

اثر اپیستازی برای عملکرد و برخی صفات مورفولوژیک در ذرت با استفاده
از تلاقی‌های آزمون سه جانبه*
Epistasis Effects of Yield and some Morphological Traits in Maize by Triple
Testcross

فرهاد عزیزی و عبدالمجید رضائی

مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر

تاریخ دریافت: ۱۳۸۴/۳/۲۵

چکیده

عزیزی، ف.، و رضائی، ع. ۱۳۸۵. اثر اپیستازی برای عملکرد و برخی صفات مورفولوژیک در ذرت با استفاده از تلاقی‌های آزمون سه جانبه. نهال و بذر ۲۲: ۲۵۵-۲۳۷.

انتخاب روش اصلاحی مؤثر، نیازمند اطلاع دقیق و گسترده از نحوه کنترل ژنتیکی صفات می‌باشد. به منظور برآورد اثر اپیستازی در کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد دانه و برخی صفات مورفولوژیک ذرت، ترکیبات B73×MO17 و B73×K74/1 با استفاده از طرح تلاقی‌های آزمون سه جانبه در سال ۱۳۸۰ در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج مورد مطالعه قرار گرفتند. تجزیه واریانس تلاقی‌های آزمون $L_1 (=F_2 \times P_1)$ ، $L_2 (=F_2 \times P_2)$ و $L_3 (=F_2 \times F_1)$ در هر دو ترکیب نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین میانگین‌های تلاقی‌های آزمون والدینی (L_2 و L_1) برای کلیه صفات مورد بررسی وجود دارد. غیر از تعداد برگ در بوته در هر دو ترکیب، وزن چوب بلال در ترکیب B73×MO17 و فاصله زمانی از گرده‌افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی در ترکیب B73×K74/1، میانگین تلاقی با محک B73 برای کلیه صفات مورد مطالعه از تلاقی با محک والدی دیگر (MO17 در B73×MO17 و K74/1 در B73×K74/1) بزرگ‌تر بود. بنابراین انتظار می‌رود که در ترکیب‌های مذکور اینبردلاین B73 نقش مهمی در اثر اپیستازی داشته باشد. آزمون F نشان داد که اپیستازی کل برای کلیه صفات مورد مطالعه در هر دو آزمایش معنی‌دار بود. همچنین تفکیک اثر اپیستازی کل به اجزای قابل تثبیت (افزایشی×افزایشی) و غیرقابل تثبیت (افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت) نشان داد که اپیستازی افزایشی×افزایشی برای تعداد روز تا ظهور تارهای ابریشمی در هر دو تلاقی و فاصله زمانی از گرده‌افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی و ارتفاع بوته در تلاقی B73×MO17 معنی‌دار ($P < 0.05$) است، در حالی که برای بقیه صفات معنی‌دار نبود. همچنین مشخص شد که آثار اپیستازی افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت برای همه صفات مورد مطالعه در هر دو تلاقی معنی‌دار است.

واژه‌های کلیدی: ذرت، تلاقی آزمون، تلاقی آزمون سه جانبه، اپیستازی، عملکرد، صفات مورفولوژیک.

* بخشی از پایان‌نامه دکتری نگارنده اول که به گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان ارائه شده است.

مقدمه

اثر ایستازی قابل تثبیت یا افزایشی وجود داشته باشند، بایستی روش‌های اصلاحی مناسب برای بهره‌گیری از آن‌ها به کار گرفته شود. برای مثال می‌توان انتخاب در نسل‌های پیشرفته‌تر و ارزیابی جمعیت‌های بزرگ‌تر برای وقوع حداکثر ترکیبات ژنی ممکن را نام برد. نگهداری جمعیت بزرگ به ویژه وقتی ضروری است که از ژرم پلاسم خارجی در برنامه‌های اصلاحی استفاده شود، زیرا تعداد ژنوتیپ‌های هموزیگوت ممکن در یک جامعه در حال تفکیک، توزیع هندسی از تعداد مکان‌های ژنی در حال تفرق دارد و عموماً تعداد مکان‌های ژنی در حال تفرق در تلاقی با ژرم پلاسم خارجی بیشتر می‌باشند (Isleib *et al.*, 1978). انواع دیگر آثار ایستازی (افزایشی × غالبیت، غالبیت × غالبیت و...) از طریق انتخاب قابل تثبیت نیستند و بنابراین ممکن است در تولید هیبرید مفیدتر باشند (Ketata *et al.*, 1976). کتاتا و همکاران (Ketata *et al.*, 1976) و آدیتیمیرین و همکاران (Adetimirin *et al.*, 2001) اظهار نمودند که در صورت اهمیت بیشتر آثار ایستازی غیرقابل تثبیت، روش اصلاحی انتخاب دوره‌ای متقابل مناسب‌ترین روش می‌باشد. در این روش از اثر افزایشی و غالبیت به طور مساوی استفاده می‌شود. مطالعات نشان داده است که اگر آثار غیرافزایشی یا فوق غالبیت مهم باشند، این روش نسبت به روش انتخاب دوره‌ای برای ترکیب‌پذیری

یکی از مهم‌ترین عوامل موفقیت در برنامه‌های به‌نژادی ذرت شناخت پارامترهای ژنتیکی و میزان بروز هتروزیس می‌باشد. بدین منظور مدل‌های ژنتیکی-آماري متعددی برای مطالعه توارث صفات کمی مورد استفاده قرار گرفته است. هالور و میراندا (Hallauer and Miranda, 1988) مرور نسبتاً جامعی از روش‌های مورد استفاده جهت برآورد اجزای واریانس ژنتیکی صفات را در ذرت انجام داده‌اند. در بیشتر این روش‌ها تأکید بر برآورد اثر اصلی ژن‌ها بوده و اهمیت اثر متقابل بین ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی یا ایستازی کمتر مورد توجه قرار گرفته است (Eta-Ndu and Openshaw, 1999).

وجود آثار ایستازی نشان می‌دهد که توارث صفات کمی، پیچیده و پلی‌ژنیک است (Warnock *et al.*, 1998)؛ به طور کلی آثار ژنی به دو گروه قابل تثبیت و غیرقابل تثبیت تفکیک می‌شوند. آثار قابل تثبیت ژنی از والدین به نتاج انتقال می‌یابند و شامل اثر افزایشی و ایستازی مبتنی بر اثر افزایشی (افزایشی × افزایشی، افزایشی × افزایشی × افزایشی و...) می‌شود (Sharma *et al.*, 2003). ایستازی افزایشی × افزایشی جزء خطی، جهت دار، و قابل تثبیت تنوع ژنتیکی می‌باشد (Khattak *et al.*, 2001). در صورتی که انواع

اصلاحی ذرت باشد (Lamkey *et al.*, 1995)؛
(Ceballos *et al.*, 1998).

طرح‌های آزمایشی کامستاک و راینسون (Comstock and Rabinson, 1948) قادر به تعیین اثر ایستازی و سهم آن در هتروزیس نیستند. در این طرح‌ها برآوردهای واریانس افزایشی و غالبیت اغلب در جهات نامشخصی به واسطه حضور ایستازی اریب می‌شوند. اوپسل (Opsahl, 1956) طرح تلاقی‌های آزمون سه جانبه را برای تعیین اثر ایستازی در یک جامعه F_2 حاصل از تلاقی دو اینبردلاین پیشنهاد کرد. او نشان داد که در غیاب ایستازی، مجموع میانگین‌های تلاقی برگشتی‌های یک جامعه F_2 با هر یک از والدین، دو برابر میانگین تلاقی‌های برگشتی با نسل F_1 است. کرسی و جینکز (Kearsey and Jinks, 1968) این تئوری را به صورت طرح تلاقی‌های آزمون سه جانبه به صورت بسطی از طرح III کامستاک و راینسون (Comstock and Rabinson, 1948) معرفی کردند. آن‌ها نشان دادند که این طرح علاوه بر تعیین ایستازی، قادر به ارائه آزمونی برای اثر افزایشی و غالبیت در غیاب اثر ایستازی می‌باشد. تغییرات چندی نیز در طرح آزمون تلاقی‌های سه جانبه کرسی و جینکز (Kearsey and Jinks, 1968) پیشنهاد شده است (Pooni *et al.*, 1980, 1994)؛ (Ramsay *et al.*, 2001). این طرح، بدون توجه به فراوانی ژن، درجه اینبریدینگ، و روابط

عمومی بهتر خواهد بود. همچنین اگر اثر افزایشی مهم باشند، این روش مؤثرتر از روش انتخاب دوره‌ای برای ترکیب‌پذیری خصوصی خواهد بود. حتی اگر اثر غیرافزایشی اهمیت بیشتری داشته باشند، انتخاب دوره‌ای برای ترکیب‌پذیری خصوصی که به وسیله هال (Hull, 1945) پیشنهاد شده است، به عنوان یک روش اصلاحی توصیه نمی‌شود (Gamble, 1962a). داراه و هالور (Darrah and Hallauer, 1972) نیز عنوان کردند روشی که بتواند اثر ژنی غیرافزایشی (مانند غالبیت و ایستازی) را تعیین و انتخاب کند، می‌تواند در تولید و انتخاب هیبریدهای بهتر مورد استفاده واقع شود.

تلاقی‌های خاص با آثار ایستازی احتمالاً دارای ترکیبات ژنی منحصر به فرد سهمیم در هتروزیس هستند. این ترکیبات منحصر به فرد به تلاقی‌های خاص محدود شده و ممکن است اهمیت کمی در یک جامعه ذرت داشته باشند (Hallauer and Miranda, 1988). هیبرید $B73 \times MO17$ هیبریدی است که در دهه‌های ۱۹۷۰ و ۱۹۸۰ به طور گسترده‌ای در آمریکا کشت می‌شد. امکان دارد که آثار ایستازی مطلوب در نمود استثنائی این هیبرید نقش مهمی داشته باشند (Lamkey *et al.*, 1995). شواهد نشان داده است که آثار ایستازی مثبت خالص در $B73$ تثبیت شده‌اند و این ممکن است دلیل موفق بودن و استفاده وسیع از $B73$ در برنامه‌های

ژرم پلاسماهای معرفی شده از کشور یوگسلاوی است و به طور گسترده‌ای به عنوان والد جهت تولید سینگل کراس در ایران مورد استفاده قرار می‌گیرد.

در سال ۱۳۷۸ عمل تکثیر اینبرد لاین‌های والدی و هیبرید F_1 آن‌ها و همچنین خودگشن کردن بوته‌های نسل F_1 جهت تولید بذرهای F_2 انجام شد. در سال ۱۳۷۹ به منظور تهیه تلاقی‌های آزمون سه جانبه ($F_2 \times P_1$ ، $F_2 \times P_2$ و $F_2 \times F_1$) برای هر کدام از ترکیبات $B73 \times MO17$ و $B73 \times K74/1$ ، به ترتیب ۳۳ و ۳۶ تک بوته F_2 به طور تصادفی انتخاب گردید و به عنوان والد پدری با هر سه محک تلاقی داده شدند. در هر سال آماده‌سازی زمین شامل شخم، تهیه جوی و پشته، توزیع کود نیتروژن و فسفر خالص به ترتیب به میزان ۱۵۰ و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار و مبارزه شیمیایی با علف هرز توسط علف کش آترازین به میزان چهار در هزار بود. در مرحله ۱۰ تا ۱۲ برگی نیز میزان ۱۰۰ کیلوگرم نیتروژن خالص به عنوان کود سرک استفاده گردید. در ۲۲ اردیبهشت سال ۱۳۸۰ ژنوتیپ‌های حاصل از تلاقی‌های آزمون سه جانبه در تراکم کاشت ۷۰ هزار بوته در هکتار در کرت‌های یک ردیفه به طول ۱/۴ متر و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در دو تکرار با فاصله ردیف ۷۵ سانتی‌متر و فاصله روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر کاشته شدند.

لینکاژی آزمونی را برای ایستازی فراهم می‌کند (Ketata et al., 1976). موضوع این مطالعه بررسی اثر ایستازی برای عملکرد و برخی صفات مورفولوژیک در ذرت با استفاده از طرح تلاقی‌های آزمون سه جانبه در هیبریدهای $B73 \times MO17$ و $B73 \times K74/1$ بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۸۰ به منظور بررسی آثار ایستازی برای عملکرد و برخی صفات کمی ذرت در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج (35° و $50'$ عرض جغرافیائی شمالی؛ $58'$ و 50° طول جغرافیائی شرقی؛ ارتفاع ۱۳۰۰ متری؛ و با حداکثر و حداقل درجه حرارت ۲۵ و ۳۸ درجه سانتی‌گراد در طول فصل رشد) انجام شد.

اینبردلاین‌های مورد استفاده عبارت بودند از $B73$ ، $MO17$ و $K74/1$ که از بخش تحقیقات ذرت و گیاهان علوفه‌ای، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه گردیدند. اینبرد لاین $B73$ یک لاین انتخاب شده از جامعه $BSSS$ (Iowa Stiff Stack Synthetic) بعد از پنج دور انتخاب دوره‌ای نیمه خاوه‌ری برای عملکرد دانه است (Russell, 1972) و اینبرد لاین $MO17$ از طریق انتخاب و از تلاقی ساده اینبرد لاین‌های $C103$ و $CI187-2$ به دست آمده است (Zuber, 1973). همچنین اینبرد لاین $K74/1$ یک اینبرد لاین حاصل از

نظر هر صفت، تجزیه تلاقی‌های آزمون سه جانبه طبق روش پیشنهادی کرسی و جینکز (Kearsey and Jinks, 1968) جهت تعیین حضور ایستازی و تفکیک آن به اجزای قابل تثبیت (افزایشی×افزایشی) و غیرقابل تثبیت (افزایشی×غالییت و غالییت×غالییت) انجام شد. وقتی همه آثار ایستازی علامت یکسانی داشته باشند و از نظر مقدار نیز مشابه باشند، ممکن است آزمون F در جدول تجزیه واریانس حتی در صورت وجود ایستازی، فاقد اعتبار کافی باشد، لذا برای غلبه بر این مشکل میانگین اثر ایستازی برآورد شد و از آزمون t نیز برای تعیین معنی دار بودن آن استفاده گردید (Upadhyaya and Nigam, 1998)؛ (Wolf and Hallauer, 1997). به منظور تعیین اثر هر محک در بروز ایستازی، همبستگی رتبه آثار ایستازی با هر یک از تلاقی‌های آزمون محاسبه و برآورد گردید (Wolf and Hallauer, 1997). محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SAS، MINITAB و Excel انجام شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس تلاقی‌های آزمون $F_2 \times F_1 (=L_3)$ و $F_2 \times P_2 (=L_2)$ ، $F_2 \times P_1 (=L_1)$ در هر دو ترکیب نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین میانگین‌های تلاقی‌های آزمون والدینی (L_1 و L_2) برای کلیه صفات مورد بررسی

صفات زیر در تمام بوته‌ها به جز یک بوته در طرفین هر ردیف اندازه‌گیری شدند: تعداد روز از زمان کاشت تا مرحله آزاد شدن گرده (زمانی که ۵۰ درصد پرچم‌های گل تاجی رسیده و باز شدند)، تعداد روز از زمان کاشت تا ظهور تارهای ابریشمی، فاصله زمانی از زمان ظهور تارهای ابریشمی تا آزاد شدن گرده (Anthesis Silking Interval: ASI)، تعداد برگ در بوته در مرحله ظهور گل تاجی، ارتفاع بوته از سطح زمین تا گره برگ پرچم بر حسب سانتی‌متر، ارتفاع بلال از سطح زمین تا گره بلال اصلی بر حسب سانتی‌متر، طول و قطر بلال بر حسب سانتی‌متر، قطر چوب بلال بر حسب میلی‌متر که در وسط بلال اندازه‌گیری شد (Gamble, 1962b)، عمق دانه بر حسب میلی‌متر که از نصف تفاوت قطر بلال و قطر چوب بلال محاسبه گردید، وزن چوب بلال بر حسب گرم، تعداد دانه در ردیف هر بلال و تعداد ردیف‌های دانه در بلال، وزن صد دانه با ۱۴ درصد رطوبت و بر حسب گرم و عملکرد دانه در بوته با ۱۴ درصد رطوبت و بر حسب گرم.

تجزیه واریانس تلاقی‌های سه جانبه با محک‌ها در هر دو ترکیب برای همه صفات مورد مطالعه انجام شد. سپس میانگین‌های تلاقی‌های آزمون به منظور تعیین اختلاف معنی‌دار بین آن‌ها از نظر آماری مقایسه شدند. در صورت وجود تفاوت معنی‌دار بین والدین از

دانه، تعداد ردیف دانه، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال، تعداد روز تا گرده‌افشانی و فاصله زمانی از گرده‌افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی دارای اثر اپیستازی مطلوبی است. نتایج مطالعات نشان داده که آثار اپیستازی برای ترکیبات خاصی از اینبرد لاین‌ها مهم هستند (Wolf and Hallauer, 1997)؛ (Lamkey et al., 1995).

با توجه به وجود تفاوت معنی‌دار بین L_1 و L_2 در هر دو ترکیب، تجزیه تلاقی‌های آزمون سه جانبه برای تعیین وجود اثر اپیستازی انجام شد (جدول‌های ۳ و ۴). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اپیستازی کل برای کلیه صفات مورد مطالعه در هر دو آزمایش معنی‌دار بوده است و بنابراین اثر اپیستازی در کنترل ژنتیکی صفات تحت مطالعه نقش مهمی دارند. وجود اثر اپیستازی در ترکیب $B73 \times MO17$ قبلاً توسط ولف و هالور (Wolf and Hallauer, 1997) نیز گزارش شده است. وجود اثر اپیستازی نشان می‌دهد که برآوردهای اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها بدون در نظر گرفتن آن اریب می‌باشد (Wolf and Hallauer, 1997)؛ (Khattak et al., 2001, 2002)؛ (Bakheit et al., 2001).

همچنین تفکیک اثر اپیستازی کل به اجزای قابل تثبیت و غیرقابل تثبیت نشان داد که اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی برای روز تا ظهور

وجود دارد (جدول ۱). وجود تفاوت بین والدین امکان انجام آزمون مناسبی را برای اپیستازی فراهم می‌نماید و در صورت عدم وجود اثر اپیستازی امکان برآوردهای غیراریب از اجزای واریانس افزایشی و غالبیت فراهم می‌شود (Kearsey and Jinks, 1968)؛ (Virk and Jinks, 1977)؛ (Khattak et al., 2001, 2002).

میانگین‌های تلاقی‌های آزمون نشان می‌دهد که تلاقی با کدام والد در مقدار و علامت (+/-) اپیستازی نقش بیشتری داشته است (Wolf and Hallauer, 1997). بنابراین با توجه به جدول ۲ مشاهده می‌شود که به جز برای تعداد برگ در بوته در هر دو ترکیب، وزن چوب بلال در ترکیب $B73 \times MO17$ و فاصله زمانی از گرده‌افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی در ترکیب $B73 \times K74/1$ ، میانگین تلاقی با محک $B73$ برای کلیه صفات مورد مطالعه از تلاقی با محک والدی دیگر ($MO17$ در $B73 \times MO17$ و $K74/1$ در $B73 \times K74/1$) بزرگ‌تر بود. بنابراین انتظار می‌رود که در ترکیب‌های مذکور اینبرد لاین $B73$ نقش مهمی در آثار اپیستازی داشته باشد.

نتایج مشابهی توسط ولف و هالور (Wolf and Hallauer, 1997) برای تلاقی‌های آزمون سه جانبه حاصل از $B73 \times MO17$ گزارش گردیده است. این محققان گزارش کردند که تلاقی با محک $B73$ برای عملکرد

آثار ایستازی منفی برای تعداد دانه در ردیف در هر دو ترکیب بیانگر نمود ضعیف‌تر تلاقی‌های آزمون والدینی در مقایسه با تلاقی آزمون F_1 است.

ولف و هالور (Wolf and Hallauer, 1997) گزارش کردند که به‌نظر می‌رسد تلاقی آزمون $B73 \times MO17$ سهم معنی‌داری در بیان اثر افزایشی \times افزایشی مثبت برای اکثر صفات داشته باشد. به هر حال در این مطالعه اثر ایستازی افزایشی \times افزایشی برای بیشتر صفات معنی‌دار نبود. لامکی و همکاران (Lamkey *et al.*, 1995) گزارش کردند که اثر ایستازی مثبت در $B73$ وجود دارد. کرسی و جینکس (Kearsey and Jinks, 1968) اظهار کردند در صورتی که تلاقی‌های آزمون نسل F_2 حاصل از ترکیب $B73 \times MO17$ با والدین $B73$ و $MO17$ روی همه ژنوتیپ‌های F_2 ممکن متوسط‌گیری شوند، هر دو ترکیب آزمون نقش یکسانی در بیان اثر ایستازی افزایشی \times افزایشی خواهند داشت.

اثر ایستازی برای عملکرد $10/77$ گرم در بوته در ترکیب $B73 \times MO17$ و $9/50$ گرم در بوته در ترکیب $B73 \times K74/1$ بود. چون برای صفات مختلف تلاقی با محک $MO17$ اغلب ضعیف‌تر یا مشابه تلاقی با محک F_1 بودند، عموماً سهم مثبتی در بزرگی برآورد اثر ایستازی نداشتند. در رابطه با تلاقی‌های آزمون سه جانبه $B73 \times K74/1$ گزارشی یافت نشد. در

تارهای ابریشمی در هر دو آزمایش و فاصله زمانی از ظهور کرده تا ظهور تارهای ابریشمی، ارتفاع بوته در $B73 \times MO17$ معنی‌دار است ($P < 0/05$) در حالی که برای بقیه صفات معنی‌دار نبود. همچنین مشخص شد که آثار ایستازی افزایشی \times غالبیت و غالبیت \times غالبیت برای تعداد روز تا ظهور تارهای ابریشمی در $B73 \times K74/1$ و وزن چوب بلال، عمق دانه و ارتفاع بلال در $B73 \times MO17$ در سطح احتمال 5% و برای بقیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال 1% معنی‌دار است. گمبل (Gamble, 1962 a, b) گزارش نمود که آثار متقابل افزایشی \times افزایشی و افزایشی \times غالبیت برای عملکرد دانه اهمیت زیادی دارند.

در آزمون اثر ایستازی به روش تلاقی‌های آزمون سه جانبه تنها یک درجه آزادی برای آزمون میانگین مربعات ایستازی افزایشی \times افزایشی وجود دارد. برای معنی‌دار شدن این میانگین مربعات در سطح احتمال 5% درصد، لازم است که مقدار F بیش از 161 باشد. توان پائین آزمون آماری می‌تواند دلیل معنی‌دار نشدن اثر متقابل افزایشی \times افزایشی در بعضی موارد باشد. همان‌طور که در جدول‌های 5 و 6 نشان داده شده است اثر ایستازی برای همه صفات مورد مطالعه مشاهده شد. همچنین برای بیشتر صفات مورد مطالعه برآورد اثر ایستازی مثبت بود که نشان‌دهنده وجود مقادیر بزرگ‌تر صفات در تلاقی‌های آزمون والدینی می‌باشند.

برای همه صفات به جز قطر بلال، قطر چوب بلال و فاصله زمانی از گرده افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی معنی دار نبود (جدول‌های ۵ و ۶).

وجود اثر ایستازی در اینبردهای برتر، خط مشی برنامه‌های اصلاح ذرت تجاری را تحت تأثیر قرار نمی‌دهد. اصلاح ذرت تجاری عموماً به انتخاب ترکیبات ژنی دارای اثر ایستازی مطلوب منجر شده است. به طور مشابه اینبریدینگ و ارزیابی هیبرید اجازه تثبیت اثر ایستازی مطلوب را در اینبردهائی که ترکیب‌پذیری خصوصی بسیار خوبی دارند، میسر می‌سازد. بهبود جوامع پایه به وسیله تلاقی اینبردهای خویشاوند و تولید مجدد اینبردهای برتر برای تشکیل جامعه جدید به حفظ و تجمع ترکیبات ژنی دارای اثر ایستازی مطلوب خصوصاً آن‌هائی که با هم لینکاژ دارند، کمک می‌کند (Lamkey et al., 1995).

به هر حال چون مطالعه حاضر در یک سال و یک مکان انجام شد، صفاتی که آثار ایستازی نشان داده‌اند ممکن است در صورت تکرار آزمایش در محیط‌های دیگر این آثار را نشان ندهند و برعکس. بنابراین آزمایش‌های دقیق در مکان‌های مختلف برای بیش از یک سال تصویر روشن تری از سیستم‌های ژنتیکی کنترل‌کننده این صفات ارائه می‌دهد و کمک بیشتری به بهبود فرایندهای اصلاحی می‌نماید.

این مطالعه تلاقی با محک K74/1 برای فاصله زمانی از گرده افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی و تعداد برگ در بوته دارای بیشترین مقدار و لذا نقش مهمی در ایجاد اثر ایستازی مثبت دارا بود.

تلاقی با محک F₁ همبستگی منفی و معنی داری را با اثر ایستازی داشت (جدول‌های ۵ و ۶) که نشان می‌دهد برای یک والد پدری خاص میانگین زیاد تلاقی با محک F₁ موجب اثر ایستازی منفی و یا اثر ایستازی مثبت ولی کوچک می‌شود (Wolf and Hallauer, 1997). بین مقادیر تلاقی با محک B73 و اثر ایستازی همبستگی مثبت و معنی داری برای کلیه صفات در هر دو ترکیب به جز ارتفاع بوته و ارتفاع بلال در هر دو تلاقی، تعداد ردیف دانه در ترکیب B73×MO17، تعداد دانه در ردیف و وزن صد دانه و فاصله زمانی از گرده افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی در B73×K74/1 که همبستگی غیرمعنی داری داشتند، وجود داشت. همبستگی مقادیر تلاقی با MO17 در B73×MO17 با اثر ایستازی برای صفات وزن صد دانه، وزن چوب بلال، تعداد روز تا گرده افشانی و فاصله زمانی از گرده افشانی تا ظهور تارهای ابریشمی و تعداد برگ در بوته معنی دار و برای بقیه صفات غیرمعنی دار بود. همچنین در ترکیب B73×K74/1 همبستگی مقادیر تلاقی آزمون K74/1 با اثر ایستازی

اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج به خاطر
همکاری و کمک‌های بسیار مفیدشان تشکر و
قدردانی می‌شود.

سپاسگزاری
به این وسیله از مسئولین و همکاران بخش
تحقیقات ذرت و گیاهان علوفه‌ای مؤسسه

References

- Adetimirin, V. O., Aken'Ova, M. E., and Kim, S. K. 2001.** Detection of epistasis for horizontal resistance to *Striga bermonthica* in maize. *Maydica* 46: 27-34.
- Bakheit, B. R., Ismail, A. A., El-Shiemy, A. A., and Sedek, F. S. 2001.** Triple test cross analysis in four sesame crosses (*Sesamum indicum* L.). *Journal of Agricultural Science Cambridge* 137: 185-193.
- Ceballos, H., Pandey, S., Narro, L., Perez-Velazquez, J.C. 1998.** Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. *Theoretical and Applied Genetics* 96: 662-668.
- Comstock, R. E., and Robinson, H. F. 1948.** The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-266.
- Darrah, L. L., and Hallauer, A. R. 1972.** Genetic effects estimated from generation means in four diallel sets of maize inbreds. *Crop Science* 12: 615-621.
- Eta-Ndu, J. T., and Openshaw, S. J. 1999.** Epistasis for grain yield in two F₂ populations of maize. *Crop Science* 39: 346-352.
- Gamble, E. E. 1962a.** Gene effects in corn (*Zea mays* L.). I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Canadian Journal of Plant Science* 42: 339-348.
- Gamble, E. E. 1962b.** Gene effects in corn (*Zea mays* L.). II. Relative importance of gene effects for plant height and certain component attributes of yield. *Canadian Journal of Plant Science* 42: 349-358.
- Hallauer, A. R., and Miranda Fo, J. B. 1988.** *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. 2nd ed. Iowa State University Press, Ames, IA.
- Hull, F. H. 1945.** *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. Department of Plant Breeding, Cornell University, Ithaca, New York 19: 21-27.
- Isleib, T. G., Wynne, J. C., and Rawlings, J. O. 1978.** Estimates of epistasis for diverse peanut cultivars. *Peanut Science* 5: 106-108.

- Kearsey, M. J., and Jinks, J. L. 1968.** A general method of detecting additive, dominance, and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. *Heredity* 23: 403-409.
- Ketata, H., Smith, E. L., Edwards, L. H., and McNew, R. W. 1976.** Detection of epistasis, additive, and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). *Crop Science* 16: 1-4.
- Khattak, G. S. S., Haq, M. A., Ashraf, M., and Tahir, G. R. 2002.** Triple test cross analysis for some morphological traits in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Euphytica* 126: 413-420.
- Khattak, G.S. S., Haq, M. A., Ashraf, M., Tahir, G. R., and Marwat, E. U. K. 2001.** Detection of epistasis, and estimation of additive and dominance components of genetic variation for synchrony in pod maturity in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Field Crops Research* 72: 211-219.
- Lamkey, K. R., Schnicker, B. J., and Melchinger, A. E. 1995.** Epistasis in an elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. *Crop Science* 35: 1272-1281.
- Opsahl, B. 1956.** The discrimination of interactions and linkage in continuous variation. *Biometrics* 10: 415-432.
- Pooni, H. S., Jinks, J. L., and Pooni, G. S. 1980.** A general method for the detection and estimation of additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. IV. Triple test cross analysis for normal families and their selfs. *Heredity* 44: 177-192.
- Pooni, H. S., Kumar, I., and Khush, G. S. 1994.** A general method of detecting additive, dominance and epistasis variation for metrical traits. V. Triple test cross analysis of disomically inherited traits expressed in triploid tissue. *Heredity* 72: 563-569.
- Ramsay, L. D., Bradshaw, J. E., Griffiths, D. W., and Kearsey, M. J. 2001.** The inheritance of quantitative traits in *Brassica napus* L. ssp. *Rapifera* (Swedes): Augmented triple test cross analysis of production characters. *Euphytica* 121: 65-72.
- Ramsay, L. D., Bradshaw, J. E., and Kearsey, M. J. 1994a.** The inheritance of quantitative traits in Swedes (*Brassica napus* L. ssp. *Rapifera*): Augmented triple test cross analysis of yield. *Heredity* 73: 84-91.

- Russell, W. A. 1972.** Registration of B70 and B73 parental line of maize. *Crop Science* 12: 721.
- Sharma, S. N., Sain, R. S., and Sharma, R. K. 2003.** Genetics of spike length in durum wheat. *Euphytica* 130: 155-161.
- Upadhyaya, H. D., and Nigam, S. N. 1998.** Epistasis for vegetative and reproductive traits in peanut. *Crop Science* 38: 44-49.
- Virk, D. S., and Jinks, J. L. 1977.** The consequences of using inadequate testers in the simplified triple test cross. *Heredity* 38: 237-257.
- Warnock, D. F., Davis, D. W., and Gingera, G. R. 1998.** Inheritance of ear resistance to European corn borer in 'Apache' sweet corn. *Crop Science* 38: 1451-1457.
- Wolf, D. P., and Hallauer, A. R. 1997.** Triple test cross analysis to detect epistasis in maize. *Crop Science* 37: 763-770.
- Zuber, M. S. 1973.** Registration of 20 maize parental lines. *Crop Science* 13: 779-780.

آدرس نگارندگان:

فرهاد عزیزی- بخش تحقیقات ذرت و گیاهان علوفه‌ای، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، صندوق پستی ۴۱۱۹، کرج ۳۱۵۸۵.
عبدالمجید رضائی- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان.