Iranian Journal of Horticultural Science
Vol 48, No 3, Autumn 2017 (681-688)
DOI: 10.22059/ijhs.2017.209742.1031

علوم باغبانی ایران
دورهٔ ۴۸، شمارهٔ ۳، پاییز ۱۳۹۶ (ص ۶۸۸-۶۸۱)

بررسی نحوهٔ توارث زمان گلدهی در کاهو (*Lactuca sativa* L.) با استفاده از روش تجزیهٔ میانگین نسل‌ها

محمدرضا ایمانی[۱]، عبدالهادی حسین‌زاده[۲*]، محمدرضا حسندخت[۳]، محمدرضا نقوی[۳] و رجب چوکان[٤]

۱. دانشجوی سابق دکتری، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج و مربی پژوهشکده سبزی و صیفی مؤسسه علوم باغبانی، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

۲ و ۳. دانشیار و استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

٤. استاد، مؤسسهٔ تحقیقات اصلاح و تهیهٔ نهال و بذر

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۳/۲٦ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۵/۱٦)

چکیده

یکی از اثرگذاری‌های تغییر اقلیم و گرم شدن هوا، بر تولید سبزی‌های برگی، گلدهی زودهنگام (بولتینگ) است. به‌منظور بررسی نحوهٔ توارث این پدیده و زمان گلدهی، چهار رگه (لاین) از توده‌های محلی کاهو شامل شیرازی (دو رگه)، زیره‌ای و سیاه با زمان گلدهی متفاوت، تلاقی و نسل‌های F_1، F_2، BC_1p_1 و BC_1p_2 به دست آمد. نشاهای هر تلاقی در دو آزمایش جداگانه و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت و صفات زمان گلدهی، وزن محصول (هد)، شمار برگ و طول بزرگ‌ترین برگ خارجی یادداشت‌برداری شد. نتایج تجزیهٔ میانگین نسل‌ها نشان داد، در همهٔ صفات مدل افزایشی-غالبیت کفایت نکرده و عامل‌های دیگری از جمله اثر متقابل غیرآللی (اپیستازی) در کنترل صفات مؤثر است. اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار، اما اثر غالبیت تأثیر بیشتری داشت. همچنین اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی و غالبیت در غالبیت بر صفات مؤثر بوده است. برای تعیین شمار عامل‌های مؤثر در زمان گلدهی از نحوهٔ تفرق صفت در نسل F_2 استفاده و شمار دو ژن دخیل در کنترل زمان گلدهی تأیید شد. نتایج نشان داد، رگه‌های دیرگلدهٔ به‌دست‌آمده از توده‌های سیاه و زیره‌ای محصول و سرهای با کیفیت و کمیت بهتری نسبت به رگه‌های زود گلدهٔ حاصل از تودهٔ شیرازی تولید کردند. به‌طورکلی با توجه به اینکه دیرگلدهی با صفات مهم شمار برگ و وزن محصول همبستگی بالایی دارند، انتظار می‌رود که نژادگان (ژنوتیپ)های انتخابی دیرگل‌دهنده ظرفیت خوبی از نظر بروز این صفات داشته و در برنامه‌های اصلاحی از آن‌ها استفاده شود.

واژه‌های کلیدی: تغییر اقلیم، گلدهی زودهنگام، محرک گلدهی.

Inheritance flowering time survay in Lettuce (*Lactuca sativa* L.) by generations mean analysis

Mohammad Reza Imani[1], Abdolhadi Hosseinzadeh[2*], Mohammad Reza Hasandokht[3], Mohammad Reza Naghavi[3] and Rajab Choukan[4]

1. Former Ph.D. Student, University College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran and Instructor, Vegetable Research Center, Horticultural Research Institute, Agricultural Research, Education and Extention Organization, Karaj, Iran
2, 3. Associate Professor and Professor, University College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
4. Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran

(Received: Jun. 15, 2016 - Accepted: Aug. 6, 2016)

ABSTRACT

One of the effects of climate change and global warming, on leafy vegetables production, is bolting. The four parental lines derived from Iranian lettuce landrace of Shirazi, Zeareei and Siah with difference in flowering time crosses between each pair and F1, F2, BC1p1 and BC1p2 generations were obtained. Transplants were planted in two separate experiments in a randomized complete block design with three replications and flowering time, head weight, number of leaves and leaf length of biggest outer leaf were recorded. Generation mean analysis showed that in all traits additive dominant model was inadequate and other factors such as epistasis is effective in controlling interested traits. The effect of additive is significant but the effect of dominance is much greater than it. The additive × additive effects and dominance× dominance effects on traits have been effective. To determine the number of effect factors at the flowering time of the F2 segregation and two genes involved in controlling flowering time were confirmed. Results showed that late flowering lines of the Siah and Zeareei landrace produced better quality and quantity head than early flowering lines of Shirazi landrace. Thus flowering time, leaf number and head weight had positive correlation. It is expected that selected genotypes with late flowering time had good potential for this important traits and should be used in breeding programs.

Keywords: Bolting, climate change, flowering, flowering stimulating.

* Corresponding author E-mail: ahzadeh@ut.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

کاهو *Lactuca sativa* L. یکی از سبزی‌های برگی و متعلق به خانوادهٔ *Asteraceae* (*Compositae*) و جنس *Lactuca*، خودگشن، یک‌سالهٔ دیپلوئید و ۲n=۲x=۱۸ کروموزوم دارد (Ryder, 1986). تولید جهانی کاهو از سطحی معادل یک‌میلیون هکتار، بالغ بر ۲۲ میلیون تن بوده و ایران با تولید ۵۵۰ هزار تن در ردهٔ پنجم جهان قرار دارد. تغییر مرحله از رویشی به زایشی در کاهو باعث کاهش کیفیت و کمیت محصول تولیدی می‌شود. در بیشتر گیاهان تغییر مرحلهٔ رویشی به زایشی تحت کنترل محیط و ژنتیک است (Corbesier & Coupland, 2005). در پاسخ به محرک‌های گلدهی که از برگ به سمت جوانهٔ (مریستم) انتهایی می‌رود، تولید برگ متوقف و گلدهی آغاز می‌شود. یکی از عامل‌هایی که گلدهی زودهنگام (بولتینگ) و در نهایت گلدهی را در کاهو القا می‌کند، گرما و طول روز است. ساقهٔ کاهو پس از آغاز مرحلهٔ زایشی رشد کرده و حامل خوشهٔ باز (Panicle) است. هر گل شامل شماری گلچه است که به‌طورمعمول بین ۱۲ تا ۲۰ عدد هستند. هر گلچه یک میوهٔ فندقهٔ حاوی یک بذر تولید می‌کند. رنگ بذر مربوط به پوستهٔ تخمدان بوده و در ذخایر توارثی (ژرم‌پلاسم‌ها)، از سفید، زرد، قهوه‌ای، خاکستری تا سیاه متغیراست.

توانایی کنترل زمان گلدهی از راه ژنتیکی، باعث کاهش اثر تغییر اقلیم و گرم شدن بر کمیت و کیفیت محصول تولیدشده می‌شود. شرایط دمای بالا، باعث به ساقه رفتن زودهنگام در کاهو و در نتیجه گلدهی می‌شود (Ryder, 1986). هنگامی‌که به ساقه رفتن در کاهو رخ می‌دهد متابولیت‌های ثانویه مانند لاکتین و دزوکسی لاکتین که برای محافظت از گلچه‌های جوان از حملهٔ آفات تولید می‌شود، ترشح و باعث تلخی مزه و کاهش بازارپسندی می‌شود.

طویل شدن ساقه و گلدهی زودهنگام، مشکل مهمی در تولید کاهو است که باعث کاهش کمیت و کیفیت محصول می‌شود. اطلاعات دربارهٔ طویل شدن ساقه و زمان گلدهی می‌تواند در برنامه‌های اصلاحی استفاده می‌شود. حتی از این صفت برای بررسی‌های ژنتیکی و فیزیولوژیکی به‌طوری‌که در یک دورهٔ کوتاه شمار نسل‌های بیشتری به دست آید، استفاده می‌شود (Waycott *et al.*, 1995).

نخستین بررسی‌ها و تحقیقات ژنتیک گلدهی در کاهو و ویژگی‌های آن توسط Bremer (1931) با معرفی ژن غالبی که باعث گلدهی در طول روز بلند می‌شود صورت گرفت و آن را با حرف T نشان داد. در حالت مغلوب این ژن گیاه پدیدگان (فنوتیپ) روز خنثی خواهد داشت. Bremer & Grana (1935) یک تک ژن را برای تشکیل محصول (هد) گزارش و با K نشان دادند. Robinson *et al.* (1983) در نتایج بررسی‌های خود گزارش کردند، بیان ژن K توسط ژن T تغییر پیدا می‌کند. در سال ۱۹۸۳ یک تک ژن کنترل‌کنندهٔ زود گلدهی معرفی شد (Ryder,1983). کمی بعد نیز ژن دوم معرفی شد (Ryder,1988). این دو ژن را با Ef-1ef-1 و Ef2ef-2 نام‌گذاری شد. نحوهٔ عمل ژن‌های یادشده بدین‌صورت گزارش شده که Ef-1 غالبیت ناقص روی ef-1 دارد و Ef-2 به شرط حضور Ef-1، غالبیت ناقص روی ef-2 دارد و در صورت نبود حضور آن به‌صورت غالبیت کامل اثر می‌گذارد. اگر هر دو ژن یادشده خالص (هموزیگوت) غالب باشند، فنوتیپ به‌صورت خیلی زود گل دهنده بروز کرده و در صورت وجود هر دو ژن به‌صورت خالص مغلوب، پدیدگان خیلی دیرگل خواهد بود (Ryder,1996). این صفت همبستگی با دورهٔ نوری (فتوپریود) دارد و همهٔ نژادگان (ژنوتیپ)ها گلدهی آهسته‌تری در شرایط روزکوتاه نسبت به شرایط روز بلند دارند.

در بررسی دیگری سه ژن با غالبیت ناقص برای زمان گلدهی معرفی شد (Kim & Ryder, 2003). Lindqvist (1960) در نتایج بررسی‌های خود گزارش کرد، دو یا شمار بیشتری ژن در کنترل تشکیل محصول دخیل است که تحت تأثیر دیگر ژن‌ها بوده و بروز آن‌ها تغییر می‌کند. همچنین در نتیجهٔ تحقیقی گزارش شد، در F2 تفرق دو ژنی مشاهده و دو تیپ تشکیل محصول داده و بدون محصول به دست آمد (Robinson *et al.*, 1983). Rappaport & Wittwer (1956) نیز کشف کردند، برخی نژادگان‌ها در طول روز بلند و دمای بالاتر و برخی در طول روز بلند و دماهای کمتر، زودتر به گل می‌روند.

Archive of SID

www.SID.ir

یکی از صفات مهم در سبزی‌ها میزان قابلیت نگهداری محصول (Holding Ability)در مزرعه است یعنی مدت‌زمانی که محصول قابل‌برداشت را بدون کاهش کیفیت بتوان در مزرعه نگه داشت. تأخیر در به ساقه رفتن باعث می‌شود که این قابلیت افزایش یابد. شرایط محیطی مانند تنش آبی در طول دورهٔ رویشی ممکن است باعث گلدهی زودهنگام شود (Lindqvist,1960). Silva *et al.* (1999) برای بررسی ژنتیک گلدهی دو رقم زود ساقه‌ده و دو رقم دیر ساقه‌ده (Late-Bolting) را به‌عنوان والدین انتخاب کردند. والد ماده را بذر سفید انتخاب کردند تا F_1 و بذر خودگشن قابل تشخیص باشند، به این علت که رنگ بذر (رنگ تخمدان) سفید، مغلوب است. هدف از این بررسی ارزیابی ژنتیکی زمان گلدهی و ارتباط آن با عملکرد و در نهایت بهره‌گیری از نتایج آن در برنامه‌های اصلاحی کاهو است.

مواد و روش‌ها

بذر نسل‌های BC_1-P_1, BC_1-P_2, F_2, F_1 به‌دست‌آمده از تلاقی اول (C_1) شامل رگه (لاین)های شماره ۳ (تودهٔ زیره‌ای) و ۹ (تودهٔ شیرازی) با ۳۰ روز اختلاف در زمان گلدهی و تلاقی دوم (C_2) شامل رگه‌های شماره ۲ (تودهٔ سیاه) و ۱۱ (تودهٔ شیرازی) با ۲۹ روز اختلاف در زمان گلدهی در گلخانه با شرایط ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی و با دمای شب/روز، ۲۵/۱۵ درجهٔ سلسیوس تهیه شد. رنگ بذر والد مادری در هر دو تلاقی سفید و والد پدری سیاه انتخاب شد تا بذر حاصل از خودگشنی و تلاقی قابل تشخیص باشد. در آغاز از بذرهای نسل‌های حاصل از تلاقی‌ها، به همراه والدین در گلخانه نشا تهیه و نشاها در دو آزمایش جداگانه در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مزرعه ۴۰۰ هکتاری مؤسسهٔ تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر و در بهار سال ۱۳۹۴ کشت شد. فاصلهٔ خطوط کشت ۳۰ سانتی‌متر و روی خط ۲۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در هر تکرار دو خط ۵ متری از والدین و F_1 ، چهار خط از تلاقی برگشتی (بک کراس) با والد دیرگلدهنده و چهار خط از تلاقی برگشتی با والد زود گلدهنده و ده خط از F_2 کشت شد. به‌عنوان کود پایه میزان ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره، ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار کود فسفات آمونیوم در زمان کشت و هر هفته محلول‌پاشی با کود سه بیست انجام شد. به‌محض باز شدن نخستین گل، پوم برداشت و صفات وزن محصول، شمار برگ و زمان گلدهی (شمار روز تا مشاهدهٔ نخستین گل بازشده) و طول بزرگ‌ترین برگ خارجی یادداشت‌برداری شد. تجزیهٔ واریانس سادهٔ نسل‌ها انجام و تجزیهٔ واریانس میانگین نسل‌ها و واریانس نسل‌ها با استفاده از توابع نرم‌افزار اکسل انجام شد. بررسی کفایت مدل افزایشی- غالبیت از راه آزمون (Scaling Test) انجام و تجزیهٔ میانگین نسل‌ها با روش Cavalli (1952) صورت گرفت. در آغاز فراسنجه‌های m، [d]، [h] برای صفات مورد بررسی، برآورد شد. آنگاه از این برآوردها برای محاسبهٔ میانگین‌های مورد انتظار استفاده و در نهایت از روش آزمون مربع کای (x^2) میانگین‌های مشاهده شده و مورد انتظار برآورد شده، مقایسه شدند. با توجه به عدم‌کفایت مدل افزایشی- غالبیت، مدل شش فراسنجه‌ای m، [d]، [h]، [i]، [j] و [l] Mather & Jinks (1977) برای برآورد استفاده شد. برای آزمون معنی‌دار بودن تفاوت فراسنجه‌های برآورد شده از صفر از آزمون t استفاده شد. در نهایت با فراسنجه‌های برآورد شده، میانگین‌های مورد انتظار برآورد و با میانگین مشاهده‌شده از روش آزمون کای دو برای آزمون مدل استفاده شد. برای بررسی شمار عامل‌های مؤثر نحوهٔ تفرق درF_2 بررسی و با نسبت‌های ۱:۳، ۱:۱۵ و ۱:۶۳ به ترتیب برای یک، دو و سه ژن، شمار مورد انتظار محاسبه و با شمار مشاهده شده از روش آزمون کای دو برای برازش استفاده شد.

نتایج و بحث

در این بررسی دو آزمایش جداگانه برای برآورد تأثیر ژن‌ها و شمار عامل‌های مؤثر در زمان به ساقه رفتن و گلدهی و صفات مرتبط، برای به دست آوردن تحلیلی دقیق از ژن‌های دخیل و نحوهٔ توارث آن‌ها و استفاده از نتایج در برنامه‌های اصلاحی، بررسی شد. به‌طورکلی در سبزی‌های برگی، گلدهی نامطلوب است. چرا که افزون بر کاهش عملکرد، به دلیل تولید موادی خاص

Archive of SID

www.SID.ir

باعث کاهش کیفیت شده و در نهایت بازارپسندی آن به‌شدت کاهش خواهد یافت.

در جدول ۱ میانگین صفات والدین و نسل‌های به‌دست‌آمده از تلاقی ۳×۹ (C1) و تلاقی ۲×۱۱ (C2) نشان داده شده است. از نظر صفت گلدهی در هر دو تلاقی والد پدری (۳ و ۲) نسبت به والد مادری (۹ و ۱۱) دیرگلده‌تر و میانگین وزن محصول بیشتری داشتند. نتایج نشان داد، در صفات مورد بررسی نسل‌ها، در هر یک از دو تلاقی، تفاوت معنی‌داری وجود دارد. وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها، به‌احتمال قوی گویای وجود تنوع ژنتیکی بوده و از این‌رو می‌توان فراسنجه‌های ژنتیکی توجیه‌کنندهٔ تغییرپذیری این صفات را در بین نسل‌ها از راه تجزیهٔ میانگین نسل‌ها برآورد کرد. همان‌طور که در جدول ۱مشاهده می‌شود، میانگین شمار روز تا باز شدن نخستین گل در بوته‌های F_1 کمتر از والد زود گلده بوده و نشان می‌دهد که ژن زود گلدهی به‌صورت بالا غالبیت عمل کرده و در حالت ناخالصی (هتروزیگوت) میزان بیان ژن افزایش و لذا بوته‌های F_1 نسبت به والد زود گلده، زودتر تغییر فاز داده و با تغییر از مرحلهٔ رویشی به زایشی، تولید برگ و افزایش وزن محصول در آن متوقف شده است. این نتایج با گزارش Ryder & Miligan (2005) که عنوان کردند، ژن‌های کنترل‌کنندهٔ زمان گلدهی به‌وسیلهٔ ژن‌های با اثر غالبیت کامل و ناقص کنترل می‌شوند، همخوانی ندارد. اما با گزارش Kim & Ryder (2003) که عنوان کردند، زود گلدهی نسبت به دیر گلدهی بالا غالبیت دارد، همخوانی می‌کند. در ضمن صفت طول بزرگ‌ترین برگ خارجی در بین نسل‌ها تفاوتی نداشته و نشان می‌دهد، نخستین برگ‌های تولیدشده در مرحلهٔ رویشی، زمان کافی برای رشد داشته است. این مسئله نشانهٔ این مطلب است که قابلیت رشد در برگ‌ها وجود دارد و در صورت تغییر نکردن مرحلهٔ رشدی در کاهو می‌توان انتظار داشت که برگ‌های تولیدی در جوانهٔ انتهایی به رشد طولی ادامه داده و وزن محصول افزایش یابد.

در جدول ۲ آزمون مقیاس(Scaling Test) برای کفایت مدل افزایشی-غالبیت انجام شد. نتایج نشان داد، در همهٔ صفات مدل افزایشی-غالبیت کفایت نکرده و عامل‌های دیگری از جمله اپیستازی در کنترل صفات مورد بررسی مؤثر است. در جدول ۳ برای بررسی دقیق‌تر آزمون کفایت مدل افزایشی-غالبیت با استفاده از مدل سه فراسنجه‌ای Cavalli (1952) تجزیهٔ میانگین نسل‌ها انجام و کفایت مدل با استفاده از مربع کای، آزمون شد. همان‌طور که مشاهده می‌شود، در این روش نیز برازشی با مدل سه فراسنجه‌ای تأیید نشد و همهٔ برازش‌های سه فراسنجه‌ای برای صفات رد و دلیل عدم‌کفایت مدل افزایشی-غالبیت و وجود اثر ایستازی تأیید شد.

جدول ۱. میانگین‌های صفات مورد بررسی والدها و نسل‌های حاصل از تلاقی ۳ × ۹ (C1) و ۲ × ۱۱ (C2)

Table 1. Means of interested traits in parent and the progenies of crosses 9×3 (C1) & 11×2 (C2)

Trait	Cross	P_1	P_2	F_1	F_2	BC_1P1	BC_1P2
Head weight	C1	931.38±9.01	517.04±11.53	459.05±8.82	582.02±19.48	627.65±14.53	456.38±12.05
	C2	821.35±12.8	546.20±13.3	515.68±13.9	536.41±7.7	678.39±13.7	578.18±12.9
Leaf num.	C1	50.53±1.33	35.27±1.4	34.03±1.08	42.07±0.67	39.11±1.46	30.14±1.12
	C2	52±1.25	35±1.13	27±0.9	37.2±0.7	37.55±1.31	32.54±1.01
Days to first flower	C1	102.25±0.96	91±0.83	83±0.78	106.1±2.78	93.51±1.78	86.92±1.57
	C2	108.07±0.69	98±0.96	82.44±0.69	97.87±2.73	99.01±1.40	91.45±1.22
Leaf length	C1	27.53±1.66	24.05±2.39	24.23±2.37	25.1±4.17	24.4±3.91	23.68±3.72
	C2	25.1±0.26	25.08±0.44	21.25±0.31	23.87±0.24	26.55±0.48	24.95±0.39

جدول ۲. آزمون scaling برای صفات مورد نظر در دو تلاقی کاهو

Table 2. Scaling test for interested traits in two crosses of lettuce

Trait	cross	A	t_A	B	t_B	C	t_C
Head weight	C1	-135.08±0.11**	-4.69	-63.24±3.48*	-2.13	-38.38±0.81^{ns}	0.6
	C2	36.77±2.45^{ns}	0.85	111.51±4.56**	2.71	219.19±5.32**	-3.73
Leaf num.	C1	-6.53±0.57^{ns}	-1.93	-8.98±0.48**	-3.14	14.2±0.65**	3.65
	C2	-11±0.1**	-3.71	-2.03±0.05^{ns}	-0.17	29.52±0.5**	-7.88
Days to first	C1	1.77±0.02^{ns}	0.47	-0.16±0.05^{ns}	-0.05	64.75±0.5**	17.37
flower	C2	2.65±0.01^{ns}	0.91	0.60±0.01^{ns}	0.22	-59.07±0.4**	-17.1
Leaf length	C1	-2.96±0.16**	-3.01	0.93±0.16^{ns}	-0.98	0.35±0.17^{ns}	0.34
	C2	6.75±0.17**	6.44	3.57±0.16**	3.72	2.79±0.21*	2.24

A, B, C: توابع آزمون مقیاس (scaling test)

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۳. میانگین‌ها و اجزای ژنتیکی برآوردشده برای صفات مورد نظر در دو تلاقی کاهو- مدل سه فراسنجه‌ای

Table 3. Estimated means and genetic components for interested traits in two lettuce crosses-3 parameters model

Trait	cross	[m]	$t_{m,\%5}$	[d]	$t_{d,\%5}$	[h]	$t_{h,\%5}$	X^2
Estimate Head Weight	C1	763.64±7.52**	101.26	124.89±7.43**	16.42	-250.45±14.54**	17.22	64.04**
	C2	675.51± 1.06**	61.08	127.71±11.07**	11.54	-193.43± 21.15**	-9.15	40.55**
Estimate leaf num.	C1	43.43±0.81**	53.4	8.43±0.84**	9.92	-8.69±1.45**	-6.01	48.44**
	C2	41.03±0.7**	60.4	7.98±0.7**	11.2	-11.98±1.2**	-10.1	67.83**
Days to first flower	C1	100.04±0.59**	169.98	6.23±0.62**	10.13	-12.01±0.99**	-12.03	313.74**
	C2	98.73±0.87**	183.59	7.37±0.52**	13.22	-15.39±0.84**	-16.92	317.21**
Leaf length	C1	25.756±0.15**	149.5	1.69±0.18**	9.47	-1.69±0.34**	-4.19	11.13**
	C2	25.61±0.22**	114.8	-0.11±0.023	-0.49	-3.48±0.39**	-8.7	51.18**

(m، میانگین) - ([d]،اثر افزایشی) - ([h]، اثر غالبیت)

در جدول ۴ با استفاده از مدل شش فراسنجه‌ای Mather & Jinks (1977) فراسنجه‌های m، [d]، [h]، [i]، [j] و [l] برآورد گردید. تمامی فراسنجه ها به جز اثر غالبیت × افزایشی معنی دار گردید. با توجه به اینکه ۶ نسل جهت برآورد فراسنجه ها استفاده شد، فقط پنج فراسنجه با آزمون کای دو با یک درجه آزادی قابل برازش است. لذا فراسنجه [j] حذف و مجددا با روش کاوالی پنج فراسنجه برآورد گردید (جدول ۵). آزمون کای دو انجام و نشان داد که مدل با داده‌های مشاهده شده برازش شده و فرض وجود اثرات اپیستازی علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت تایید گردید. همان‌طور که مشاهده می‌شود اثر افزایشی معنی‌داری بر صفات وزن محصول، شمار برگ و روز تا باز شدن نخستین گل وجود دارد. اما اثر غالبیت، تأثیر بسیار بیشتری نسبت به اثر افزایشی داشته است. همچنین اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی و غالبیت در غالبیت معنی‌دار بوده و بر صفات مؤثر بوده است. با توجه به درجهٔ غالبیت، می‌توان نتیجه گرفت که اثر غالبیت بسیار بیشتر از اثر افزایشی در کنترل صفات مؤثر بوده است.

با بررسی صفات شمار روز تا باز شدن نخستین گل، شمار برگ و وزن محصول در جدول ۵ مشخص می‌شود که عامل‌های مؤثر بر پدیدگان آن‌ها همسان بوده و از یک روند پیروی می‌کند. این موضوع را می‌توان به این صورت توجیه کرد که جوانهٔ انتهایی به‌محض تغییر مرحلهٔ تولید برگ را متوقف و پس از آن ساقهٔ گلدهنده تولید خواهد شد. لذا با تغییر مرحلهٔ برگ‌دهی که در نهایت به گلدهی می انجامد، صفات شمار برگ در محصول و وزن آن تحت تأثیر قرار خواهد گرفت. متفاوت بودن علامت [h] و [l] نشان‌دهندهٔ اپیستازی از نوع دوگانه است و اغلب این نوع اپیستازی واریانس خانواده‌های در حال تفرق را کاهش می‌دهد (Malhotra *et al.*, 2003; Farshadfar, 1988). متفاوت بودن نشانه‌های [d] و [i] نشانگر ماهیت متضاد اثر متقابل روی صفت بوده و تحلیل ژنتیکی و گزینش را پیچیده می‌کند.

در جدول ۶ میزان تنوع و درجهٔ غالبیت آورده شده است. همان‌طور که مشاهده می‌شود در همهٔ صفات مورد بررسی به‌جز صفت شمار برگ، بیشترین واریانس مشاهده شده مربوط به واریانس غالبیت است. متوسط غالبیت نیز نشان می‌دهد که بیشترین تأثیر در تنوع، نتیجه اثر بالا غالبیت بوده است.

با افزایش واریانس غالبیت و کاهش سهم تنوع افزایشی انتظار می‌رود که وراثت‌پذیری خصوصی کاهش یابد. همان‌طور که مشاهده می‌شود در صفاتی که سهم بیشتری از تنوع مربوط به واریانس افزایشی است، وراثت‌پذیری خصوصی صفت بیشتر از حالتی است که سهم بیشتری از تنوع مربوط به واریانس غالبیت باشد.

در جدول ۷ همبستگی صفات نشان می‌دهد، روند تغییرپذیری در صفات شمار برگ، شمار روز تا باز شدن نخستین گل و وزن محصول بسیار همسان بوده و همبستگی بالایی با همدیگر دارند ولی با صفت طول بزرگ‌ترین برگ خارجی همبستگی بسیار کمتری داشته است.

تفرق در نسل F_2 برای تعیین شمار عامل‌های مؤثر (ژن‌ها) در بروز صفت شمار روز تا باز شدن نخستین گل (زمان گلدهی) بررسی و فراوانی مورد انتظار برای ۱، ۲ و ۳ ژن دخیل محاسبه و با فراوانی مشاهده شده برای نژادگان‌های بسیار دیرگلده نسبت به دیگر

Archive of SID

www.SID.ir

نژادگان‌های موجود در جمعیت F_2 مقایسه و از روش آزمون کای دو بهترین برازش تعیین شد. با توجه به نتایج در هر دو تلاقی دو ژن دخیل در کنترل زمان گلدهی تشخیص داده شد (شکل‌های ۱ و ۲). این نتیجه با گزارش Ryder & Milligan (2005) همخوانی دارد.

جدول۴. میانگین‌ها و اجزای ژنتیکی برآورد شده برای صفات مورد نظر در دو تلاقی کاهو- مدل شش فراسنجه‌ای

Table 4. Estimated means and genetic components for interested traits in crosses of two lettuce-6 parameters model

Trait	cross	[m]	tm	[d]	td	[h]	th	[i]	Ti	[j]	t_j	[l]	t_l	X^2	[h\d]
Estimate Head weight	C1	363.68±9.02**	6.70	125.56±1.38**	15.10	701.28±23.2**	5.04	412.33±8.9**	7.70	25.85±6.8^{ns}	0.62	-529.29±14.97**	-5.89	0.48^{ns}	5.58
	C2	316.29±62.5**	5.06	137.58 ± 12.5**	10.99	698.13 ±167.4**	4.17	367.48 ± 61.2**	6.005	-74.74± 53.7^{ns}	-1.39	-515.77 ± 111.8**	-4.62	2.48^{ns}	5.07
Estimate leaf num.	C1	72.62±4.6**	15.78	7.63±0.96**	7.89	-83.86±12.59**	-6.66	-29.72±6.49**	-6.60	2.45±0.56^{ns}	0.58	45.24±8.34**	5.43	0.48^{ns}	10.99
	C2	27.01±3.67**	5.78	8.5±0.77**	11.04	9.004±3.46^{ns}	0.72	16.49±2.61**	3.58	-8.97±1.90*	-2.29	-3.46±0.89^{ns}	-0.43	6.29^{ns}	1.06
Days to first flower	C1	159.76±5.7**	27.85	5.63±0.64**	8.81	-138.28±15.72**	-8.79	-63.14±5.7**	-11.08	1.93±0.49^{ns}	0.39	61.52±10.2**	6.02	0.16^{ns}	24.56
	C2	39.22±4.7**	8.3	6.53±0.59**	11.1	113.66±12.65**	8.9	62.32±4.7**	13.24	2.05±0.9^{ns}	0.53	-65.57±6.1**	-8.06	0.31^{ns}	17.41
Leaf length	C1	30.03±0.5**	20.51	1.74±0.1**	9.26	-13.91±0.1**	-3.4	-4.23±0.4**	-2.92	-2.03±0.21^{ns}	-1.57	8.12±0.18**	3.02	2.71^{ns}	7.06
	C2	17.57±0.07**	11.06	0.99±0.19^{ns}	0.3	21.52±0.11**	5.02	7.52±0.7**	4.79	3.18±0.23*	2.35	17.84±0.16**	-6.39	6.72^{ns}	21.73

(m.میانگین) - ([d]، اثر افزایشی)-([h] ، اثر غالبیت)- ([i]، اثر افزایشی در افزایشی)- ([j]، اثر افزایشی در غالبیت)- ([l]، اثر غالبیت در غالبیت)

جدول ۵. میانگین ها و اجزای ژنتیکی برآورد شده برای صفات مورد نظر در دو تلاقی کاهو- مدل پنج فراسنجه‌ای

Table 5. Estimated means and genetic components for interested traits in crosses of two lettuce – 5 parameters model

Trait	cross	[m]	[d]	[h]	[i]	[l]	X^2	[h\d]
Estimate Head Weight	C1	886.99±65.26**	199.44±7.44**	-791.96±151.79**	-163.09±64.72**	363.97±91.77**	1.18^{ns}	3.97
	C2	312.08±62.38**	129.47±11.07**	693.75±167.14**	371.23±61.13**	-490.15±11.61**	0.39^{ns}	5.37
Estimate leaf num.	C1	73.11±4.52**	7.89±0.71**	-85.34±12.34**	-30.23±4.42**	46.23±8.17**	0.45^{ns}	10.82
	C2	26.54±4.67**	7.80±0.71**	10.41±3.43**	17.01±4.60**	-4.39±3.15*	0.03^{ns}	1.34
Days to first flower	C1	159.99±5.70**	5.69±0.62**	-138.99±15.62**	-63.36±5.67**	61.99±10.15**	6.64^{ns}	24.35
	C2	39.41±4.73**	6.63±0.59**	113.08±12.60**	62.09±4.68**	-65.19±8.10**	0.2^{ns}	17.12

(m.میانگین) - ([d]، اثر افزایشی)-([h] ، اثر غالبیت)- ([i]، اثر افزایشی در افزایشی)- ([l]، اثر غالبیت در غالبیت)

**، * به ترتیب معنی دار در سطح $\alpha_{1\%}$ و $\alpha_{5\%}$، و ns نبود اختلاف معنی‌دار.

جدول ۶. اجزای واریانس و درجهٔ غالبیت ژن‌های کنترل‌کنندهٔ صفات مورد نظر در دو تلاقی کاهو

Table 6. Variance components and degree of dominance of gene controlling for interested traits in two lettuce crosses

Trait	cross	D	H	E	F	h^2_B	h^2_n	[H/D]^0.5
Estimate Head weight	C1	120076.76	-102237.669	9089.77925	4149.604	79.14	51.89	1.14
	C2	17238.916	33979.912	750.918	3019.458	95.79	33.17	1.40
Estimate leaf num	C1	290.06	-140.98	91.566	60.33	82.48	55.5	.69
	C2	498.66	-9.36	67.29	84.31	88.30	86.68	0.14
Days to first flower	C1	339.96	361.96	42.53	-39.94	85.73	44.93	1.05
	C2	352.1	439.82	35.69	64.63	95.68	42.54	1.12
Leaf length	C1	11.34	28.27	4.07	-1.45	73.04	25.59	1.98
	C2	29.83	47.78	6.89	10.27	79.57	35.29	1.27

(D ، واریانس افزایشی) ، (H ، واریانس غالبیت)، (E ، واریانس محیطی)- (F ، واریانس اپیستازی) (h^2_B، وراثت‌پذیری عمومی) ، (h^2_n ، وراثت‌پذیری خصوصی) ، ([H/D]^0.5، درجهٔ غالبیت)

جدول ۷. ضریب همبستگی میانگین نسل‌ها در صفات مورد بررسی دو تلاقی

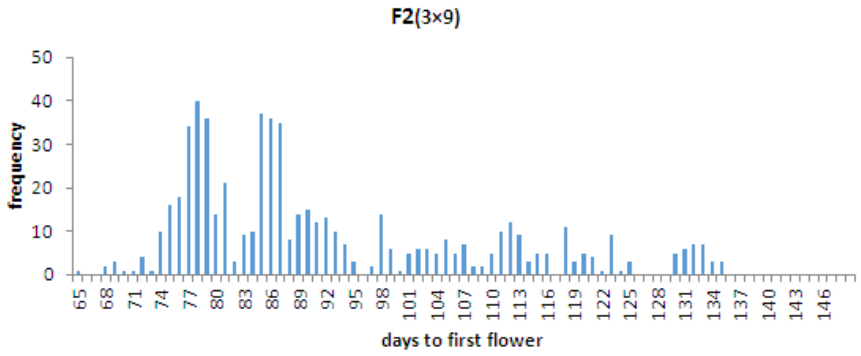
Table 7. Correlation coefficient of generation means in interested traits

Trait	Cross	Head weight	Leaf num.	Days to first flower	Leaf length
Head weight	C1	1			
	C2	1			
Leaf num.	C1	0.95	1		
	C2	0.9	1		
Days to first flower	C1	0.68	0.82	1	
	C2	0.78	0.94	1	
Leaf length	C1	0.46	0.59	0.69	1
	C2	0.54	0.53	0.72	1

(تلاقی اول، ۳*۹، (9*3): c1 و تلاقی دوم، ۲*۱۱ ، (2*11) c2

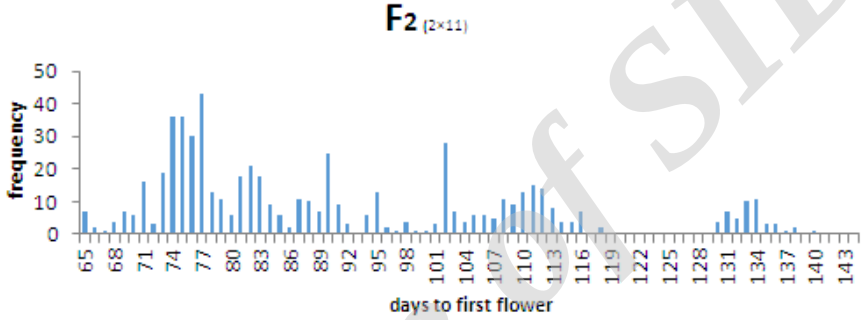
Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۱. فراوانی نژادگان‌های موجود در جمعیت F2 حاصل از تلاقی (c_1) - نسبت 63:1 برای سه ژن با X^2 =50.6 و p=<0.001 - نسبت 15:1 برای دو ژن با X^2 =1.2 و p=0.20-0.30 - نسبت 3:1 برای یک ژن با X^2 =125.87 وp=<0.001

Figure 1. Frequency of genotypes of the F_2 population derived from the cross (c_1) - ratio of 63: 1 for three genes with X^2=50.6 and p = <0.001 - ratio of 15: 1 for two genes with X^2=1.2 and p = 0.20 -0.30 - ratio of 3: 1 for a gene with X^2=125.87 and p = <0.001



شکل ۲. فراوانی نژادگان‌های موجود در جمعیت F2 حاصل از تلاقی (c_2) - نسبت 63:1 برای سه ژن با X^2 =153.4 و p=<0.001 - نسبت 15:1 برای دو ژن با X^2 =2.57 و p=0.10-0.20 - نسبت 3:1 برای یک ژن با X^2 =94.2 وp=<0.001

Figure 2. Frequency of genotypes in population F2 from crossing (c_2) – ratio of 63: 1 for the three genes with X^2 = 153.4 and p = <0.001 –ratio of 15: 1 for two genes with x^2=2.57 and p = 0.10 -0.20 – ratio of 3: 1 for a gene with x^2= 94.2 = and p = <0.001.

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی با توجه به نتایج می‌توان این‌طور بیان کرد که پدیدگان‌های بسیار دیرگلده در جمعیت‌ها به‌احتمال قوی نژادگان خالص برای پدیدگان زمان گلدهی داشته و انتظار داشت که با گزینش آن‌ها صفت به نسل بعد منتقل شود و با توجه به اینکه دیرگلدهی با صفات شمار برگ و وزن محصول همبستگی بالایی دارد، نتایج نشان داد که رگه‌های دیرگلدهٔ حاصل از توده‌های سیاه و زیره‌ای محصول و سرهای با کیفیت و کمیت بهتری نسبت به رگه‌های زودگلدهٔ حاصل از تودهٔ شیرازی تولید کردند. لذا با انتخاب نژادگان‌های دیرگلده‌تر در جمعیت در حال تفرق، انتظار می‌رود که نژادگان‌های انتخابی نسبت به دیگر نژادگان‌های موجود در جمعیت ظرفیت عملکرد کمی و کیفی بالاتری داشته و از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی و دو رگ‌گیری برای استفاده از اثر بالا غلبه استفاده کرد.

REFERENCES

1. Bremer, A. H. (1931). Effect of Daylength on the Growth Stages of Lettuce. Genetic Investigations. I. *Gartenbauwissenschaft, 4*, pp.479-483.
2. Bremer, A. H. & Grana, J. (1935). Genetic Investigations with Lettuce. II. *Gartenbauwissenschaft, 9*, 231-245.
3. Cavalli, L. L. (1952). An analysis of Linkage in Quantitative Inheritance. In *Quantitative inheritance. Papers read at a colloquium held at the Institute of Animal Genetics Edinburgh University under the auspices of the Agricultural Research Council April 4th to 6th, 1950.* (pp. 135-44). HM Stationery Office.

Archive of SID

www.SID.ir

4. Corbesier, L. & Coupland, G. (2005). Photoperiodic Flowering of Arabidopsis: Integrating Genetic and Physiological Approaches to Characterization of the Floral Stimulus. *Plant, Cell & Environment*, *28*(1), 54-66.
5. Farshadfar, E. (1988). *Application of Biometrical genetics in plant breeding*. Vol. 1, Publications of theRazi University, Kermanshah. (in Farsi)
6. Kim, Z. H. & Ryder, E. J. (2003). Inheritance of Days to Flowering in Lettuce. *Journal-Korean Society for Horticultural Science*, 44(1), 40-43.
7. Lindqvist, K. (1960). Inheritance Studies in Lettuce. *Hereditas*, 46(3-4), 387-470.
8. Malhotra, R. S., Baum, M., Udupa, S. M., Bayaa, B., Kabbabe, S. & Khalaf, G. (2003). Ascochyta blight resistance in chickpea: Present status and future prospects. In: Proceedings of *International chickpea congress: Chickpea Research for Millenium*, 20-22 January, Raipur, India
9. Mather, K. & Jinks, J. L. (1977). *Introduction to biometrical genetics*. (No. QH430. M37 1977.). London: Chapman and Hall.
10. Rappaport, L. & Wittwer, S. H. (1956). Flowering in Head Lettuce as Influenced by Seed Vernalization, Temperature and Photoperiod. In *Proc. American Society for Horticultural Science*, 67, 429-437.
11. Robinson, R. W., McCreight, J. D. & Ryder, E. J. (1983). The Genes of Lettuce and Closely Related Species. In. *Plant breeding reviews* .pp. 267-293. Springer US.
12. Ryder, E. J. (1983). Inheritance, Linkage, and Gene Interaction Studies in Lettuce. *Journal American Society for Horticultural Science*, 108(6), 985-999.
13. Ryder, E. J. (1985). Use of Early Flowering Genes to Reduce Generation Time in Backcrossing, with Specific Application to Lettuce Breeding. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 110(4), 570-573.
14. Ryder, E. J. (1986). Breeding Vegetable Crops. *Lettuce breeding. Westport: AVI*, pp.433-474.
15. Ryder, E. J. (1988). Early Flowering in Lettuce as Influenced by a Second Flowering Time Gene and Seasonal Variation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 113, 456-460.
16. Ryder, E. J. (1996). Ten Lettuce Genetic Stocks with Early Flowering Genes Ef-1ef-1 and Ef-2ef-2. *HortScience: a publication of the American Society for Horticultural Science*, 31, 473-475
17. Ryder, E. J. & Milligan, D. C. (2005). Additional Genes Controlling Flowering Time in *Lactuca sativa* and *L. serriola*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *130*(3), 448-453.
18. Silva, E. C., Maluf, W. R., Leal, N. R. & Gomes, L. A. A. (1999). Inheritance of Bolting Tendency in Lettuce *Lactuca sativa* L. *Euphytica*, *109*(1), 1-7.
19. Waycott, W., Ford, S. B. & Ryder, E. J. (1995). Inheritance of Dwarfing Genes in *Lactuca sativa* L. *Journal of Heredity*, *86*(1), 39-44.

Archive of SID

www.SID.ir