست آن‌ها نیز کاهش می‌یابد که همه این عوارض در اثر هم خونی ملکه مادر است. امکان دارد در یک کلنی، ملکه هموزیگوت و زنبورهای کارگر هتروزیگوت باشند. همچنین ممکن است ملکه هتروزیگوت و زنبورهای کارگر هموزیگوت یا هر دو یکسان (هموزیگوت یا هتروزیگوت) باشند. در مجموع، اثر هم خونی در ملکه‌ها و زنبورهای کارگر یک کلنی متفاوت است.

در یک بررسی مشخص شد که با افزایش ۱ درصد ضریب هم خونی در زنبورهای کارگر، به ترتیب ۷ و ۱۴۰ گرم از مقدار تولید عسل و تولید موم آنها کاهش و رفتار دفاعی و بجهه‌دهی افزایش می‌یابد. ولی با همان مقدار افزایش ضریب هم خونی ملکه‌ها، در صفات تولید عسل و موم تغییری حاصل نمی‌شود و رفتار دفاعی و بجهه‌دهی نیز افزایش می‌یابد. دلیل تفاوت در

رفتار دفاعی را می‌توان به این صورت توجیه کرد که با افزایش ضریب هم‌خونی ملکه، مقدار فرمون کاهش پیدا می‌کند و رفتار دفاعی (و بجهدهی) افزایش می‌یابد. ولی با افزایش ضریب هم‌خونی زنبورهای کارگر، فعالیت و رفتارهای دفاعی و بجهدهی آنها کاهش می‌یابد. اگر ضریب هم‌خونی زنبورهای کارگر و ملکه موجود در یک کلنی زیاد باشد، رفتارهای دفاعی و بجهدهی و تولید عسل کاهش می‌یابد. به عبارت دیگر، تأثیر هم‌خونی بر زنبورهای کارگر، در مقایسه با ملکه بیشتر است در جدول‌های ۱-۸ تا ۳-۸ به ترتیب میزان تأثیر هم‌خونی بر ملکه، زنبورهای کارگر و کلنی ارائه شده است (۶). برای جلوگیری از آثار هم‌خونی، همان‌طور که قبلًا توضیح داده شد، تعداد کلنی‌های پدری و مادری باید متناسب باشد (حداقل ۶ کلنی پدری و ۳۵ کلنی مادری غیرخوب‌شاؤند). همچنین می‌توان با استفاده از مخلوط کردن اسپرم‌های زنبورهای نر متفاوت، میزان هم‌خونی را کاهش داد. اگر از زنبورهای نر تمام کلنی‌های مادری (حداقل ۳۰ کلنی) اسپرم گرفته شود و آنها را مخلوط و پیا ملکه‌های دختری همان کلنی‌ها تلقیح مصنوعی کنند، قدرت زیست نوزادان در نسل‌های اولیه بیش از ۸۵ درصد خواهد شد. ولی اگر ملکه‌های دختری هر کلنی مادری با مخلوط اسپرم زنبورهای نر تمام کلنی‌ها، به جز همان کلنی مادری، تلقیح مصنوعی شوند، قدرت زیست نوزادان در نسل‌های اولیه نزدیک به ۱۰۰ درصد است (۶۳). اگر مخلوط کردن اسپرم‌ها با استفاده از سانتریفیوز صورت گیرد، باید توجه کرد که عمل سانتریفیوز، سبب کاهش کیفیت اسپرم‌ها می‌شود و بر تخم‌گذاری ملکه‌ها اثر منفی دارد.

اغلب میزان هم‌خونی در جوامع کوچک و بسته افزایش می‌یابد. با تعداد معین کلنی‌های پدری (N_m) و کلنی‌های مادری (N_f) افزایش ضریب هم‌خونی (Δ_f) در هر نسل آمیزش به صورت زیر است:

$$\Delta_f = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f} \quad (1-8)$$

معمولًا چون تعداد کلنی‌های پدری کمتر از کلنی‌های مادری است، تأثیر آن در افزایش هم‌خونی بیشتر می‌شود. همچنین در زمان انتخاب والدین، هر چه تعداد کلنی‌های جمعیت پایه بیشتر باشد (حداقل ۸۰۰ کلنی)، علاوه بر زیاد بودن شدت انتخاب، ضریب هم‌خونی نیز

حداقل می شود (تصویر ۷-۲). گاه افزایش هم خونی معادل با یکسان شدن آلل های جنسی فرض می شود. در صورتی که یکی از عوارض هم خونی یکسان شدن آلل های جنسی و کاهش جمعیت کلی است و می توان با مشاهده سلول های خالی بین شفیره ها، میزان یکسان شدن آلل های جنسی را برآورد کرد. البته نباید بیماری یا عوارض مربوط به نوزادان در کلی ها موجود باشد. برای برآورد سلول های خالی در شانها از معادله زیر استفاده می شود (۷۶):

$$f = \frac{a}{b} \times 100 \quad (2-8)$$

در این معادله a و b به ترتیب تعداد سلول خالی و تعداد کل سلول ها (خالی و پر) در واحد سطح شان حاوی شفیره است. می توان واحد سطح را براساس کادر های سیمی 10×10 سانتی متری یا یک لوزی دارای ضلع $5/3$ سانتی متر (حاوی ۱۰۰ سلول) در نظر گرفت (تصویر ۳-۲۱). همچنین بهتر است این اندازه گیری در هر کلی حداقل ۳ بار تکرار شود تا دقت زیاد باشد. میزان هتروزیگوت بودن، بر عکس هموزیگوت بودن و هم خونی است. به این سبب، می توانی میزان هتروزیگوت بودن را در هر نسل، از معادله زیر برآورد کرد:

$$H_t = H_0 (1-f_t) \quad (3-8)$$

در این معادله H_0 و f_t به ترتیب میزان هم خونی در نسل t ام و میزان هتروزیگوت اولیه است که این مقدار معمولاً در ابتدای هر نسل غیرخوب شاوند $0/5$ فرض می شود (۱۰). در این قسمت، آثار منفی افزایش هم خونی حاصل از آمیزش های خویشاوندی توضیح داده شد. ولی در مورد مزایای استفاده از آمیزش های خویشاوندی و همچنین استفاده از هتروزیگوت (آمیخته گری) در فصل بعد توضیح داده می شود.

جدول ۱-۸- اثر هم خونی بر ملکه زنبور عسل

صفت	ضریب هم خونی	اثر هم خونی
وزن تخدمان	۰/۹	بیشتر از 9%
وزن بدن	$0/9 - 0/8$	$4\% - 8\%$
قدرت تخم گذاری	$0/8 - 0/3$	$43\% - 27\%$
فعالیت آنزیمی	۰/۵	

جدول ۸-۲- اثر هم‌خونی بر زنبور عسل کارگر

صفت	ضریب هم‌خونی	اثر هم‌خونی
طول عمر	۰/۹	بیشتر از ۱۳٪
تلفات	۰/۵	٪۳۵
جمع آوری شهد	۰/۵	٪-۱۴
پرورش نوزادان	۰/۹	کاهش

جدول ۸-۳- اثر هم‌خونی بر کلی زنبور عسل

صفت	ضریب هم‌خونی	اثر هم‌خونی
ملکه	زنبور کارگر	زنبور کارگر
رفتار دفاعی	۰/۹	بیشتر از ۹٪
بچه‌دهی	۰/۹	بیشتر از ۹٪
وزن کلنی	۰/۹	بیشتر از ۹٪
قدرت تخم‌گذاری	۰	۰/۶ - ۰/۷
تولید عسل	۰	۰/۶ - ۰/۷

روش‌های تلاقی برای اصلاح نژاد

روش‌های تلاقی را می‌توان به تلاقی‌های تصادفی^۱، تلاقی‌های نزدیک^۲ و تلاقی‌های دور^۳ تقسیم کرد. در حقیقت، تلاقی‌های نزدیک همان تلاقی‌های خوبی‌شاوندی است و تلاقی‌های دور نیز حالت کلی آمیخته کردن^۴ را شامل می‌شود. در اصلاح نژاد، معمولاً از دو روش تلاقی‌های خوبی‌شاوندی و آمیخته کردن استفاده می‌کنند (۴۷).

1- Panmixia

2- Close breeding

3- Out breeding

4- Cross breeding

آثار ژنتیک تلاقی‌های خویشاوندی

تلاقی‌های خویشاوندی یعنی آمیزش افرادی که دارای اجداد خویشاوندی هستند. البته با توجه به آن که آمیزش خویشاوندان نزدیک (نظریه مادر - پسر، برادر - خواهر و ...) تأثیر زیادی بر افزایش هم‌خوئی دارد. به این سبب، باید از آن جلوگیری کرد. در ضمن، باید توجه کرد که تعداد والدین، به خصوص والد نر (کلني پدری) از حد مناسب کمتر نباشد؛ و گرنه اثر سوء هم‌خوئی شدید می‌شود. به طور کلی، دلیل استفاده از تلاقی‌های خویشاوندی در اصلاح نژاد، موارد زیر است (۱۰):

۱- تلاقی‌های خویشاوندی، جامعه مبنای^۱ را به چند جمعیت کوچک (لاین) تقسیم می‌کنند.



۲- تلاقی‌های خویشاوندی، واریانس ژنتیک داخل هر لاین را کاهش و واریانس ژنتیک بین لاین‌ها را افزایش می‌دهد. اگر V_{G0} واریانس ژنتیک جامعه مبنای باشد، واریانس ژنتیک (بین افراد) داخل هر لاین در نسل n ام از معادله زیر به دست می‌آید:

$$V_{Gw} = V_{G0} (1 - F_n) \quad (4-8)$$

که در آن F_n میانگین ضریب هم‌خوئی حیوانات نسل n ام هر لاین است. همچنین واریانس ژنتیک بین لاین‌ها در نسل n ام از معادله زیر به دست می‌آید:

$$V_{GB} = 2F_n V_{G0} \quad (5-8)$$

واریانس ژنتیک کل جامعه در نسل n ام، برابر مجموع واریانس ژنتیک بین و داخل لاین‌هاست و از معادله زیر به دست می‌آید: (۶-۸)

1- Base population

نسبت به نوع عمل ژن و میزان ضریب وراثت‌پذیری صفات، برای انتخاب یک نژاد یا آمیخته کردن لاین‌ها، به نژادها یا لاین‌های خالص نیاز است و برای خلوص آنها از تلاقی‌های خویشاوندی استفاده می‌شود. روش‌های متفاوتی نیز برای تعیین خلوص نژادی زنبور عسل به کار می‌رود که عبارت از روش دان.ا.نگاری، بیوشیمیابی و خصوصیات ظاهری زنبورهای عسل است. خصوصیات ظاهری در فصل دوم توضیح داده شده است.

آثار ژنتیک آمیخته کردن

آمیخته کردن، تلاقی بین موجودات غیرخویشاوند داخل هر نژاد، لاین‌های متفاوت و گاه نژادهای گوناگون است. در نتیجه، در شجره موجودات غیرخویشاوند، سلف مشترک وجود ندارد. در زنبور عسل، آمیخته کردن باعث افزایش تولید عسل یا سایر تولیدات می‌شود؛ ولی در بسیاری موارد، به افزایش رفتار دفاعی (تهاجمی) زنبورها منجر می‌گردد (نظیر زنبورهای آفریقایی). بنابراین، باید در نوع تلاقی‌ها بسیار دقت شود.

اثر ژنتیک آمیخته کردن در جهت مقابله تلاقی خویشاوندی است؛ زیرا تلاقی خویشاوندی سبب افزایش هموزیگوستی در جامعه می‌گردد. ولی آمیخته کردن، به کاهش هموزیگوستی و افزایش هتروزیگوستی در جامعه منجر می‌شود. در جمعیت‌های هتروزیگوت ممکن است آلل‌های نامطلوب به دلیل هتروزیگوت بودن، خصوصیات خود را ظاهر نکنند؛ ولی با افزایش هموزیگوتی در جامعه، احتمال بروز خصوصیات نامطلوب این آلل‌ها افزایش می‌یابد. امکان دارد در اثر آمیخته کردن، موجوداتی حاصل شوند که میانگین تولیدات آنها بیشتر از میانگین والدین و حتی در بعضی موارد بیشتر از میانگین بهترین والد باشد (اثر فوق غلبه). به این پدیده، هتروزیس یا قدرت آمیخته^۱ می‌گویند. در حقیقت هتروزیس باعث افزایش تولید نتاج دورگ^۲ نسبت به میانگین والدین می‌شود و این پدیده بر عکس کاهش تولید ناشی از آمیزش خویشاوندی است. هر کاهش تولید ناشی از آمیزش خویشاوندی را می‌توان با آمیخته کردن جبران کرد. چون هتروزیس در آمیزش موجودات غیرخویشاوند ظاهر می‌شود، می‌توان نتیجه گرفت که میزان هتروزیس تابع میزان عدم تشابه ژنتیک بین والدین است.

میزان هتروزیس (برتری میانگین نتاج نسبت به میانگین والدین) از معادله زیر برآورد می شود (۱۰):

$$H = \frac{\bar{F} - \bar{P}}{\bar{P}} \times 100 \quad (7-8)$$

در این معادله، H درصد هتروزیس، \bar{F} میانگین نتاج و \bar{P} میانگین والدین است. همچنین می توان هتروزیس را به صورت تفاوت میانگین ارزش نتاج دورگ نسبت به میانگین ارزش نتاج هر یک از دو نژاد تعريف کرد. در جدول زیر، دو نژاد A و B به صورت تلاقي دوطرفه^۱ آميزش داده شده اند:

نژاد	ملکه مادری		A	B
	A		\bar{AA}	\bar{AB}
	B		\bar{BA}	\bar{BB}

در این جدول، ملکه های پدری با ملکه های مادری نژاد خود و همچنین نژاد دیگر تلاقي داده شده اند و میانگین دورگ ها به صورت \bar{BA} و \bar{AB} نشان داده شده است. در حقیقت \bar{AB} میانگین نتاج حاصل از تلاقي ملکه پدری نژاد A با ملکه مادری نژاد B و \bar{BA} میانگین نتاج حاصل از تلاقي پدر نژاد B با مادر نژاد A است. این حالت هتروزیس بر اساس معادله زیر برآورد می شود:

$$H = \frac{(\bar{AB} + \bar{BA}) - (\bar{AA} + \bar{BB})}{(\bar{AA} + \bar{BB})} \quad (8-8)$$

در این معادله میزان هتروزیس شامل اثر مادری و اثر هتروزیس (نتاج) است. در جدول بالا، تفاوت بین عملکرد دورگ ها، میزان اثر مادری ^۲ را نشان می دهد؛ یعنی:

$$M \cdot a = \bar{AB} - \bar{BA}$$

1- Diallel cross.

2- Maternal ability.

هتروزیس بیشتر برای صفاتی مشاهده می‌شود که تحت کنترل اثر ژنی غیرافزایشی باشند و به عبارت دیگر ضرب و راثت‌پذیری آنها کم باشد. پس مبنای ژنتیک بروز هتروزیس غلبه کامل، فوق غلبه و اپیستازی است. در حالت فوق غلبه (میزان) تولید در نتاج از هریک از والدین بیشتر است.

عوامل مؤثر بر میزان هتروزیس

میزان هتروزیس در اثر میزان غلبه ژنی (d) و تفاوت فراوانی ژنی در دو جامعه (y) متغیر است و به صورت معادله زیر نشان داده می‌شود:

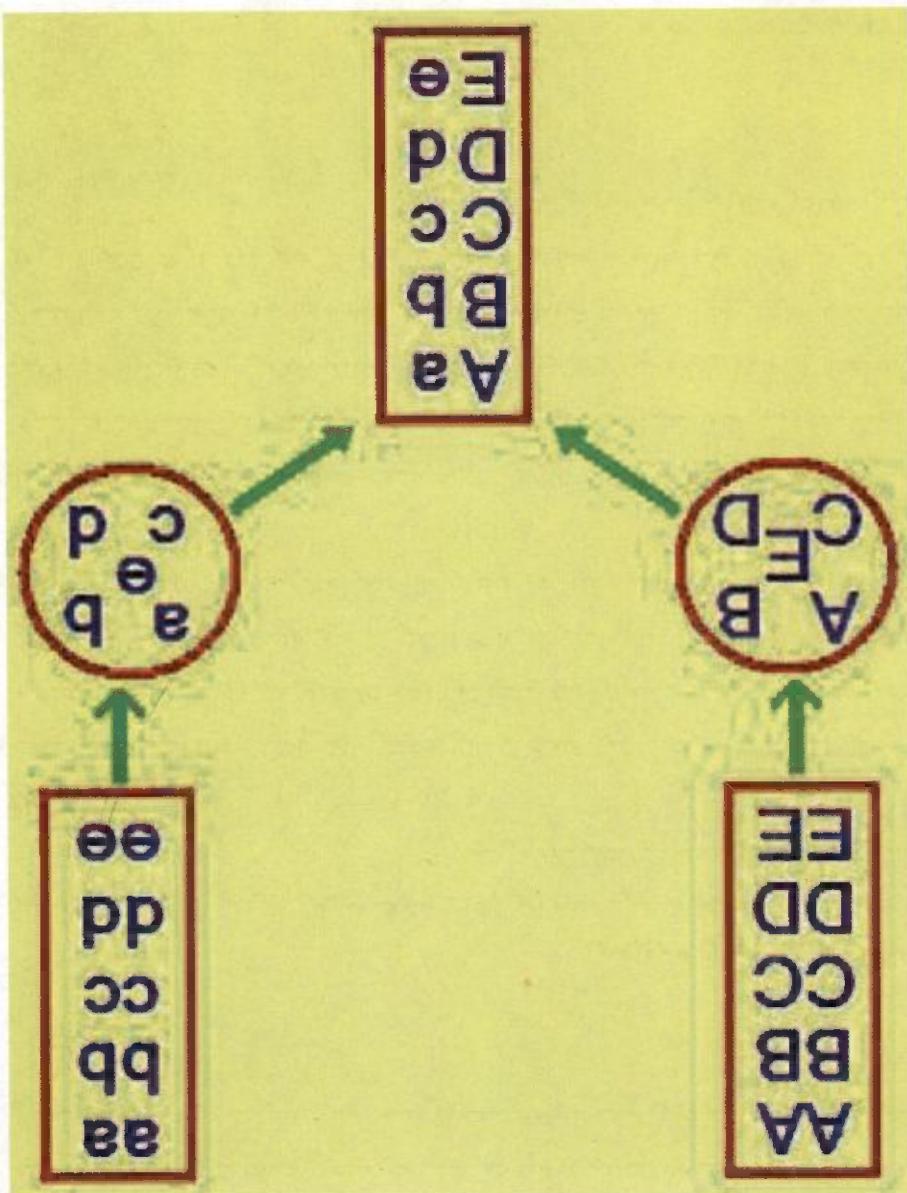
$$H = dy^y \quad (9-8)$$

اگر اثر افزایشی ژن‌ها، بر بروز صفت اثر ژنی افزایشی مؤثر باشد $d=0$ است و در نتیجه هتروزیس وجود ندارد. هرچه اثر غلبه بیشتر شود ($d=a$) مقدار هتروزیس زیاد می‌شود و بیشترین مقدار هتروزیس زمانی است که $d > a$ یعنی اثر فوق غلبه باشد. اگر فراوانی یک آلل در یک جامعه P_1 و در جامعه دیگر P_2 و فراوانی آلل دیگر به ترتیب q_1 و q_2 باشد، آن‌گاه:

$$Y = P_1 - P_2 = q_2 - q_1 \quad (10-8)$$

اگر فراوانی ژن‌ها در دو جامعه تفاوت نداشته باشد ($Y=0$), در اثر تلاقی افراد این دو جامعه هتروزیس ظاهر نمی‌شود. برای این‌که y (تفاوت فراوانی ژنی دو جامعه) حداقل شود، باید مقدار آن مساوی یک شود و آن زمانی است که دو جامعه خالص و متفاوت، با هم تلاقی داده شوند. افزایش میزان خلوص جامعه با تلاقی خویشاوندی صورت می‌گیرد تا مقدار فراوانی هر آلل در یک جامعه به حدود یک و در جامعه دیگر صفر شود. در اثر تلاقی این دو لاین، حداقل هتروزیس به وجود می‌آید (تصویر ۷-۸).

◀ ፳፻፲፭ ዓ.ም. ከተማ ስኞች በ፩፻፲፭ ዓ.ም. ተከታታለሁ ተስፋጭ ተ-V-A ሚጻዣ



اهداف و موارد استفاده آميخته کردن انتخاب برای قابلیت ترکیب^۱

متخصصان اصلاح نژاد به لاین‌های خالص نیاز دارند تا از بین تمام لاین‌های مورد آمیزش، بهترین ترکیب را تولید کنند. به عبارت دیگر، انتخاب نهایی باید روی موجودات دورگ انجام شود. مقدار پیشرفته که در اثر آميخته کردن موجودات دورگ حاصل می‌شود، به مقدار تنوع بین لاین‌ها و شدت انتخاب داخل لاین‌ها بستگی دارد. برای آنکه شدت انتخاب زیاد باشد، باید تعداد موجودات دورگ زیاد باشد و برای آنکه مقدار تنوع در بین موجودات دورگ حداقل باشد، لازم است میزان خلوص لاین‌ها زیاد باشد. انتخاب مقدماتی لاین‌ها به دو روش زیر صورت می‌گیرد (۱۵):

- ۱- لاین‌های مورد استفاده در ایجاد یک ترکیب دورگ، باید خود به صورت افراد خالص دارای عملکرد مناسب باشند که این عملکرد مناسب در اثر ژن‌های افزایشی است (قدرت ترکیب عمومی^۲).
- ۲- با تلاقي لاین‌های مناسب، بهترین ترکیب از نظر عملکرد موجودات دورگ تعیین می‌شود که در اثر ژن‌های غیرافزایشی است (قدرت ترکیب خاص^۳). در نتیجه، ارزش یک موجود دورگ از قابلیت ترکیب عمومی و قابلیت ترکیب خاص تشکیل می‌شود. چون مقدار واریانس قابلیت ترکیب خاص با مریع (یا توان‌های بزرگ‌تر) رابطه خویشاوندی تغییر می‌کند، برای افزایش قابلیت ترکیب خاص، باید درجه خلوص لاین‌ها زیاد باشد.

اهمیت نسبی قابلیت توکیب عمومی و خاص

هرگاه لاین‌های تولید شده کاملاً خالص باشند، واریانس قابلیت توکیب عمومی مساوی واریانس افزایشی در جمعیت پایه و واریانس قابلیت توکیب خاص مساوی واریانس غیرافزایشی می‌شود. پس زمانی که مؤلفه‌های واریانس در جمعیت پایه معلوم باشند، می‌توان مقدار نسبی پیشرفت به وسیله این دو قابلیت توکیب را پیش‌بینی کرد. برای مثال، در یک

-
- 1- Combinig ability.
 - 2- General combination ability.
 - 3- Special combination ability.

حشره گرده‌افشان، نسبت واریانس افزایشی عملکرد میزان گرده‌افشانی به واریانس کل $0/149$ و نسبت واریانس غیرافزایشی $0/032$ بود. در نتیجه، نسبت واریانس افزایشی به واریانس ژنتیک کل، مساوی $= 0/823 / 0/149 = 0/181$ می‌شود. هرگاه روش توأم خالص کردن لاین و دورگ‌گیری در این جمعیت اعمال شود و تفاوت عملکرد در بین دورگ‌ها سنجیده شود، حدود 80 درصد پیشرفت موردانه انتظار بر اثر قابلیت ترکیب عمومی و 20 درصد آن بر اثر قابلیت ترکیب خاص خواهد بود. به این سبب، تاکنون بیشتر افزایش عملکرد حشره گرده با قابلیت ترکیب عمومی است و از واریانس افزایشی موجود در جمعیت پایه حاصل می‌شود. پس انتخاب در جمعیت پایه برای افزایش عملکرد و قابلیت ترکیب عمومی لاینهای خالص از آن جمعیت مؤثر است.

جمعیت‌های ترکیبی (سنستیک^(۱))

پس از تولید لاینهای خالص و انتخاب آنها از لحاظ قابلیت‌های ترکیب، دیگر نمی‌توان هیچ پیشرفتی را از این لاین‌ها انتظار داشت. برای پیشرفت بیشتر، باید مجموعه جدیدی از لاینهای خالص را از درون یک جمعیت پایه اصلاح نژاد تولید کرد. جمعیت پایه جدید ممکن است با عمل انتخاب و بدون خالص‌سازی، اصلاح نژاد شده باشد یا از تلاقی لاینهای خالص (انتخاب شده) تشکیل شود. تلاقی تعدادی از این لاین‌ها و سپس آمیزش تصادفی بین افراد F_1 و همچنین در نسل‌های بعد باعث ایجاد یک جمعیت ترکیبی جدید می‌شود. قابلیت ترکیب عمومی لاین‌ها، که بر اثر واریانس افزایشی است، در این جمعیت ترکیبی، حفظ می‌شود. بر اثر تفرق ژنی در نسل F_1 و نسل‌های بعد می‌توان مجموعه جدیدی از لاینهای خالص را تولید کرد که ترکیبات ژنی آنها متفاوت از لاینهای تشکیل دهنده این جمعیت ترکیبی باشد. بدین ترتیب، می‌توان در مورد قابلیت‌های ترکیب، بیشتر پیشرفت کرد. به عبارت دیگر، طی این فرآیند، علاوه بر بهبود عملکرد دورگ‌ها، عملکرد خود لاینهای خالص نیز افزایش می‌یابد. انواع زنبور عسل دورگ یا ترکیبی که در حال حاضر وجود دارند، نتیجه دو یا چند دوره خالص کردن و دورگ‌گیری هستند. این موضوع از نظر اقتصادی مهم است؛ زیرا

1- Synthetic.

ملکه دورگ، که برای زنبورداری تجاری فروخته می‌شود، به وسیله یک والد خالص تولید می‌شود (۱۵، ۷۶).

ترکیب‌های سه و چهار لاینی

مشکلات عملی مربوط به محصول کم در لاین‌های خالص را می‌توان با استفاده از ترکیب‌های سه لاینی و چهار لاینی برطرف کرد. با آنکه استفاده از این ترکیب‌ها گاه باعث کاهش عملکرد و یک‌نواختی می‌شود، با بررسی ترکیب لاین‌های متفاوت، می‌توان افزایش عملکرد مناسبی داشت. این روش در تولید زنبورهای عسل دورگ استفاده گسترده‌ای دارد (۴۷، ۱۵).

روش‌های تلاقی تلاقی دو لاینی^۱

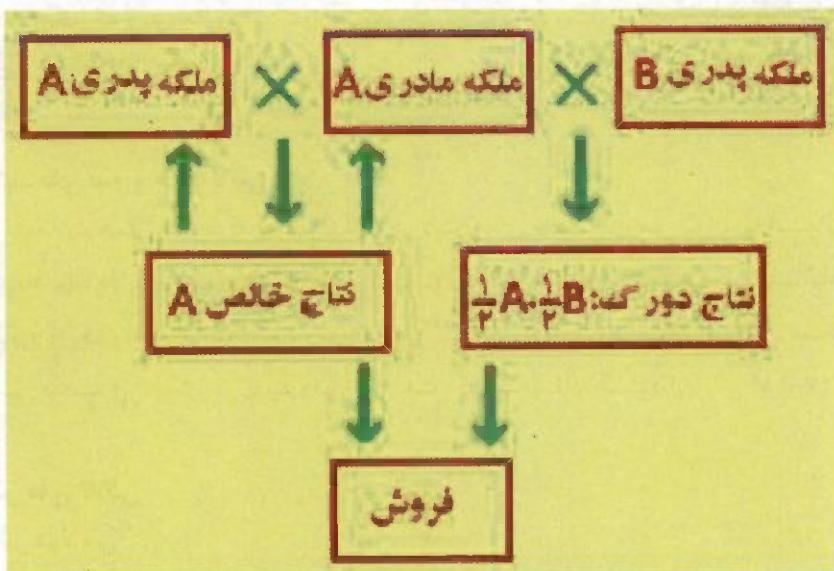
این روش تلاقی، ساده‌ترین انواع آن است. در این روش، موجودات دو لاین خالص برای تلاقی درنظر گرفته می‌شوند و خلوص دو لاین والد تغییر نمی‌کند. فقط از هتروزیس موجودات F_1 استفاده می‌شود. این روش تلاقی شامل چندین نوع، به شرح زیر است (۱۰):

۱- تلاقی پایانه‌ای^۲ دو لاین

در این روش، موجودات دو لاین خالص به طور دائم با هم تلاقی داده می‌شوند و تمام نتاج آمیخته به صورت تجاری به فروش می‌رسند و از آن‌ها برای آمیزش استفاده نمی‌شود. فرض می‌شود یک جامعه دارای ژنتیپ A است و در این جامعه، به طور مداوم عمل انتخاب انجام می‌شود و ملکه‌های دارای ارزش ارثی خوب، به صورت مولد انتخاب می‌شوند. حال اگر از ملکه پدری یک لاین دیگر B نیز برای آمیزش با ملکه‌های مادری لاین A استفاده شود، باید تمام نتاج دورگ را بفروشند و از هیچ‌یک از آنها، برای آمیزش و تولید نسل بعد استفاده نکنند (طرح زیر). لذا این نوع تلاقی را تلاقی پایانه‌ای گویند.

1- Two breed crosses.

2- Terminal cross breeding.



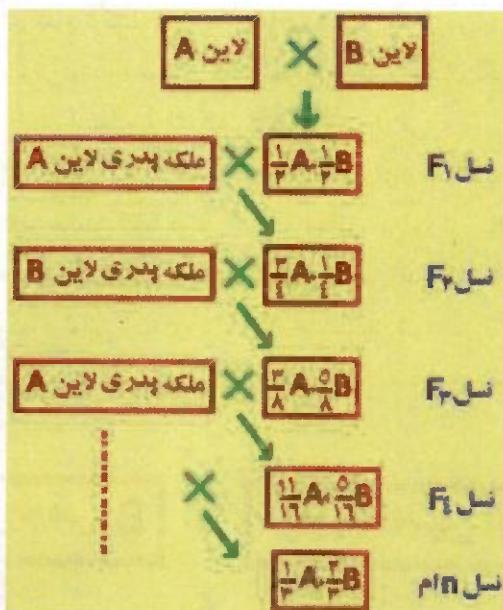
همان طور که در طرح دیده می شود، علاوه بر نتایج دورگ، نتایج خالص نیز، که ارزش ارثی آنها خوب نیست، حذف می شوند و به فروش می رسند. چون نتایج آمیخته دارای نصف ژن های لاین A و نصف ژن های لاین B هستند، ترکیب ژنتیک آنها به صورت $\frac{1}{2} A$ و $\frac{1}{2} B$ است.

۲- تلاقی متناوب دو لاین

این نوع تلاقی را تلاقی متقاطع^۱ هم می نامند. در این نوع تلاقی، ابتدا دو لاین A و B با هم تلاقی داده می شوند. سپس ملکه های مادری آمیخته (F₁)AB با ملکه های پدری لاین A تلاقی می کند و نتایج F₂ به وجود می آید. ملکه های مادری F₂ را با ملکه های پدری لاین B تلاقی می دهند و این عمل به همین ترتیب برای نسل های متوالی ادامه پیدا می کند. اگر در تلاقی های متوالی، فقط از یک لاین یا یک نژاد استفاده شود، به آن تلاقی عقب گرد^۲ می گویند.

1- Criss crossing

2- Back crossing.

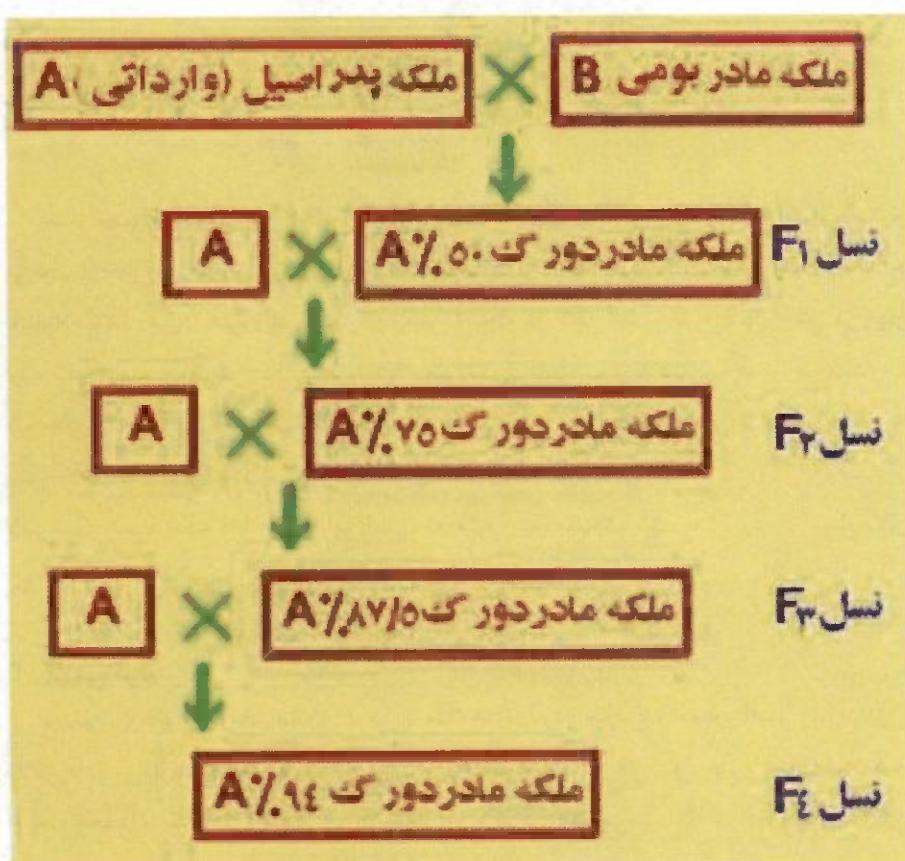


امتیاز مهم این روش این است که مادرها (ملکه‌های مادری) نیز مانند نتاج آمیخته‌اند و می‌توان از خلوص هتروزیس در آنها نیز استفاده کرد. از آنجا که در این روش، مادر و نتاج آمیخته هستند، میزان هتروزیس بیشتر از روش آمیخته دو لاین است. طرح این روش در زیر ارائه شده است. همان‌طور که در طرح دیده می‌شود، این نوع تلاقی به صورت متنابض ملکه‌های پدری لاین A و B با ملکه‌های مادری آمیخته در هر نسل تلاقی شده و بعد از نسل تلاقی به حالت تعادل می‌رسد که دارای $\frac{2}{3}$ درصد ژنوتیپ از یک لاین و $\frac{1}{3}$ درصد از لاین دیگر است. نکته قابل توجه این است که هتروزیس مشاهده شده نسل اول، در نسل‌های بعد کاهش می‌یابد و در حال تعادل $\frac{2}{3}$ از هتروزیس مشاهده شده اولیه وجود دارد.

۳- تلاقی ترقیعی^۱

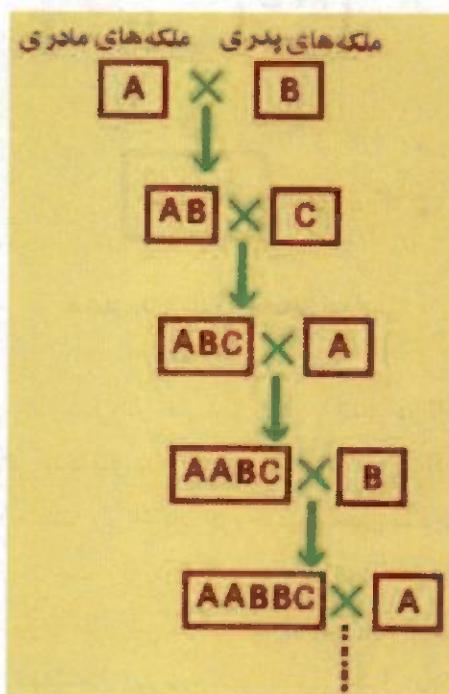
در این روش، ملکه‌های مادری بومی با ملکه‌های پدری خالص و ممتاز (اصیل یا وارداتی) تلاقی داده می‌شوند تا عملکرد کلنی‌های بومی افزایش یابد. در هر نسل، بهترین ملکه‌های مادر آمیخته مجدداً با ملکه‌های پدری خالص (وارداتی) تلاقی داده می‌شوند تا سرانجام، ملکه‌های

زنبورستان تقریباً دارای تمام ترکیب ژنی ملکه پدری خالص شوند. از این روش برای اصلاح نژاد ملکه‌های مادری بومی و در وضعیتی که از نظر اقتصادی، امکان نگهداری تعداد زیادی ملکه اصیل خارجی نباشد، استفاده می‌شود. طرح این روش تلاقی به صورت زیر است. در نسل چهارم ملکه‌های مادری (بومی) تقریباً ۹۴ درصد از ژن‌های نژاد خالص پرتویید را دارند که می‌توان آنها را جزو نژاد خالص (A) درنظر گرفت. اجرای این روش سال‌ها طول می‌کشد. زیرا در هر نسل باید ملکه‌های مادری انتخاب شوند و سپس اقدام به تلاقی آنها شود. در این روش تلاقی، در نهایت، فراوانی ژن‌های نژاد (A) حداقل می‌شود؛ در ضمن نتاج هتروزیگوت است و بخشی از خصوصیات مفید نژاد بومی به نسل دورگ منتقل می‌شود.



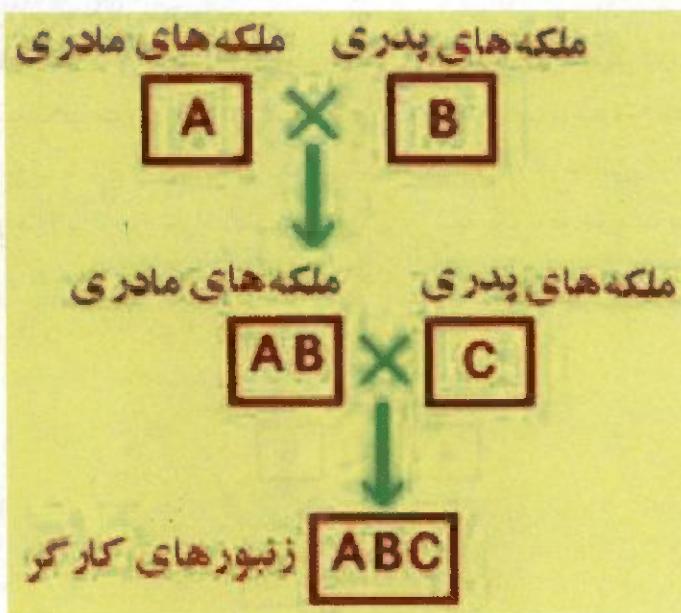
تلاقی سه لاینی و چهار لاینی

روش تلاقی سه لاینی به دو نوع متناوب و پایانه‌ای تقسیم می‌شود. روش تلاقی متناوب سه لاینی شبیه تلاقی متناوب دو لاینی است که در آن، ملکه‌های پدری سه لاین متفاوت A و B و C به تناوب با نتاج آمیخته تلاقی داده می‌شوند. در این روش تلاقی، کمترین میزان هم‌خونی در هر لاین وجود خواهد داشت و کل لاین‌ها شبیه یک توده خواهند بود. در این حالت، بعد از n نسل ترکیب ژنی نتاج به حالت تعادل می‌رسد و به صورت $\frac{1}{3}A\text{ درصد } + \frac{1}{3}B\text{ درصد } + \frac{1}{3}C\text{ درصد}$ خواهد شد (تصویر ۸-۱).



شکل ۸-۱- تلاقی متناوب سه لاین

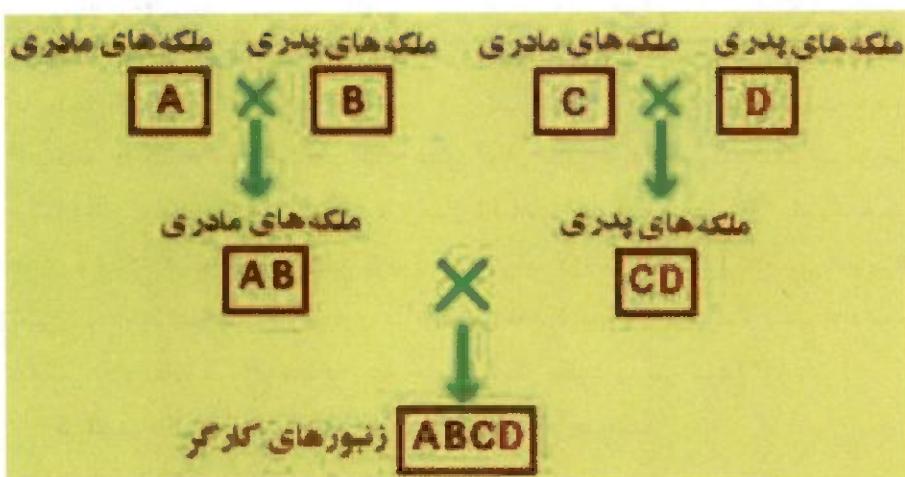
در روش تلاقی پایانه‌ای سه لاین، ابتدا دو لاین A و B با هم و سپس نتاج حاصل با لاین C تلاقی داده می‌شود (تصویر ۸-۲) و آمیخته‌های سه لاینی حاصل به بازار فرستاده می‌شوند (۶).



▲ شکل ۹-۸- تلاقی پایانه‌ای سه لاینی

این روش تلاقی در زنبور عسل، در مقایسه با تلاقی پایانه‌ای دو لاینی، ارجح است. چون در روش دو لاینی، با تلاقی ملکه‌های پدری A و ملکه‌های مادری B، زنبورهای کارگر AB تولید می‌شود که دورگ هستند؛ ولی اشکال آن وجود ملکه‌های مادری B خالص است که میزان هم خونی در آنها زیاد است. ولی در روش سه لاینی این اشکال بر طرف می‌شود. چون ملکه‌های مادری AB و میزان هتروزیس در آن زیاد (و میزان هم خونی کم) است. زنبورهای کارگر نیز ABC هستند. تنها اشکال این نوع تلاقی در زنبور عسل این است که ملکه‌های پدری (C) خالص هستند و میزان هم خونی آنها زیاد است.

روش تلاقی پایانه‌ای چهار لاینی به صورت ترکیب دو آمیخته AB و CD است که خود به ترتیب از تلاقی $C \times D$ و $B \times A$ تولید می‌شوند (تصویر ۱۰-۸). در این نوع تلاقی، تولید دورگ‌های AB و CD باید همزمان باشد تا تلاقی نهایی امکان‌پذیر شود.



▲ شکل ۱-۸- تلاقی پایانه‌ای چهار لاین

در اصلاح نژاد زنبور عسل، این روش تلاقی در مقایسه با روش تلاقی سه لاینی ارجح است؛ زیرا دیگر مسئله اثر سوء هم خونی در ملکه‌های لاین پدری وجود ندارد و ملکه‌های پدری نهایی (CD) خود دورگ هستند. البته هزینه تولید و نگهداری لاین‌ها در این روش بیشتر است.

برای تولید زنبورهای دورگ مهم تجاری استارلاین و میدنایت از روش تلاقی چهار لاینی استفاده می‌شود؛ به این صورت که استارلاین از چهار لاین با منشا نژاد ایتالیایی و میدنایت از چهار لاین با منشا نژاد فرقاژی تولید می‌شوند. البته باید توجه داشت که حداقل هتروزیس، بین دو لاین ایجاد می‌شود و به عبارت دیگر، میزان هتروزیس در زنبورهای کارگر AB بیشتر از زنبورهای کارگر ABC و ABCD است.

برای شناسایی و انتخاب لاین‌ها و نژادهای پدری و مادری از تلاقی‌های دو طرفه استفاده می‌شود.

تلاقی دو طرفه^۱

در ابتدا این روش، تلاقی دو طرفه (برگشتی) بین دو لاین و بررسی نتاج حاصل از آن بود. اما بعدها به صورت تلاقی دو طرفه بین چند لاین تغییر یافت و در عمل به صورت تلاقی چند طرفه^۲ درآمد. اما هنوز در اغلب منابع علمی، به آن تلاقی دو طرفه می‌گویند. با این روش می‌توان آثار گوناگون حاصل از تلاقی لاین‌های (گاهی نژادهای) متفاوت را با روش‌های آماری و اصلاح نژاد تجزیه و تحلیل کرد. در صورتی که لازم باشد عملکرد تلاقی چند نژاد تعیین شود، باید تمام ملکه‌های مادری هر نژاد با ملکه‌های پدری آن نژاد و سایر نژادها و بر عکس تلاقی داده شوند و عملکرد نتاج حاصل، از نظر صفات بررسی شود (۳).

اگر a تعداد لاین‌های (نژادهای) مورد استفاده در تلاقی‌ها باشد؛

$$\text{تعداد کل تلاقی‌ها} = a \times a = a^2$$

$$\text{تعداد دورگ‌ها} = a(a - 1)$$

اگر اثر تلاقی معکوس ملکه‌های پدری و مادری مطرح نباشد ($AB = BA$) تلاقی‌های لازم نصف این تعداد خواهند شد. مزایای روش تلاقی دو طرفه و نتاج حاصل از آن، در مثال زیر ارائه شده است.

مثال: در یک برنامه اصلاح نژادی زنبور عسل، برای سنجش، ملکه‌های چهار لاین A, B, C, D به صورت جدول ۴-۸ با هم تلاقی داده شده‌اند و صفت تولید عسل حاصل از هر یک از تلاقی‌ها به صورت جدول ۵-۸ ارائه شده است.

جدول ۴-۸- تلاقی دو طرفه بین چهار لاین زنبور عسل

ملکه پدری	A	B	C	D
ملکه مادری				
A	AA	AB	AC	AD
B	BA	BB	BC	BD
C	CA	CB	CC	CD
D	DA	DB	DC	DD

جدول ۸-۵- تولید عسل در ترکیب‌های تلاقی دو طرفه چهار لاین (کیلوگرم)

ملکه پدری ملکه مادری	A	B	C	D	جمع
A	۲۱	۲۴	۲۳	۲۵	۹۳
B	۲۲	۲۳	۲۴	۲۲	۹۱
C	۲۵	۲۳	۲۱	۲۲	۹۱
D	۲۴	۲۳	۲۲	۲۴	۹۳
جمع	۹۲	۹۳	۹۰	۹۳	۳۶۸

در این حالت، میانگین کل وزن عسل تولیدی به صورت زیر است:

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^N X_i}{N} = \frac{368}{16} = 23 \text{ (kg)}$$

اثر نژادها^۱

اثر هر لاین یا نژاد (ژنوتیپ) را با معادله زیر می‌توان برآورد کرد:

(۸-۸) مجموع عملکرد فرزندان حاصل از ملکه پدر یا مادر نژاد مورد نظر =

تعداد ترکیب

بنابراین میانگین عملکرد (kg) این چهار لاین به صورت زیر است:

$$G_A = \frac{93+92}{\wedge} = 23 / 125$$

$$G_C = \frac{91+90}{\wedge} = 22 / 625$$

$$G_B = \frac{93+92}{\wedge} = 23$$

$$G_D = \frac{93+93}{\wedge} = 23 / 25$$

اثر مادری^۲ و اثر تلاقی معکوس^۳

اثر مادری و اثر محیط مشترک کلی، از آثار مهم در اصلاح نژاد زنبور عسل است؛ زیرا فرمون ملکه یا ذخیره غذایی تخم در میزان رشد نوزادان مؤثر است. برای تعیین اثر مادری

برای یک لاین (یا نژاد)، باید مجموع آثاری که این لاین به صورت ملکه مادر بوده است، با مجموع آثاری که این لاین به صورت ملکه پدر بوده است، مقایسه شود. تفاوت این دو میانگین به دلیل آثار مادری لاین موردنظر است. آثار مادری از معادله زیر برآورد می‌شود. اما باید توجه داشت که در مجموع تلاقي‌ها، مجموع آثار مادری باید مساوی صفر شود.

$$M_i = \frac{\sum_{i=1}^N X_{if} - \sum_{i=1}^N X_{im}}{n} \quad (4-8)$$

M_i = اثر مادری لاین i

$\sum_{i=1}^N X_{if}$ = مجموع اثراتی که لاین مربوطه N ملکه مادری باشد.

$\sum_{i=1}^N X_{im}$ = مجموع آثاری که لاین مربوطه N ملکه پدری باشد.

n = تعداد دفعاتی که لاین مربوطه ملکه مادری یا پدری باشد.

در مثال بالا، آثار مادری به صورت زیر خواهد بود:

$$M_A = \frac{93 - 92}{4} = +0.25 \quad M_C = \frac{91 - 90}{4} = +0.25$$

$$M_B = \frac{91 - 93}{4} = -0.5 \quad M_D = \frac{93 - 93}{4} = 0$$

$$(M_i)_{\text{جمع}} = +0.25 + +0.25 + (-0.5) + 0 = 0$$

اگر عملکرد آمیخته AB (ملکه‌های مادری و B ملکه‌های پدری) و آمیخته BA (ملکه‌های مادری و A ملکه‌های پدری) با هم تفاوت داشته باشد، اثر تلاقي معکوس وجود دارد. به این ترتیب می‌توان برای صفات گوناگون و شرایط متفاوت، مشخص کرد که کدام لاین را باید لاین مادری و کدام لاین را باید لاین پدری درنظر گرفت تا عملکرد بهتری داشته باشد. در زبور عسل، صفت (اثر) وابسته به جنس وجود ندارد و به این سبب، اثر تلاقي معکوس، شبیه اثر مادری می‌شود.

در مثال بالا، عملکرد ترکیب‌های دو لاین A و B به شرح زیر است.

$$AB = 24 \quad BA = 22 \quad 24 - 22 = 2 \text{ kg}$$

تفاوت ۲ کیلوگرم در تولید عسل دلیل تلاقی معکوس است. اما در مورد دو لاین C و D این اثر وجود ندارد.

$$CD = DC = ۲۲\text{Kg}$$

در یک بررسی مشخص شد که اگر نژاد مادری ایتالیایی و نژاد پدری کاربیولان باشد، رفتار دفاعی نتاج متوسط و تولید عسل ۷۰ درصد بیشتر از میانگین کل تولید دو نژاد خواهد شد. ولی بر عکس، اگر نژاد مادری کاربیولان باشد، رفتار نتاج آرام و تولید آنها ۱۵ درصد بیشتر از میانگین کل است (۶).

برآورد اثر هتروزیس

همان‌طور که توضیح داده شد، هتروزیس برتری حیوان دورگ نسبت به والدین است. مقدار هتروزیس از معادله زیر برآورد می‌شود:

$$H = \frac{\bar{X}_f - \bar{X}_p}{\bar{X}_p} \times 100 \quad (V-8)$$

H = درصد هتروزیس لاین (نژاد)

\bar{X}_f = میانگین عملکرد فرزند دورگ

\bar{X}_p = میانگین عملکرد والدین

در این مثال، مقادیر هتروزیس تلاقی هریک از لاین‌ها با توجه به تلاقی معکوس والدین به صورت زیر است:

$$H_{AB} = \frac{۲۴ - ۲۳ / ۰۶}{۲۳ / ۰۶} \times 100 = ۷/۴ / ۰۷۶$$

$$H_{AB} = ۷/۴ / ۰۷۶$$

$$H_{BA} = ۷.-۴ / ۷$$

$$H_{AC} = ۷.-۰ / ۰۲۴$$

$$H_{CA} = ۷/۹ / ۰۲۷$$

$$H_{AD} = ۷/۷ / ۸۱$$

$$H_{DA} = ۷/۳ / ۴۱$$

$$H_{BC} = ۷/۵ / ۲۱$$

$$H_{CB} = ۷/۰ / ۸۳$$

$$H_{BD} = ۷.-۴ / ۸۹$$

$$H_{DB} = ۷.-۰ / ۰۵۶$$

$$H_{CD} = ۷.-۴ / ۱$$

$$H_{DC} = ۷.-۴ / ۱$$

مقدار هتروزیس کل صفت مورد نظر برابر است با:

$$\frac{۲۴+۲۳+۰۰۰+۲۲}{۱۲} = \frac{۲۷۹}{۱۲} = ۲۳/۲۵ (kg)$$

$$H_{\text{کل}} = \frac{۲۳/۲۵ - ۲۳}{۲۳} \times ۱۰۰ = \% ۰/۷۸$$

برآورد اثر هم خونی

مقدار تأثیر هم خونی^۱ بر لاین از معادله زیر برآورد می شود:

$$IE_i = X_i - G_i \quad (10-8)$$

i = مقدار اثر هم خونی نژاد i

X_i = میانگین فرزندان خالص نژاد i

G_i = اثر (عملکرد) نژاد i

همچنین مقدار تأثیر هم خونی کل نژادها از معادله زیر برآورد می شود.

$$IE_t = \bar{X}_t - \bar{\bar{X}} \quad (11-8)$$

t = مقدار کل تأثیر هم خونی لاین ها

\bar{X}_t = میانگین تولید فرزندان خالص لاین ها (t)

$\bar{\bar{X}}$ = میانگین تولید کل

در این مثال، میزان تأثیر هم خونی هر لاین و تأثیر هم خونی کل به صورت زیر برآورد می شود:

$$IE_A = ۲۱ - ۲۳/۱ = -۲/۱$$

$$IE_C = ۲۱ - ۲۲/۶ = -۱/۶$$

$$IE_B = ۲۳ - ۲۳ = ۰$$

$$IE_D = ۲۴ - ۲۳/۲ = +۰/۱$$

$$IE_t = \frac{۲۱+۲۳+۰+۲۴+۲۱}{۴} = \frac{۲۲/۲۵ - ۲۳}{۴} = -۰/۷۵$$

مفهوم عدد $-۲/۱$ (IE_A) این است که هم خونی باعث کاهش $۲/۱$ کیلوگرم عسل از میانگین تولید لاین A شده است و مفهوم عدد $-۰/۷۵$ (IE_t کل) این است که هم خونی باعث کاهش $۰/۷۵$ کیلوگرم عسل بر میانگین کل لاین ها شده است.

تعیین قدرت ترکیب عمومی^۱

همان طور که توضیح داده شد، قدرت ترکیب عمومی هر لاین یا نژاد، به دلیل آثار افزایشی ژن‌ها ایجاد و از طریق معادله زیر برآورد می‌شود:

$$GCA_{(i)} = \frac{\sum_{i=1}^N X_i}{n} - \bar{X} \quad (12-8)$$

$$GCA_{(i)} = \text{قدرت ترکیب عمومی لاین } i$$

$$\sum_{i=1}^N X_i = \text{مجموع عملکرد فرزندانی که آن لاین به صورت یکی از والدین بوده است.}$$

$$n = \text{تعداد ترکیب‌ها}$$

$$\bar{X} = \text{میانگین کل صفت در جمعیت}$$

چون نصف ژن‌های فرزندان از هریک از والدین است، قدرت ترکیب عمومی فرزندان دو لاین (نژاد) مساوی میانگین قدرت ترکیب عمومی والدین می‌شود. بنابراین:

$$GCA_{(AB)} = \frac{GCA_{(A)} + GCA_{(B)}}{2} \quad (13-8)$$

در این مثال، قدرت ترکیب عمومی لاین‌ها برای صفت تولید عسل به صورت زیر است:

$$GCA_{(A)} = \frac{24 + 23 + 25 + 22 + 25 + 24}{6} - 23 = 0/83$$

$$GCA_{(B)} = 0, \quad GCA_{(C)} = 0, \quad GCA_{(D)} = 0$$

یعنی تولید عسل فرزندان لاین A در تلاقی‌های متفاوت، به طور متوسط ۰/۸۳ کیلوگرم بیشتر از میانگین کل خواهد بود. قدرت ترکیب عمومی آمیخته‌ها هم به صورت زیر است:

$$GCA_{(AB)} = \frac{0/83 + 0}{2} = 0/415$$

$$GCA_{(AC)} = 0/0, \quad GCA_{(AD)} = 0/415, \quad GCA_{(BC)} = 0/085$$

$$GCA_{(BD)} = 0, \quad GCA_{(CD)} = 0/085$$

1- General combination ability.

تعیین قدرت ترکیب خاص^۱

فرزندهای حاصل از تلاقی بین لاین‌ها، آثار خاصی دارند که با سایر فرزندان حاصل از تلاقی لاین‌های دیگر متفاوت است. از آنجا که این آثار در ترکیب بین دو لاین خاص ظاهر می‌شود، به آن قدرت ترکیب خاص می‌گویند. قدرت ترکیب خاص در اثر ژن‌های غیرافزايشی است؛ بنابراین، در تلاقی دو لاین A و B نتاج حاصل به شرح زیر دارای ژنتیپ هتروزیگوت هستند:

$$A(BB, dd, EE, ff) \times (bb, DD, ee, FF) = (Bb, Dd, Ee, Ff)$$

برای بررسی قدرت ترکیب خاص بین دو لاین در روش تلاقی دو طرفه می‌توان از معادله زیر استفاده کرد:

$$SCA_{(AB)} = P_{(AB)} - \left(\bar{\bar{X}} + \frac{GCA_{(A)} + GCA_{(B)}}{2} + M_{(A)} \right) \quad (14-8)$$

$SCA_{(AB)}$ = قدرت ترکیب خاص دو لاین A و B

$P_{(AB)}$ = عملکرد فرزندان حاصل از تلاقی دو لاین A و B

$\bar{\bar{X}}$ = میانگین کل صفت

$GCA_{(A)}$ = قدرت ترکیب عمومی لاین مادری

$GCA_{(B)}$ = قدرت ترکیب عمومی لاین پدری

$M_{(A)}$ = اثر مادری

در این مثال، قدرت ترکیب خاص با وجود اثر مربوط به تلاقی معکوس لاین‌های زنبور عسل به صورت جدول زیر است:

$$SCA_{(AB)} = ۲۴ - \left(۲۳ + \frac{۰/۸۳ + ۰}{۲} + ۰/۲۵ \right) = ۰/۳۳۵$$

<u>نژاد پدر</u> <u>نژاد مادر</u>	A	B	C	D
A	-۳/۰۸	۰/۳۳۵	-۰/۷۵	۱/۳۳۵
B	-۰/۹۱۰	۰/۰	۱/۴۱۰	-۰/۰
C	۱/۲۵	-۰/۳۳۵	-۰/۴۲	-۰/۱۳۳۵
D	۰/۵۸۵	۰	-۱/۰۸۵	+۱

قدرت ترکیب خاص لاین‌های بالا، بدون درنظر گرفتن اثر تلاقی معکوس، به صورت زیر است:

$$SCA_{(A,B)} = \frac{|SCA_{(AB)} + SCA_{(BA)}|}{2} \quad (15-8)$$

$$SCA_{(A,A)} = ۳/۰۸$$

$$SCA_{(B,C)} = ۰/۵۴$$

$$SCA_{(A,B)} = ۰/۷۹$$

$$SCA_{(B,D)} = ۰/۲۵$$

$$SCA_{(A,C)} = ۰/۸۵$$

$$SCA_{(C,C)} = ۰/۴۲$$

$$SCA_{(A,D)} = ۰/۹۶$$

$$SCA_{(C,D)} = ۱/۲۱$$

$$SCA_{(B,B)} = ۰/۰$$

$$SCA_{(D,D)} = ۱$$

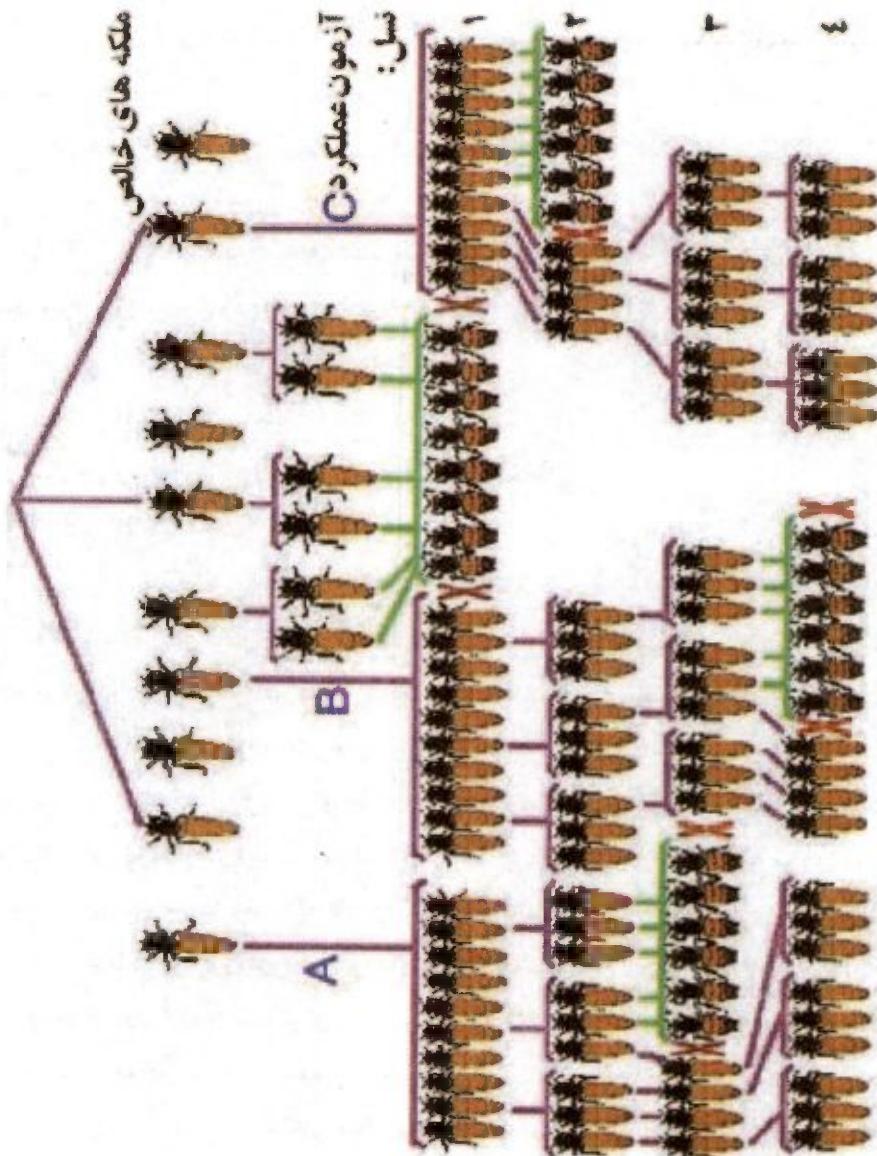
برای مثال، با ترکیب دو لاین A و C میانگین وزن عسل ۰/۲۵ کیلوگرم بیشتر از میانگین کل کلنی‌هاست.

تولید لاین در زنبور عسل

- لاین به گروهی از ملکه‌های یک نژاد گفته می‌شود که دارای روابط خویشاوندی دور باشند. در نتیجه، جماعتی کلنی‌های یک زنبورستان^۱، که روابط خویشاوندی و روند تولید مشخصی ندارند، لاین نیستند. تولید لاین شرایطی دارد که باید به آن توجه کرد:
- ۱- در هر لاین، تعدادی صفات مهم اندازه‌گیری می‌شود و ملکه‌های برتر دارای رابطه خویشاوندی (شجره) با آزمون عملکرد انتخاب می‌شوند.
 - ۲- برای جلوگیری از آثار سوء هم‌خونی، تعداد ملکه‌های پدری باید حداقل ۶ تا ۸ و تعداد ملکه‌های مادری ۳۰ تا ۳۵ باشد. همچنین نباید از ملکه‌های مادری دارای روابط خویشاوندی نزدیک (خواهران یا مادر دختری) استفاده شود. هر چه تعداد ملکه‌ها در نسل اول کمتر باشد، عوارض هم‌خونی در نتایج بیشتر ظاهر می‌شود (۷۵).
 - ۳- با توجه به تأثیر بیشتر کلنی‌های پدری در آمیزش‌ها توصیه می‌شود بهترین کلنی‌ها به صورت کلنی‌های پدری انتخاب شوند.
 - ۴- برای کترل خلوص نژاد یا لاین، بهتر است از دان.انگاری، روش‌های بیوشیمیایی یا صفات ظاهری (رنگ بدن و ...) استفاده شود.
 - ۵- به دلیل وجود اثر متقابل ژنتیک و محیط، لازم است نژادها یا لاین‌هایی بررسی شوند که با وضعیت محیطی مورد نظر، تطابق داشته باشند.
- برای شروع تولید لاین، حداقل به سه لاین مستقل نیاز است. اما اگر از چهار لاین استفاده شود، بهتر است. هر سال زنبورهای نر تولید شده از هر یک از این لاین‌ها به ایستگاه‌های کترول شده منتقل شوند (یا روش تلقیح مصنوعی) و با تلاقی با ملکه‌های لاین خود اقدام به تولید و حفظ لاین‌های مورد نظر شود. همچنین باید که در سال اول پس از خریداری ملکه‌ها، آنها را آزمود. به این صورت که از هر ملکه مادری، چند ملکه دختری تکثیر و آزمایش می‌شوند. بر اساس نتایج آزمون عملکرد، سه نوع ملکه مادری A، B و C به صورت پرورش دهنده ملکه و دختران آنها به صورت پرورش دهنده زنبورهای نر و نیز ملکه دختری انتخاب می‌شوند (تصویر ۸ - ۱۱).

1- Out breeding.

2- Stock



◀ شکل ۱۱-۸- طرح روتنر برای تولید و تلاقی سه لاین (۷۶)

سال اول پرورش: تعداد زیادی ملکه از سه نوع A، B و C تولید می شود و سپس با زنبورهای نر تولید شده از همان ملکه های مادری تلاقی داده می شوند. این سه گروه، اولین نسل از ملکه های مادری لاین های A، B و C را تشکیل می دهند. تمام کلنی ها بر اساس صفات تولیدی، آزمون عملکرد می شوند و کلنی های برتر انتخاب می شوند.

سال دوم پرورش: زنبورهای نر از لاین C و ملکه ها از:

۱- لاین C: لاین خالص

۲- لاین A و B: (لاین آمیخته) تکثیر همراه با آزمون عملکرد

سال سوم پرورش: زنبورهای نر از لاین A و ملکه ها از:

۱- لاین A: (لاین خالص)

۲- لاین B و C: (لاین آمیخته) تکثیر و آزمون عملکرد

سال چهارم پرورش: زنبورهای نر از لاین B و ملکه ها از:

۱- لاین B: لاین خالص

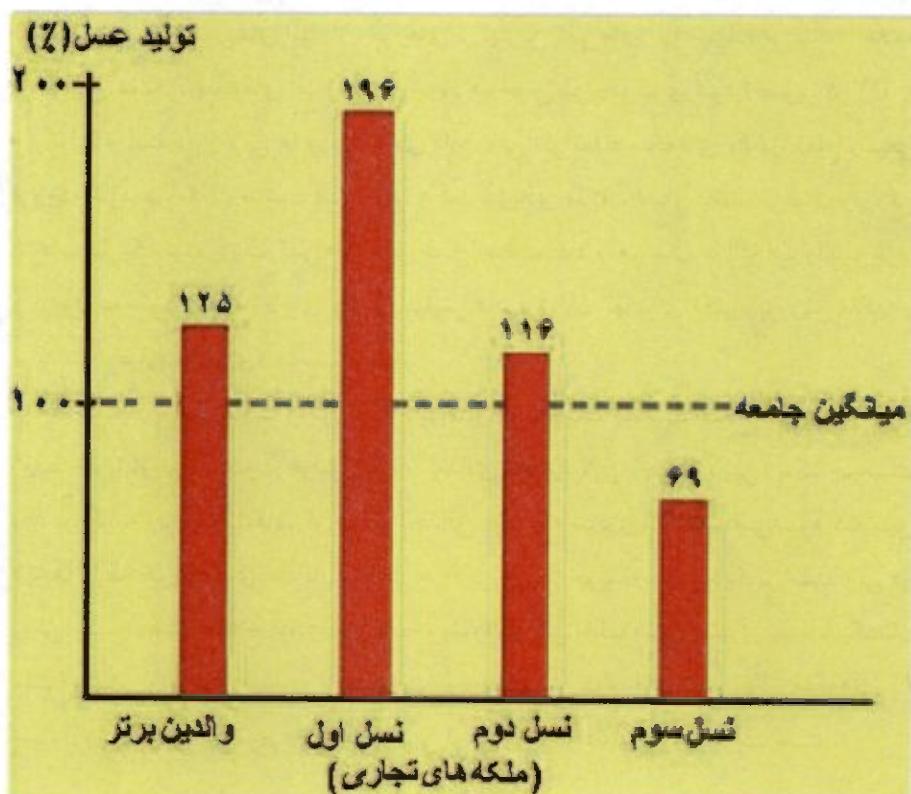
۲- لاین A و C: (لاین آمیخته) تکثیر و آزمون عملکرد

به ترتیب لاین های A و B و C با استفاده از تلقیح مصنوعی یا ایستگاه کنترل شده، آمیزش داده می شوند. در این برنامه هم زمان با انتخاب دائم صفات تولیدی؛ نظیر تولید عسل، سرعت و کیفیت تخم گذاری، می توان تلاقی ها را برای مدت طولانی ادامه داد و آثار سوء آمیزش خویشاوندی را نیز کنترل کرد. استفاده دائم از تعداد مناسبی ملکه های اصلاح شده با حداقل میزان آمیزش خویشاوندی، بسیار مهم است. هر گروه باید حداقل ۳۰ تا ۳۵ ملکه مادری و ۶ تا ۸ ملکه پدری داشته باشد. هر ملکه مادری هم حداقل باید صاحب ۳ ملکه دختری باشد.

چون انتخاب بین گروه هایی از زنبورهای خواهر هم سن انجام می گیرد، این نوع اصلاح نژاد بسیار متداول شده و سریع ترین روش برای تولید ملکه های اصلاح شده با عملکرد بالا، کاهش میزان هم خونی و همگن بودن جمعیت است.

از تلاقی لاین های دارای توانایی صحراء گردی و شهدآوری زیاد با لاین هایی که قدرت ماندگاری خوب و سرعت افزایش جمعیت خوبی دارند، می توان صفات مادری و صفات زنبورهای کارگر خوب را تثیت کرد. استفاده از ملکه های اصلاح شده برای مصارف تولیدی

(تجاری) مقرن به صرفه نیست. همچنین استفاده از ملکه‌های تجاری (نسل اول: F_1) برای پرورش ملکه نیز صحیح نیست. زیرا با تکثیر ملکه‌های تجاری، در اثر تفرق ژن‌ها و کاهش هتروزیس، عملکرد ملکه‌های دختری کاهش می‌یابد. معمولاً ملکه‌های نسل F_1 (اول) به دلیل آثار هتروزیس، بیشترین عملکرد را دارند و برای بهره‌برداری زنبورداران فروخته می‌شوند. ولی در صورت تجدید نسل و تکثیر این ملکه‌های دختری دورگ، عملکرد نتاج آنها به شدت کاهش می‌یابد (تصویر ۱۲-۸).

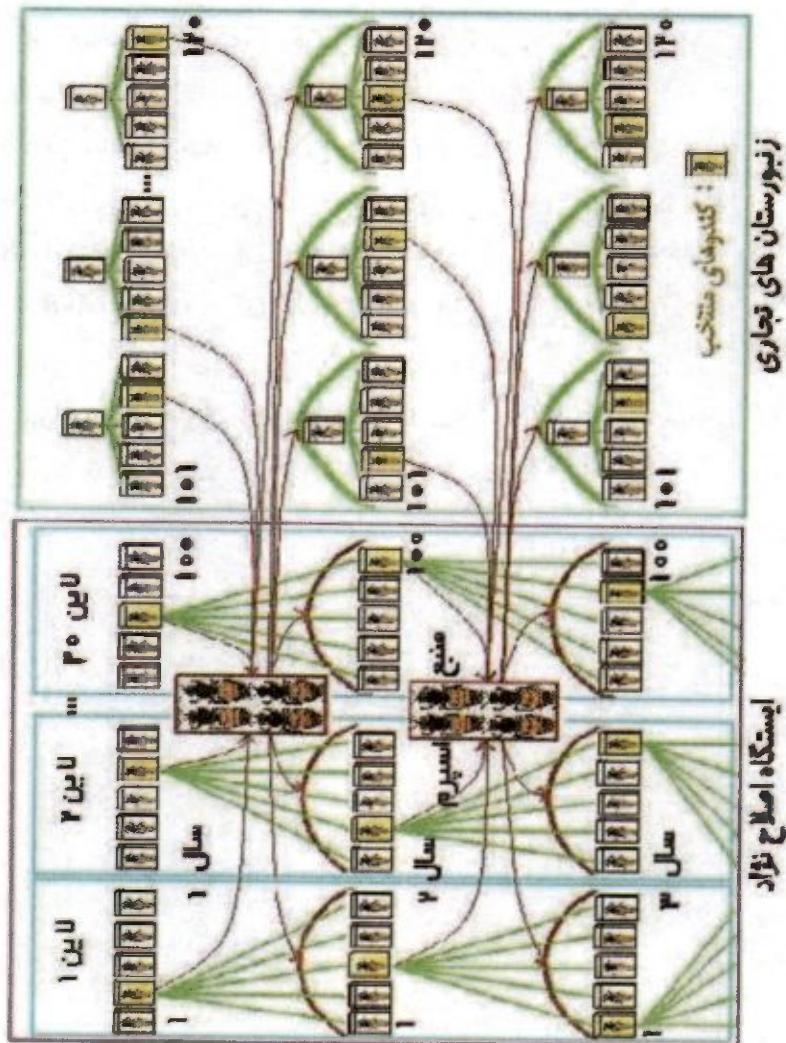


▲ شکل ۱۲-۸- کاهش تولید در نسل‌های بعدی یک ملکه دورگ (۷۶)

به این سبب، توصیه می‌شود از چهار لاین (یا حداقل از سه لاین) به ترتیبی استفاده شود که ملکه‌های مادری به صورت AB و ملکه‌های پدری به صورت CD (یا C) باشند، با هم تلاقی کنند و ملکه‌های دختری آنها، ABCD یا F_1 (ABC)، به زنبورداران فروخته شود. در یک روش تولید لاین، که در غرب استرالیا از آن استفاده می‌شود، ۲۰ خانواده ۵ تایی (۱۰۰ ملکه) وجود دارد. در ایستگاه مربوط، هر سال تعداد ۲۰ ملکه والد انتخاب و از هر یک، ۵ ملکه دختری تکثیر می‌شود. ملکه‌های دختری شماره دارند و با تکثیر و آزمون عملکرد، بهترین آنها ملکه‌های والد مادری و پدری خواهند بود. همچنین با ارتباط با زنبورستان‌های شخصی و بررسی کلنی‌های آنها، از زنبورهای نر بهترین کلنی‌های آنها استفاده می‌کنند تا علاوه بر افزایش عملکرد ملکه‌های اصلاحی، از ایجاد هم‌خونی نیز جلوگیری شود (تصویر ۸-۱۳).

تولید و استفاده از لاین‌ها هزینه زیادی دارد؛ ولی اگر تعداد ملکه‌های F_1 در سطح وسیعی فروخته شود، درآمد آن مناسب است. اگر به تعداد زیادی ملکه F_1 نیاز نباشد، می‌توان از روش انتخاب در یک توده بزرگ کلنی‌های زنبور عسل استفاده کرد و هر سال، با انتخاب والدین برتر و آزمون عملکرد، نسبت ژن‌های برتر را افزایش داد. فرزندان آنها برای تکثیر (پرورش ملکه) و تولیدات (مصالح تجاری) مناسب هستند.

شاید بتوان گفت تفاوت روش تولید لاین‌ها و سیستم یک جمعیت اصلاح نژادی در نوع روابط خویشاوندی است. در تولید لاین، با تعدادی محدود لاین (چهار لاین) یک جمعیت والد بزرگ به زیرجمعیت‌های کوچک‌تر (حداقل ۳۰ ملکه مادری) تقسیم می‌شود که بین لاین‌ها رابطه خویشاوندی حداقل و داخل هر لاین روابط خویشاوندی نزدیک‌تر است. ولی در روش یک جمعیت اصلاح نژادی، روابط خویشاوندی بین ملکه‌های مادری تقریباً یکسان است. مزیت روش اول، استفاده از هتروزیس و امتیاز روش دوم، قابل تکثیر بودن ملکه‌های F_1 است. روش روتنر، که شرح داده شد، ترکیبی از دو روش و دارای هر دو مزیت است.



▲ شکل ۸-۱۳- برنامه تولید لاین در غرب استرالیا

خودآزمایی

- ۱- فاصله مناسب ایستگاه آمیزش با زنبورستان‌های مجاور چقدر است؟
 - ۲- افزایش ضریب هم‌خونی زنبورستانی که از ۵ کلنی پدری و ۱۰۰ ملکه مادری برای آمیزش‌ها استفاده می‌شود، چه قدر است؟
 - ۳- تأثیر هم‌خونی زنبورهای کارگر پرستار بر زنبورهای نر چگونه است؟
 - ۴- تأثیر هم‌خونی بر کدام یک از زنبورهای کارگر و ملکه بیشتر است؟
 - ۵- تلاقی پایانه‌ای و متناوب دو لاین را توضیح دهید.
 - ۶- کدام روش تلاقی ممکن است حداکثر هتروزیس را در فرزندان ایجاد کند؟
- | | | |
|-------------|---------|------|
| (AxB)xA | Ax B | الف) |
| (AxB)x(CxD) | (AxB)xC | ج) |
- ۷- تلاقی سه لاینی و چهار لاینی در زنبور عسل را توضیح دهید.
 - ۸- تفاوت اثر مادری و اثر تلاقی معکوس چیست؟
 - ۹- تفاوت قدرت ترکیب عمومی و ترکیب خاص چیست؟
 - ۱۰- روش تولید لاین روتتر را شرح دهید.

ضمیمه

$$K = \frac{\sum r_{ij} - \sum (\sum r_{ij})^2 / \sum \sum r_{ij}}{df_M}$$

$$K = \frac{\text{کل} - \frac{(D)^2 \times M}{\text{کل}}}{df_M} \quad \text{پا}$$

$$K_1 = \frac{\sum \sum r_{ij} - \sum (\sum r_{ij})^2 / \sum \sum r_{ij}}{df_{D/M}}$$

$$K_y = \frac{\sum (\sum r_{ij})^2 / \sum r_{ij} - (\sum \sum r_{ij})^2 / \sum \sum r_{ij}}{df_M}$$

فهرست منابع

- ۱- احمدی، ع. ر. عبادی. ۱۳۸۳؛ پرورش زنبور عسل، اصفهان: ارکان، چاپ دوم: ۵۹۲ ص.
- ۲- ایرانی، م. ۱۳۷۹؛ «کاربرد روش دی آلل کراس در اصلاح نژاد حیوانات مزرعه»، نشریه آموزش های علمی - کاربردی، سال اول، شماره ۲: ۲۲-۱۸.
- ۳- بصیری، م. ر. ۱۳۷۴؛ انتخاب در زنبور عسل، دومین سمینار پژوهشی زنبور عسل کشور، کرج: مؤسسه تحقیقات علوم دامی کشور، ۱۱-۱۰.
- ۴- بصیری، م. ر. ۱۳۷۶؛ برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات بیولوژیکی در زنبور عسل، پایان نامه کارشناسی ارشد، تهران: دانشگاه تربیت مدرس.
- ۵- بکر، و. ۱۳۷۲؛ ژنتیک کمی، ترجمه ناصر امام جمعه کاشان، تهران: دانشگاه تهران، ۲۰۶ ص.
- ۶- بینفلد، ک. ۱۳۷۷؛ اصلاح نژاد زنبور عسل (جزوه درسی)، تهران: وزارت جهاد سازندگی.
- ۷- پیر ایرانی، ع. ا. ۱۳۷۹؛ پرورش زنبور عسل (جزوه درسی)، اردبیل: وزارت جهاد سازندگی.
- ۸- سیدی، س. ۱۳۷۵؛ مطالعه پارامترهای ژنتیکی بعضی از صفات اقتصادی زنبور عسل در منطقه اصفهان، اصفهان: پژوهش و سازندگی، ۹۰-۸۸.
- ۹- شهرستانی، ن. ا. ۱۳۷۰؛ زنبور عسل و پرورش آن، چاپ نهم، تهران: سپهر، ۲۷-۲۴.
- ۱۰- شهری، م. ح. ۱۳۷۸؛ پرسش های چهار گزینه ای اصلاح دام، تهران: مؤسسه فرهنگی هنری دیاگرا، ۱۶۹ ص.
- ۱۱- طهماسبی، غ. ح. ۱۳۷۵؛ بررسی ظاهری و بیوشیمیایی توده های زنبور عسل ایران، پایان نامه دکتری تخصصی، تهران: دانشگاه تربیت مدرس.
- ۱۲- طهماسبی، غ. ح. ۱۳۷۷؛ آناتومی و صفات ظاهری زنبور عسل (جزوه درسی)، تهران: مرکز آموزش عالی امام خمینی (ره).
- ۱۳- عبادی، ر. ۱۳۷۷؛ پرورش زنبور عسل پیشرفته (جزوه درسی)، تهران: مرکز آموزش عالی امام خمینی (ره).
- ۱۴- عبادی، ر. ۱۳۶۷؛ «مقایسه عملکرد پنج نژاد و دو هیبرید خارجی زنبور عسل با نژاد بومی ایران در منطقه اصفهان»، مجله علوم کشاورزی، سال نوزدهم، شماره (۱۹)، ۲۱-۱۱.

- ۱۵- فالکونر، د. س. ۱۳۷۷؛ آشنایی با ژنتیک کمی، ترجمه مصطفی ولیزاده و محمد مقدم. تهران: مرکز نشر دانشگاهی، ۵۴۸ ص.
- ۱۶- قره‌داغی، ع. ا. و همکاران. ۱۳۷۹؛ «برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مرفولوژیکی توده زنبور عسل منطقه مرکزی ایران»، چهارمین سمینار پژوهشی زنبور عسل کشور، کرج: مؤسسه تحقیقات علوم دامی کشور، ۱۱-۱۲.
- ۱۷- قریشی خسروشاهی، س. ع. ا. ۱۳۷۹؛ «برآورد وراثت‌پذیری و همبستگی بعضی صفات ظاهری و بیولوژیکی زنبور عسل منطقه مرکزی ایران»، پایان‌نامه کارشناسی ارشد، تهران: مرکز آموزش عالی امام خمینی (ره).
- ۱۸- لیدلا، اج. اج. ۱۳۶۵؛ پژوهش ملکه، ترجمه حسین عراقی. تهران: امیرکبیر، ۲۲۰ ص.
- ۱۹- مستأجران، م. ۱۳۷۵؛ «وراثت‌پذیری صفات ظاهری زنبور عسل کارگر و همبستگی آنها با عملکرد کلنی»، پایان‌نامه کارشناسی ارشد، اصفهان: دانشگاه صنعتی.
- ۲۰- یاراحمدی، س. ۱۳۷۶؛ «تعیین همبستگی فنتوتیپی بین تعدادی از صفحات ظاهری و بیولوژیکی در توده زنبوران عسل استان تهران»، پایان‌نامه کارشناسی ارشد، تهران: وزارت جهاد سازندگی».
- ۲۱- یزدی صمدی، ب. و همکاران. ۱۳۷۶؛ طرح‌های آماری در پژوهش‌های کشاورزی، تهران: انتشارات دانشگاه تهران، ۷۶۴ ص.

- 22- Adams, J., et al. (1977). Estimation of the number of sex alleles and queen mating from diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*, *Genetics*, 86: 583-596.
- 23- Ammons, A. (2003). Honey bee genomics [online], Available from:http://WWW.Entm.purdu.edu/Entomology/research/GENOMIC_S.HYM (Accessed 10/15/2003).
- 24- Bar, cohen, et al (1978), Progency Testing and selecting italian queens for brood area and honey production, *Apidologie*, 9:95-100.
- 25- Bienefeld, K., and Pirchner, F. (1990). Heritability for several colony traits in the honey bee (*Apis mellifera carnica*), *Journal of Apidologie*, 21: 175-183.

- 26- **Bienefeld, K. and Pirchner, F.** (1991). Genetic correlations among several colony characters in the honey bee (Hymenoptera: Apidae) taking queen and worker effects into Account. Entomological Society of America, 84(3): 324-333.
- 27- **Bienefeld, K. and Pirchner, F.** (1992). Phenotypic Correlations between efficiency and behaviour of honey bee colonies (A.m. carnica), Lev. Brasil. Genet. 15(2):351-358.
- 28- **Bruckner, D.** (1980). Hoarding behaviour and life span of inbred and non inbred honeybees(*Apis mellifera L.*), Journal of Apic. Research, 19:35-41.
- 29- **Blum, M.S., and Fales, H.M.** (1988). Chemical releasers of alarm behaviour in the honey bee, L.M. TED:141-148.
- 30- **Boch, R., and Morse. R.A.** (1982). Genetic factor in queen recognition odours of honey bees, Annl. Ent. Soc. Am, 75:654-656.
- 31- **Boch, R., and Rothen Buhler,W.C** (1974).Defensive and production of alarm pheromone in honey bees,Journal of Apic. Research, 13(4):217-221.
- 32- **Caron, D.M.** (1979). Queen cup and queen cell production in honey bee colonies, Journal of Apic. Research, 18(4):253-256.
- 33- **Chapman, A.B.** (1985). General and quantitative genetic, New York: Elsevier Sci. Pub. Company Inc.
- 34- **Charles, P., and Milne. Jr.** (1981). Laboratory measurment of honey production in the honey bee, Journal of Apic. Research, 20(1):28-30.
- 35- **Collins, A.M., and Kubased, K.J** (1982). Field test of honey bee (hymenoptera: Apidae) colony defensive behaviuor, Ann. Ent.Soc. Am.75:383-387.
- 36- **Collins, A.M., and Rinderer,Th.E.** (1982). Effect of empty comb on defensive behaviours of honey bees, Journal of chem. Ecol, 11:333-338.
- 37- **Collins, A.M, et al.** (1982) Colony defense used by Africanized and European honey bees, Science, 218:72-74.
- 38- **Collins, .A.et al.** (1984). Heritabilities and correlations for several characters in the honey bees, Journal of Hered. 75:135-141.
- 39- **Collins, A.M. et al.** (1987). Respons to alarm pheromone by European and Africanized honey bees, Journal ofApic. Research, 126(4):217-223.

- 40- **Collins, A.M. et al.** (1980). A model of honey bee defensive behaviour, *Journal of Apic. Research*, 19(4):224-231.
- 41- **Collins, A.M., and Rothenbuler, W. C.** (1978). Laboratory test of the response to an alarm chemical, isopentyl acetate, by *Apis mellifera*, *Ann. Ent. Soc. Am.*, 71:906-909.
- 42- **Cornuet, J.M.** (1987). Heritability and genetic progress for a worker character in *Apis mellifera*, *Journal of Apic. Research*, 26(3):165-169.
- 43- **Cornuet, J.M., et al.** (1986). Genetic population and number of matings in a black honey bee (*Apis mellifera mellifera*) population, *Theor. appl. Genet.*, 73:223-227.
- 44- **Crozier, R.H., amd Bruckner, D.** (1981). Sperm clumping and the population genetics of Hymenoptera, *Am. Nat.*, 117:561-563.
- 45- **Daly, H,V; Helmer; K. and Gambino, P.** (1991). Clinal geographic variation ifferal honey bees in California,U.S.A., *Apidologie*, 22:591-609.
- 46- **Dornhaus, A.** (1999). Communication about food Sources in bumble bees [online] Diploma thesis, Available from: <http://WWW.Biozentrum.Uni - wuerzburg. De/zoo2/chittka/anna/thesis Html> (Accessed 04/18/2003).
- 47- **Falconer, D.C** (1989). Introduction to quantitative genetics. 3rd ed, New York: John Wiley and Sons.
- 48- **Free, J.B.** (1968). Engorging of honey by worker honey bees when their colonies smoked, *Journal of Apic. Research*, 7:135-138.
- 49- **Free, J.B., and Williams, I. H.** (1983). Scent. Marking of flowers by honey bees, *Journal of Apic. Research*, 22:86-90.
- 50- **Gary, N.E.** (1963). Observations of mating behaviour in the honey bee, *Journal of Apic. Research*, 2:3-9.
- 51- **Getz, W.M.,e al.** (1982). Kin structure and the swarming behaviour of the honey bee *Apis mellifera* Behav., *Ecol. Sociobiol.*, 10:265-270.
- 52- **Getz, W.M.,and Smith, K. B.** (1983). Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters, *Nature*, 302:197-198.
- 53- **Hillesheim, E.et al.** (1987). Genetic variance of physiological characters in the cape honey bee, *Journal of Api. Research*, 26(1):30-36.

- 54- **Jain, J.P** (1982). Statistical techniques in quantitative genetic, New Delhi: Indian Agri. Stat. Research Inst.
- 55- **Kerr, W.E., et al.** (1974). Correlation between amounts of 2 - heptanone and iso - amul acetate in honey bees and their aggressive behaviour, Journal of Api. Research, 13:339-343.
- 56- **Kerr, W.E.,et al.**, (1980). Kinship selection in bees, Revtabras. Genet., 3:339-343.
- 57- **Kolmes, S.A., et al.** (1989). Measurments of stinging behaviour in individual worker honey bees (*Apis mellifera*), Journal of Api. Research:71-78.
- 58- **Laid law, H.H** (1974). Relationship of bees within a colony, Apiacta, 9:49-52.
- 59- **Laid law, H.H., and Page, R.E.** (1984). Polyandrin honey bees (*Apis mellifara L.*) sperm utilization and intra colony genetic relationships, Genetics, 108:985-997.
- 60- **Melellan, A.R** (1978). Growth and decline of honey bee colonies and inter relationship of adult bees brood, honey and pollen, Jornal of Appl. Ecol., 15:155-161.
- 61- **Mobus, B.** (1987). The swarm dance and other swarm phenomena. Am Bee. Journal, 127(1):249-256.
- 62- **Melksham, R., et al.** (1988). Compounds which affect the behaviour of the honey bee, Bee World, 3:104-124.
- 63- **Moritz, R.F.A** (1986). Intracolonical workers relationship and sperm competition in the honey bee (*Apis mellifera L.*), Experientia, 42:445-448.
- 64- **Moritz, R.F.A., and. Hillesheim, H.** (1989). Genetic intragroup variance and hoarding behaviour bees (*Apis mellifera L.*), Apidologie, 20:383-390.
- 65- **Moritz, R.F.A., e al.** (1987). Genetic analysis of defensive behaviour of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in a field test, Apidologie, 18:27-42.
- 66- **Oldroyd, B., adn Moran, C.** (1983). Heritability of worker characters in the honey bee (*Apis mellifera*), Australian Journal of Biological Science, 36:323-332.
- 67- **Oldroyd, B.P.et al.** (1985). Diallel crosses of honey of bees, Journal of Apic. Research, 24(4):243-249.

- 68- **Oldroyd, B.T. et al.** (1991). Heritability of morphological characters used to distinguish European and Africanized honey bees, *Theor. Appl. Genet.*, 82:499-504.
- 69- **Oldroyd, B. et al.** (1992). Effects of intracolonial genetic diversity on honey bee (Hymenoptera: Apidae) colony performance, *Ann. Ent. Soc. Am.*, 85:335-343.
- 70- **Prichner, F** (1983). Population genetics in animal Breeding, 2ed. New York:143-145.
- 71- **Rinderer, T.E** (1979). Measuring the heritability of characters of honey bees, *Journal of Api. Research*, 16(1):95-98.
- 72- **Rinderer, T.E** (1982). Maximal stimulation by comb of honey bee hoarding behaviour, *Annl. Ent. Soc. Am.*, 75:311-312.
- 73- **Rinderer, T.E** (1986). Bee genetics and breeding, New York: Academic Press INC.
- 74 - **Rinderer, T.E. et al.** (1983). Heritabilities and correlations of the honey bee. Response to Nosema apis. Longevity and alarm response to isopentyl acetate, *Apidologie*, 14:79-85.
- 75- **Robert, E. et al.** (1982). A closed population breeding program for honey bees. *American. Bee Journal*, May:350-355.
- 76- **Ruttner, F.** (1988). Breeding techniques and selection for breeding of the honey bee, Munich: Arrangement with Ehrenwirth Verlag.
- 77- **Shykoff, J.A., and Poschmid, H.** (1991). Genetic relatedness and eusociality. Parasite mediated selection on the genetic composition of groups. *Behav. Ecol. Soci*, 28:371-376.
- 78- **Soller, M., and Cohen R.B.** (1967). Some observation on the heritability and genetic correlation between honey production and brood area in the honey bee, *Journal of Apic. Research*, 6(1):37-43.
- 79- **Southwick, E. E., and Moritz, R. F.** (1985). Metabolic response to alarm pheromone in honey bees, *Journal of Insect Physiology*, 31:389-392.
- 80- **Stort, A.C** (1974). Genetic study of aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. Some tests to measure aggressiveness, *Journal of. Apic. Research*, 13(1):33-38.
- 81- **Sugden, M.A., and Furgala, B.** (1982). Evaluation of six commercial honey bee (*Apis mellifera*). Stockes used in Minesota, *American Bee Journal*, 122(2):105-109;(3):185-188;(4):283-286.

- 82- **Szabo, T.I.** (1982). Phenotypic correlations between colony traits in the honey bee, American Bee Journal, 122(3):711-716.
- 83- **Taber, S.** (1985). A testing procedure to breed gentle bees, American Bee Journal, 125:432-434.
- 84- **Trivers, R.L., and Hare, H.** (1976). Haploidy and the evolution of the social insects, Science, Washington, 191:249-263.
- 85- **Webb, R.** (1977). A Compilation of the effects of bee strain on behavior Bee Culture, May: 32.
- 86- **Woyke, J.** (1977). Cannibalism and brood rearing efficiency in the honey bee, Journal of Apic. Research, 16(2):84-94.
- 87- **Woyke, J.** (1980). Effect of sex allale home. Heterozygosity on honey bee colony population and their honey production. I. Favourable development conditions, Journal of Apic. Research, 19(1):51-63.
- 88- **Woyke, J.** (1984). Correlations and interactions between population length of worker life and honey production by honey bees in a temperate region, Journal of Apic. Research, 23(3):148-156.

محمد رضا بصیری متولد ۱۳۴۸ اصفهان

کارشناس مهندسی کشاورزی - دامپروری دانشگاه صنعتی اصفهان (۱۳۷۲)

کارشناس ارشد علوم دامی گرایش اصلاح نژاد دام دانشگاه تربیت مدرس (۱۳۷۶)

سوابق:

عضو هیات علمی گروه علوم دامی موسسه آموزش عالی علمی-کاربردی جهاد کشاورزی تدریس در دانشگاه‌های تهران (مجتمع آموزش عالی ابوریحان)، لرستان و پیام نور و مجتمع‌های آموزش عالی وزارت جهاد کشاورزی، سازمان پژوهش‌های علمی-صنعتی ایران و استاد مشاور در مرکز آموزش عالی امام خمینی (ره). (از سال ۱۳۷۶)

مری مرك آموزش‌های تخصصی کشاورزی اداره کل آموزش فنی و حرفه‌ای استان اصفهان و دبیر هسته برنامه‌ریزی آموزشی علوم دامی وزارت جهاد کشاورزی، تدوین کننده دوره‌های علمی - کاربردی کارданی و کارشناسی زنبورعسل، مولف در جلد کتاب، مکار ۷ طرح ملی و تخصصی و ارایه یش از ۱۴ عنوان مقاله در سمینارهای ملی، بین المللی و مجلات.



- کتاب حاضر که برای تامین اطلاعات علمی مورد نیاز در خصوص اصلاح نژاد زنبور عسل و در هشت فصل تدوین شده است، شامل مبانی ژنتیک و ژنتیک سلولی زنبور عسل، گونه‌ها و نژادهای زنبور عسل، روش‌های اندازه‌گیری صفات زنبور عسل، برآورده روابط خویشاوندی در زنبور عسل، برآورده ضریب و راثت پذیری صفات زنبور عسل، برآورده ضریب همسبتگی بین صفات زنبور عسل، روش‌های انتخاب برای اصلاح نژاد زنبور عسل و روش‌های تلاقی در اصلاح نژاد زنبور عسل می‌باشد.
- اگر چه هدف از تالیف این کتاب، استفاده دانشجویان دوره‌های علمی-کاربردی کاردانی و کارشناسی زنبور عسل می‌باشد، ولی مطالب آن می‌تواند برای سایر دانشجویان، مدرسین و پژوهشگران مرتبط با پرورش زنبور عسل مورد استفاده قرار گیرد.

ISBN: 964-8748-08-X

9 789648 748086