

" نهال و بذر"

جلد ۲۰، شماره ۲، سال ۱۳۸۳

نحوه توارث مقاومت به شته روسی (*Diuraphis noxia* (Mordvilko) در گندم

بر اساس میزان پیچیدگی برگ*

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

توحید نجفی میرک، عبدالهادی حسین زاده، عباسعلی زالی، حسن زینالی،

عباس سعیدی و غلامرضا رسولیان

دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران

تاریخ دریافت: ۸۲/۸/۲۶

چکیده

نجفی میرک، ت.، حسین زاده، 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 (BCS و BCR) 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 کمی (درصد سطح پیچیدگی برگ‌ها) اندازه‌گیری شدند. نحوه توارث مقاومت در روش کیفی با استفاده از نسبت‌های مندلی در نسل‌های F2 و بک کراس‌ها و در روش کمی 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 کمی در صفات مذکور و معنی‌دار شدن نقش ایستازی در تجزیه میانگین نسل‌ها برای آن صفات نشان داد که علاوه بر ژن‌های اصلی و عوامل 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 آلی 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.

مقدمه

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 آسداد ودی (Assad and Dorry, 2001) مورد بررسی قرار گرفت و نتایج نشان داد که مقاومت بر اساس

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 PI 137739 و PI 262660 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 تأیید 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

دوروم به صورت غالب کنترل می‌کند. همچنین طبق گزارش آدام و همکاران (Adam *et al.*, 2001)، مقاومت در دو لاین تریستیکاله PI386146 و PI386156 حداقل توسط دو ژن کنترل می‌شود که یکی از آنها روی بازوی بلند کروموزوم 4R (مشتق شده از چاودار) و دیگری روی بازوی کوتاه 7D (مشتق شده از گندم) قرار دارد.

ایجاد ارقام مقاوم در برنامه‌های اصلاحی مستلزم داشتن اطلاعات کافی در مورد نحوه توارث مقاومت می‌باشد. در همین راستا مطالعه حاضر با هدف تعیین توارث مقاومت به شته روسی در دو رقم گندم ایرانی امید و آزادی که در مطالعات قبلی (شکاریان، ۱۳۷۶ 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 قبلاً توسط شکاریان (۱۳۷۶) در کرج و نعمت الهی (۱۳۷۷) در شیراز به عنوان ارقام مقاوم به شته روسی گندم معرفی شده بود با رقم حساس شعله و با یکدیگر تلاقی داده شدند. در سال زراعی بعد برای هر تلاقی از خود گشنی F1، جمعیت‌های F2 و از تلاقی گیاهان F1 با والدین مقاوم و حساس به ترتیب جمعیت‌های BCR (Backcross to resistant parent) و BCS (Backcross to susceptible parent) تولید گردیدند. والدین و نسل‌های F1، F2،

میزان کلروزبرگ در هر دو ژنوتیپ Shz.W.102 و Shz.W.104 با یک ژن غالب کنترل می‌شود. نتیجه حاصل از تجزیه آللی در مطالعه مذکور نشان داد که ژن‌های مقاومت در دو ژنوتیپ مقاوم مذکور مستقل از هم هستند. در مطالعه دیگر رابطه آللی این ژن‌ها با ژن‌های مقاومت Dn1، Dn2، Dn4 و Dn5 بررسی و مشخص شد که ژن مقاومت در لاین Shz.W.102 با ژن *Dn1* آلل بوده و ژن مقاومت در لاین Shz.W.104 با هیچ کدام از ژن‌های مذکور رابطه آللی ندارد (Estakhr and Assad, 2002). دری و آساد (Dorry and Assad, 2001) در مطالعه نحوه توارث شکل برگ و رابطه آن با کلروز برگ ناشی از تغذیه شته روسی گندم نشان داده‌اند که شکل برگ با دو ژن غالب کنترل شده و متفاوت از ژن‌های کنترل کننده کلروز برگ می‌باشد. به همین دلیل توصیه کردند که شکل برگ نمی‌تواند معیار مناسبی برای ارزیابی واکنش گیاه میزبان به شته روسی باشد.

بعضی از ژن‌های مقاومت در گونه‌های خویشاوند گندم نیز شناسایی شده‌اند. برای مثال می‌توان به ژن *Dn3* اشاره کرد که به عنوان عامل مقاومت به شته روسی گندم در *Aegilops tauschii* معرفی شده است (Nkongolo *et al.*, 1991). در گندم دوروم نیز یک ژن مقاومت به این آفت توسط آساد (Assad, 2002) شناسایی شده است. این ژن، مقاومت به شته روسی را در لاین ۱۸۸۱ گندم

گیاهچه‌ها بر اساس روش کونگولو و همکاران (Nkongolo *et al.*, 1989) با شته روسی آلوده شدند. برای این کار در مرحله یک تا دو برگگی گیاه، تعداد پنج پوره شته در سنین دو تا سه به وسیله قلم موی نرم و مرطوب بر روی هر کدام از گیاهچه‌ها رهاسازی شد. بیست و یک روز پس از رهاسازی، ارزیابی مقاومت ژنوتیپ‌ها بر اساس 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 کمی آن‌ها نیز به صورت درصد سطح پیچیدگی به سطح کل برگ برآورد گردید.

اندازه‌گیری 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 (۳R:۱S، ۳S:۱R، ۱۵R:۱S، ۱۳R:۳S، ۹R:۷S، ۶۳R:۱S و ۶۱R:۳S) به وسیله مربع کای (X^2) با تصحیح پیوستگی بیستس (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

BCR و BCS حاصل از هر تلاقی در آزمایش‌های جداگانه‌ای در شرایط گلخانه با دمای $25 \pm 5^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی ۴۰-۵۰ 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 هر کدام از بک کراس‌ها 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.

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

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

نتایج و بحث

تعداد گیاهان حساس و مقاوم والدین، F1، BCR، F2 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 (بر اساس درجه‌بندی اسمیت و همکاران دارای درجه ۰-۱ بودند) در حالی که تمام گیاهچه‌های رقم حساس شعله، پیچیدگی شدیدی داشته و درجه ۲-۳ 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 تأیید می‌کند.

و تجزیه واریانس نسل‌ها به روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1987) بر روی داده‌های کمی 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 برآزش نیکویی مدل‌های به کار رفته در تجزیه میانگین نسل‌ها از روش آزمون مقیاس مشترک (Joint scaling test) و برای آزمون معنی‌دار بودن پارامترهای برآورد 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 کمی از دو روش (۱) کاسل (۱۹۲۱)، سربرفسکی (۱۹۲۸) و رایت (۱۹۳۴) و (۲) متر (۱۹۴۹) استفاده گردید (رجوع به منبع احمدی، ۱۳۷۱):

مذکور همچنین بیانگر وجود اثر اپیستازی بین دو مکان ژنی می باشد (جدول ۱). همان طور که در جدول ۱ مشاهده می شود افراد نسل F2 حاصل از تلاقی دو رقم مقاوم امید و آزادی به نسبت ۹S:۵۶R تفکیک یافته اند. این نسبت تفکیک نشان می دهد که ژن مقاومت مغلوب در گندم آزادی مستقل از ژن مقاومت مغلوب در گندم امید می باشد. وجود دو ژن متفاوت برای کنترل مقاومت به شته روسی قبلا نیز گزارش گردیده است.

مقاوم بودن تمام گیاهچه های F1 و BCR حاصل از تلاقی امید و شعله، غالب بودن مقاومت در رقم امید را نشان می دهد. نسبت تفکیک ۱S:۱R در نسل BCS مشتق شده از این تلاقی نیز بیانگر غالب بودن مقاومت در امید می باشد. جمعیت F2 حاصل از این تلاقی به نسبت ۳S:۱۳R تفکیک یافته است. این نسبت نشان می دهد که مقاومت در گندم امید با یک ژن غالب در یک محل ژنی و یک ژن مغلوب در محل ژنی دیگر کنترل می شود. نسبت

جدول ۱- نسبت های مشاهده شده و مورد انتظار برای مقاومت به شته روسی گندم

(بر اساس پیچیدگی برگ ها) در والدین و نسل های 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.

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 ایستازی مضاعف بین ژن‌های مقاومت در لاین CI2401 و ایستازی غالب و مغلوب بین ژن‌های کنترل‌کننده 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

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 ایستازی 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 ایستاتیک دارند.

علامت‌های اجزای [h] و [l] و منفی بودن علامت [j] بیانگر دوگانه یا مضاعف بودن اثرهای متقابل است. در تلاقی امید × شعله مدل سه پارامتری برآزش خوبی نشان داد، ولی جز ژنتیکی [h] با استفاده از آزمون t تفاوت معنی‌داری با صفر نشان نداد، لذا از مدل حذف گردید و مدل دو پارامتری برای آن در نظر گرفته شد (جدول ۲). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که تنها اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت در رقم مقاوم امید دخالت داشته و اثر متقابلی بین ژن‌ها وجود ندارد.

نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها در جدول ۳ ارائه شده است. لازم به ذکر است که به خاطر معنی‌دار شدن آزمون طیف داده‌ها، تجزیه واریانس نسل‌ها پس از تبدیل لگاریتمی داده‌ها انجام شد (احمدی، ۱۳۷۱). منفی بودن مقادیر F در این جدول بیانگر این است که غالبیت در جهت افزایش پیچیدگی و کاهش مقاومت در هر دو رقم مقاوم می‌باشد که با نتیجه حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نیز مطابقت می‌کند. در هر دو رقم درجه غالبیت $[(H/D)^{1/2}]$ کم‌تر از یک بود که این امر نشان دهنده وجود غالبیت نسبی در کنترل ژنتیکی هر دو صفت است که این مورد نیز در توافق با نتیجه حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد.

پایین بودن مقدار جز $F/(D \times H)^{1/2}$ در تلاقی آزادی × شعله نشان می‌دهد که انحرافات غالبیت در مفرهای ژنی متفاوت از نظر علامت و بزرگی یکسان نیستند. به عبارت دیگر بعضی از

(Ehdaie and Baker, 1999). به کارگیری مقیاس‌های متفاوت برای 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 به صورت کمی نیز اندازه‌گیری شد و با تجزیه میانگین و تجزیه واریانس نسل‌ها براساس داده‌های کمی اجزای ژنتیکی آن‌ها برآورد گردید.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در جدول ۲ ارائه شده است. غیر معنی‌دار بودن X^2 در هر دو تلاقی آزادی × شعله و امید × شعله نشان می‌دهد که مدل به کار گرفته شده برای آن‌ها مناسب بوده و از روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1987) تبعیت می‌کند، لذا می‌توان نتیجه‌گیری کرد که دلیلی بر حضور اثرات متقابل ژنوتیپ × محیط، اثرات متقابل سه‌گانه و یا لینکاژ در کنترل این صفات وجود ندارد.

در تلاقی آزادی × شعله مدل شش پارامتری به عنوان مناسب‌ترین مدل شناخته شد (جدول ۲). این نشان می‌دهد که اثرهای متقابل افزایشی × افزایشی، افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت در کنار اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها در مقاومت رقم آزادی به شته روسی نقش مهمی داشت. در این جا علامت جز [h] منفی بوده و در نتیجه می‌توان گفت که غالبیت نسبی در جهت افزایش میزان پیچیدگی برگ و کاهش مقاومت به شته روسی است. همچنین مخالف بودن

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%.

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 وراثت پذیری

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

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×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

n₁ = Number of genes based on Castle's method

n₂ = Number of genes based on Mather's method

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 بیوتیپ‌های 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 بیسن جمعیت‌های مختلف این شته نشان از پیدایش بیوتیپ‌های جدیدی از این آفت می‌دهد. همان‌طور که در شته سمی 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 الیگوژنی غلبه کند، لذا پیش‌بینی تمهیدات لازم در برنامه‌های اصلاحی برای توسعه ارقام مقاوم ضروری به نظر می‌رسد.

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 کمی برای برآورد تعداد ژن‌های مؤثر از دو روش استفاده شده است. هر کدام از این روش‌ها دارای پیش شرط‌هایی 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 (۱۹۳۴) حداقل یک ژن در هر دو تلاقی تخمین زده شد ولی با روش مستر (۱۹۴۹) در تلاقی آزادی × شعله، حداقل یک ژن و در تلاقی 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

مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر
که در انجام این تحقیق ما را یاری
رسانده‌اند صمیمانه سپاسگزاری
می‌گردد.

سپاسگزاری
بدینوسیله از همکاران گروه زراعت
و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی
دانشگاه تهران و بخش تحقیقات غلات

References

منابع مورد استفاده

- احمدی، م. ر. ۱۳۷۱. ارزیابی صفات کمی در اصلاح نباتات (ترجمه). انتشارات سازمان تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی، تهران.
- شکاریان، ب. ۱۳۷۶. بررسی مقاومت ارقام گندم به شته روسی گندم در کرج. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی. دانشگاه تهران.
- نعمت‌الهی، 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.

- 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 *Dn2* and *Dn4* 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 Communication* 17: 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.

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 ۴۱۱۹، کرج ۳۱۵۸۵.
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.