Archive of SID

" نهال و بذر"
جلد ۲۰ ، شماره ۲ ، سال ۱۳۸۳

نحوه توارث مقاومت به شته روسی *Diuraphis noxia* (Mordvilko) در گندم براساس میزان پیچیدگی برگ*

Inheritance of Resistance to Russian Wheat Aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko), Based on Leaf Rolling in Wheat

توحید نجفی میرک، عبدالهادی حسین‌زاده، عباسعلی زالی، حسن زینالی، عباس سعیدی و غلامرضا رسولیان

دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران

تاریخ دریافت: ۸۲/۸/۲۶

چکیده

نجفی میرک، ت.، حسین‌زاده، ع.، زالی، ع.، زینالی، ح.، سعیدی، ع.، و رسولیان، غ. ۱۳۸۳. نحوه توارث مقاومت به شته روسی *Diuraphis noxia* (Mordvilko) در گندم بر اساس میزان پیچیدگی برگ. نهال و بذر ۲۰: ۲۵۷-۲۴۵.

به منظور بررسی ژنتیکی مقاومت به شته روسی گندم، دو رقم گندم مقاوم امید و آزادی با رقم حساس شعله و با یک دیگر تلاقی داده شدند. برای هر تلاقی جمعیت‌های F1، F2 و بک کراس‌ها (BCR وBCS) به دست آمدند. این نسل‌ها به همراه والدین مقاوم و حساس در شرایط گلخانه کاشته و در مرحله گیاهچه‌ای به شته روسی گندم آلوده شدند. بیست و یک روز پس از آلوده سازی، خسارت ناشی از تغذیه شته بر اساس میزان پیچیدگی برگ‌ها به صورت کیفی (با استفاده از مقیاس ۰ تا ۳) و کمّی (درصد سطح پیچیدگی برگ‌ها) اندازه‌گیری شدند. نحوه توارث مقاومت در روش کیفی با استفاده از نسبت‌های مندلی در نسل‌های F2 و بک‌کراس‌ها و در روش کمّی با استفاده از تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج حاصل از روش مندلی نشان داد که مقاومت در دو رقم آزادی و امید به ترتیب با یک و دو ژن اصلی کنترل می‌شوند. وجود تغییرات کمّی در صفات مذکور و معنی‌دار شدن نقش اپیستازی در تجزیه میانگین نسل‌ها برای آن صفات نشان داد که علاوه بر ژن‌های اصلی وعوامل محیطی، تعدادی ژن‌های فرعی نیز در کنترل آن‌ها نقش دارند. در رقم آزادی اثرات افزایشی، غالبیت و اثرات متقابل دوگانه نقش مهمی در کنترل مقاومت داشتند. در حالی که در رقم امید فقط اثر افزایشی ژن‌ها موثر بوده و غالبیت نقش معنی‌داری در کنترل آن نداشت. پیچیدگی برگ در رقم آزادی وراثت‌پذیری بالا(۹۲٪) و در رقم امید وراثت‌پذیری متوسطی (۵۰٪) را نشان داد. عدم وجود رابطه آللی بین ژن‌های کنترل‌کننده پیچیدگی برگ‌ها در دو رقم مقاوم آزادی و امید نشان داد که با انتقال این ژن‌های متفاوت به ارقام گندم مطلوب و سازگار با منطقه، می‌توان مقاومت پایدارتری را به شته روسی گندم به دست آورد.

واژه‌های کلیدی: گندم، شته روسی، پیچیدگی برگ، مقاومت، توارث.

* قسمتی از رساله دکتری نگارنده اول در گروه زراعت و اصلاح نباتات.

www.SID.ir

Archive of SID

مقدمه

Diuraphis noxia (Mordvilko) یا شته روسی گندم به عنوان یکی از مهم‌ترین آفات غلات به ویژه گندم و جو در بسیاری از مناطق غله خیز دنیا شناخته شده است. استفاده از ارقام مقاوم یکی از مؤثرترین روش‌های کنترل این آفت در مقایسه با مبارزه شیمیایی است که ضمن نداشتن اثرات مخرب زیست محیطی، از اهمیت اقتصادی بالایی برخوردار می‌باشد. مطالعات ژنتیکی نشان داده است که مقاومت به شته روسی در لاین‌های گندم PI137739 و PI262660 به ترتیب توسط ژن‌های غالب *Dn1* و *Dn2* کنترل می‌شود (Du Toit, 1989). در لاین PI 140207 نیز مقاومت با یک ژن کنترل می‌شود که بر اساس تجزیه آللی این ژن مقاومت، همان ژن *Dn1* در گندم PI 137739 می‌باشد (Porter *et al.*,1998). ولی در لاین PI 372129 مقاومت توسط ژنی متفاوت از دو ژن فوق کنترل می‌شود که این ژن تحت عنوان *Dn4* شناخته شده است (Saidi and Quick, 1996). بیکر و همکاران (Baker *et al.*, 1996) با استفاده از روش تاپ کراس، وجود ژن‌های *Dn1*، *Dn2* و *Dn4* را به ترتیب در لاین‌های PI 137739، PI 262660 و PI 372129 مورد تأئید قرار داده و به وجود یک ژن تغییر دهنده در آن‌ها نیز تاکید کرده‌اند. مطالعه آن‌ها همچنین نشان داد که لاین PI 294994 دارای سه ژن مقاومت به شته روسی گندم می‌باشد. تجزیه مونوسومیک نشان داده است که ژن *Dn1* روی کروموزوم 7D قرار داشته و کروموزوم 7B ممکن است حامل ژن مقاومت دیگری باشد که اثر فرعی روی ژن *Dn1* دارد (Schroeder-Tooter *et al.*, 1994). با استفاده از تکنیک مولکولی RFLP یک نشانگر برای ژن *Dn2* روی بازوی بلند کروموزوم 7D و یک نشانگر برای ژن *Dn4* روی بازوی کوتاه 1D شناسایی شده است (Ma *et al.*, 1998).

مقاومت به شته روسی در لاین گندم CI 2401 با دو ژن غالب و در لاین‌های CI 6501 و CI 94356 با یک ژن غالب کنترل می‌شود. یکی از ژن‌های مقاومت در لاین CI 2401 ژن *Dn4* می‌باشد و ژن مقاومت در لاین CI 6501 ژن *Dn6* است که در گندم ایرانی PI 243781 شناسایی شده است (Dong *et al.*, 1997). مقاومت در لاین G 5864 (گندم بومی ایرانی) با دو ژن غالب مستقل از هم و با اثرات افزایشی کنترل می‌شود. بررسی آللی نشان داد که ژن‌های مقاومت به شته روسی در لاین مذکور با بعضی از ژن‌هایی که قبلاً شناسایی شده‌اند رابطه آللی دارند و یا این که لاین G 5864 با لاین‌های مقاوم دیگر حداقل در یک ژن مقاومت مشترک هستند (Ehdaie and Baker, 1999).

مقاومت به شته روسی در دو ژنوتیپ گندم ایرانی توسط آساد ودری (Assad and Dorry, 2001) مورد بررسی قرار گرفت و نتایج نشان داد که مقاومت بر اساس

www.SID.ir

Archive of SID

میـــزان کـــلروزبرگ در هـــر دو ژنوتیـــپ Shz.W.102 و Shz.W.104 بـا یـک ژن غالب کنـترل مـی‌شود. نتیجه حاصل از تجزیه آللی در مطالعـه مذکور نشان داد که ژن‌های مقاومت در دو ژنوتیـپ مقـاوم مذکـور مستقل از هم هستند. در مطالعـه دیگر رابطه آللی این ژن‌ها با ژن‌های مقـاومت *Dn*1 ، *Dn*2 ، *Dn*4 و *Dn*5 بررسـی و مشـــخص شـــد کـــه ژن مقـــاومت در لایـــن Shz.W.102 بـــا ژن *Dn*1 آلـــل بـــوده و ژن مقـاومت در لایـن Shz.W.104 بـا هیچ کدام از ژن‌هـــای مذکـــور رابطـــه آلـــلی نـــدارد (Estakhr and Assad, 2002). دری و آسـاد (Dorry and Assad, 2001) در مطالعـه نحـوه تـوارث شـکل بـرگ و رابطه آن با کلروز برگ ناشی از تغذیه شته روسی گندم نشان داده‌اند که شـکل بـرگ بـا دو ژن غـالب کنـترل شـده و متفاوت از ژن‌هـای کنـترل کننـده کلروز برگ می‌باشـد. به همین دلیل توصیه کردند که شکل بـرگ نمـی‌توانـد معیـار مناسـبی بـرای ارزیـابی واکنش گیاه میزبان به شته روسی باشد.

بعضـی از ژن‌هـای مقـاومت در گونـه‌هـای خویشـاوند گندم نیز شناسایی شده‌اند. برای مثال مـی‌تـوان بـه ژن *Dn*3 اشـاره کـرد که به عنوان عـامل مقـاومت بـه شـته روسـی گـندم در *Aegilops tauschii* معـــرفی شـــده اســـت (Nkongolo *et al*., 1991). در گـندم دوروم نیـز یـک ژن مقـاومت بـه این آفت توسط آساد (Assad, 2002) شنـاسایی شـده است. این ژن، مقـاومت بـه شـته روسی را در لاین ۱۸۸۱ گندم دوروم بـه صـورت غـالب کنـترل مـی‌کـند. همچـنین طـبق گـزارش آدام و همکـاران (Adam *et al*., 2001)، مقـاومت در دو لایـن تریـــتیکاله PI386146 و PI386156 حداقـــل توسـط دو ژن کنـترل مـی‌شود که یکی از آن‌ها روی بـازوی بلـند کروموزوم 4R (مشتق شده از چـاودار) و دیگـری روی بـازوی کوتـاه 7D (مشتق شده از گندم) قرار دارد.

ایجـاد ارقـام مقـاوم در بـرنامه‌هـای اصلاحی مستلزم داشـتن اطلاعـات کـافی در مـورد نحوه تـوارث مقاومت می‌باشد. در همین راستا مطالعه حاضـر بـا هـدف تعییـن تـوارث مقاومت به شته روسی در دو رقم گندم ایرانی امید و آزادی که در مطالعـــات قبـــلی (شـــکاریان، ۱۳۷٦ و نعمت الهی، ۱۳۷۷) به عنوان ارقام مقاوم شناخته شده‌اند طراحی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

دو رقم گندم زمستانه ایرانی به نام‌های امید و آزادی که قبلا توسط شکاریان (۱۳۷۶) در کرج و نعمـت الهـی (۱۳۷۷) در شـیراز به عنوان ارقام مقاوم به شته روسی گندم معرفی شده بود با رقم حسـاس شـعله و بـا یکدیگر تلاقی داده شدند.در سـال زراعـی بعـد برای هر تلاقی از خود گشنی F1، جمعیـت‌هـای F2 و از تلاقـی گیاهان F1 با والدیـن مقـاوم و حساس به ترتیب جمعیت های BCR (Backcross to resistant parent) و BCS (Backcross to susceptible parent) تولیـد گـردیدند. والدیـن و نسـل‌هـای F1، F2،

www.SID.ir

Archive of SID

BCR و BCS حاصل از هر تلاقی در آزمایش‌های جداگانه‌ای در شرایط گلخانه با دمای ۵°C ±۲۵، رطوبت نسبی ۵۰-۴۰ درصد، ۱۴ ساعت نور و ۱۰ ساعت تاریکی کاشته شدند. در تمام آزمایش‌ها از گلدان‌های پلاستیکی به قطر ۹ سانتی‌متر و به عمق ۱۰ سانتی‌متر برای کاشت بذرها استفاده شد. در هر گلدان که حاوی خاک باغچه (لومی- رسی)، ماسه و خاک برگ به نسبت‌های مساوی بود یک بذر کاشته شد. پس از سبز شدن بذرها، ۲۰ گیاهچه دارای مرحله رشدی یکسان برای هر والد، ۴۰ گیاهچه برای نسل F1 و ۲۰۰ و ۱۰۰ گیاهچه به ترتیب برای نسل F2 و هرکدام از بک‌کراس‌ها انتخاب گردید. بقیه گلدان‌ها که بذر در آن‌ها سبز نشده و یا از نظر مرحله رشدی متفاوت بودند حذف گردیدند. گلدان‌های انتخاب شده برای ارزیابی در هر نسل به فاصله ده سانتی‌متر از همدیگر قرار داده شدند. گیاهچه‌ها به طور منظم هر دو روز یک بار آبیاری شدند.

شته مورد نیاز برای آلودگی مصنوعی از مزارع گندم شهرستان قزوین جمع‌آوری شد. به منظور تهیه یک جمعیت خالص و یکنواخت، هر کدام از شته‌ها به طور انفرادی در گلدانی که به وسیله یک پوشش پلاستیکی شفاف و دارای محفظه‌های توری پوشیده شده بود روی گندم رقم الموت پرورش و تکثیر داده شدند. یکی از این جمعیت‌ها برای رهاسازی روی ژنوتیپ‌ها انتخاب و بقیه حذف گردیدند.

گیاهچه‌ها بر اساس روش کونگولو و همکاران (Nkongolo *et al.*, 1989) با شته روسی آلوده شدند. برای این کار در مرحله یک تا دو برگی گیاه، تعداد پنج پوره شته در سنین دو تا سه به‌وسیله قلم موی نرم و مرطوب بر روی هر کدام از گیاهچه‌ها رهاسازی شد. بیست و یک روز پس از رهاسازی، ارزیابی مقاومت ژنوتیپ‌ها براساس میزان پیچیدگی برگ‌ها با استفاده از یک مقیاس چهار درجه‌ای به روش اسمیت و همکاران (Smith *et al.*, 1991)، که در آن درجات ۰ و ۱ به عنوان مقاوم و درجات ۲ و ۳ به عنوان حساس محسوب می‌شوند، درجه‌بندی گردید. علاوه بر درجه‌بندی گیاهچه‌ها به روش‌های مذکور، مقدار کمّی آن‌ها نیز به صورت درصد سطح پیچیدگی به سطح کل برگ برآورد گردید.

اندازه گیری خسارت گیاهچه‌ها و تقسیم‌بندی آن‌ها به گروه‌های حساس و مقاوم موقعی انجام شد که والد حساس پیچیدگی شدیدی نشان داد. توافق نسبت‌های فنوتیپی مشاهده شده در جمعیت‌های F2 با تعدادی از نسبت‌های ژنتیکی مورد انتظار (۱S: ۳R، ۳S: ۱R ، ۱S: ۱۵R، ۳S: ۱۳R، ۷S: ۹R، ۱S: ۶۳R و ۳S: ۶۱R) به وسیله مربع کای (X^2) با تصحیح پیوستگی ییتس (Yates correlation of continuity) مورد آزمون قرار گرفت (Steel *et al.*, 1997).

برای تکمیل اطلاعات ژنتیکی مربوط به مقاومت به شته روسی در گندم، تجزیه میانگین

www.SID.ir

Archive of SID

و تجزیه واریانس نسل‌ها به روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1987) بر روی داده‌های کمّی انجام شد. در این مطالعه هر شش نسل با مدل‌های دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری امتحان شدند تا مناسب‌ترین مدل انتخاب گردد. برای آزمون برازش نیکویی مدل‌های به کار رفته در تجزیه میانگین نسل‌ها از روش آزمون مقیاس مشترک (Joint scaling test) و برای آزمون معنی‌دار بودن پارامترهای بر آورد شده از آزمون t (t-student) استفاده گردید. همچنین برای آزمون افزایشی بودن اثر ژن‌ها و یکنواخت بودن واریانس‌های نسل‌های تفرق ناپذیر (P1، P2 و F1) در تجزیه واریانس نسل‌ها، آزمون طیف داده‌ها مورد استفاده قرار گرفت (احمدی، ۱۳۷۱).

وراثت‌پذیری عمومی (h^2_{BS}) و خصوصی (h^2_{NS}) صفات بر اساس اجزای تنوع طبق فرمول‌های زیر برآورد گردید (Mather and Jinks, 1987):

$$h^2_{BS} = (1/2D + 1/4H) / (1/2D + 1/4H + E_w)$$

$$h^2_{NS} = 1/2D / (1/2D + 1/4H + E_w)$$

که در آن‌ها D، H و E_w به ترتیب جزء افزایشی، غالبیت و جزء محیطی (جزء غیر قابل توارث) تنوع می‌باشد.

برای برآورد تعداد ژن‌ها بر اساس داده‌های کمّی از دو روش ۱) کاسل (۱۹۲۱)، سربرفسکی (۱۹۲۸) و رایت (۱۹۳۴) و ۲) متر (۱۹۴۹) استفاده گردید (رجوع به منبع احمدی، ۱۳۷۱):

$$1)\ n = (\mu_{P1} - \mu_{P2})^2 / 8(V_{F2} - V_E)$$

$$2)\ n = 1/4(\mu_{P1} - \mu_{P2})^2 / D$$

نتایج و بحث

تعداد گیاهان حساس و مقاوم والدین، F1، F2، BCR و BCS به همراه نسبت‌های تفکیک آن‌ها برای هر دو تلاقی در جدول ۱ نشان داده شده است. نسبت‌های ژنتیکی درج شده در این جدول نسبت‌هایی هستند که با استفاده از آزمون مربع کای با نسبت‌های فنوتیپی مشاهده شده توافق نشان داده‌اند به عبارت ساده‌تر X^2 مربوط به آن‌ها معنی‌دار نشده است.

بیست و یک روز پس از رهاسازی شته‌ها روی گیاهچه‌ها، ارقام مقاوم امید و آزادی پیچیدگی برگ نشان نداده و یا پیچیدگی خیلی کمی نشان دادند (براساس درجه‌بندی اسمیت و همکاران دارای درجه ۱-۰ بودند) در حالی که تمام گیاهچه‌های رقم حساس شعله، پیچیدگی شدیدی داشته و درجه ۳-۲ به آن‌ها تعلق گرفته بود. تمام گیاهچه‌های F1 حاصل از تلاقی آزادی و شعله حساس بودند و تفکیک افراد جمعیت F2 مشتق شده از تلاقی آن‌ها با نسبت ژنتیکی ۳S: ۱R توافق نشان داده است. این امر بیانگر آن است که مقاومت در این رقم با یک ژن مغلوب کنترل می‌شود. نسبت تفکیک گروه‌های حساس و مقاوم در جمعیت BCS (۱S: ۰R) و جمعیت BCR (۱S: ۱R) رقم آزادی نیز مغلوب بودن ژن کنترل کننده مقاومت در این رقم را تأئید می‌کند.

www.SID.ir

Archive of SID

مقاوم بودن تمام گیاهچه‌های F1 و BCR حاصل از تلاقی امید و شعله، غالب بودن مقاومت در رقم امید را نشان می‌دهد. نسبت تفکیک ۱R :۱S در نسل BCS مشتق شده از این تلاقی نیز بیانگر غالب بودن مقاومت در امید می‌باشد. جمعیت F2 حاصل از این تلاقی به نسبت ۱۳R :۳S تفکیک یافته است. این نسبت نشان می‌دهد که مقاومت در گندم امید با یک ژن غالب در یک محل ژنی و یک ژن مغلوب در محل ژنی دیگر کنترل می‌شود. نسبت مذکور همچنین بیانگر وجود اثر اپیستازی بین دو مکان ژنی می‌باشد (جدول ۱).

همان‌طور که در جدول ۱ مشاهده می‌شود افراد نسل F2 حاصل از تلاقی دو رقم مقاوم امید و آزادی به نسبت ۵۶R :۹S تفکیک یافته‌اند. این نسبت تفکیک نشان می‌دهد که ژن مقاومت مغلوب در گندم آزادی مستقل از ژن مقاومت مغلوب در گندم امید می‌باشد.

وجود دو ژن متفاوت برای کنترل مقاومت به شته روسی قبلا نیز گزارش گردیده است.

جدول ۱- نسبت‌های مشاهده شده و مورد انتظار برای مقاومت به شته روسی گندم (بر اساس پیچیدگی برگ‌ها) در والدین و نسل‌های F1، F2، BCR (بک کراس با والد مقاوم) و BCS (بک کراس با والد حساس)

Table 1. Damage rating (based on leaf rolling) and segregation for resistance to Russian wheat aphid for parents, F1, F2, BCR (Back cross to resistant parent) and BCS (Back cross to susceptible parent) progenies of wheat cultivars

Parents and progenies	Segregation ratios				X^2	P
	Expected		Observed			
	R	S	R	S		
Azadi	1	0	20	0		
Omid	1	0	20	0		
Sholeh	0	1	0	20		
Azadi/ Sholeh						
F_1	0	1	0	37		
BCR	1	1	41	47	0.28	0.62^{ns}
BCS	0	1	0	94		
F_2	1	3	56	127	2.82	0.09^{ns}
Omid/ Sholeh						
F_1	1	0	37	0		
BCR	1	0	89	0		
BCS	1	1	53	44	0.66	0.44^{ns}
F_2	13	3	136	38	0.80	0.40^{ns}
Azadi/ Omid						
F_2	56	9	163	30	0.27	0.63^{ns}

ns: Not significant.

www.SID.ir

Archive of SID

السیدیگ و زور (Elsidaig and Zwer, 1993) و ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 1998) در مطالعات جداگانه‌ای نشان داده‌اند که مقاومت به این شته در گندم PI294994 با یک ژن غالب و یک ژن مغلوب کنترل می‌شود. دانگ و همکاران (Dong *et al.*, 1997) نیز گزارش کرده‌اند که مقاومت به این شته در لاین‌های PI151918 و PI94355 با یک ژن غالب یا با یک ژن غالب و یک ژن مغلوب کنترل می‌شود. وجود تک ژن مغلوب نیز برای کنترل مقاومت به شته روسی گزارش شده است. این ژن مغلوب در یک ژنوتیپ *Aegilops tauschii* شناسایی شده است (Nkongolo *et al.*, 1991).

نسبت ۳S: ۱۳R برای پیچیدگی برگ در جمعیت F2 مربوط به تلاقی امید در شعله می‌تواند بیانگر وجود اپیستازی غالب و مغلوب (Dominance and recessive epistasis) بین دو ژن کنترل‌کننده مقاومت در رقم امید باشد بدین مفهوم که اگر ژن مغلوب مقاومت را با bb و ژن غالب را با AA نمایش دهیم، آلل غالب -A در یک مکان ژنی و آلل مغلوب bb در مکان ژنی دیگر فنوتیپ مشابهی تولید می‌کنند. یعنی در نسل F2 ژنوتیپ‌های -A-B، A-bb و aabb مقاوم خواهند بود و حساسیت تنها در افرادی ظاهر می‌شود که دارای کلاس ژنوتیپی -aaB باشند. در اینجا ژن مغلوب bb که ایجاد مقاومت می‌کند روی ژن aa و ژن غالب -A روی ژن -B اثر اپیستاتیک دارند.

دانگ و همکاران (Dong *et al.*, 1997) نیز وجود اثر متقابل غیر افزایشی بین ژن‌های کنترل‌کننده مقاومت به شته روسی گندم را گزارش کرده‌اند . در پژوهش آن‌ها اپیستازی مضاعف بین ژن‌های مقاومت در لاین CI2401 و اپیستازی غالب و مغلوب بین ژن‌های کنترل کننده مقاومت در لاین‌های PI151918 و PI94355 مشاهده گردیده است. اثرات افزایشی نیز بین ژن‌های مقاومت به شته روسی گندم گزارش شده است (Ehdaie and Baker, 1999). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که مقاومت به این شته در ژنوتیپ‌های مختلف گندم به وسیله ژن‌های مختلف با اثرات متفاوت کنترل می‌شود. البته تغییرات پیوسته سطح مقاومت در ژنوتیپ‌های مقاوم نشان می‌دهد که علاوه بر ژن‌های اصلی شناسایی شده عوامل دیگری نظیر ژن‌های فرعی کم اثر (Minor genes)، ژن‌های تغییردهنده (Modified genes) و یا عوامل محیطی در بروز مقاومت مؤثر هستند و همین عوامل باعث پیچیدگی‌هایی در آزمایش‌های ژنتیکی می‌گردد.

از مشکلات دیگر در آزمایش‌های ژنتیکی به کارگیری ژنوتیپ‌های متفاوت در آزمایش‌های مختلف است. بعضی از ژنوتیپ‌ها دارای سطح بالایی از مقاومت هستند در حالی که بعضی مقاومت متوسطی دارند و تلاقی بین این منابع متفاوت مقاومت، می‌تواند منجر به ترکیبات ژنی متفاوتی بشود

www.SID.ir

Archive of SID

(Ehdaie and Baker, 1999). بـه کـارگیری مقیـاس‌هـای مـتفاوت بـرای ارزیابی مقاومت در آزمایش‌های مختلف نیز می‌تواند باعث حصول نتایج متفاوت از نظر ترکیبات ژنی گردد. در این بررسی، برای غلبه بر این مشکل صفت مورد نظر بـه صـورت کمی نیز اندازه‌گیری شد و با تجزیه میـانگین و تجـزیه واریـانس نسـل‌هـا براسـاس داده‌هـای کمّـی اجـزای ژنـتیکی آن‌هـا بـرآورد گردید.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در جدول ۲ ارائه شـده اسـت. غیـر معـنی‌دار بـودن X^2 در هـر دو تلاقـی آزادی × شـعله و امیـد × شـعله نشـان مـی‌دهـد کـه مدل به کار گرفته شده برای آن‌ها مناسـب بـوده و از روش ماتـر و جیـنکز (Mather and Jinks, 1987) تـبعیت مـی‌کـند، لذا می‌توان نتیجه‌گیری کرد که دلیلی بر حضور اثـرات مـتقابل ژنوتیـپ × محیـط، اثرات متقابل سـه‌گانـه و یا لینکاژ در کنترل این صفات وجود ندارد.

در تلاقی آزادی × شعله مدل شش پارامتری به عنوان مناسب‌ترین مدل شناخته شد (جدول ۲). ایـن نشان می‌دهد که اثرهای متقابل افزایشی× افزایشـی، افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت در کـنار اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها در مقاومت رقم آزادی به شته روسی نقش مهمی داشت. در ایـن جـا علامـت جـز [h] منفی بوده و در نتیجه مـی‌تـوان گفـت کـه غالـبیت نسـبی در جهـت افزایش میزان پیچیدگی برگ و کاهش مقاومت بـه شـته روسـی اسـت. همچـنین مخـالف بـودن علامـت‌هـای اجـزای [h] و[l] و مـنفی بـودن علامـت [j] بیانگـر دوگانـه یـا مضـاعف بـودن اثـرهای متقابل است. در تلاقی امید × شعله مدل سـه پارامـتری بـرازش خوبـی نشان داد، ولی جز ژنـتیکی[h] بـا اسـتفاده از آزمـون t تفـاوت معـنی‌داری با صفر نشان نداد، لذا از مدل حذف گـردید و مـدل دو پارامـتری بـرای آن در نظـر گرفـته شـد (جـدول۲). بـنابراین مـی‌توان نتیجه گـرفت کـه تنها اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صـفت در رقـم مقـاوم امیـد دخـالت داشته و اثر متقابلی بین ژن‌ها وجود ندارد.

نـتایج تجزیه واریـانس نسـل‌هـا در جدول ۳ ارائـه شـده است. لازم به ذکر است که به خاطر معـنی‌دار شـدن آزمـون طیـف داده‌هـا، تجـزیه واریـانس نسـل‌ها پس از تبدیل لگاریتمی داده‌ها انجـام شد (احمدی،۱۳۷۱). منفی بودن مقادیر F در ایـن جـدول بیانگـر ایـن است که غالبیت در جهـت افـزایش پیچیـدگی و کاهش مقاومت در هـر دو رقـم مقاوم می‌باشد که با نتیجه حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نیز مطابقت می‌کند. در هر دو رقـم درجه غالبیت $[(H/D)^{1/2}]$ کم‌تر از یک بـود کـه این امر نشان دهنده وجود غالبیت نسبی در کـنترل ژنـتیکی هـر دو صـفت است که این مـورد نیـز در توافـق بـا نـتیجه حاصـل از تجـزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد.

پایین بودن مقدار جز $F/(D\times H)^{1/2}$ در تلاقی آزادی × شـعله نشـان مـی دهـد کـه انحـرافات غالبیت در مقرهای ژنی متفاوت از نظر علامت و بـزرگی یکسان نیستند. به عبارت دیگر بعضی از

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۲- برآوردهای اجزای ژنتیکی میانگین نسل‌ها برای پیچیدگی برگ ناشی از تغذیه شته روسی در گندم

Table 2. Estimates of the components of the generation means for leaf rolling caused by Russian wheat aphid

Components of mean	Azadi × Sholeh	Omid × Sholeh
m	86.45 ± 7.47**	45.63 ± 1.95**
[d]	17.28 ± 0.64**	10.42 ± 1.59**
[h]	-77.0 ± 17.0**	-6.87 ± 3.85 ns
[i]	-34.18 ± 7.44**	
[j]	-25.12 ± 3.75**	
[l]	45.68 ± 9.98**	
X^2	0.000 ns	3.06 ns

ns: Not significant.
** : Significant in 1%.

آن‌ها در جهت افزایش صفات و بعضی دیگر در جهت کاهش صفات عمل می‌کنند، در حالی که در تلاقی امید × شعله این جز بزرگ‌تر بوده و می‌توان گفت که انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی مؤثر در کنترل این صفت از نظر اندازه و علامت تا حدودی یکسان هستند. همان‌طور که در جدول ۳ مشاهده می‌شود پیچیدگی برگ در رقم آزادی از وراثت‌پذیری

جدول ۳. برآوردهای اجزای ژنتیکی واریانس نسل‌ها، وراثت‌پذیری و حداقل تعداد ژن‌های مؤثر در کنترل پیچیدگی برگ ناشی از تغذیه شته روسی در گندم

Table 3. Estimates of the components of variation, heritability and number of genes for leaf rolling caused by Russian wheat aphid

Variation components	Azadi × Sholeh	Omid × Sholeh
D	0.068	0.034
H	0.011	0.030
F	-0.002	-0.023
E_w	0.003	0.024
$(H/D)^{1/2}$	0.402	0.940
$F/(D\times H)^{1/2}$	0.073	0.720
h_{bs}	0.920	0.500
h_{ns}	0.850	0.350
n_1	0.320	0.700
n_2	0.350	1.690

n_1 = Number of genes based on Castle's method
n_2 = Number of genes based on Mather's method

www.SID.ir

Archive of SID

بالایی برخوردار است. به طوری که وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برابر ۹۲٪ و ۸۵٪ برآورد گردید، در حالی که در رقم امید وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای پیچیدگی برگ برابر ۵۰٪ و ۳۵٪ بود که در حد متوسطی قرار دارد.

در روش کمّی برای برآورد تعداد ژن‌های مؤثر از دو روش استفاده شده است. هرکدام از این روش‌ها دارای پیش شرط‌هائی هستند که بیشتر آن‌ها در اصلاح کاربردی قابل تحقق نیستند و هر گونه انحراف از مدل ژنتیکی به تخمین تعداد کمتری از ژن‌ها می‌انجامد، به همین علت با این روش‌ها، همیشه حداقل تعداد ژن‌ها برآورد می‌شود. با روش کاسل (۱۹۲۱)، سربرفسکی (۱۹۲۸) و رایت (۱۹۳٤) حداقل یک ژن در هر دو تلاقی تخمین زده شد ولی با روش متر (۱۹٤۹) در تلاقی آزادی × شعله، حداقل یک ژن و درتلاقی امید × شعله حداقل دو ژن برای کنترل مقاومت برآورد شد (رجوع، به منبع احمدی، ۱۳۷۱). در روش کیفی نیز دو ژن برای این صفت در رقم امید برآورد گردید.

به طور کلی با توجه به نتایج حاصل از تجزیه کیفی و کمی می‌توان گفت که پیچیدگی برگ ناشی از تغذیه شته روسی در دو رقم گندم مقاوم آزادی و امید به ترتیب با یک و دو ژن اصلی و تعدادی ژن‌های فرعی کنترل می‌شوند. در رقم آزادی اثر افزایشی و غالبیت نسبی و اثرهای متقابل افزایشی× افزایشی، افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت بین ژن اصلی و ژن‌های فرعی، نقش مهمی در کنترل این صفت دارند. در حالی که در کنترل میزان پیچیدگی برگ در رقم امید فقط اثر افزایشی وجود داشته و غالبیت نقش معنی‌داری در کنترل آن ندارد. وجود تغییرات پیوسته در این صفت دلیل دیگری بر وجود ژن‌های فرعی در کنار ژن‌های اصلی کنترل‌کننده آن می‌باشد. عدم وجود رابطه آللی بین ژن‌های اصلی مقاومت در دو رقم مقاوم آزادی و امید نشان می‌دهد که می‌توان با انتقال این ژن‌ها به ارقام گندم مطلوب و سازگار با منطقه، مقاومت پایداری را به بیوتیپ های مختلف شته روسی گندم به دست آورد. علی‌رغم این که هنوز وجود بیوتیپ‌های مختلف برای شته روسی گندم به اثبات نرسیده است ولی وجود تنوع ژنتیکی در بین جمعیت‌های مختلف این شته نشان از پیدایش بیوتیپ‌های جدیدی از این آفت می‌دهد. همان طور که در شته سمّی غلات (*Schizaphis graminum*) در اثر عواملی از قبیل تغییرات شرایط آب و هوایی، تکثیر جنسی و داشتن میزبان‌های مختلف، بیوتیپ‌های زیادی به وجود آمده‌اند (Painter, 1985). پیدایش بیوتیپ‌های مختلف می‌تواند بر مقاومت‌های تک ژنی یا الیگو ژنی غلبه کند، لذا پیش‌بینی تمهیدات لازم در برنامه‌های اصلاحی برای توسعه ارقام مقاوم ضروری به نظر می‌رسد.

www.SID.ir

Archive of SID

سپاسگزاری

بدینوسیله از همکاران گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران و بخش تحقیقات غلات مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر که در انجام این تحقیق ما را یاری رساندهاند صمیمانه سپاسگزاری می‌گردد.

منابع مورد استفاده **References**

احمدی، م. ر. ۱۳۷۱. ارزیابی صفات کمی در اصلاح نباتات (ترجمه). انتشارات سازمان تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی، تهران.

شکاریان، ب. ۱۳۷٦. بررسی مقاومت ارقام گندم به شته روسی گندم در کرج. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی. دانشگاه تهران.

نعمت الهی، م. ۱۳۷۷. شناسایی منابع مقاومت به شته روسی گندم (*Diuraphis noxia*) در ژنوتیپ‌های گندم. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی. دانشگاه شیراز.

Adam, J. L., Porter, D. R., Backer, C. A., Rybka, K., and Lapinski, B. 2001. Attempts to transfer Russian wheat aphid resistance from a rye chromosome in Russian triticales to wheat.Crop Science 41: 1743-1749.

Assad, M. T. 2002. Inheritance of resistance to the Russian wheat aphid in an Iranian durum wheat line. Plant Breeding 121: 180-181.

Assad, M. T., and Dorry, H. R. 2001. Inheritance and allelism of resistance to the Russian wheat aphid in two Iranian wheat lines. Euphytica 117: 229-232.

Baker, C. A., Porter, D. R., and Webster, J. A. 1996. Identification of genetic diversity for Russian wheat aphid resistance in wheat. page 93. In: Agronomy Abstracts. ASA, Indianapolis.

Dong, H., Quick, J. S., and Zhang, Y. 1997. Inheritance and allelism of Russian wheat aphid resistance genes in several wheat lines. Plant Breeding 116: 449-453.

Dorry, H. R., and Assad, M. T. 2001. Inheritance of leaf shape and its association with chlorosis in wheat infested by Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*). Journal of Agricultural Science 137: 169-172.

www.SID.ir

Archive of SID

Du Toit, F. 1989. Inheritance of resistance in two *Triticum aestivum* lines to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). Journal of Economic Entomology 82: 1251-1253.

Ehdaie, B., and Baker, C. A. 1999. Inheritance and allelism for resistance to Russian wheat aphid resistance genes in an Iranian spring wheat. Euphytica 107: 71-78.

Elsidaig, A. A, and Zewer, P. K. 1993. Genes for resistance to Russian wheat aphid in PI 294994 wheat. Crop Science 33: 998-1001.

Estakhr, A., and Assad, M. T. 2002. The allelic relationships among Russian wheat aphid resistance genes in two Iranian wheat lines and known genes. Journal of Agricultural Science 138: 281-284.

Ma, Z. Q., Saidi, A., Quick, J. S., and Lapitan, N. L. V. 1998. Genetic mapping of Russian wheat aphid resistance genes *Dn*2 and *Dn*4 in wheat. Genome 41: 303-306.

Mather, K., and Jinks, J. L. 1987. Introduction to Biometrical Genetics. Chapman and Hall, London.

Nkongolo, K. K., Quick, J. S., Mayer, W. L., and Pears, F. B. 1989. Russian wheat aphid resistance of wheat, rye and triticale in greenhouse test. Cereal Research Communication17: 227-232.

Nkongolo, K. K., Quick, J. S., Pears, F. B., and Meyer, W. R. 1991. Inheritance of resistance of PI 372129 wheat to Russian wheat aphid. Crop Science 31: 905-907.

Painter, R. H.1985. Resistance of plants to insects. Annual Review of Entomology 3: 267-290.

Porter, D. R., Baker, C. A., and Webster, J. A. 1998. Inheritance of Russian wheat aphid resistance in PI 140207 spring wheat. Plant Breeding 117: 293- 294.

Saidi, A., and Quick, J. S. 1996. Inheritance and allelic relationships among Russian wheat aphid resistance genes in winter wheats. Crop Science 36: 256-258.

Schroeder-Teeter, S., Zemetra, R. S., Schotzko, D. J., Smith, C. M., and Rafe, M. 1994. Monosomic analysis of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in *Triticum aestivum* line PI 137739. Euphytica 74: 117-120.

Smith, C. M., Schotzko, D., and Schroeder-Teeter, S. 1991. Identification of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) resistance in wheat. Journal of Economic Entomology 84: 328-332.

www.SID.ir

Archive of SID

Steel, R. G., Torrie, J. H., and Dickey, D. A. 1997. Principles and Procedures of Statistics, a Biometrical Approach. The McGraw-Hill Companies, Inc.

Zhang, Y., Quick, J. S., and Liu, S. 1998. Genetic variation in PI 294994 wheat for resistance to Russian wheat aphid. Crop Science 38: 527-530.

آدرس نگارندگان:

توحید نجفی میرک و عباس سعیدی- بخش تحقیقات غلات، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، صندوق پستی ٤١١٩، کرج ٣١٥٨٥.

عبدالهادی حسین‌زاده، عباسعلی زالی و حسن زینالی- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، کرج.

غلامرضا رسولیان- گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، کرج.

www.SID.ir