Iranian Journal of Horticultural Science
Vol 49, No 4, Winter 2019 (981-992)
DOI: 10.22059/ijhs.2017.228001.1190

علوم باغبانی ایران
دورهٔ ۴۹، شمارهٔ ۴، زمستان ۱۳۹۷ (ص ۹۹۲-۹۸۱)

برآورد ترکیب‌پذیری و هتروزیس در برخی از لاین‌های کاهوی ایرانی از طریق تلاقی دای‌آلل

عاطفه طبسی[۱]، محمدرضا حسندخت[۲*] و محمدرضا فتاحی‌مقدم[۲]
۱ و ۲. دانشجوی دکتری تخصصی فیزیولوژی و اصلاح سبزی و استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۱/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۰/۹)

چکیده

به‌منظور برآورد وراثت‌پذیری، هتروزیس، ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در صفات تعداد برگ، میانگین تعداد روز تا نخستین گلدهی، میانگین وزن تر بوته، میانگین وزن تر ساقه و طول ساقه گل‌دهنده، هفت لاین کاهوی ایرانی (سیاه دزفول، گرگان، ورامین، جهرم، لاین‌های شماره ۱۸ ، ۲۱ و ۲۷ مازندران) در یک طرح دای‌آلل کامل تلاقی داده شدند. در مجموع ٤٩ ژنوتیپ شامل والدین و نتاج آنها برای ارزیابی صفات مورد نظر، در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. نتایج تجزیه واریانس صفات نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در میان ژنوتیپ‌ها بود. برای برآورد ترکیب‌پذیری، از روش نخست گریفینگ مدل (۱) استفاده شد. میزان ترکیب‌پذیری عمومی در همه صفات، از ترکیب‌پذیری خصوصی آنها بیشتر بود که نشان‌دهنده نقش بیشتر اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات بود. وراثت‌پذیری خصوصی برای صفات طول ساقه گل‌دهنده و وزن تر بوته به‌ترتیب ۰/۸۹و ۰/۷٤ بود. هتروزیس مطلوبی بر اساس میانگین والدین برای وزن تر بوته (۱۱/۹ درصد) و تعداد برگ در بوته (۱۲/٤۲ درصد) مشاهده شد. نتایج حاصل از این تحقیق می‌تواند به اجرای فعالیت‌های به‌نژادی مدون و کاراتر در کاهو کمک کند.

واژه‌های کلیدی: **ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی، عمل افزایشی ژن، گریفینگ، وراثت‌پذیری، هتروزیس.**

Estimation of combining ability and heterosis in some Iranian lettuce lines using diallel crosses analysis

Atefeh Tabasi[1], Mohammadreza Hassandokht[2*] and Mohammadreza Fattahimoghaddam[2]
1, 2. Ph. D. Candidate and Professor, College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
(Received: Feb. 18, 2017 - Accepted: Dec. 30, 2017)

ABSTRACT

In order to estimate heritability, heterosis, general and specific combinability for traits of leaves number per plant, number of days to first flowering, plant fresh weight, stem fresh weight and the length of the flowering stalk, seven local populations of Iranian lettuce ('Siahe Dezful', 'Gorgan', 'Varamin', Jahrom and '18', '21', '27 Mazandaran') were crossed using a complete diallel crosses design. (These lines were obtained during several generations of selfing in their province). Overall, 49 genotypes including Parents and all possible hybrids were evaluated in a randomized complete block design with three replications. The first method of Griffing's, Model I was used to estimate the combinability. Analysis of variance revealed high significant differences among F_1 hybrids and their parentes for all the studied traits. Therefore analysis of combinabilities showed that general combining ability (GCA) in all the studied traits were greater than specific combining ability (SCA), indicating the importance of additive genes action in controlling these characters than non- additive effects. High narrow sense heritability ($h_2$ns) for the traits including the length of the flowering stalk and plant fresh weight (0.89 and 0.74, respectively) indicated low effects of environment on the expression of those traits and increased role of additive gene effects. High heterosis effect over the better parent was found for plant fresh weight (11.9 percent) and leaves number per plant (12.42). Results of this research can help to implement more effective and efficient activities in lettuce.

Keywords: Additive gene action, general and specific combining ability, griffing, heritability, heterosis.

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

مقدمه

کاهو (*Lactuca sativa* L.) از تیره Asteraceae گیاهی خودگشن، یکساله و روزت مانند است. ایران از مراکز تنوع و نیز اهلی‌شدن انواع کاهو در جهان به شمار می‌آید (Rubatzki & Yamaguchi, 1998; Rakhshandero, 2002). تولید جهانی کاهو از سطحی حدود یک میلیون هکتار، بالغ بر ۲۲ میلیون تن بوده، دو سوم این میزان در آسیا تولید می‌گردد. تولید کاهو در ایران در سال ۲۰۱۴ میلادی از سطح کشتی بیش از ۱۶ هزار هکتار، حدود ۵۴۰ هزار تن بوده، از نظر میزان تولید جهانی، در رتبه پنجم قرار دارد (FAO, 2014). در حال حاضر، سطح کشت کاهو در کشور به بیش از بیست هزار هکتار رسیده و محصول تولیدی علاوه بر مصرف داخلی به کشورهای همسایه صادر می‌گردد. در حال حاضر، توده‌های زیادی از این گیاه در کشور وجود دارند و ایران منبع غنی از ژرم‌پلاسم کاهو می‌باشد که از نظر مواد ژنتیکی برای به‌نژادگران حائز اهمیت است. طبق بررسی‌های انجام شده، پراکندگی کاهوی بومی در ایران در نقاط مختلف کشور گزارش گردیده است و از عرض‌های جغرافیایی ۲۹ درجه و ۳۷ دقیقه تا ۳۷ درجه و ۲۸ دقیقه و طول‌های جغرافیایی ۴۹ درجه ۴۷ دقیقه تا ۵۸ درجه ۲۸ دقیقه و ارتفاع از سطح دریا از صفر تا ۱۷۸۰ متر توده‌های مختلف بومی شناسایی شده‌اند. طبق بررسی‌های انجام‌شده، پراکندگی کاهوی بومی ایران در نقاط مختلف کشور (مازندران، گرگان، دزفول، نیشابور، ورامین، جهرم، قم و ...) گزارش گردیده است (Chabok, 2009).

برای شناسایی ارقام مطلوب با عملکرد بالا، دستیابی به اطلاعات جامعی در مورد ساختار ژنتیکی والدین و همچنین پارامترهای ژنتیکی مختلف آنها، به‌ویژه نحوه کنترل ژنتیکی و میزان توارث عملکرد و صفات مرتبط با آن، ضروری می‌باشد. این امر از طریق استفاده از روش‌های مختلف ژنتیک کمی از جمله تلاقی دای‌آلل میسر می‌شود. توارث‌پذیری عمومی و خصوصی، ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) والدین و ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) هیبریدها، نوع عمل ژن شامل اثرات افزایشی و غیرافزایشی از جمله پارامترهای مهمی است که با این روش برآورد می‌شوند. به‌طورکلی، روش دای‌آلل کامل‌ترین اطلاعات ژنتیکی برای ارزیابی پتانسیل ژنتیکی لاین‌های اصلاحی را در اختیار قرار می‌دهد (Chapman & Burke, 2008). همچنین از این گونه تلاقی‌ها علاوه بر ایجاد تنوع، برای انتقال ژن‌های مقاوم از انواع وحشی به رقم‌های اهلی نیز استفاده شد (Chapman & Burke, 2008). از طرفی دیگر، انتخاب والدین مناسب برای استفاده در برنامه‌های دورگ‌گیری و دانستن نحوه توارث صفات نیز اهمیت دارد که چنین اطلاعاتی نیز از طریق تلاقی‌های دای‌آلل به‌دست می‌آید (Hallaur & Miranda, 1988).

روش‌های مختلف دای‌آلل و نحوه تحلیل آن در به‌نژادی گیاهان توسط گریفینگ تشریح شده است (Griffing, 1956). در روش گریفینگ، با استفاده از مدل آماری مناسب، اجزای واریانس ناشی از ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برآورد می‌شود و سپس این واریانس‌ها بر اساس فرض‌های خاصی به اجزای ژنتیکی نظیر واریانس افزایشی و غالبیت تقسیم می‌شوند (Moghadam & Amirioghan, 2010).

یکی از پارامترهای مفید در برآورد عملکرد، میزان هتروزیس و یافتن والدهایی است که بیشترین هتروزیس در نتاج آنها دیده می‌شود و بهره‌گیری از هتروزیس، مهمترین جنبه کاربردی علم ژنتیک بوده است (Gardner, 1968). در توده‌های کاهوی مازندران و اهواز، تلاقی‌های دای‌آلل صورت گرفت و هتروزیس مطلوبی برای طول و عرض برگ و عملکرد مشاهده شد (Imani & Amoli, 2009). در پژوهشی مشابه، هفت توده کاهو از نظر صفات کیفی، تاریخ گلدهی و درصد بولتینگ بوته‌ها مورد بررسی قرار گرفتند که برخی از نتاج نسبت به والدین، از نظر کاهش بولتینگ، برتری داشتند (Yorike *et al*., 2013). Silva *et al*. (1999) در آزمایشی به‌منظور بررسی ژنتیکی چند صفت کمی در چهار رقم کاهو (Vitoria, Brasil303, Baba, Elisa) به‌روش دای‌آلل، نشان دادند که بین ژنوتیپ‌ها از نظر تعداد برگ و تاریخ گلدهی تفاوت معنی‌داری وجود داشت؛ همچنین آنها گزارش کردند که برای صفت گلدهی در کاهو مدل افزایشی-غالبیت کفایت کرده و اثرات اپیستازی وجود نداشت.

Kim & Ryder (2003) در تحقیقی با استفاده از تلاقی دای‌آلل در کاهو اظهار داشتند که برای صفات وزن هد، تعداد برگ و عملکرد، بیشترین سهم واریانس ژنتیکی به واریانس افزایشی اختصاص داشت؛ که بیانگر بالا بودن میزان وراثت‌پذیری در این صفات بود. درحالی‌که برای صفت تعداد روز تا گلدهی، سهم اثر غالبیت بیشتر بود. Ryder & Milligan (2005) در بررسی برخی صفات زراعی کاهو، تحت شرایط دمای بالا، پی بردند که عملکرد و اجزای آن تحت کنترل اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها قرار دارند؛ ایشان همچنین نشان دادند صفت تعداد برگ و تعداد روز تا گلدهی توسط اثرات افزایشی ژن‌ها کنترل شده و از وراثت‌پذیری بالایی برخوردار بودند و استفاده از صفت تعداد برگ به‌عنوان معیاری در جهت بهبود ژنتیکی عملکرد می‌تواند مؤثر باشد.

در ارزیابی صفات کمی بین دو رقم کاهو WT 0053 و Salina 88، هتروزیس مثبت و معنی‌داری برای عملکرد مشاهده شد (Kristkova *et al*., 2008). همچنین از تلاقی دای‌آلل به‌منظور بررسی توده‌های گلخانه‌ای و مزرعه‌ای کاهوی اسپانیایی استفاده شد و صفات کمی و کیفی آنها مورد مطالعه قرار گرفت و ارقام مناسبی برای کشت مزرعه‌ای و گلخانه‌ای پیشنهاد داده شد (Wilhelm *et al*., 1998). با توجه به اهمیت محصول کاهو در کشور و اجرای پروژه‌های تحقیقاتی در زمینه اصلاح آن، هدف از انجام این تحقیق، اطلاع از نحوه توارث صفات زراعی و مهم برخی از کاهوهای بومی ایران، به‌منظور تعیین نوع روش اصلاحی و امکان ارزیابی و انتخاب افراد برتر در داخل جمعیت‌ها، برای به‌نژادگران کاهو بود.

مواد و روش‌ها

هفت لاین کاهوی ایرانی شامل سیاه دزفول، گرگان، ورامین، جهرم، لاین‌های شماره ۱۸، ۲۱ و ۲۷ مازندران، در ایستگاه تحقیقاتی گروه علوم باغبانی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران در سال زراعی ۱۳۹۴ در کلیه ترکیبات ممکن تلاقی داده شدند. برای آنکه فرصت کافی برای تلاقی‌ها فراهم آید و از هم‌زمانی گلدهی و تراکم کار جلوگیری شود کشت در سه تاریخ ۵، ۱۰ و ۱۵ شهریور انجام شد. برای انجام تلاقی گل‌ها از روش Ryder & Johnson (2003) استفاده شد. در این روش بلافاصله بعد از بازشدن گل، شستشو با آب ولرم و به‌وسیله سرنگ با سر سوزن از فاصله یک سانتی‌متری صورت گرفت و در نهایت قطرات آب حذف و گل‌آذین به کمک پمپ هوا خشک شد. دانه‌های گرده با چرخاندن گل روی گل‌های اخته‌شده، به کلاله انتقال داده شدند و گل‌های گرده‌افشانی‌شده توسط پنبه ایزوله شدند. بذرها پس از رسیدن، برای کشت نگهداری شدند. بذرهای به‌دست‌آمده در اسفند ۱۳۹۴ در گلخانه در سینی‌های کاشت، کشت گردیدند، بستر مورد استفاده، کوکوپیت، پرلیت و ماسه به نسبت مساوی بودند. نشاها در مرحله ۴ الی ۵ برگی به مزرعه منتقل شدند.

در فروردین سال ۱۳۹۵ تعداد ۷ ژنوتیپ والدی همراه با ۴۲ دورگ در یک طرح آزمایشی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار بررسی شدند و در هر تکرار ۱۰ بوته برای هر ژنوتیپ در نظر گرفته شد. عملیات آماده‌سازی زمین در فصل بهار انجام شد. نشا هر ژنوتیپ روی یک پشته سه‌متری با فواصل ردیف ۶۰ سانتی‌متر و فاصله بوته ۵۰ سانتی‌متر کشت گردید. سیستم آبیاری از نوع نواری و با دور آبیاری ۵ روز به‌مدت شش ساعت انجام شد. در طی دوره رشد، مراقبت‌های زراعی، آبیاری، مبارزه با علف‌های هرز و آفات انجام شد. صفات میانگین وزن تر بوته، میانگین وزن تر ساقه، طول ساقه گل‌دهنده، تعداد برگ و میانگین تعداد روز تا نخستین گلدهی بر روی پنج بوته در هر تکرار اندازه‌گیری شدند و میانگین آنها برای تجزیه آماری استفاده شد.

تجزیه آماری

داده‌های حاصل با استفاده از نرم‌افزارهای آماری SPSS (ver.17) و SAS (1996) تجزیه شدند. نخست با استفاده از نرم‌افزار SPSS، داده‌ها برای نرمال‌بودن توزیع اشتباه‌های آزمایشی و همگنی واریانس‌های درون‌تیماری ارزیابی شدند، سپس تجزیه واریانس ژنوتیپ‌ها به‌صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام گردید و پس از معنی‌دار شدن تفاوت بین ژنوتیپ‌ها برای تجزیه دای‌آلل از روش اول گریفینگ

مدل (۱) استفاده شد (Griffing, 1956). تجزیه واریانس برای ترکیب‌پذیری و اثرات مادری بر اساس روش اول مدل گریفینگ با استفاده از برنامه DIALLEL-SAS05 انجام گردید (Zhang *et al*., 2005). برآوردهای واریانس ترکیب‌پذیری عمومی (σ^2g)، واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی (σ^2s)، و واریانس اثرهای معکوس (σ^2r)، جهت تخمین واریانس افزایشی (σ^2A)، واریانس غالبیت (σ^2D)، وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) و وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) انجام گرفت (Zhang *et al*., 2005). وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) و خصوصی (h_n^2) با استفاده از روابط زیر محاسبه شدند (Teklewold *et al*., 2005).

$$h_b^2 = \frac{2\sigma^2gca+\sigma^2sca}{2\sigma^2gca+\sigma^2sca+\sigma^2e}$$

$$h_n^2 = \frac{2\sigma^2sca}{2\sigma^2gca+\sigma^2sca+\sigma^2e}$$

جهت مقایسه اهمیت نسبی واریانس ترکیب‌پذیری عمومی (h_g^2) و واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی (h_n^2) در کنترل ژنتیکی صفات نسبت (GCA:SCA) از رابطه $\frac{2\sigma^2g}{(2\sigma^2g+\sigma^2s)}$ محاسبه شد (Backer, 1978).

این رابطه نشان می‌دهد که چه میزان از واریانس مشاهده‌شده با اثرات افزایشی و نیز با اثرات غالبیت ژنها کنترل می‌شود. مقادیر نزدیک به عدد یک، نشان‌دهنده اثرات افزایشی ژن‌هاست (Backer, 1978). هتروزیس (برتری دورگ نسبت به میانگین والدین) و هتروبلتیوزیس (برتری دورگ نسبت به والد برتر) از طریق فرمول‌های ۳ و ۴ محاسبه شدند (Fonsecu & Paterson, 1968):

$$\text{Heterosis} = (F1- MP)/ MP) \times 100 \quad (۳)$$

$$\text{Heterobeltiosis} = (F1- BP)/ BP) \times 100 \quad (۴)$$

حداقل تفاوت معنی‌دار برای آزمون معنی‌دار بودن هتروزیس از طریق فرمول ۵ و برای هتروبلتیوزیس از طریق فرمول ۶ به‌دست‌آمد (Roy, 2000).

$$CD = (3Me/2r)^{0.5} \times t \quad (۵)$$

$$CD = (2Me/r)^{0.5} \times t \quad (۶)$$

نتایج و بحث

صفت میانگین وزن تر بوته

والد جهرم با میانگین ۱۱۹۵ و والد سیاه دزفول با میانگین ۶۵۸/۶۷ گرم به‌ترتیب بیشترین و کمترین وزن تر بوته را در بین والدها داشتند. درحالی‌که در بین تلاقی‌ها، دورگ جهرم×ورامین (۱۱۳۴/۲۲ گرم) بیشترین و دورگ گرگان×۲۱ مازندران (۴۴۵/۵۶) کمترین میانگین وزن تر بوته را داشتند (جدول ۱) در نتیجه، با توجه به نتایج جدول قابلیت ترکیب پذیری عمومی (جدول ۳) می‌توان اظهار داشت، والدهایی که قدرت ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌داری داشتند بیشترین میانگین وزن تر بوته را در دورگ‌ها ایجاد کردند، درحالی‌که کمترین میانگین وزن تر بوته در دورگ‌ها، متعلق به والدهایی بودند که بیشترین قدرت ترکیب‌پذیری عمومی منفی را داشتند.

تجزیه ترکیب‌پذیری بیانگر وجود اثرات معنی‌دار ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفت میانگین وزن تر بوته بود که نشان‌دهنده اهمیت اثرات غالبیت و اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت بود. از طرف دیگر، نسبت GCA: SCA برابر با ۰/۷۴ به‌دست آمد که نشانگر اهمیت بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی صفت وزن تر بوته بود (جدول ۲). با توجه به مقدار زیاد این نسبت، می‌توان والدها را بر اساس مقدار بیشتر ترکیب‌پذیری عمومی گزینش کرد. بنابراین می‌توان برای بهبود این صفت، عمل گزینش را بر اساس آلل‌هایی که اثر افزایشی دارند انجام داد. در این زمینه نتایج مشابهی در توده‌های کاهو گزارش شده است (Jinguo *et al*., 2005). در گزارش‌های دیگر، بر نقش بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در مقایسه با اثرات غالبیت در کنترل این صفت تاکید شده است (Uwimana *et al*., 2004; Reinink, 1991).

بیشترین مقدار ترکیب‌پذیری عمومی در میان والدها در جهرم (۱۵/۸۹) و به‌دنبال آن در ورامین (۱۴/۷۱) مشاهده شد که به‌میزان قابل ملاحظه‌ای بیشتر از دیگر والدها بود. بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی منفی نیز در لاین شماره ۱۸ مازندران (۱۷/۲۳-) مشاهده شد (جدول ۳). بنابراین می‌توان گفت که لاین‌های جهرم و ورامین به‌دلیل دارا بودن مقادیر مثبت و معنی‌دار GCA، پتانسیل استفاده در برنامه‌های به‌نژادی برای افزایش صفت وزن تر بوته را دارند. در مقابل لاین ۱۸ مازندران با اختصاص‌دادن

بیشترین مقدار منفی و معنی‌دار GCA، قابلیت خود را در کاهش وزن تر بوته نشان داد (جدول ۳). دورگ جهرم×۲۱ مازندران، بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی را نشان داد (۲۰۴/۰۴) (جدول ۴).

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی وزن تر بوته به‌ترتیب ۰/۹۴ و ۰/۷۴ بود که نشان‌دهنده تأثیر کم محیط بر این صفت است، مقدار بالای وراثت‌پذیری و سهم بالای اثرات افزایشی ژن‌ها بیانگر این است که گزینش برای میانگین وزن تر بوته در نسل‌های اولیه می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد (جدول ۲).

جدول ۱. میانگین صفات مختلف برای هفت والد و ۴۲ تلاقی بین آنها در برخی کاهوی‌های بومی ایران

Table 1. The average of the different traits for seven parents and 42 crosses among them in some Iranian lettuce accessions

Accessions and crosses	Plant fresh weight (g)	Leaf number (N)	Stem fresh weight (g)	Number of days to first flowering	Length of flowering stalk (cm)
Black Dezful (1).	658.67*	65.66	57.55*	97.33**	35.61*
Gorgan, (2).	789.00	67.33	60.19	76.32	47.55
Varamin.(3)	1020.33	71.33	71.72	75.00	75.51
18 Mazandran (4).	695.67	50.66*	66.33	76.99	77.99**
21Mazandaran.(5)	665.00	56.00	90.34	81.00	71.34
27 Mazandaran.(6)	761.33	59.00	97.28**	72.00*	65.44
Jahrom (7)	1195**	75.66**	88.91	82.33	71.25
1 × 2	758.67	66.65	59.37	80.67	40.48
1 × 3	986.67	68.79	68.52	88.67	39.38
1 × 4	686.00	62.67	62.81	81.33	56.53
1 × 5	697.85	58.93	71.18	82.00	54.21
1 × 6	740.27	60.14	87.62	81.67	48.57
1 × 7	961.67	68.67	69.00	93.67**	56.83
2 × 1	726.67	66.51	59.33*	86.67	40.51
2 ×3	967.00	69.84	68.57	75.00	52.44
2 × 4	445.56*	58.66	64.29	76.67	62.94
2 × 5	722.00	62.10	70.29	77.33	51.13
2 × 6	773.33	68.55	78.33	77.33	51.02
2 ×7	774.67	61.15	84.69	78.00	54.46
3 × 1	1113.33	68.72	64.56	78.33	43.24
3 × 2	956.67	68.72	62.45	86.33	45.56
3 × 4	866.67	68.53	68.56	75.00	61.16
3 ×5	922.33	64.72	77.69	75.00	60.12
3 × 6	984.00	68.23	78.40	73.33	60.23
3 × 7	1078.00	73.56	78.46	78.00	61.23
4 ×1	672.67	56.67	62.34	81.00	53.98
4 × 2	983.67	70.12	62.15	75.67	51.12
4× 3	896.33	60.67	68.56	75.33	60.34
4 × 5	683.12	54.00	80.33	77.67	38.71*
4 × 6	723.33	58.00	78.33	73.67	71.34
4 × 7	995.00	68.33	76.43	79.00	73.25**
5 × 1	660.18	61.32	71.34	85.67	48.53
5 × 2	774.33	66.21	64.37	76.67	48.21
5 × 3	1017.92	70.94	88.39	80.33	69.54
5 ×4	668.34	51.66*	68.29	77.67	72.34
5 × 6	712.00	57.00	96.78	75.67	68.44
5 × 7	1113.00	74.82**	89.72	81.33	71.28
6 × 1	698.33	62.17	67.36	80.67	51.44
6 × 2	773.00	61.28	76.35	73.00	50.44
6 × 3	1005.21	63.33	80.26	72.67*	59.44
6 × 4	725.32	54.66	78.33	73.00	65.11
6 × 5	721.34	57.00	92.26**	75.67	68.34
6 × 7	995.33	70.64	90.83	78.00	68.25
7 × 1	1028.00	73.68	81.64	88.33	68.25
7 × 2	964.00	71.66	71.97	81.00	56.21
7 × 3	1134.22**	73.66	83.32	78.33	68.25
7 × 4	823.67	58.63	81.34	78.67	72.26
7 × 5	983.00	68.00	89.40	81.33	71.18
7 × 6	843.00	65.65	79.64	77.33	68.25
LSD(P<0.05)	3.656	5.345	1.310	1.089	1.953

*، **: کمترین و بیشترین مقدار هر صفت برای والدین و تلاقی‌ها (۱- سیاه دزفول، ۲- گرگان، ۳- ورامین، ۴- لاین ۱۸ مازندران، ۵- لاین ۲۱ مازندران، ۶- لاین ۲۷ مازندران، ۷- جهرم).

*, **: The lowest and highest amount for each trait in parents and crosses, respectively (1- Black Dezful, 2- Gorgan, 3- Varamin, 4- 18 Mazandaran, 5- 21 Mazandaran, 6- 27 Mazandarav, 7- Jahrom).

جدول ۲. تجزیه ترکیب‌پذیری، نسبت GCA: SCA و مقادیر وراثت‌پذیری صفات بر اساس روش اول گریفینگ در هفت لاین کاهوی ایرانی

Table 2. Combinability analysis, the raito of GCA: SCA and heritability values based on the first Griffing method in seven lines of Iranian lettuce

Source of variance	df	Plant fresh weight	Leaf number (No)	Stem fresh weight	Number of days to first flowering	Length of flowering stalk
Replications	3	4.07	25.99	0.045	0.84*	0.34
Genotype	48	71651.9**	154.21**	564.21**	86.71**	344.71**
GCA	6	331211.80**	483.65**	1636.33**	285.82**	1803.06**
SCA	21	27021.28**	54.39**	287.79**	28.89**	52.62**
RCA	21	15076.52**	70.16**	391.05**	33.33**	40.84**
Error	96	5.54	26.29	0.065	0.23	0.74
$\sigma^2 g$		21772.77	30.70	96.80	18.4	125.11
$\sigma^2 s$		15128.81	15.736	161.12	16.04	29.05
$\sigma^2 r$		7535.49	21.93	195.49	16.55	20.05
GCA:SCA		0.74	0.79	0.54	0.69	0.89
$h^2 b$		0.94	0.74	0.96	0.98	0.94
h^2n		0.74	0.59	-	0.69	0.89

*، **: تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

GCA: قابلیت‌ترکیب‌پذیری عمومی، SCA: قابلیت‌ترکیب‌پذیری خصوصی، RCA: قابلیت ترکیب‌پذیری متقابل.

*, **: Significant at 5 and 1% of probability levels, respectively.

GCA: general combining ability; SCA: specific combining ability; RCA: reciprocal combining ability.

جدول ۳. ارزیابی ترکیب‌پذیری عمومی والدین برای صفات اندازه‌گیری شده در برخی کاهوهای بومی ایران

Table 3. Estimation of general combinability effects of parents for measured characteristics in some Iranian lettuce

Accessions and crosses	Plant fresh weight (g)	Leaf number	Stem fresh weight (g)	Number of days to first flowering	Length of flowering stalk (cm)
Dezful (P_1)	5.33*	0.044ns	1.00**	0.94**	-1.56**
Gorgan (P_2)	-10.48**	0.24*	-0.94**	-0.18**	-1.29**
Varamin (P_3)	14.71**	0.61**	-0.05ns	-0.25**	-0.30ns
18 Mazandaran (P_4)	-17.23**	0.80**	-1.12**	-0.34**	1.03**
21 Mazandaran (P_5)	5.54*	-0.28*	1.1**	0.075ns	0.72*
27 Mazandaran (P_6)	-13.34**	-0.38**	1.47**	-0.49**	0.36ns
Jahrom (p_7)	15.89**	0.78**	0.60*	0.27**	1.08**
LSD (P<0.05)	3.656	5.345	1.310	1.089	1.953

ns، *، **: عدم معنی‌دار، معنی‌دار در سطح ۵ درصد و ۱درصد

ns, *, **: Non-significant and significant at 5 and 1% of probability levels, resprctively.

این نتایج با برآورد وراثت‌پذیری در پژوهشی که بر روی چند توده کاهو در اهواز (Imani & Amoli, 2009) و نتایج Wilhelm *et al.* (1988) در پژوهشی که بر روی برخی رقم‌های کاهو در اسپانیا ($h_n^2 = 0.79$) انجام شده بود مطابقت داشت. همان‌طورکه ملاحظه می‌شود در این مطالعه هتروزیس مثبت و منفی بر اساس متوسط والدین و والد برتر برای صفت وزن تر بوته وجود داشت. در بین هیبریدها مقادیر هتروزیس نسبت به میانگین والدین (۲۱/۹۱- تا ۳۷/۶۲) و والد برتر (۳۵/۱۷- تا ۳۰/۶۹) از تنوع بسیار بالایی برخوردار بود (جدول ۵). منفی‌بودن هتروزیس بیانگر این است که دورگ‌ها به طرف والد واجد مقدار کمتر صفت گرایش دارند. از میان دورگ‌ها، دورگ سیاه دزفول×۲۱ مازندران (۳۰/۶۹)، دورگ شماره ۱۸ مازندران×گرگان (۲۴/۶۷) و دو رگ ورامین×سیاه دزفول (۹/۱۲) هتروزیس مطلوب بر اساس والد برتر را نشان دادند. دامنه تغییرات هتروزیس بر اساس والد برتر از ۳۵/۱۷- تا ۳۰/۶۹ درصد در نوسان بود (جدول ۵).

صفت تعداد برگ در بوته

میانگین تعداد برگ در هر بوته برای والدها در دامنه ۵۰/۶۶ در لاین شماره ۱۸ مازندران تا ۷۵/۶۶ در جهرم نوسان داشت و در میان تلاقی‌ها دورگ شماره ۲۱ مازندران× ۱۸ مازندران با ۵۱/۶۶ و دورگ شماره ۲۱ مازندران× جهرم با ۷۴/۸۲ به‌ترتیب کمترین و بیشترین برگ در بوته را داشتند (جدول ۱). تجزیه ترکیب‌پذیری نشان‌دهنده وجود اثرات معنی‌دار ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت بود (جدول ۲). بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی برای افزایش تعداد برگ در میان والدها متعلق به لاین شماره ۱۸ مازندران بود که به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای از

دیگر والدها بیشتر بود (۰/۸۰) و پس از آن جهرم (۰/۷۸) قرار داشت (جدول ۳).

بیشترین قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی برای تلاقی جهرم× لاین شماره ۲۱ مازندران (۸/۳۴) و به‌دنبال آن برای تلاقی شماره ۱۸ مازندارن× گرگان (۶/۵۲) و شماره ۱۸ مازندران× ورامین (۵/۰۱) ثبت شد (جدول ۴). نسبت GCA: SCA برای این صفت ۰/۷۹ به‌دست آمد. بنابراین بیشترین واریانس مشاهده‌شده با اثرات افزایشی کنترل می‌شود (جدول ۲). به این ترتیب اثرات افزایشی نقش مهمی در کنترل صفت تعداد برگ نشان دادند. در پژوهشی اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل تعداد برگ کاهو معنی‌دار گزارش شد و سهم زیادی از واریانس مشاهده‌شده را به خود اختصاص داد (Day & Lawerence, 2000; Bharatha *et al*., 2002) در گزارش دیگری این نسبت برابر با ۰/۹۶ بود. بنابراین اثرات افزایشی نقش مهمی در کنترل صفت داشت (Oliver, 1910). در این گزارش پیشنهاد شد که با توجه به همبستگی معنی‌دار و مثبت تعداد برگ در بوته با میانگین وزن تر بوته، می‌توان با گزینش برای صفت تعداد برگ بیشتر، به افزایش وزن تر بوته دست یافت. با توجه به تمام موارد مطرح‌شده به‌نظر می‌رسد که اگر هدف به‌نژادگر، دستیابی به وزن تر بوته بیشتر باشد گزینش برای صفت تعداد برگ بیشتر، به افزایش وزن بوته منجر خواهد شد.

جدول ۴. تخمین ترکیب‌پذیری خصوصی صفات ارزیابی شده تلاقی‌های مستقیم و معکوس در هفت لاین کاهوی ایرانی

Table 4. Estimation of specific combinabilities of evaluated characters in direct and reciprocal crosses in seven lines of Iranian lettuce accessions

Accessions and crosses	Plant fresh weight (g)	Leaf number	Stem fresh weight (g)	Number of days to first flowering	Length of flowering stalk (cm)
S12	-204.94**	0.66	-7.10*	-1.80	-7.46*
S13	-50.34	2.33	-3.11	6.50	-13.37**
S14	-219.60**	1.44	-6.06	-0.36	-0.60
S15	132.72	-3.40	-3.58	-1.22	-1.46
S16	-190.34	-3.32	11.15**	0.79	-6.07
S17	-81.43	1.20	-1.86	9.96	0.53
S23	72.25	3.22	-3.87	-2.71	-2.34
S24	-41.33	-2.74	-5.39*	-0.57	3.78
S25	-177.23**	-0.39	-5.28	-1.43	-6.57**
S26	-15.02	4.93*	1.05	-30.10	-5.65*
S27	-126.16	-6.49**	13.02**	-1.52	-3.87
S34	0.32	5.01*	-2.24	-2.07	-0.07
S35	-103.48	0.11	1.00	-3.60	0.35
S36	92.63	2.49	0.00	-2.93	1.49
S37	74.15	3.80	5.66	-1.36	0.83
S45	-250.45**	-5.94**	8.39**	-0.76	6.60**
S46	-75.79	-3.07	4.68	-2.43	7.59**
S47	83.40	3.24	-51.61**	-0.19	7.84**
S56	-84.48	-5.47*	13.44**	-1.83	5.37*
S57	204.04**	8.34**	11.99**	0.73	6.55*
S67	81.53	4.86**	12.20**	-0.95	5.03
R12	-63.16	1.57	-8.30*	5.17	-9.61**
R13	-220.48**	1.66	-4.26	-3.00	-8.95**
R14	-127.94	-5.72*	-1.72	-0.17	-3.22
R15	-137.78**	-2.47	-2.41	3.10	-7.99**
R16	-104.47	-0.91	-7.28**	-0.26	-3.56
R17	133.03*	6.40**	7.47**	5.09**	9.88**
R23	32.30	0.45	-5.96**	8.47**	-6.49**
R24	151.54**	6.52**	-1.50	-2.02	-5.94**
R25	-55.15	1.22	-8.97**	-2.43	-8.17**
R26	-61.32	-3.01	2.12	-4.45**	-4.42*
R27	37.51	3.17	-1.79	1.24	-2.02
R34	-9.19	-3.840*	-0.25	-2.05	-1.52
R35	115.04**	5.48**	9.90**	1.54	8.36**
R36	97.49	-1.43	0.87	-4.47	-0.23
R37	134.33**	4.70**	4.40*	-1.12	5.21**
R45	-103.12*	-8.58**	-7.45**	-0.64	1.07
R46	-50.98	-4.88**	1.70	-3.67*	1.07
R47	-44.88	5.11**	5.18*	-0.31	4.85*
R56	-214.43**	-3.63*	9.74**	7.48**	5.76**
R57	-44.93	3.17	7.35**	0.83	5.23**
R67	-50.49	-0.31	-4.12*	-0.84	3.33
LSD (P<0.05)	3.656	5.345	1.310	1.089	1.953

*, **: Significant at 5 and 1% of probability levels, resprctively. *، **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح ۵ و ۱درصد.

جدول ۵. میانگین هتروزیس بر اساس والد برتر (BP) و میانگین والدین (MP) برای صفات ارزیابی‌شده در دورگ‌های کاهو

Table 5. The average heterosis based on superior parent (BP) and the average parent (MP) for evaluated traits in hybrids lettuce

Accessions and crosses	Plant fresh weight (g)		Leaf number		Stem fresh weight (g)		Number of days to flowering		Length of the flowering stalk (cm)	
	MP	BP	MP	BP	MP	BP	MP	BP	MP	BP
1×2	4.81*	-3.84	0.23	-1.01	0.85*	-1.36	-7.09**	-17.12**	-2.64	-14.86
1×3	17.53**	-3.30	0.43	-3.56	6.02**	-4.46	2.91	-8.90*	-29.12**	-47.85**
1×4	1.30	-1.39	7.75**	-4.55	1.40*	-5.31*	-6.15*	-16.44**	-0.48	-27.52**
1×5	30.64**	30.69**	-3.12	-10.24**	-3.73	-2.21**	-8.03**	-15.75**	1.38	-24.02**
1×6	4.26*	-2.77	-3.51	-8.40*	13.19**	-9.93**	-3.54	-16.09**	-3.86	-25.78**
1×7	3.76*	-19.53**	-2.81	-9.23**	-5.78**	-22.40**	4.27**	-3.76	4.36*	-20.24**
2×1	0.39	-7.90	0.022	-1.21	0.89	-1.32	-0.18	-10.96**	-2.58	-14.81
2×3	6.89*	-5.23*	0.73	-2.08	3.98*	-4.39	-1.52	-1.73	-14.77*	-30.55**
2×4	-2.74	-8.49	-0.56	-12.87**	1.63	-3.07	0.67	0.45	0.28	-19.29*
2×5	2.55	-5.51	0.70	-7.76*	-6.60**	-22.19**	-1.69	-4.53*	-13.97*	-28.32**
2×6	-0.24	-1.99	8.52**	1.81	-0.51	-19.48**	-1.11	-3.91	-9.68	-22.03**
2×7	-21.91**	-35.17**	-14.4**	-19.17**	13.60**	-4.75	-1.66	-5.26*	-8.32	-23.57**
3×1	37.62**	9.12**	0.32	-3.65	-0.11	-9.99*	2.85**	-19.52**	-22.17**	-42.73**
3×2	5.75	-6.24	-0.87	-3.65	-5.30*	-12.92**	6.13**	13.12**	-25.95**	-39.66**
3×4	1.01	-15.06**	12.35**	-3.92	-0.66	-4.40	-0.66	-1.32	-20.32**	-21.58*
3×5	9.45**	-9.60*	1.67	-9.26*	-4.12	-14.00**	-3.85*	-7.41*	-18.11**	-20.38*
3×6	10.46**	-3.56	4.70*	-4.36	-7.22**	-19.41**	-0.23	-2.22	-14.53*	-20.23*
3×7	-2.68*	-9.79**	0.088	-2.77	-11.16**	-11.76**	-0.84	-5.26*	-16.56*	-18.91
4×1	-0.67	-3.31	-2.56	-13.69**	0.64*	-6.02	-6.53**	-16.78**	-4.96	-30.78**
4×2	32.51**	24.67	18.85**	4.14**	-1.75	-6.30	-0.65	-0.86	-18.55*	-34.45**
4×3	4.47*	-12.15**	-0.53	-14.94**	-0.67	-4.41	-0.22	-0.88	-21.38**	-22.63*
4×5	0.41	-1.80	1.25	-3.57	2.56**	-11.08**	-1.06**	-4.12	-4.40	-8.48
4×6	-0.71	-4.99	5.78*	-1.69	-4.33	-19.48**	-0.45	-3.07	-0.51	-8.52
4×7	5.25*	-16.74**	8.18**	-9.68**	-7.83**	-18.52**	-0.20	-4.04	-1.48	-6.08
5×1	-0.25	-0.72	0.80	-6.60*	-3.52	-21.04**	-3.92**	-11.98**	-9.23	-31.97**
5×2	6.51*	-1.86	7.37*	-1.66	-14.47**	-28.74**	-2.53	-5.35*	-18.89**	-32.42**
5×3	20.80**	-0.24	11.42**	-0.54	9.08**	-2.16	2.99**	-8.20*	-5.28	-7.90
5×4	-1.76	-3.93	-3.13	1.97	-12.82**	-24.41**	-1.06	-4.12	-3.11	-7.24
5×6	-0.16	-6.48*	-0.86	-3.38	3.17**	-0.51	-1.09	-6.58*	0.07	-4.07
5×7	19.68**	-6.86	13.65**	-1.11	0.12*	-0.68	-0.40	-1.21	-0.01	-0.08
6×1	-1.64	-8.27*	-0.25	-5.31	-12.98**	-30.75**	-4.72**	-17.12**	1.82	-21.39*
6×2	-0.28	-2.03	-2.98*	-8.98	-3.02	-21.52**	-1.56	-4.35	-10.71	-22.92**
6×3	12.84**	-1.48	-2.81	-11.21	-5.02*	-17.50**	-1.13	-3.11	-15.65*	-21.28*
6×4	-0.44	-4.73	-0.31	-7.35	-4.34	-19.48**	-1.35	-3.95	-9.21	-16.52
6×5	1.15	-5.25	-0.86	-3.38	-1.65	-5.16	11.98**	5.76**	-0.07	-4.21
6×7	1.76	-16.71**	4.91*	-6.63	-2.42**	-6.63	1.09	-5.26*	-0.13	-4.21
7×1	10.92**	-13.97**	4.27*	-2.61	11.48**	-8.18*	-1.67	-9.24**	27.74**	-4.21
7×2	-2.82	-19.33**	0.23	-5.28	-3.47	-19.06**	2.12**	-1.62	-5.37	-21.11
7×3	2.40	-5.09*	0.22	-2.64	-5.65	-6.29	-0.42	-4.85	-6.99	-9.61
7×4	-12.87**	-31.7*	-7.17*	-22.50	4.79**	-8.528	-0.62	-4.54	-3.16	-7.34
7×5	5.70*	-17.74**	3.29*	-10.12	-0.24	-1.04	-0.40	-1.21	-0.15	-0.22
7×6	-13.82**	-29.46**	-2.49	-13.23	-14.45**	-18.14**	0.24*	-6.07*	-0.13	-4.21
The average Table Diallel	11.19	-0.34	12.42	-6.70	-3.37	-13.36	-0.57	-5.76	-7.27	-18.91
The critical difference 0.05	3.95	3.40	8.61	7.44	0.40	0.35	0.78	0.69	1.42	1.23
The critical difference 0.01	5.12	4.44	11.18	9.67	0.52	0.46	1.01	0.90	1.85	1.60

*, **: Significant at 5 and 1% of probability levels, resprctively. *، **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح ۵ و ۱درصد.

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی تعداد برگ در بوته به‌ترتیب ۰/۷۴ و ۰/۵۹ برآورد شد (جدول ۲). این نتایج به یافته‌های یک پژوهش روی توده‌های کاهو نزدیک بود که وراثت‌پذیری خصوصی را برای این صفت در دو منطقه ۰/۶۸ و ۰/۷۰ برآورد کرد (Izard, 2000). میزان هتروزیس بر اساس میانگین والدین ۱۲/۴۲ و بر اساس والد برتر ۶/۷۰- درصد بود که نشان‌دهنده وجود هتروزیس مطلوب، تنها بر اساس میانگین والدین برای تعداد برگ در بوته است. این نتیجه با یافته‌های گزارش دیگری که در آن هتروزیس مطلوب برای تعداد برگ را بر اساس میانگین والدین گزارش کردند مطابقت داشت (Zhao *et al*., 2000). در میان دورگ‌ها، تنها دورگ شماره ۱۸ مازندران× گرگان (۴/۱۴ درصد) و گرگان× شماره ۲۷ مازندران (۱/۸۱درصد) هتروزیس مطلوب بر اساس والد برتر را نشان دادند (جدول ۵). با توجه به اینکه این تلاقی‌ها، دارای تعدا برگ بیشتری نسبت به دیگر تلاقی‌ها بودند (جدول ۱) می‌توان انتظار داشت که در بین نتاج

حاصل از آنها، ژنوتیپ‌هایی برای تعداد برگ بالاتر با استفاده از پدیده هتروزیس گزینش نمود و این صفت را بهبود بخشید.

صفت وزن تر ساقه

در میان والدها، لاین شماره ۲۷ مازندران با ۹۷/۲۸ گرم بیشترین و سیاه دزفول با ۵۷/۵۵ گرم کمترین وزن تر ساقه را داشتند. در میان دورگ‌ها، لاین شماره ۲۷ مازندران× شماره ۲۱ مازندران با ۹۲/۲۶ و گرگان×سیاه دزفول با ۵۹/۳۳ گرم بیشترین و کمترین وزن تر ساقه را داشتند (جدول ۱). تجزیه ترکیب‌پذیری نشان‌دهنده وجود اثرات معنی‌دار ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت بود (جدول ۲). میانگین مربعات ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی و نیز اثرات مادری و اثرات تلاقی‌های متقابل معنی‌دار بود. معنی‌دار بودن اثرات GCA و SCA حاکی از این است که ژن‌هایی با اثرات افزایشی و غالبیت در کنترل وزن تر ساقه نقش دارند. نسبت GCA: SCA (۰/۵۴) نیز نشان‌دهنده سهم اثرات افزایشی و غالبیت در کنترل این صفت بود (جدول ۲). بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی برای لاین شماره ۲۷ مازندران (۱/۴۷) و کمترین مقدار برای ورامین (۰/۰۵-) به‌دست آمد (جدول۳). بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی نیز برای تلاقی شماره ۲۷ مازندران× شماره ۲۱ مازندران (۱۳/۴۴) و سپس جهرم × گرگان (۱۳/۰۲) ثبت شد (جدول ۴). این امر حاکی از آن است که تلاقی‌های فوق توانسته‌اند صفت مورد نظر را نسبت به هر دو والد در نتاج خود افزایش دهند.

وراثت‌پذیری عمومی برای صفت وزن تر ساقه حدود ۰/۹۹ برآورد شد که نشان‌دهنده توارث بالا و نیز سهم بالای اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل صفت است، درحالی‌که وراثت‌پذیری خصوصی به‌دلیل کوچک‌بودن واریانس GCA نسبت به واریانس SCA و خطای برآورد، محاسبه نشد (جدول ۲). از آنجایی که این صفت با صفت وزن تر بوته همبستگی مثبت و بالایی دارد، استفاده از آن به‌منزله شاخص گزینش، کارایی زیادی برای افزایش این صفت خواهد داشت (Rubatzki& Yamaguchi, 1998). در میان دورگ‌ها، هیچ هتروزیس مطلوبی بر اساس میانگین والدین (۳/۳۷-) و والد برتر (۱۳/۳۶-) مشاهده نشد. بیشترین هتروزیس بر اساس میانگین والدین برای وزن تر ساقه برای دورگ‌های گرگان× جهرم (۱۳/۶۰ درصد) و سیاه دزفول×لاین شماره ۲۷ مازندران (۱۳/۱۹ درصد) و دورگ جهرم× سیاه دزفول (۱۱/۴۸ درصد) مشاهده شد (جدول ۵).

صفت تعداد روز تا اولین گلدهی

در میان والدها، لاین شماره ۲۷ مازندران با ۷۲ روز زودگلده‌ترین و سیاه دزفول با ۹۷/۳۳ روز دیرگلده‌ترین والدها بودند. در میان تلاقی‌ها نیز دورگ سیاه دزفول×جهرم با ۹۳/۶۷ روز دیررس‌ترین و دورگ شماره ۲۷مازندران×ورامین با ۷۲/۶۷ روز زودرس‌ترین گل‌ها را تولید کردند (جدول۱). تجزیه ترکیب‌پذیری نشان داد که ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌دار بود (جدول ۲). اثر ترکیب‌پذیری عمومی والدهای شماره ۲۷ مازندران (۰/۴۹-)، شماره ۱۸ مازندران (۰/۳۴-)، ورامین (۰/۲۵-) و گرگان (۰/۱۸-) معنی‌دار و در جهت زودگلدهی بود، درحالی‌که اثر والدهای سیاه دزفول (۰/۹۴)، جهرم (۰/۲۷) مثبت و معنی‌دار در جهت دیرگلدهی بود (جدول۳). دورگ‌های جهرم× سیاه دزفول (۹/۹۶)، ورامین× گرگان (۸/۴۷) و لاین شماره ۲۷ مازندران× شماره ۲۱ مازندران (۷/۴۶) بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی را در جهت دیرگلدهی داشتند، در نتیجه ژنوتیپ‌های فوق توانسته‌اند دیرگلدهی را نسبت به هر دو والد در نتاج خود افزایش دهند (جدول ۴). نسبت GCA: SCA حدود ۰/۶۹بود که نقش بیشتر ژن‌های افزایشی در مقایسه با غالبیت را در کنترل این صفت آشکار کرد (جدول۲). این نتیجه با یافته‌های گزارش دیگری که در آن نقش اثرات افزایشی در تعداد روز تا اولین گلدهی بیشتر عنوان شده بود، تطابق دارد (Morrison *et al.*, 1990; Frank Morton *et al.*, 2001). وراثت‌پذیری عمومی وخصوصی به‌ترتیب ۰/۹۸ و ۰/۶۹ برآورد شد (جدول ۲). وراثت‌پذیری خصوصی بیش از این در گزارشی ۰/۶۱ برآورد شده بود (Chapman & Burke, 2008).

برای این صفت، هتروزیس مطلوبی بر اساس میانگین والدین (۰/۵۷-) در جهت دیرگلدهی و همچنین بر اساس والد دیرگلده‌تر دیده نشد. ده دورگ در میان ۴۲ ترکیب، هتروزیس مطلوبی را در جهت دیرگلدهی بر اساس میانگین والدین نشان دادند و دورگ‌های ورامین× گرگان (۱۳/۱۲ درصد) و ۲۱ مازندران× ۲۷ مازندران (۵/۷۶ درصد) از والد دیرگلده خود، دیرگلده‌تر بودند (جدول ۵). به‌نظر می‌رسد چون صفت زودگلدهی بر دیرگلدهی غلبه دارد، نمی‌توان انتظار داشت که در F_1 ها هتروزیس مطلوبی را مشاهده کرد. این نتایج با یافته‌های ایمانی مطابقت داشت (Imani& Amoli, 2009).

صفت طول ساقه گل‌دهنده

والد شماره ۱۸ مازندران با ۷۷/۹۹ و والد سیاه دزفول با طول ۳۵/۶۱ سانتی‌متر به‌ترتیب بیشترین و کمترین طول ساقه‌گل‌دهنده را دارا بودند. در میان تلاقی‌ها، دو رگ شماره ۱۸ مازندران×شماره۲۱ مازندران (۳۸/۷۱) و شماره ۱۸ مازندران×شماره ۲۷ مازندران (۷۳/۲۵) سانتی‌متر کمترین و بیشترین طول ساقه گل‌دهنده را به خود اختصاص دادند (جدول ۱). تجزیه ترکیب‌پذیری وجود اثرات معنی‌دار ترکیب پذیری‌عمومی و خصوصی برای این صفت را نشان داد. نسبت GCA: SCA حدود ۰/۸۹ به‌دست‌آمد (جدول۲). معنی‌دار شدن نسبت ترکیب‌پذیری عمومی به خصوصی نشان‌دهنده عملکرد ژن‌ها با اثر افزایشی در کنترل این صفت است. نتایج مشابهی در تحقیقات پیشین (Frank Morton *et al.*, 2001) در کاهو گزارش شده است. بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی والدها برای والد جهرم (۱/۰۸) و لاین شماره ۱۸ مازندران (۱/۰۳) بود، در حالی که اثرات والدهای سیاه دزفول (۱/۵۶-) و گرگان (۱/۲۹-) به‌صورت منفی و معنی‌دار بود (جدول ۳). بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی برای دورگ جهرم× سیاه دزفول (۹/۸۸) و دورگ شماره ۲۱ مازندران× ورامین (۸/۳۶) به‌دست آمد (جدول ۴). با توجه به اینکه سهم اثرات افزایشی ژن‌ها نسبت به اثرات غیرافزایشی صفت مورد مطالعه بیشتر بود ترکیب‌پذیری خصوصی بالا برای این دورگ‌ها که نتیجه اثر غالبیت بین والدین و تلاقی‌ها می‌باشد می‌تواند به‌عنوان شاخصی برای تعیین کارایی یک تلاقی ویژه در کاربرد هتروزیس، مورد استفاده قرار گیرد و بر اساس آن در بین نتاج حاصل از تلاقی‌های مطلوب، گزینش انجام داد.

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به‌ترتیب ۰/۹۴ و ۰/۸۹ برای صفت طول ساقه گل‌دهنده برآورد شد که نشان‌دهنده توارث بالا و نیز سهم بالای اثرات افزایشی ژن‌ها و کارآمدی گزینش در نسل‌های اولیه برای افزایش این صفت است (جدول ۲). این نتایج با برآورد یک گزارش که وراثت‌پذیری خصوصی را برای طول ساقه گل‌دهنده ۰/۹۱ به دست آوردند، مطابقت داشت (Johnson, 2001; Imani & Amoli, 2009). هتروزیس مطلوبی بر اساس میانگین والدها (۷/۲۷-) و والد برتر (۱۸/۹۱-)، برای طول ساقه گل‌دهنده مشاهده نشد، اما شش دو رگ در میان ۴۲ ترکیب، هتروزیس مطلوبی را بر اساس میانگین والدین برای این صفت نشان دادند که در بیشتر آنها سیاه دزفول یکی از والدین بود. بیشترین هتروزیس بر اساس میانگین والدین برای دو رگ جهرم × سیاه دزفول (۲۷/۷۴ درصد) مشاهده شد (جدول ۵).

نتیجه‌گیری کلی

براساس نتایج پژوهش حاضر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای سایر صفات میانگین وزن تر ساقه، میانگین وزن تر بوته، تعداد برگ، طول ساقه گل‌دهنده و تعداد روز تا نخستین گلدهی، نشان‌دهنده اثر کم محیط برای این صفات و نقش بیشتر اثرات افزایشی ژن‌هاست. در میان والدهای بررسی‌شده، والد جهرم بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی را برای صفات وزن تر بوته و تعداد برگ داشت؛ بنابراین می‌توان در برنامه‌های به‌نژادی با هدف عملکرد بیشتر، از آن بهره گرفت. در میان دورگ‌های پژوهش حاضر، دورگ سیاه دزفول×جهرم، ورامین×گرگان، ۲۷مازندران×۲۱ مازندران بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی را در جهت دیرگلدهی داشتند. اگر هدف به‌نژادگر دستیابی به دیرگلدهی کاهو باشد که امروزه به این امر توجه بیشتری می‌شود، با گزینش برای این صفت تا حد زیادی منجر به افزایش کیفیت و عملکرد خواهد شد.

با توجه به مقدار وراثت‌پذیری بالا برای وزن تر بوته و تأثیر کم محیط بر آن، گزینش برای این صفت در نسل‌های نخست می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. همبستگی بالا و مثبت صفت وزن تر بوته با تعداد برگ کارایی زیاد گزینش این صفات را برای افزایش عملکرد در کاهو نشان می‌دهد. بنابراین بایستی در آغاز برنامه‌های به‌نژادی، آزمایش‌هایی برای برآورد ترکیب‌پذیری توده‌های با ارزش کاهو که صفت مورد نظر را برای به‌نژادی دارند صورت گیرد. پیشنهاد می‌شود برای اهداف کوتاه‌مدت به‌نژادی کاهوی بومی ایران، میانگین وزن بالای بوته همراه با تعداد برگ بیشتر و مقاومت به بیماری‌ها در الویت قرار گیرد و برای اهداف درازمدت، دیرگلدهی و کاهش تلخی کاهو و دورگ‌گیری بین‌گونه‌ای و وارد کردن ژن‌های اختصاصی به ژنوم کاهو مدنظر باشد. تدوین یک برنامه به‌نژادی برای معرفی توده‌ها و لاین‌های برتر با توجه به نیاز روز و عرضه بذرهای مناسب به بازار، به بهبود ژنتیکی این محصول کمک خواهد کرد.

REFERENCES

1. Backer, J. (1978). Issues in diallel analysis. *Crop Science*, 18, 533-536.
2. Bharathan, G., Goliber, T. E., Moore, C., Kessler, S., Pham, T. & Sinha, N. R. (2002). Homologies in leaf form inferred from KNOXI gene expression during development. *Science*, 296, 1858-1860.
3. Chabok, KH. (2009). *The study of morphological and agronomic traits of lettuce genotype in Mazandaran*. Mazandaran Agriculture Reaserch Center. 42p.
4. Chapman, M. A. & Burke, J. M. (2008). Letting the gene out of the bottle. *The Population Genetics of Genetically Modified Crops*, 170, 429-443.
5. Day, S. J. & Lawrence, P. A. (2000). Measuring dimensions. The regulation of size and shape. *Development*, 127, 2977-2987.
6. Fonsecu, S. & Paterson, F. (1968). Hybrid vigore in several parent diallel crosss in common winter wheat. *Crop Science*, 8, 85-88.
7. Frank Morton, A., Cremer, F. & Coupland, G. (2001). *Control of flowering time*. Interacting pathways as a basis for diversity. *Plant Cell*, 14, (SUPPL.)
8. Gardner, E. J. (1968). *Principle of Genetics*. John Wiely, New York. 390 p.
9. Griffing, B. (1956). Consepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian Biological Science*, 9, 438-493.
10. Hallauer, A. R. & Miranda, J. B. (1988). *Qeuantitaive Genetics and Maize Breeding*, Lowa State University Press, 249p.
11. Imani, M. & Amoli, N. (2009). Adaptation of *lettuce* varieties in different data sowing in Karaj climatic condition. *Journal of Crop Breeding Plants*, 27(4), 75-89. (in Farsi)
12. Izard, R. W. (2000). Mutagenesis of *lettuce* with ethyl methane sulfonate. *Mutation Breeding Newsletter*, 28(7), 176-193.
13. Jinguo, H. U., Oswaldo, E., Ochoa, M. & Brady A. (2005). Application of the TRAP technique to lettuce (*Lactuca sativa* L.), gentyping. *Euphytica*, 144, 225-235.
14. Johnson, E. J. (2001). *Lettuce Breeding*. (3re ed) In: M.J. Bassett (ed). Breeding Vegetable Crops. AVI, Westport, Conn. 433- 475p.
15. Kim, Z. H. & Ryder, E. J. (2003). Inheritance of days to flowering in lettuce. *Journal Korean Society for Horticutural Science*, 44(1), 40-43.
16. Kristkova, E., Dolezavola, I. A., Lebeda, V., Vinter, A. H. & Novotna, A. (2008). Description of morphological characters of *lettuce* (*Lactuca sativa* L.) Genetic resources. *Horticultural Science*, 35, 113-129.
17. Moghadam, M. & Amiri Oghan, H. (2010). *Quantitative genetic analysis of biometric method*. Tabriz. 432p. (in Farsi)
18. Morrison, S. D., Marks, M. K. & Carter, R. N. (1990). Induction of flowering in wild *lettuce* (*Lactuca serriola* L.). *New Phytologist*, 81, 265-277.
19. Oliver, G. W. (1910). *New methods of plant breeding*. U.S. Bureau of Plant Ind. Bul: 167 p.
20. Rakhashandero, M. (2002). Evaluation of quantitative and qualitative characteristics *lettuce* cultivars in Busher. *Journal of Crop Breeding Plants*, 24(5), 38-34. (in Farsi)
21. Reinink, K. (1991). Genetics of nitrat cottent of *lettuce* 1: Analysis of generation means. *Euphytica*, 54, 83-92.
22. Roy, D. (2000). *Plant Breeding Analysis and Exploitation of Variation*. LTP, Alpha Science Internation. 701p.

23. Rubatzki, V. E. & Yamaguchi, M. (1998). *World Vegetables*. Chapman and Hall Press, New York. 843p.
24. Ryder, E. J. & Johnson, A. S. (2003). Mist depollination of *lettuce* flowers. *HortScience*, 9,584.
25. Ryder, E. J. & Milligan, D. C. (2005). Additional genes controlling flovering time in *Lactuca sativa* L. and *Lactuca serriola*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130(3), 448-453.
26. Silva, E. C., Maluf, W. R., Leal, N. R. & Gomes, L. A. A. (1999). Inheritance of bolting tendency in lettuce *Lactuca sativa* L.. *Euphytica*, 104 (1), 1-7.
27. Teklewold, A. & Becker, H. C. (2005).Heterosis and combining ability in a Diallel Cross of Ethipian Mustad Inbred lines. *Crop Science*, 45, 2629-2635.
28. Uwimana, B. D., Andrea, L., Felber, F., Hooftman, D. A. P., denNijs, H. C. M., Smulders, M. J. M., Visser, R. G. F. & Wiel, C. C. M. (2004). A Bayesian analysis of gene flow from crops to their wild relatives. Cultivated (*Lactuca sativa* L.) and *prickly lettuce* (*Lactuca serriola* L.) and the recent expansion. *New Phytologist*, 125(6), 1097-1111.
29. Singh, M. J., Randhawa, K. S. & Lal, M. (1986). Genetic analysis for maturity and plant characteristics in muskmelon. *Veg. Sci.*, 16, 181-184.
30. Wilhelm, R. N., Heckman, J.W. & Somerville, C. R. (1998). Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis* thaliana under short days. *Plant Physiology*, 100(1), 403-408.
31. Yorike, H., Brigitte, U., Panny, A. P. & Michael, E. (2013). Genomic and environmental selection patterns in two distinct *lettuce* crop wild hybrid crosses.*Evol Apple*, 6(4), 569-584.
32. Zhang, Y., Kang, M. S. & Lamkey, K. R. (2005). DIALLEl-SAS05, A Comprehensive program for Griffings and Gardner-E Berhart Analyses. *Agronomy*, 97, 1097-1106.
33. Zhao, F., Cloud, E. & Cheng, F. (2000). Variety and lettuce early autumn sowing time on the shoot pumping rate and yield of sowing date and varieties comparison of autumn lettuce. *China Vegetables*, 1, 14-16.