

برآورد اثرهای ژنی و وراثت‌پذیری برخی از ویژگی‌های کمی در گوجه‌فرنگی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها^۱

Evaluation of Gene Effects and Heritability of Quantitative Traits in Tomato through Generation Mean Analysis

جمیله رهایی، یوسف حمیداوغلی* و بابک ربیعی^۲

چکیده

به‌منظور برآورد وراثت‌پذیری و روش عمل ژن‌های کنترل‌کننده برخی ویژگی‌های ریخت‌شناسی در گوجه‌فرنگی، تلاقی بین رقم تجاری پیتوارلی (P_1) و رقم محلی گوجه‌فرنگی گیلان (P_2) صورت گرفت. سپس والدین به همراه نسل‌های اول (F_1)، دوم (F_2)، تلاقی برگشتی اول (BC_1) و دوم (BC_2) در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی واقع در دانشکده کشاورزی دانشگاه گیلان کشت شدند. نتیجه‌های حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که مدل سه پارامتری افزایشی- غالبیت، بهترین مدل در کنترل ژنتیکی در همه ویژگی‌ها به جز ویژگی وزن میوه و عملکرد بود، در حالی که در ویژگی وزن میوه افزون بر اثرهای افزایشی و غالبیت، اثرهای اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی ژن‌ها نیز نقش داشتند و مدل شش عاملی در کنترل ویژگی عملکرد مؤثر بود و اثرهای اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت ژن‌ها اهمیت بیشتری نسبت به دیگر اپیستازی‌ها در کنترل این ویژگی داشتند. افزون بر این، اثرهای افزایشی ژن‌ها تأثیر زیادی در کنترل ویژگی‌های تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین، ارتفاع بوته، طول و عرض برگ، طول گلبرگ و کاسبرگ، تعداد میوه، وزن میوه و عملکرد داشت. در حالی‌که ویژگی تعداد روز تا تشکیل اولین جوانه گل بیشتر زیر کنترل اثرهای غالبیت ژن‌ها قرار داشت. میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای ویژگی‌های مورد بررسی به ترتیب بین ۰/۵۵ تا ۰/۹۱٪ و ۰/۴۷ تا ۰/۷۶٪ متغیر بود و تعداد ژن‌ها نیز برای این ویژگی‌ها بین ۱ تا ۳۹ ژن برآورد شد. **واژه‌های کلیدی:** تجزیه میانگین نسل‌ها، تعداد ژن، وراثت‌پذیری خصوصی، وراثت‌پذیری عمومی، ویژگی‌های ژنتیکی.

مقدمه

در حال حاضر تولید رقم‌های جدید گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum*) به بهبود ویژگی‌های کمی مانند عملکرد، کیفیت ظاهری میوه و سازگاری به شرایط مختلف تولید نیاز دارد (۲۳). از آنجایی که بسیاری از ویژگی‌های ریخت‌شناسی در گوجه‌فرنگی جزو ویژگی‌های کمی محسوب می‌شوند و این ویژگی‌ها همبستگی زیادی با یکدیگر دارند (۱۷)، برای بهبود هر یک از آن‌ها، تخمین پارامترهای ژنتیکی، همبستگی و میزان وراثت‌پذیری می‌تواند در انتخاب روش به‌نژادی مناسب، بسیار مفید باشد. در این میان یکی از بهترین روش‌های موجود برای برآورد پارامترهای ژنتیکی، روش تجزیه میانگین نسل‌ها است که تاکنون توسط پژوهشگران زیادی

تاریخ پذیرش: ۹۶/۵/۴

۱- تاریخ دریافت: ۹۵/۵/۵

۲- به‌ترتیب دانش آموخته کارشناسی ارشد علوم باغبانی، دانشیار گروه علوم باغبانی و استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه گیلان.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (hamidoghli@guilan.ac.ir).

استفاده شده است. در این روش افزون بر اثرهای افزایشی و غالبیت ژن‌ها، اثرهای اپیستازی نیز برآورد می‌شود (۸، ۱۰). در تجزیه میانگین نسل‌ها، نخست رگه‌های خالص جهت تهیه نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 با یکدیگر تلاقی داده می‌شوند و سپس با استفاده از شباهت موجود بین والدین و نسل‌های مختلف حاصل از آن‌ها، اجزای واریانس و پارامترهای ژنتیکی برآورد می‌شوند (۱۵، ۲۰). کوماری و سابرامانیان (۱۲) با بررسی ویژگی‌های مختلف از جمله ارتفاع بوته در زمان برداشت میوه، نشان دادند که این ویژگی زیر اثر افزایشی ژن قرار دارد و انتخاب برای این ویژگی براساس پدیدگان برتر به روش انفرادی یا توده‌ای مفید خواهد بود. زدراکوویک و همکاران (۲۴) با بررسی اثرهای ژن‌های کنترل کننده تعداد میوه در هر خوشه در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی شش رگه گوجه‌فرنگی به این نتیجه رسیدند که اثر افزایشی ژن‌ها نقش عمده‌ای در کنترل این ویژگی برعهده دارد. در پژوهشی که توسط فولاد و همکاران (۶) به منظور تجزیه ژنتیکی ویژگی مقاومت به سرما در مرحله رشد رویشی گوجه‌فرنگی در نسل‌های مختلف انجام گرفت، مشخص شد که این ویژگی زیر اثر افزایشی و برهمکنش افزایشی $\times$ افزایشی ژن‌ها قرار دارد. فریمپونگ و کانتانکا (۷) وراثت ویژگی‌های کمی در گوجه‌فرنگی را با استفاده از تلاقی واریته وحشی *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiform* (والد پدری) با رقم‌های تجاری (والد مادری) و تجزیه میانگین نسل‌ها بررسی کردند و نشان دادند که بیشتر ویژگی‌ها زیر اثرهای افزایشی ژن‌ها قرار دارند. به طوری که ویژگی‌هایی مانند ارتفاع بوته، تعداد گل در گل‌آذین، تعداد میوه و وزن میوه توسط اثرهای افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شوند و غالبیت نیز در آن‌ها از نوع ناقص است. روف و امرسون (۱۹) با مطالعه اثرهای ژن‌ها روی ویژگی‌های ریخت‌شناسی و ویژگی‌های مربوط به چرخه زندگی در گیاه‌های مختلف از جمله گوجه‌فرنگی نشان دادند که ویژگی‌های ریخت‌شناسی زیر اثرهای افزایشی ژن‌ها قرار دارند، در حالی که ویژگی‌های مربوط به چرخه زندگی مانند تعداد روز تا تشکیل جوانه گل با اثرهای غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند.

نظر به این‌که استفاده از روش به‌نژادی مناسب، به داشتن دانش کافی در مورد پارامترهای ژنتیکی نیاز دارد، به منظور بررسی پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده ویژگی‌های مختلف در گوجه‌فرنگی، روش تجزیه میانگین نسل‌ها انجام شد. هم‌چنین در این بررسی، میزان همبستگی بین ویژگی‌ها، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و تعداد ژن‌های کنترل کننده هر ویژگی تعیین شد.

مواد و روش‌ها

انجام تلاقی، تهیه نسل‌ها و اندازه‌گیری ویژگی‌ها

والدین مورد استفاده در این پژوهش، رقم تجاری پیتوارلی و واریته محلی گوجه‌فرنگی گیلان بودند. والد محلی نسبت به والد تجاری عادت رشد نامحدود و به‌دلیل سازگاری زیاد با شرایط محیطی استان گیلان، به انواع مختلف تنش‌های محیطی مقاومت نسبی داشت و عملکرد و طول دوره باردهی آن نیز طولانی‌تر از والد تجاری است. از سوی دیگر، این واریته زودرس است و زودتر از رقم تجاری به مرحله گل‌دهی می‌رسد، اما میوه‌های این واریته ریز و پربذر (بیش از ۳۰ عدد بذر در هر میوه) و تا اندازه‌ای ترش هستند و به همین دلیل از بازار پسندی مطلوبی برخوردار نیستند، در حالی که والد تجاری دوره باردهی کوتاه‌تر، میوه‌های درشت‌تر و تعداد محدودی بذر (۶ تا ۸ عدد) دارد و از بازارپسندی مناسبی برخوردار است. پس از تهیه بذره‌های والدین و کشت آن‌ها در گلخانه، گیاهچه‌های مناسب جهت کشت در گلدان ده لیتری انتخاب شدند.

پس از ظهور دومین گل‌آذین، گل‌های رقم تجاری گوجه‌فرنگی، اخته و تلاقی والد تجاری (P1، والد مادری) با والد محلی گیلان (P2، والد پدری) انجام شد. اخته کردن گل و گرده افشانی به طور منظم و روزانه بین ساعت ۸ تا

۱۱ صبح انجام شد، چون دانه گرده در این زمان کمترین فعالیت ممکن را دارد و امکان انجام خودگشنی در کمترین مقدار است. گرده‌افشانی و دورگه‌گیری نیز در همان روز یا در روز بعد از اخته کردن، در ساعت حدود ۱۲ تا ۱۵ انجام شد، چون کلاله مادگی در این زمان آمادگی بیشتری برای پذیرش دانه گرده و از سویی دانه گرده نیز بیشترین فعالیت ممکن را دارد و از قوه نامیه بالایی برخوردار است. قبل از شروع دورگه‌گیری، گل‌های باز شده در گل‌آذین پایه مادری حذف شدند و گل‌هایی برای انجام تلاقی انتخاب شدند که زاویه بین محور گل با گلبرگ‌ها کمتر از ۴۵ درجه بود و رنگ گلبرگ آن‌ها به رنگ زرد روشن تغییر پیدا نکرده و در واقع هنوز گرده‌افشانی در آن‌ها صورت نگرفته بود (۸). برای اخته کردن گل، نخست تمام حلقه پرچمی به کمک پنس گندزدایی شده با الکل، با احتیاط جدا شد تا آسیبی به کلاله وارد نشود و همچنین برای تشخیص گل‌های تلاقی داده شده از گل‌های خودگشن شده، مقدار کمی از نوک کاسبرگ و گلبرگ به وسیله قیچی حذف شد تا بعدها تشخیص میوه‌های دورگه آسان‌تر شود. سپس بساک گل‌های والد پدری به وسیله پنس شکافته شد و گرده آن‌ها به کمک پنس یا سوزن روی سطح کلاله گل‌های اخته شده والد مادری منتقل گردید. پس از انجام تلاقی دو طرفه، گل‌های گرده افشانی شده به وسیله پاکت‌های پرگامین پوشانده شدند تا از تلاقی ناخواسته آن‌ها با گرده گل‌های دیگر جلوگیری شود. گل‌های نارس نیز بسته به نیاز برای دورگه‌گیری‌های بعدی نگهداری یا حذف شدند. همچنین قبل و پس از انجام گرده‌افشانی، برای شروع دورگه‌گیری‌های بعدی، به منظور حذف گرده‌های باقی‌مانده، پنس و قیچی با الکل گندزدایی شدند.

برای تهیه نسل‌های BC1 و BC2 به‌ترتیب رقم تجاری و محلی به‌عنوان والد مادری انتخاب شدند و با F1 به‌عنوان والد پدری تلاقی داده شدند. پس از تهیه نسل‌های مختلف F1، F2، BC1 و BC2 در طول دو سال اجرای آزمایش، بذره‌های والدین (P1 و P2) به همراه چهار نسل تهیه شده (در مجموع ۶ نسل) در سال سوم اجرای آزمایش در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با شش تیمار و سه تکرار در مزرعه پژوهشی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان کشت شدند. فاصله کشت گیاهان جهت اندازه‌گیری ویژگی‌ها ۴۰ × ۶۰ سانتی‌متر تعیین شد. همچنین تعداد بوته‌های ارزیابی شده در هر تکرار شامل ۵ بوته برای والدین و نسل F1، ۱۵ بوته برای نسل F2 و ۱۰ بوته برای نسل‌های BC1 و BC2 بود. ویژگی‌های کمی گوجه‌فرنگی مانند تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین، ارتفاع بوته در زمان تشکیل جوانه گل به سانتی‌متر، تعداد روز از زمان کشت بذر تا مرحله تشکیل اولین گل‌آذین، طول و عرض برگ به میلی‌متر، طول گلبرگ و کاسبرگ به میلی‌متر، میانگین تعداد میوه تشکیل شده در هر خوشه و میانگین وزن هر میوه به گرم (در ۵ بوته تصادفی و ۱۰ میوه در هر بوته) و عملکرد بوته (گرم در بوته) بر اساس استاندارد اندازه‌گیری ویژگی‌های گوجه‌فرنگی (IPGRI)^۱ ارزیابی شد. پس از اندازه‌گیری ویژگی‌ها، میانگین مشاهده‌های هر کرت محاسبه و برای تجزیه واریانس استفاده شد.

تجزیه ژنتیکی داده‌ها

تجزیه واریانس و مقایسه میانگین (با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۱٪) داده‌های حاصل از همه ویژگی‌ها در نسل‌های P1، P2، F1، F2، BC1 و BC2 بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی با استفاده از نرم‌افزار SAS انجام شد. سپس همبستگی بین ویژگی‌های مورد بررسی با استفاده از نرم‌افزار SPSS برآورد شد.

پس از مشاهده تفاوت معنی‌دار در بین نسل‌ها برای همه ویژگی‌ها، به منظور تعیین پارامترهای ژنتیکی، تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از شش نسل برای همه ویژگی‌ها انجام شد. با توجه به این‌که تعداد مشاهده در هر نسل متفاوت بود، بنابراین برای برآورد پارامترهای مختلف ژنتیکی ویژگی‌های مختلف، از روش حداقل مربعات وزنی

استفاده شد (۱۵). برای واکاوی میانگین نسل‌ها از روش متر و جینکز (۱۵) براساس رابطه ۱ استفاده شد. در این روش میانگین هر ویژگی به صورت زیر نشان داده می‌شود:

$$Y = m + \alpha [d] + \beta [h] + \alpha^2 [i] + 2 \alpha \beta [j] + \beta^2 [l] \quad (\text{رابطه ۱})$$

در این رابطه Y: میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها، [d]: مجموع اثرهای افزایشی، [h]: مجموع اثرهای غالبیت، [i]: مجموع برهمکنش بین اثرهای افزایشی، [j]: مجموع برهمکنش بین اثرهای افزایشی و غالبیت، [l]: مجموع برهمکنش بین اثرهای غالبیت و α , β , α^2 , $2 \alpha \beta$ و β^2 ضریب‌های هر یک از پارامترهای مدل هستند. از مدل سه، چهار، پنج و شش پارامتری در تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد و هر یک از این مدل‌ها به کمک آزمون C^2 بررسی و بهترین مدل برای هر یک از ویژگی‌ها مشخص شد (۱۵). همچنین واریانس‌های افزایشی، غالبیت و محیطی (به ترتیب رابطه‌های ۲، ۳، ۴ و ۵)، مقدار F (رابطه ۶)، درجه غالبیت (رابطه ۷)، انحراف از غالبیت ژن‌ها (رابطه ۸)، وراثت‌پذیری عمومی با استفاده از روش محمود و کرامر (۱۴) و آلارد (۳) (به ترتیب رابطه ۹ و ۱۰) و خصوصی با استفاده از روش متر و جینکز (۱۵) و وارنر (۲۱) (به ترتیب رابطه ۱۱ و ۱۲) و تعداد ژن‌های کنترل کننده هر ویژگی (رابطه‌های ۱۳ الی ۱۶) به صورت زیر محاسبه شدند:

$$\text{رابطه ۲: } V_D = 4VF_2 - 2(VBC_1 + VBC_2) \quad (\text{رابطه ۱۰}) \quad h_b^2 = \frac{VF_2 - \sqrt[3]{VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1}}{VF_2}$$

$$\text{رابطه ۳: } V_H = 4(VBC_1 + VBC_2 - VF_2 - V_{E1}) \quad (\text{رابطه ۱۱}) \quad h_n^2 = \frac{V_D}{V_D + V_H + V_{E1}}$$

$$\text{رابطه ۴: } V_{E1} = (VP_1 + VP_2 + VF_1) / 3 \quad (\text{رابطه ۱۲}) \quad h_n^2 = \frac{2VF_2 - (VBC_1 + VBC_2)}{VF_2}$$

$$\text{رابطه ۵: } V_{E2} = \sqrt[3]{VP_1 \cdot VP_2 \cdot VF_1} \quad (\text{رابطه ۱۳}) \quad n = (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2 / 8[2VF_2 - (VBC_1 + VBC_2)]$$

$$\text{رابطه ۶: } F = VBC_1 - VBC_2 \quad (\text{رابطه ۱۴}) \quad n = (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2 / 8(VF_2 - VF_1)$$

$$\text{رابطه ۷: } \text{Degree of dominance} = \sqrt{\frac{V_H}{V_D}} \quad (\text{رابطه ۱۵}) \quad n = (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2 / 8(VF_2 - V_{E1})$$

$$\text{رابطه ۸: } \text{Deviation of dominance} = \frac{F}{\sqrt{V_H \cdot V_D}} \quad (\text{رابطه ۱۶}) \quad n = (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2 / 16(VBC_1 - VF_1)$$

$$\text{رابطه ۹: } h_b^2 = \frac{VF_2 - (VP_1 + VP_2 + VF_1) / 3}{VF_2}$$

در رابطه‌های بالا F، بخش ناشی از همبستگی d و h روی تمام مکان‌های ژنی است. چنانچه مقدار پارامتر ژنتیکی F صفر یا نزدیک به صفر باشد، نشان دهنده این است که ژن‌های غالب، بیشتر در والدی هستند که ارزش پدیدگانی بیشتری نسبت به والد دیگر دارد. به همین ترتیب مقدار منفی پارامتر ژنتیکی F بیانگر این است که ژن‌های غالب، بیشتر در والدی قرار دارند که مقدار کمتری از نظر ویژگی مورد مطالعه (نسبت به والد دیگر) دارا است. همچنین نسبت غالبیت یعنی $\sqrt{\frac{V_H}{V_D}}$ و $\frac{F}{\sqrt{V_H \cdot V_D}}$ به عنوان معیاری از انحراف‌های غالبیت در مکان‌های ژنی متفاوت برآورد شدند. چنانچه $\frac{F}{\sqrt{V_H \cdot V_D}}$ برابر با یک یا نزدیک به یک باشد، نشان دهنده این است که بزرگی و علامت غالبیت برای تمام ژن‌های مسئول ویژگی مطالعه شده یکسان است. در این حالت $\sqrt{\frac{V_H}{V_D}}$ می‌تواند برآورد خوبی از درجه غالبیت باشد، ولی اگر نسبت $\frac{F}{\sqrt{V_H \cdot V_D}}$ برابر با صفر و یا نزدیک به صفر باشد، بیانگر این است که

ژن‌های کنترل کننده ویژگی اندازه‌گیری شده از نظر علامت و بزرگی متفاوت می‌باشند، در این حالت $\sqrt{\frac{V_H}{V_D}}$ ، میانگین غالبیت را نشان می‌دهد (۲، ۱۵).

نتایج و بحث

مقایسه میانگین و همبستگی ویژگی‌ها

نتیجه‌های حاصل از مقایسه میانگین و انحراف معیار نسل‌های مختلف استفاده شده در این آزمایش به روش توکی در سطح احتمال ۵٪ در جدول ۱ ارائه شده است. نتیجه‌ها نشان داد که والدین استفاده شده در این پژوهش از نظر همه ویژگی‌های مورد بررسی، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر داشتند و این موضوع اهمیت انتخاب درست والدین را نشان می‌دهد. با توجه به خطای معیار نسل‌های مختلف، تنوع موجود در نسل‌های BC_1 ، BC_2 و F_2 بیشتر از والدین و F_1 بود و تفکیک متجاوز در نسل F_2 به سوی دو والد اتفاق افتاده است که در برنامه‌های به‌نژادی اهمیت دارد.

ضریب‌های همبستگی پدیدگانی بین ویژگی‌های بررسی شده در جدول ۲ ارائه شده است. این جدول نشان می‌دهد که تعداد میوه در هر خوشه با ویژگی‌های طول گلبرگ و وزن میوه همبستگی منفی و معنی‌دار نشان داد. همچنین بین ویژگی تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین با ویژگی‌های عرض برگ، طول کاسبرگ، وزن میوه و عملکرد بوته همبستگی منفی و معنی‌دار وجود داشت. طول برگ با ویژگی‌های عرض برگ، طول کاسبرگ و گلبرگ، وزن میوه و عملکرد همبستگی مثبت و معنی‌دار داشت. عرض برگ نیز با طول کاسبرگ، وزن میوه و عملکرد همبستگی مثبت نشان داد. بین طول گلبرگ با طول کاسبرگ، وزن میوه و عملکرد بوته همبستگی مثبت و با تعداد میوه همبستگی منفی و معنی‌دار وجود داشت. طول کاسبرگ نیز با وزن میوه و عملکرد بوته همبستگی مثبت داشت. عملکرد بوته با ویژگی‌های وزن میوه، طول و عرض برگ، طول گلبرگ و کاسبرگ همبستگی مثبت و با تعداد میوه در بوته همبستگی منفی نشان داد. حیدر و همکاران (۹) با بررسی ژنتیکی و همبستگی ویژگی‌های مختلف در گوجه‌فرنگی، نشان دادند که بین ویژگی عملکرد با وزن میوه همبستگی مثبتی وجود دارد، اما تعداد میوه با تعداد برگ همبستگی منفی داشت. همچنین آن‌ها در بررسی‌های خود به وجود همبستگی مثبت بین ویژگی ارتفاع بوته با تعداد برگ پی بردند. بنابراین عملکرد بوته و وزن میوه از ویژگی‌هایی هستند که زیر کنترل چندین ژن قرار می‌گیرند و به شدت زیر تاثیر محیط نیز قرار دارند، بنابراین گزینش مستقیم برای افزایش آن‌ها به طور معمول موفقیت آمیز نیست. به این ترتیب، به‌نژادگر باید به دنبال ویژگی‌هایی باشد که گزینش آن‌ها آسان‌تر و نتیجه حاصل قطعی باشد، یعنی ویژگی‌هایی که زیر تأثیر محیط قرار نمی‌گیرند و وراثت‌پذیری بالایی دارند. بنابراین با توجه به نتیجه‌های حاصل از برآورد ضریب‌های همبستگی می‌توان بیان کرد که برای عملکرد بوته می‌توان گزینش‌های غیرمستقیمی را برای افزایش وزن میوه، طول و عرض برگ، طول گلبرگ و کاسبرگ و تعداد میوه در بوته انجام داد. هر چند برای یک انتخاب درست بهتر است از شاخص رگرسیونی یا شاخص به‌نژادی مناسب استفاده کرد.

جدول ۱- مقایسه میانگین ویژگی‌های مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی رقم پیتوارلی و واریته محلی گوجه‌فرنگی.

Table 1. Generation mean $\pm$ SE of traits in generations derived from crossing of Peto Early cultivar and Guilan local variety of tomato.

نسل Generation		تعداد برگ	ارتفاع بوته	تعداد روز تا تشکیل جوانه گل	طول برگ	عرض برگ	طول گلبرگ	طول کاسبرگ	تعداد میوه در هر خوشه	میانگین وزن هر میوه	عملکرد بوته Yield per plant (g)
		Number of leaves	Plant height (cm)	Days to flower bud formation	Leaf length (mm)	Leaf breadth (mm)	Petal length (mm)	Sepal length (mm)	Number of fruits in truss	Average fruit weight s (g)	
P1	Peto cultivar	8.91ab $\pm$ 0.14 [†]	51.71 b $\pm$ 15.49	69.75 a $\pm$ 0.87	33.11 a $\pm$ 0.84	24.33a $\pm$ 1.30	16.59 a $\pm$ 0.64	11.73a $\pm$ 0.26	4.20ab $\pm$ 0.20	74.23a $\pm$ 2.08	1142.16a $\pm$ 77.38
P2	local variety	10.91a $\pm$ 0.62	83.91 a $\pm$ 14.63	66.33 ab $\pm$ 1.15	19.50 c $\pm$ 0.50	11.50b $\pm$ 0.50	13.35b $\pm$ 0.10	7.65c $\pm$ 0.26	5.28a $\pm$ 0.30	7.97e $\pm$ 1.53	229.33c $\pm$ 10.04
F1	P1 $\times$ P2	9.50 ab $\pm$ 0.66	74.42ab $\pm$ 16.52	61.58 b $\pm$ 1.15	26.67ab $\pm$ 1.04	19.00a $\pm$ 1.12	15.99a $\pm$ 0.46	11.00ab $\pm$ 0.83	4.33ab $\pm$ 0.57	33.77c $\pm$ 2.11	711.67b $\pm$ 183.14
F2	F1 selfed	9.12 ab $\pm$ 1.32	69.29ab $\pm$ 26.32	66.60 ab $\pm$ 3.37	31.68ab $\pm$ 2.16	22.25a $\pm$ 3.28	14.31ab $\pm$ 1.14	10.06ab $\pm$ 1.24	5.17ab $\pm$ 0.99	24.06cd $\pm$ 4.09	540.04bc $\pm$ 54.39
BC1	P1 $\times$ F1	8.22 b $\pm$ 1.18	70.44ab $\pm$ 22.28	66.30 ab $\pm$ 2.89	25.29bc $\pm$ 1.68	19.75a $\pm$ 2.66	15.09ab $\pm$ 0.95	10.43ab $\pm$ 1.11	3.60b $\pm$ 0.91	49.56b $\pm$ 3.41	791.18b $\pm$ 136.27
BC2	P2 $\times$ F1	9.50 ab $\pm$ 1.09	74.44ab $\pm$ 23.65	62.17 b $\pm$ 2.71	29.32ab $\pm$ 1.77	20.91a $\pm$ 2.55	15.37ab $\pm$ 0.92	9.43bc $\pm$ 1.02	4.22ab $\pm$ 0.69	18.61d $\pm$ 3.08	383.60c $\pm$ 80.44

[†] Generations with the same alphabet are not significantly different from each other according to Tukey test ($P < 0.05$).

[†] نسل‌هایی که دست‌کم دارای یک حرف مشترک برای هر ویژگی هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال ۵٪ با آزمون توکی ندارند.

جدول ۲- ضریب همبستگی پدیدگانی برای ویژگی‌های مختلف در گوجه‌فرنگی.

Table 2. Phenotype coefficient of correlation for different pairs of traits in tomato.

ویژگی‌ها Traits	تعداد برگ Number of leaves	ارتفاع بوته Plant height	تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	طول برگ Leaf length	عرض برگ Leaf breadth	طول گلبرگ Petal length	طول کاسبرگ Sepal length	تعداد میوه در هر خوشه Number of fruits in truss	میانگین وزن هر میوه Average fruits weight
ارتفاع بوته Plant height	0.488 [†]								
تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	-0.056	-0.258							
طول برگ Leaf length	-0.487 [†]	-0.462	0.175						
عرض برگ Leaf breadth	-0.516 [†]	-0.243	0.196	0.855 ^{††}					
طول گلبرگ Petal length	-0.472 [†]	-0.337	-0.017	0.514 [†]	0.475 [†]				
طول کاسبرگ Sepal length	-0.576 [†]	-0.247	0.144	0.675 ^{††}	0.752 ^{††}	0.723 ^{††}			
تعداد میوه در هر خوشه Number of fruit in truss	0.428	0.321	0.113	-0.199	-0.140	-0.646 ^{††}	-0.400		
میانگین وزن میوه Average fruit weight	-0.551 [†]	-0.488 [†]	0.436	0.509 [†]	0.588 [†]	0.639 ^{††}	-0.717 ^{††}	-0.504 [†]	
عملکرد بوته (گرم) Yield per plant	-0.514 [†]	-0.392	-0.389	0.508 [†]	0.663 ^{††}	0.565 [†]	0.735 ^{††}	-0.334	0.957 ^{††}

†, †† Correlation is significant at the 0.05 and 0.01 probability level, respectively

† و †† همبستگی به ترتیب در سطح احتمال ۵ و ۱٪ معنی‌دار است.

برآورد اثرهای ژنتیکی کنترل کننده ویژگی‌ها

نتیجه‌های تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که در همه ویژگی‌ها به جز ویژگی وزن میوه و عملکرد بوته، کای اسکوتر (C^2) مدل سه پارامتری مشتمل بر m ، d و h غیر معنی‌دار بود و این مدل بهترین برازش را در کنترل این ویژگی‌ها داشت که بیانگر کفایت مدل افزایشی- غالبیت و نبود اثرهای اپیستازی در کنترل این ویژگی‌ها بود (جدول ۳). از آن‌جا که بهترین مدل، مدلی است که با کمینه پارامترها بتواند بیشترین توجیه را در برآورد اثرهای کنترل کننده یک ویژگی داشته باشد، به طوری‌که با حذف اجزای غیرمعنی‌دار از مدل شش پارامتری و برازش بقیه اجزا به‌عنوان مدل، منجر به برازش مناسب‌تری شود، باید توجه کرد که در مدل‌هایی با پارامترهای کمتر (مدل‌های کاهش یافته) نسبت به مدل شش پارامتری، خطای معیار تمام اجزا کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بود و کای اسکوتر آن معنی‌دار نشد و این موضوع نشان می‌دهد که دقت مدل افزایش یافته است (۱۵). بنابراین در ویژگی‌های تعداد برگ زیر اولین گل آذین، ارتفاع بوته در زمان تشکیل اولین گل آذین، تعداد روز از زمان کشت بذر تا مرحله تشکیل اولین گل آذین، طول و عرض برگ، طول گلبرگ و کاسبرگ و تعداد میوه تشکیل شده در هر خوشه مدل سه پارامتری بهترین برازش را داشت. از طرفی تجزیه میانگین نسل‌ها برای ویژگی‌های وزن میوه و عملکرد بوته نشان داد که کای اسکوتر مدل سه پارامتری معنی‌دار بود که این موضوع بیانگر حضور اثرهای اپیستازی بود. سپس همه مدل‌های دارای اثرهای اپیستازی به میانگین‌های مشاهده شده برازش داده شدند و در نهایت مشخص شد که کای اسکوتر مدل چهار پارامتری مشتمل بر m ، d ، h و i در ویژگی وزن میوه و مدل شش پارامتری مشتمل بر m ، d ، h ، i ، j و l برای کنترل ویژگی عملکرد بوته غیرمعنی‌دار است. افزون بر این، همه برآوردهای حاصل از این مدل معنی‌دار بودند (جدول ۳). بنابراین این مدل بهترین برازش را نشان داد که بیانگر کفایت مدل چهار پارامتری بالا برای ویژگی وزن میوه و مدل شش پارامتری برای کنترل ویژگی عملکرد بوته بود. زدراکوویک و همکاران (۲۵) با بررسی ویژگی وزن میوه و عملکرد در تیره‌های مختلف در گوجه‌فرنگی بیان کردند که افزون بر مدل افزایشی- غالبیت ژن‌ها، نوعی از اثرهای اپیستازی نیز در کنترل این ویژگی‌ها نقش مؤثری دارد.

پس از برآورد مدل، سطح معنی‌داری هر یک از اجزای مدل‌ها در سطح احتمال ۱ و ۵٪ با استفاده از آزمون t مشخص شد (جدول ۳). همان‌طور که این جدول نشان می‌دهد، اثر افزایشی ژن‌ها در همه ویژگی‌ها معنی‌دار شد، در حالی‌که اثر غالبیت در ویژگی‌هایی نظیر تعداد برگ زیر اولین گل آذین، ارتفاع بوته، طول و عرض برگ و تعداد میوه در هر خوشه غیرمعنی‌دار شد که این موضوع می‌تواند به علت اثر غالبیت کوچک‌تر ژن‌ها در مقایسه با دیگر اثرهای ژنی و اهمیت اثرهای افزایشی ژن‌ها در کنترل این ویژگی‌ها باشد. همچنین این جدول نشان می‌دهد که اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ویژگی‌های تعداد برگ، ارتفاع بوته، طول و عرض برگ، طول گلبرگ و کاسبرگ، تعداد میوه، وزن میوه و عملکرد بوته تأثیر زیادی داشت، در حالی‌که ویژگی تعداد روز تا تشکیل جوانه گل بیشتر زیر کنترل اثرهای غالبیت ژن‌ها قرار داشت. فریمپونگ و کانتانکا (۷) در بررسی‌های خود نشان دادند که ویژگی‌های ارتفاع بوته، تعداد میوه در هر خوشه و وزن میوه زیر اثرهای افزایشی ژن‌ها قرار دارند. همچنین، زدراکوویک و همکاران (۲۴) با مطالعه اثرهای ژن‌ها روی ویژگی تعداد میوه در تیره‌های مختلف حاصل از تلاقی چندین رقم گوجه‌فرنگی نشان دادند که این ویژگی زیر اثرهای افزایشی ژن‌ها قرار دارد. روف و امرسون (۱۹) با بررسی اثرهای ژن‌ها بر ویژگی‌های مربوط به چرخه زندگی و ریخت‌شناسی به این نتیجه رسیدند که ویژگی‌های مربوط به چرخه زندگی مانند تعداد روز تا گلدهی زیر کنترل اثرهای غالبیت ژن‌ها قرار دارند، اما ویژگی‌های ریخت‌شناسی با اثرهای افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شوند. فوگل و کورنس (۵) نیز عنوان کردند که وزن میوه زیر کنترل اثر افزایشی ژن‌ها قرار دارد. آلپرت و همکاران (۴) با مکان‌یابی ژن‌های کنترل کننده وزن میوه در گوجه‌فرنگی نشان دادند که اثرهای افزایشی نقش عمده‌ای در کنترل این ویژگی برعهده دارند. امسی کريت و ريدر

(۱۶) با بررسی پارامترهای ژنتیکی مؤثر بر وزن میوه با استفاده از تلاقی‌های دای آلل در گوجه‌فرنگی گزارش کردند که این ویژگی زیر اثرهای افزایشی ژن‌ها قرار دارد. همچنین کمتر بودن اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت ژن‌ها در کنترل ویژگی تعداد روز تا تشکیل جوانه گل می‌تواند به دلیل پراکندگی ژن‌های کنترل کننده این ویژگی در دو والد و یا وجود تفاوت اندک بین دو والد از نظر این ویژگی باشد. بدین مفهوم که پارامتر افزایشی و یا پارامتر برهمکنش مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده ویژگی بین والدین می‌باشند. در حالی که اثرهای غالبیت، حاصل ضرب خالص جهت غالبیت در هر مکان ژنی می‌باشد. بنابراین در این ویژگی برآوردهای اثرهای افزایشی ژن‌ها باید کوچک باشد چون درجه بالایی از پراکندگی وجود دارد. همچنین در مورد ویژگی وزن میوه، افزون بر بیشتر بودن مقدار اثر افزایشی (۳۲/۹۸) نسبت به اثر غالبیت (۱۴/۳۰)، اپیستازی نوع افزایشی $\times$ افزایشی، ۲۱/۳۳ برآورد شد که نشان داد افزون بر اثرهای افزایشی مکان‌های ژنی کنترل کننده این ویژگی، برهمکنش بین اثرهای افزایشی هر یک از مکان‌ها با اثرهای افزایشی دیگر مکان‌ها نقش عمده‌ای را در کنترل توارث این ویژگی ایفا می‌کند. همچنین نتیجه‌ها نشان داد که اثرهای اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت ژن‌ها اهمیت بیشتری نسبت به دیگر اپیستازی‌ها در کنترل ویژگی عملکرد بوته داشت. به طور کلی اگر حضور اپیستازی نادیده گرفته شود، نه تنها دانش مفید درباره اپیستازی از دست می‌رود بلکه ارزیابی از روش اثرهای افزایشی و غالبیت اریب خواهد بود که در نهایت به انتخاب روش به‌نژادی اشتباه منجر می‌شود.

از طرفی در همه ویژگی‌های مطالعه شده اثرهای افزایشی مثبت بود. مثبت بودن اثر افزایشی در همه ویژگی‌ها بدین مفهوم است که اثر افزایشی در همه ویژگی‌ها به طرف والدی با میانگین بالاتر است، یعنی ژن‌ها در جهت افزایش این ویژگی‌ها عمل می‌کنند، بنابراین برای به‌نژادی ویژگی‌های مورد بررسی، می‌توان از روش گزینش استفاده و بوته‌های مطلوب را انتخاب نمود. درحالی‌که منفی بودن اثر غالبیت در ویژگی تعداد روز تا تشکیل جوانه گل بیانگر آن است که اثر غالبیت ژن‌ها در جهت کاهش ارزش پدیدگانی ویژگی مورد نظر است. از آنجایی که اثرهای افزایشی و غالبیت ژن‌ها هر یک به‌ترتیب از راه خودگشایی و تلاقی قابل تثبیت هستند، بنابراین می‌توان نتایج برتر حاصل از خودگشایی را انتخاب و سپس برای استفاده از اثرهای غالبیت ژن‌ها، بوته‌های مطلوب را تلاقی داد.

برآورد انحراف و درجه غالبیت ژن‌ها، واریانس‌های افزایشی، غالبیت و محیطی

مقدار پارامتر ژنتیکی F برای ویژگی‌های تعداد برگ و طول گلبرگ نزدیک به صفر بود و نشان می‌دهد که ژن‌های غالب بیشتر در والدی هستند که (نسبت به والد دیگر) مقدار بیشتری را از نظر ویژگی اندازه‌گیری شده دارد (جدول ۴). به همین ترتیب مقدار منفی پارامتر ژنتیکی F در ویژگی‌های ارتفاع بوته و طول برگ بیانگر این است که ژن‌های غالب بیشتر در والدی (واریته محلی گوجه‌فرنگی) قرار دارند که از نظر ویژگی مورد بررسی مقدار کمتری (نسبت به والد دیگر) دارا است.

جدول ۳- برآورد پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده ویژگی‌های مهم گوجه‌فرنگی (مقدارهای بالا) و سطح معنی‌داری هر یک از آنها (مقدارهای پایین) در گوجه‌فرنگی از راه تجزیه میانگین نسل‌ها.

Table 3. Evaluation of genetic parameters of important traits (upper values) and their probability level (bottom values) in tomato using generations mean analysis.

ویژگی‌ها Traits	m t (m)	[d] t (d)	[h] t (h)	[i] t (i)	[j] t (j)	[l] t (l)	C ²
تعداد برگ Number of leaves	9.54 ^{††} 47.700	0.95 ^{††} 4.524	-0.63 1.235	-	-	-	0.132
ارتفاع بوته Plant height (cm)	71.37 ^{††} 18.207	14.960 ^{††} 3.556	6.72 0.657	-	-	-	1.019
تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	64.80 ^{††} 129.600	1.79 ^{††} 3.510	-6.44 ^{††} 5.031	-	-	-	0.103
طول برگ Leaf length (mm)	26.79 ^{††} 83.719	6.46 ^{††} 20.839	1.07 1.000	-	-	-	3.070
عرض برگ Leaf breadth (mm)	18.72 ^{††} 38.204	6.29 ^{††} 13.104	1.61 1.000	-	-	-	2.713
طول گلبرگ Petal length (mm)	15.35 ^{††} 90.294	1.47 ^{††} 8.65	1.07 ^{††} 2.816	-	-	-	0.177
طول کاسبرگ Sepal length (mm)	10.24 ^{††} 56.889	2.02 ^{††} 10.631	1.12 ^{††} 2.732	-	-	-	0.071
تعداد میوه در هر خوشه Number of fruit in truss	4.44 ^{††} 29.600	0.53 ^{††} 3.53	-0.55 1.100	-	-	-	0.256
میانگین وزن هر میوه Average fruit weight (g)	27.01 ^{††} 44.279	32.98 ^{††} 55.898	14.30 ^{††} 9.226	21.33 ^{††} 11.656	-	-	0.824
عملکرد بوته Yield per plant (g)	612.95 ^{††} 46.052	379.41 ^{††} 26.458	123.95 ^{††} 3.582	33.70 0.918	-268.20 ^{††} 22.110	664.78 ^{††} 14.058	-

†† significant at 1% probability level

†† معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪

جدول ۴- برآورد واریانس‌های افزایشی، غالبیت و محیطی ویژگی‌های بررسی شده در نسل‌های حاصل از تلاقی رقم پیتوارلی با واریته محلی گوجه‌فرنگی گیلان.

Table 4. Estimating of additive, dominance and environmental variances of traits in generations derived from crossing of Peto Early cultivar and Guilan local variety of tomato.

ویژگی‌ها Traits	واریانس افزایشی V_D	واریانس غالبیت V_H	واریانس محیطی V_E			درجه غالبیت Degree of dominance	F	انحراف از غالبیت Deviation of dominance
			1 [†]	2	میانگین Mean			
تعداد برگ Number of leaf	1.82	2.24	0.28	0.15	0.21	1.11	0.21	0.00
ارتفاع بوته Plant height (cm)	695.80	482.80	242.29	241.11	241.70	0.83	-62.76	-31.07
تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	14.00	12.76	1.14	1.10	1.12	0.95	1.00	0.07
طول برگ Leaf length (mm)	6.82	2.40	0.68	0.57	0.62	0.59	-0.30	-0.07
عرض برگ Leaf breadth (mm)	15.88	7.04	1.07	0.81	0.94	0.66	0.56	0.05
طول گلبرگ Petal length (mm)	1.72	0.96	0.21	0.09	0.15	0.75	0.06	0.05
طول کاسبرگ Sepal length (mm)	1.62	1.80	0.28	0.15	0.21	1.05	1.19	0.69
تعداد میوه در هر خوشه Number of fruit in truss	1.30	0.72	0.15	0.10	0.12	0.74	0.35	0.36
میانگین وزن هر میوه Average fruit weight (g)	24.72	2.76	3.71	3.56	3.63	0.33	2.14	0.24
عملکرد بوته Yield per plant (g)	7225.56	2578.77	1852.75	1714.11	1783.43	0.60	812.75	405.12

[†] Methods 1 and 2 for environmental variance were calculated by method of 4 and 5 respectively.

[†] مقادیر حاصل از روش‌های ۱ و ۲ برای واریانس محیطی به ترتیب از رابطه‌های ۴ و ۵ برآورد شده‌اند.

قدر مطلق و مقدار پارامتر $\frac{F}{\sqrt{V_H \cdot V_D}}$ برای همه ویژگی‌ها به جز ویژگی ارتفاع بوته، کوچک‌تر از یک بود، بنابراین اثر ژن‌های مسئول این ویژگی‌ها از نظر علامت و بزرگی در مکان‌های مختلف متفاوت است. در این حالت برآورد میانگین غالبیت را نشان می‌دهد که در ویژگی‌های تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین و طول کاسبرگ بزرگتر از $\sqrt{\frac{V_H}{V_D}}$ یک بود که بیانگر وجود عمل فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل این ویژگی‌ها بود، در حالی که در ویژگی تعداد روز تا تشکیل جوانه گل نزدیک به یک و بیانگر غالبیت کامل بود. همچنین درجه غالبیت ژن‌ها در ویژگی‌های ارتفاع بوته، طول گلبرگ، تعداد میوه در هر خوشه، طول و عرض برگ، وزن میوه و عملکرد، کمتر از یک برآورد شد که بیانگر وجود عمل غالبیت نسبی ژن‌ها در کنترل این ویژگی‌ها بود (جدول ۴). پاورز (۱۸) در پژوهش خود به این نتیجه رسید که ارتفاع بوته و تعداد میوه زیر کنترل غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارند، به‌طوری‌که ژن‌هایی که تعداد کم میوه را کنترل می‌کنند بر ژن‌های افزایش دهنده تعداد میوه غالب هستند. فوگل و کورنس (۵) نیز غالبیت نسبی ژن‌ها را در کنترل وزن میوه گزارش کردند. همچنین آلپرت و همکاران (۴) درجه غالبیت را برای ویژگی وزن میوه کمتر از یک برآورد کردند که نشان دهنده وجود غالبیت نسبی ژن‌ها در کنترل این ویژگی بود.

مقدارهای برآوردی واریانس افزایشی، غالبیت و محیطی مربوط به ویژگی‌های مطالعه شده در جدول ۴ ارائه شده است. بیشترین مقدار واریانس افزایشی و غالبیت مربوط به ویژگی عملکرد بوته ($V_D=7225/56$)، کمترین مقدار واریانس افزایشی و غالبیت مربوط به ویژگی‌های تعداد میوه در هر خوشه ($V_H=2578/77$) و طول گلبرگ ($V_H=0/96$, $V_D=1/72$) بود. همچنین بیشترین مقدار واریانس محیطی نیز برای ویژگی‌های عملکرد بوته و ارتفاع بوته به ترتیب با مقدارهای $2578/77$ و $241/70$ مشاهده شد و کمترین واریانس محیطی نیز مربوط به ویژگی‌های تعداد میوه در هر خوشه و طول گلبرگ و کاسبرگ و تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین به ترتیب با مقدارهای $0/12$ ، $0/15$ ، $0/21$ و $0/21$ برآورد شد. در همه ویژگی‌های بررسی شده به جز ویژگی‌های تعداد برگ و طول کاسبرگ، مقدار واریانس افزایشی از واریانس غالبیت بیشتر بود که این موضوع بیانگر اهمیت واریانس افزایشی در کنترل این ویژگی‌ها و در نتیجه افزایش وراثت‌پذیری خصوصی آن‌ها بود. از آنجایی که تنها بخش افزایشی واریانس ژنتیکی است که می‌تواند به نسل بعد منتقل شود و از طرفی موفقیت انتخاب نژادگان‌ها در یک جمعیت به سهم واریانس افزایشی ژن‌ها بستگی دارد، بنابراین با توجه به نتیجه‌های حاصل از این آزمایش، گزینش انفرادی یا توده‌ای در شرایط خودگشنی، روش مناسبی برای به‌نژادی ویژگی‌های مورد بررسی خواهد بود.

برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی ویژگی‌ها

میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی ویژگی‌های مورد بررسی در جدول ۵ ارائه شده است. به‌کارگیری رابطه‌های مختلف، منجر به برآوردهای متفاوتی از وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی شد. با این حال مقدار میانگین وراثت‌پذیری عمومی در بیشتر ویژگی‌ها بالا بود، به‌طوری‌که بیشترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی مربوط به ویژگی‌های عرض برگ و تعداد روز تا تشکیل اولین گل‌آذین (به ترتیب $0/91$ و $0/89$ ٪) بود. همچنین بیشترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی مربوط به ویژگی‌های وزن میوه، طول و عرض برگ و تعداد میوه در هر خوشه، به ترتیب با $0/76$ ، $0/71$ ، $0/70$ و $0/63$ ٪ و کمترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی مربوط به ویژگی ارتفاع بوته با $0/48$ ٪ بود. کوماری و سابرامانیان (۱۲) در پژوهش خود، وراثت‌پذیری میانگین تا به نسبت بالایی را در مورد ویژگی‌های ارتفاع بوته و وزن میوه در رقم‌های مختلف گوجه‌فرنگی گزارش کردند. فریمپونگ و کانتانکا (۷) نیز با بررسی روش وراثت ویژگی‌های کمی در گوجه‌فرنگی، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی مربوط به ویژگی وزن میوه را به نسبت بالا و برای ویژگی‌های ارتفاع بوته، تعداد روز تا تشکیل جوانه گل و تعداد میوه در هر خوشه، در حد میانگین گزارش کردند که نشان دهنده اهمیت واریانس افزایشی ژن‌ها در کنترل این ویژگی‌ها است. حیدر و

همکاران (۹) برای بیشتر ویژگی‌ها از جمله تعداد میوه در خوشه، تعداد روز تا زمان گل‌دهی و وزن میوه، وراثت‌پذیری عمومی بالایی را گزارش کردند. به این ترتیب ویژگی‌هایی مانند وزن میوه، طول و عرض برگ و تعداد میوه در هر خوشه ضمن داشتن وراثت‌پذیری بالا، کمترین تأثیرپذیری را از شرایط محیطی و زراعی داشتند، بنابراین می‌توان به راحتی با گزینش رقم‌های مطلوب، به به‌نژادی جمعیت در نسل‌های بعد دست یافت. همچنین، ویژگی‌های عملکرد بوته و ارتفاع بوته با داشتن وراثت‌پذیری کمتر، بیشتر زیر تأثیر شرایط محیطی و زراعی قرار گرفتند و در گزینش رقم‌های جدید باید به آن توجه نمود.

جدول ۵- برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی ویژگی‌های بررسی شده در نسل‌های حاصل از تلاقی رقم پیتوارلی با واریته محلی گوجه‌فرنگی گیلان.

Table 5. Estimating of broad and narrow sense heritabilities of traits in generations derived from crossing of Peto Early cultivar and Guilan local variety of tomato.

ویژگی‌ها Traits	وراثت‌پذیری عمومی			وراثت‌پذیری خصوصی		
	Broad sense heritability (h_b^2)			Narrow sense heritability (h_n^2)		
	1 [†]	2	میانگین Mean	1	2	میانگین Mean
تعداد برگ Number of leaf	0.65	0.65	0.65	0.48	0.48	0.48
ارتفاع بوته Plant height (cm)	0.91	0.84	0.87	0.42	0.52	0.47
تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	0.90	0.89	0.89	0.50	0.62	0.56
طول برگ Leaf length (mm)	0.88	0.85	0.86	0.69	0.73	0.71
عرض برگ Leaf breadth (mm)	0.92	0.90	0.91	0.66	0.74	0.70
طول گلبرگ Petal length (mm)	0.84	0.93	0.88	0.59	0.66	0.62
طول کاسبرگ Sepal length (mm)	0.90	0.82	0.55	0.44	0.52	0.48
تعداد میوه در هر خوشه Number of fruit in truss	0.90	0.85	0.87	0.60	0.66	0.63
میانگین وزن هر میوه Average fruit weight (g)	0.79	0.78	0.78	0.79	0.73	0.76
عملکرد بوته Yield per plant (g)	0.81	0.75	0.78	0.62	0.45	0.54

[†] Methods of 1 and 2 for h_b^2 were estimated with formula 9 and 10 and for h_n^2 with formula 11 and 12, respectively.

[†] مقدارهای حاصل از روش‌های ۱ و ۲ برای وراثت‌پذیری عمومی به‌ترتیب از رابطه‌های ۹ و ۱۰ و برای وراثت‌پذیری خصوصی به‌ترتیب از رابطه‌های ۱۱ و ۱۲ برآورد شده‌اند.

برآورد تعداد ژن‌های کنترل کننده ویژگی‌ها

تعداد ژن‌های کنترل کننده هر ویژگی بر مبنای رابطه‌های مختلف و میانگین آن‌ها در جدول ۶ آمده است. بیشترین تعداد ژن‌های کنترل کننده در ویژگی‌های وزن میوه و عملکرد بوته به ترتیب با تعداد ۳۸/۸۹ و ۲۳/۲۱ ژن مشاهده شد، درحالی‌که تعداد ژن در دیگر ویژگی‌ها بین ۰/۱۹ تا ۲/۱۶ ژن برآورد شد. از آنجایی که تمامی رابطه‌های ارائه شده برای برآورد ژن‌ها، کمترین تعداد ژن‌های کنترل کننده ویژگی‌های بررسی شده را برآورد می‌کنند، بنابراین می‌توان گفت که دست‌کم ۱ ژن، کنترل کننده ویژگی‌های تعداد برگ زیر اولین گل‌آذین، ارتفاع بوته، تعداد روز تا تشکیل اولین گل‌آذین و تعداد میوه در هر خوشه است. همچنین تعداد ۲ ژن کنترل ویژگی طول گلبرگ، ۳ ژن ویژگی‌های عرض برگ و طول کاسبرگ، ۷ و ۲۹ و ۲۴ ژن به ترتیب کنترل ویژگی‌های طول برگ، وزن میوه و عملکرد بوته را به عهده دارند. خان و همکاران (۱۱) با بررسی ژنتیکی روی ویژگی‌های کمی گزارش کردند که ویژگی ارتفاع بوته و عادت رشد گیاه با یک ژن کنترل می‌شود.

جدول ۶- تعداد ژن‌های کنترل کننده ویژگی‌های بررسی شده در نسل‌های حاصل از تلاقی رقم پیتوارلی با واریته محلی گوجه‌فرنگی گیلان.

Table 6. Estimating of number of genes controlling traits in generations derived from crossing of Peto Early cultivar and Guilan local variety of tomato.

ویژگی‌ها Traits	1 [†]	2	3	4	میانگین Mean
تعداد برگ Number of leaf	0.39	0.31	0.29	0.29	0.32
ارتفاع بوته Plant height (cm)	0.55	0.35	0.34	0.22	0.36
تعداد روز تا تشکیل جوانه گل Days to flower bud formation	0.21	0.15	0.14	0.10	0.15
طول برگ Leaf length (mm)	6.79	6.41	5.77	6.58	6.39
عرض برگ Leaf breadth (mm)	2.59	2.16	2.12	1.76	2.16
طول گلبرگ Petal length (mm)	1.62	1.19	1.19	0.94	1.23
طول کاسبرگ Sepal length (mm)	2.57	2.45	1.65	1.93	2.15
تعداد میوه در هر خوشه Number of fruit in truss	0.22	0.22	0.18	0.15	0.19
میانگین وزن هر میوه Average fruit weight (g)	44.40	44.62	42.05	24.52	38.89
عملکرد بوته Yield per plant (g)	36.49	20.97	21.29	14.11	23.21

[†] Methods of 1 to 4 for estimating the number of gene were calculated by formula 13 to 16, respectively.

[†] مقادیر حاصل از روش‌های ۱ تا ۴ برای تعداد ژن به ترتیب با استفاده از رابطه‌های ۱۳ تا ۱۶ برآورد شده‌اند.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت مالی معاون آموزشی و تحصیلات تکمیلی دانشگاه گیلان اجرا شده است. بدین وسیله از مدیریت و همه همکاران و کارمندان محترم دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان و مجموعه آزمایشگاه‌ها و

گلخانه‌های پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه گیلان به خاطر کمک‌های بی‌دریغ آن‌ها در اجرای این پژوهش سپاسگزاری می‌شود.

References

منابع

۱. فرشادفر، ع. ۱۳۷۶. کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات. جلد اول. انتشارات طاق بستان. ۴۰۴ ص.
۲. مرادی عاشور، ب.، ا. ارزانی، ع. رضایی و ع.م. میرمحمدی میبدی. ۱۳۸۴. مطالعه پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در پنج تلاقی گندم. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۴: ۱۲۳-۱۳۵.
3. Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons. New York. 264 p.
4. Alpert, K.B., S. Grandillo and S.D. Tanksley. 1995. A major QTL controlling fruit weight is common to both red- and green- fruited tomato species. Theor. Appl. Genet. 91: 994-1000.
5. Fogle, H.W. and T.M. Currence. 1950. Inheritance of fruit weight and earliness in a tomato cross. J. Gen. 35: 363-380.
6. Foolad, M.R. and G.Y. Lin. 2001. Genetic analysis of cold tolerance during vegetative growth in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. Euphytica 122: 105-111.
7. Frimpong, A. and O. Sao-Kantanka. 2006. Inheritance of quantitative characters in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Pakistan J. Biol. Sci. 9: 2770-2774.
8. Prohens, J. and F. Nuez. 2008. Handbook of Plant Breeding. Vegetables II: Fabaceae, Liliaceae, Solanaceae and Umbelliferae. Springer. 364p.
9. Haydar, A., M.A. Mandal, M.B. Ahmed, M.M. Hannan, R. Karim, M.A. Razy, U.K. Roy and M. Salahin. 2007. Studies on genetic variability and interrelationship among the different traits in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Middel- East J. Sci. Res. 2: 139-142.
10. Kearsey, M.J. and H.S. Pooni. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman and London. 381 p.
11. Khan, M.R.T, S. Khantjm, M.A.Q. Shaikh and A.K. Kaull,. 1981. Genetic studies in tomatoes in some qualitative characters. Bangladesh J. Bot. 10: 157-163.
12. Kumari, A.N. and M. Subramanian. 1994. Genetic variability in tomato. J. Madras Agr. 81: 651-653.
13. Lande, R. 1981. The minimum number of gene contribution to quantitative variation between and within populations. Genetics, 99: 541-553.
14. Mahmud, I. and H.H. Karamer. 1951. Segregation for yeild, height and maturity following soybean cross. Agron. 43: 605-609.
15. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. Cornell University Press. Ithaca, 396 p.
16. McCreight, J.D. and E.J. Ryder. 2004. Genetic parameters of mean fruit weight and their components of tomato. Acta Hort. 637: 145-148.
17. Mehta, N. and B.S. Asati. 2008. Genetic relationship of growth and development traits with yield in to tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). J. Agr. Sci. 21: 92-96.
18. Powers, L. 1941. Inheritance of quantitative characters in crosses involving two species of *Lycopersicon*. J. Agr. Res. 63. 149-172.
19. Roff, D.A. and K. Emerson. 2006. Epistasis and dominance: evidence for differential effects in life-history versus morphological traits. J. Evol. 60: 1981-1990.
20. Sharma, J.R. 1998. Statistical and Biometrical Techniques in Plant Breeding., India.
21. Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. Agron. J. 44: 427-430.
22. Warnock, S.J. 1991. Natural habitats of *Lycopersicon* species. HortScience, 26: 466-471.

23. Wright, S. 1968. Evolution and the Genetics of Populations. Vol 1. The University of Chicago Press, Chicago, IL. 480p.
24. Zdravkovic, J., Z. Markovic, M. Zdrakovic, T. Sretenovic-Rajicic and M. Kraljevic-Balali. 1999. Gene effects on the number of fruits per flower branch in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Acta Hort. 487: 361-366.
25. Zdravkovic, J., Z. Markovic, M. Mijatovic, B. Zecevic and M. Zdravkovic. 2000. Epistatic gene effects on the yield of the parents of F1, F2, BC1 and BC2 progeny. J. Acta Physiol. Plant. 22: 261-265.

Evaluation of Gene Effects and Heritability of Quantitative Traits in Tomato through Generation Mean Analysis¹

J. Rahaei, Y. Hamidoghli* and B. Rabiei

In order to estimate heritability and magnitude of genes action in some quantitative traits in tomato, 'Peto Early' cultivar (P₁) and Guilan local variety (P₂) were crossed. Parents, F₁, F₂, BC₁ and BC₂ generations were planted in a randomized complete block design with three replications in research field, College of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran. The results of analysis of variance indicated that mean squares in generations were significant for all traits. Therefore generation mean analysis was used to estimate genetic parameters of all traits with six generations. Generations mean analysis showed that additive – dominance model was the best model in genetic to control of all studied traits except average weight of fruits and yield for which in addition to additive and dominance gene effects, while in addition to additive and dominant gene effects, the epistasis effects consist of additive × additive was involving in the weight of fruits, and the six-parameter model was effective in controlling the yield and the epistasis effects consist of the dominance × dominance of the genes were more important than other epistasis in controlling this trait. Furthermore, the results revealed that the additive effects of genes had the highest effects on inheritance of almost all traits such as number of leaf node before first inflorescence, plant height at date of flower bud formation, leaf length, leaf breadth, petal and sepal length, number of fruits in truss, average weight of fruits and yield, while days to formation of first flower was often controlled by dominance effects of genes. Average broad sense and narrow sense heritability were between 0.55-0.91 and 0.47-0.76 percentage, respectively. Number of genes involving in expression of the studied traits were estimated to be 1 to 39 genes.

Key Words: Broad sense heritability, Generation mean analysis, Genetic parameters, Number of gene, Narrow sense heritability.

¹Former M.Sc. Student, Associate professor, Horticultural Science Department, and Professor, Agronomy and Plant Breeding Department, College of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran.

*Corresponding author, Email: (hamidoghli@gmail.com)