



به نژادی گیاهان زراعی و باغی

دوره ۱ ■ شماره ۲ ■ پاییز و زمستان ۱۳۹۲
صفحه‌های ۱۷۵-۱۸۵

مقاله مروری

پدیده تفکیک متجاوز (Transgressive Segregation)

در به نژادی گیاهان زراعی

مسلم بهمن کار^{۱*}، سیداحمد سادات نوری^۲، سید محمد مهدی مرتضویان^۳

۱. دانشجوی دکتری رشته اصلاح نباتات، گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت، ایران (نویسنده مسئول مکاتبات*)
۲. استاد گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت، ایران
۳. استادیار گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت، ایران

تاریخ پذیرش مقاله: ۹۲/۱۰/۷

تاریخ وصول مقاله: ۹۱/۱۲/۱۶

چکیده

گاهی هنگام دورگ‌گیری در صفات کمی به دلیل وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نسل F_2 و دیگر نسل‌های در حال تفرق، فنوتیپ‌هایی مشاهده می‌شوند که خارج از محدوده والدین خود قرار دارند. تفکیک یافته‌های متجاوز را می‌توان از طریق خودگشایی و گزینش تثبیت کرد. مطالعات ژنتیک کلاسیک و کیوتی‌ال، عمل مکمل ژن‌ها را مهم‌ترین دلیل وقوع پدیده مذکور می‌دانند. وقوع پدیده تفکیک متجاوز از طریق تلاقی بین والدینی که قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنادار برای صفات مطالعه شده داشته باشند، تا حدودی قابل پیش‌بینی است. برای افزایش احتمال وقوع این پدیده به نظر می‌رسد که در میان روش‌های اصلاحی مؤثرترین روش، بالک تک‌بذر و گزینش دوره‌ای باشد. از پدیده تفکیک متجاوز در اصلاح صفات مختلف کمی همچون مقاومت به تنش‌های سرما، گرما، خشکی و شوری به‌طور گسترده‌ای استفاده شده است.

کلیدواژه‌ها: بالک تک‌بذر، دورگ‌گیری، صفات کمی، عمل مکمل ژن‌ها، گزینش دوره‌ای.

مقدمه

به صفاتی که تحت کنترل تعداد زیادی ژن باشند، صفات کمی گفته می‌شود (۲۷). از ویژگی‌های بارز صفات کمی این است که گاهی هنگام دورگ‌گیری در نسل F_2 و دیگر نسل‌های در حال تفرق، فنوتیپ‌هایی مشاهده می‌شوند که نسبت به والدین خود برتر و از محدوده تغییرات آن‌ها متجاوزند (۲۷، ۳۳ و ۳۸). تولید این فنوتیپ‌های متجاوز به وقوع پدیده تفکیک متجاوز اشاره می‌کند که در تولید سازگاری‌های جدید در هیبریدهای بین گونه‌ای یا اکوتیپ‌ها یک مکانیسم اصلی است (۱، ۱۴ و ۲۷). ممکن است افراد تفکیک یافته‌ای که در نسل‌های اولیه تفرق (F_2 و F_3) مشاهده شده هتروزیگوت باشد و در نسل‌های متوالی برتری آن‌ها حفظ و تثبیت نشود (۲۰ و ۲۲). نقش هیبریداسیون در تکامل گونه‌ها زمانی به‌خوبی قابل درک و تفسیر است که پدیده تفکیک متجاوز به‌فراوانی مشاهده شود (۱، ۲۲، ۲۳ و ۳۴). تفاوت پدیده تفکیک متجاوز با هتروزیس در این است که هتروزیس در اولین نسل هیبریدی (F_1) آشکار می‌شود و شرایطی را نشان می‌دهد که ارزش یک صفت در جهت مطلوب برتر از والدین است، درحالی‌که پدیده تفکیک متجاوز در نسل دوم و دیگر نسل‌های در حال تفرق پس از آن آشکار و سبب ایجاد افرادی شده است که ارزش فنوتیپی آن‌ها در هر دو جهت مثبت و منفی فراتر از والدین است (۲۷). وقوع پدیده تفکیک متجاوز برای صفات در تلاقی‌ها ناشی از پلی‌ژنیک بودن صفات است به‌نحوی که والدین آلل‌های متفاوتی را به‌منظور بیان یک صفت به اشتراک می‌گذارند (۲۷ و ۳۴). بدیهی است که برای وقوع این پدیده، باید اثر ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت در لوکوس‌های مختلف به‌صورت افزایشی باشد (۱۴، ۳۳ و ۳۴). در هر تلاقی می‌توان تفکیک یافته‌هایی را که از والدین خود برترند از طریق خودگشتی و گزینش تثبیت کرد (۳۴). هیبریدهای

حاصل از تلاقی‌های بین گونه‌ای می‌توانند سبب بروز صفات جدید یا افزایش تعداد تفکیک یافته‌های متجاوز شوند (۲۲ و ۲۳). به‌کارگیری این تفکیک یافته‌ها به‌ویژه هنگامی که از لحاظ سطح پلئویدی مشابه خویشاوندان وحشی خود باشند، می‌تواند روش مؤثری برای بهره‌برداری ژن‌های مطلوب آن‌ها جهت افزایش عملکرد محسوب شود (۳۴). هدف از این مطالعه، شناسایی دلایل وقوع پدیده تفکیک متجاوز، پیش‌بینی وقوع و موانع آن، روش‌های افزایش احتمال وقوع و کاربردهای پدیده مذکور در اصلاح صفات مختلف در گیاهان است.

اساس ژنتیکی پدیده تفکیک متجاوز

دلایل متفاوتی برای وقوع پدیده تفکیک متجاوز در جوامع در حال تفرق ذکر شده است که برخی از آن‌ها عبارت‌اند از:

۱. افزایش میزان جهش؛
۲. اثرات غیرافزایشی آلل‌ها بین لوکوس‌ها یا اپیستازی؛
۳. اثرات غیرافزایشی آلل‌ها درون لوکوس‌ها یا فوق‌غالبیت؛
۴. ظهور اثر آلل‌های مغلوب نادر نهفته در والدین؛ و
۵. عمل افزایشی آلل‌های مکمل که بین لاین‌های والدینی پراکنده‌اند (۲۷، ۳۵ و ۳۸).

هر کدام از دلایل ذکر شده ممکن است تنها در موارد خاصی سبب بروز این پدیده شود و نتواند یک توجیه و تفسیر کلی برای آن ارائه کند. مثلاً مشخص شده است در جوامع هیبرید میزان جهش افزایش پیدا کرده است که بخشی از این جهش‌ها ممکن است به‌دلیل فعالیت عناصر ترانسپوزونی باشد (۸، ۲۷ و ۲۸). به‌دلیل اینکه پدیده تفکیک متجاوز در تلاقی‌ها به‌وفور برای صفات مشابه رخ می‌دهد، جهش‌های نادر را نمی‌توان دلیل عمده افزایش فراوانی تفکیک یافته‌های متجاوز دانست (۲۷). مطالعات ژنتیک کلاسیک در مورد این فرضیه که تفکیک متجاوز بر

جدول ۱. مثالی فرضی از بروز پدیده تفکیک متجاوز بر اثر عمل افزایشی ژن‌های مکمل

ارزش فنوتیپی				
متجاوز F _۲	متجاوز F _۲	والد B	والد A	کیوتی‌ال
-۱(B)	+۱(A) [†]	-۱	+۱	۱
-۱(B)	+۱(A)	-۱	+۱	۲
-۱(B)	+۱(A)	-۱	+۱	۳
-۱(A)	+۱(B)	+۱	-۱	۴
-۱(A)	+۱(B)	+۱	-۱	۵
-۵	+۵	-۱	+۱	کل

†حروف A و B درون پرانتزها نشان‌دهنده والد بخشنده کیوتی‌ال است.

نتایج حاصل از مطالعات کیوتی‌ال^۱ نیز مهم‌ترین دلیل پدیده تفکیک متجاوز در گیاهان را عمل مکمل ژن‌ها بیان کرده‌اند (۲، ۱۰ و ۲۴). به‌عنوان مثال در مطالعه‌ای که از کیوتی‌ال‌ها برای بررسی صفات کمی در تلاقی بین وارسته‌ای در سورگوم استفاده شده بود، عامل اصلی وقوع این پدیده، عمل مکمل ژن‌ها معرفی شد (۱۰). در مطالعه دیگری تفکیک متجاوز بر اثر عمل افزایشی ژن‌ها برای تمامی صفات مطالعه شده در نتاج حاصل از تلاقی بین دو رقم حساس و مقاوم به سرمای کلزا مشاهده شد (۲). در برخی مطالعات والدین اثرات عاملی متقابل و مکمل داشتند، ولی به دلیل شدت آزمون آماری به‌کار برده شده جهت معنادار بودن تعداد تفکیک‌یافته متجاوز، نشناختن کیوتی‌ال‌های تفکیک‌یافته در نتاج و پوشانده شدن تفکیک متجاوز بر اثر عمل غیرافزایشی ژن‌ها، تفکیک متجاوز معناداری مشاهده نشد (۷ و ۲۷). گاهی اوقات پدیده تفکیک متجاوز برای صفاتی مشاهده می‌شود که لاین‌های والدی فاقد آلل‌های مکمل‌اند و این مشاهدات می‌تواند

اثر ظهور آلل‌های مغلوب نادر یا بر اثر عمل مکمل ژن‌ها رخ داده است، دلایل نسبتاً قانع‌کننده‌ای را بیان می‌کند (۱۰، ۲۷ و ۳۴). مثلاً جوامع وحشی آلل‌های مطلوب نادری دارند که بیان آن‌ها در تلاقی با وارسته‌های زراعی پوشانده شده است. در مطالعه‌ای در جمعیت F_۲ حاصل از تلاقی بین گونه‌ای در گوجه‌فرنگی، فنوتیپی با گل‌های نارنجی‌رنگ مشاهده شد که تا قبل از این در هیچ‌کدام از لاین‌های والدی گزارش نشده بود، مطالعات بیشتر نشان داد که این صفت توسط یک آلل مغلوب نادر که در گونه‌های وحشی به‌صورت خودناسازگار وجود دارد، کنترل می‌شود (۲۸). از آنجا که پدیده تفکیک متجاوز در تلاقی‌هایی رخ می‌دهد که والدین لاین‌های اینبردی‌اند که آلل‌های مغلوب را در شرایط هموزیگوس تثبیت کرده‌اند، این آلل‌ها نمی‌توانند دلیل اصلی بروز پدیده تفکیک متجاوز باشند (۲۷). بنابراین، مهم‌ترین دلیل پدیده تفکیک متجاوز در گیاهان عمل مکمل ژن‌ها است (۱، ۴، ۱۰، ۱۴ و ۳۴). بر این اساس مطالعات نشان داد که در صفات کمی نشان‌دهنده تفکیک متجاوز، آلل‌های افزایش‌دهنده نه تنها از والد برتر، بلکه از والد ضعیف‌تر نیز به نتاج منتقل شده و به دلیل تجمع آلل‌های غالب با تأثیرات مشابه از لوکوس‌های مختلف این پدیده آشکار و به تولید فنوتیپ‌های برتر از والدین منجر می‌شود (۲۴، ۲۷ و ۲۹). بزرگ‌ترین (برترین) لاین تفکیک‌یافته متجاوز حاوی تعداد فاکتور مطلوب بیشتری نسبت به والد برتر خود است، زیرا فاکتورهای مطلوب را علاوه بر والد برتر از والد مغلوب (ضعیف‌تر) خود نیز دریافت کرده است. همچنین کمترین (ضعیف‌ترین) فنوتیپ تفکیک‌یافته متجاوز حاوی تعداد آلل نامطلوب بیشتری نسبت به والد ضعیف‌تر است، چون علاوه بر آلل‌های نامطلوب والد ضعیف از والد برتر نیز آلل‌های نامطلوب را دریافت کرده است، این توضیحات در جدول ۱ نشان داده شده است (۴ و ۲۷).

1. Quantitative Traits Loci

$$\frac{d}{\sqrt{D}}$$

(۱)

برآورد d در این رابطه برابر است با نصف تفاوت بین دو والد برتر و ضعیف‌تر از نظر صفت مورد نظر و D در رابطه بالا نشان‌دهنده جزء افزایشی واریانس ژنتیکی است. هرچه نسبت کسر حاصل کوچک‌تر شود احتمال وقوع پدیده تفکیک متجاوز افزایش می‌یابد، به این معنا که بیشترین میزان احتمال وقوع تفکیک متجاوز هنگامی رخ می‌دهد که تفاوت میانگین والدین کم و واریانس افزایشی زیاد باشد (۲۰ و ۲۱).

موانع پیش‌بینی وقوع پدیده تفکیک متجاوز

پیش‌بینی پدیده تفکیک متجاوز تحت یک سری فرضیاتی درست است که شامل: الف) عدم وجود اثرات متقابل ژنتیکی و محیطی، ب) عدم وجود اپیستازی، ج) عدم وجود پیوستگی^۳ بین ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی مطالعه شده است (۱۸ و ۲۱). به منظور پیش‌بینی تفکیک متجاوز باید اطلاعات مورد نیاز را از نسل‌های P_1, P_2, F_2, C_2, BC_1 به دست آورد که در مورد گیاهان خودگشن اجرای چنین آزمایشی وقت‌گیر است (۲۱). از آنجایی که پدیده تفکیک متجاوز باید در جوامع هموزیگوس محاسبه شود، بنابراین، ضروری است در گیاهان خودگشن تعدادی نسل قبل از رسیدن به هموزیگوسی پیش برده شوند، به همین دلیل اصلاح‌کنندگان ترغیب به استفاده از روش‌هایی شدند که در مدت زمان کمتری به هموزیگوسی دست یابند (۲۱). از جمله روش‌های به کاررفته در اصلاح جو، استفاده از لاین‌های دابل‌هاپلوئید نسل F_1 است (۲۱). چنانچه در جوامع لاین‌های دابل‌هاپلوئید مشتق شده از نسل F_1 هیچ‌گونه پیوستگی وجود نداشته باشد، فراوانی لاین‌های دارای آلل مطلوب در K لوکوس تفرق یافته به‌طور مستقل

دلیلی مبنی بر دخالت اثر غیرافزایشی ژن‌ها در وقوع این پدیده باشد، به هر حال احتمال اینکه این پدیده به دلیل نشناختن آلل‌های مکمل به وجود آمده باشد را نمی‌توان غیرمحمول شمرد (۶، ۲۷ و ۳۷).

پیش‌بینی وقوع پدیده تفکیک متجاوز

توانایی اصلاح‌کنندگان برای پیش‌بینی پتانسیل تلاقی‌ها در نسل‌های پیشرفته جهت وقوع پدیده تفکیک متجاوز، سبب افزایش تمرکز فعالیت‌ها بر این گونه تلاقی‌ها و در نهایت افزایش کارایی برنامه‌های اصلاحی می‌شود (۲۰ و ۲۱). از دهه ۱۹۶۰ هم‌زمان با پیشرفت در روش‌های بیومتری (به‌ویژه سیستم تلاقی‌های دی‌آلل^۱) و کسب اطلاعات در مورد قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی^۲ (GCA) ژنوتیپ‌های والدی، پیش‌بینی این پدیده ممکن به نظر می‌رسید (۲۰ و ۲۱). براساس تلاقی‌های دی‌آلل اثرات GCA برآورد شده ناشی از اثرات افزایشی ژن‌ها بوده و مربوط به لوکوس‌های هموزیگوس است که می‌توانند در اصلاح گیاهان خودگشن تثبیت شوند (۱۲). بنابراین، تلاقی بین والدینی که از لحاظ صفات مطالعه شده GCA مثبت و معناداری داشته باشد، نویدبخش وقوع پدیده تفکیک متجاوز در این صفات است (۲۰ و ۲۱). در سال ۱۹۷۶ برای محاسبه وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نمونه‌ای تصادفی از لاین‌های هموزیگوس حاصل از تلاقی بین دو والد هموزیگوس، رابطه زیر ارائه شد (۱۸). براساس این رابطه اگر توزیع جمعیت هموزیگوس برای صفت خاصی نرمال باشد، احتمال وقوع پدیده تفکیک متجاوز برای صفت مورد نظر برابر است با انتگرال دو طرف (دنباله) توزیع احتمال که متناظر با رابطه زیر است:

1. Diallele cross
2. Generalized Combining Ability

3. Linkage

برای تعداد تفکیک‌یافته‌های متجاوز و واریانس ژنتیکی نتاج نیست (۳). بنابراین، پیش‌بینی دقیق وقوع پدیده تفکیک متجاوز همچنان به‌منزله مسئله‌ای اصلی باقی ماند (۲۱).

روش‌های افزایش احتمال وقوع تفکیک یافته‌های متجاوز در جوامع در حال تفرق

به‌طور کلی، در روش‌های اصلاحی اداره جوامع گیاهی با افزایش تعداد دور نوترکیبی، فراوانی ژنوتیپ‌های نوترکیبی که سبب وقوع پدیده تفکیک متجاوز می‌شود، افزایش می‌یابد (۱۷). از آنجایی که در روش بالک تک‌بذر رقابت بین بوته‌ها به حداقل می‌رسد و گزینش طبیعی انجام نمی‌شود و همچنین هر بوته F_2 نماینده‌ای در نسل‌های بعدی دارد، بنابراین، حداکثر تنوع در طول نسل‌های در حال تفکیک نگهداری شده و احتمال حذف بوته‌های مطلوب به‌ویژه در مورد صفات با وراثت‌پذیری کم مانند عملکرد کاهش می‌یابد (۱۷). بنابراین، به‌نظر می‌رسد در میان روش‌های اصلاحی، مؤثرترین روشی که سبب وقوع پدیده تفکیک متجاوز شود، بالک تک‌بذر است (۱۷). برای تولید لاین‌های هموزیگوس در برنامه‌های پیشرفته اصلاحی غلات سیستم دابل هاپلوئیدی به‌کار گرفته شده است (۲۰ و ۲۱). در این روش هنگامی که ژن‌های مطلوب با هم پیوستگی شدید دارند، بین آن‌ها تقاطع و تبادل^۲ به‌ندرت اتفاق می‌افتد و فراوانی نوترکیبی که سبب وقوع پدیده تفکیک متجاوز می‌شود، محدود است (۲۰ و ۲۱). مشخص شده است که برای دو ژن به‌هم‌پیوسته در نسل اول جمعیت دابل هاپلوئید، فراوانی لاین‌های نوترکیب برابر با مقدار ضریب نوترکیبی است (۳۰). بنابراین، از آنجایی

برابر 0.5^k است (۲۱). در روش‌های مولکولی تعداد و مکان کیوتی‌ال‌های کنترل‌کننده صفات را می‌توان براساس جوامع دابل هاپلوئید محاسبه کرد (۳۰). از آنجاکه اطلاعات به‌دست‌آمده به‌وسیله روش‌های مولکولی نیز همانند روش‌های کلاسیک (GCA)، باید بعد از اجرای برنامه‌های تلاقی بین والدین به ارزیابی لاین‌های تفکیک‌یافته حاصل از دابل هاپلوئیدها به‌منظور مطالعه وجود پدیده تفکیک متجاوز پردازند، بنابراین، پیش‌بینی‌پذیر نبوده و برای اصلاحگر چندان مفید نیست (۲۰ و ۲۱). علاوه بر این تعداد و مکان کیوتی‌ال‌ها برای صفات مشابه در تلاقی‌های متفاوت یکسان نخواهد بود (۱۹). در روش‌های مولکولی و کلاسیک تعداد کیوتی‌ال‌های برآورد شده فقط مختص به جوامعی بوده است که براساس آن این اطلاعات به‌دست آمده است (۱۹). از جمله دلایل برآورد تعداد متفاوت کیوتی‌ال‌ها و یا فاکتورهای مؤثر متفاوت در جوامع مختلف را می‌توان به تعداد متفاوت آل‌های تفرق‌یافته، استفاده از نمونه‌های متفاوت از جوامع مشابه و به‌کارگیری نشانگرهای مولکولی متفاوت نسبت داد (۳۲). برای وقوع پدیده تفکیک متجاوز وجود تنوع ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های والدی که از لحاظ فنوتیپی با هم مشابه‌اند ضروری است، زیرا این شرایط سبب افزایش واریانس ژنتیکی و کاهش برآورد d شده، که در نهایت به افزایش احتمال وقوع این پدیده منجر می‌شود (۲۱). ارزیابی تنوع ژنتیکی براساس نشانگرهای مولکولی ممکن است برای پیش‌بینی عملکرد و کارایی نتاج مفید باشد (۲۱). رابطه بین فاصله ژنتیکی والدین و واریانس ژنتیکی نتاج حاصل از روش بالک تک‌بذر^۱ براساس نشانگرهای مولکولی در گندم مطالعه شده قرار گرفته است و نتایج نشان می‌داد که فاصله ژنتیکی والدین براساس نشانگرهای مولکولی پیش‌بینی‌کننده خوبی

بررسی وقوع فنوتیپ‌های تفکیک‌یافته اندازه‌گیری می‌کنند، به‌منظور برآورد حداقل تعداد جفت فاکتور مؤثر تفرق‌یافته در هر تلاقی و برای هر صفت از رابطه زیر استفاده می‌کنند (۳۴).

$$n = \frac{R^2}{\lambda \sigma_g^2} \quad (2)$$

در این رابطه R نشان‌دهنده دامنه بین فنوتیپ‌های متجاوز لاین‌های مشتق‌شده از نسل F_۲ است و σ_g^2 واریانس ژنتیکی موجود در میان لاین‌های مشتق‌شده از نسل F_۲ است. همچنین تعداد فاکتور مطلوبی که یک صفت را تحت‌تأثیر قرار می‌دهند و از طریق والد مغلوب (والد دارای کمترین ارزش) در تلاقی به اشتراک گذاشته می‌شود با استفاده از رابطه زیر به‌دست می‌آید (۳۴).

$$n^* = \frac{(\bar{X}_p - \bar{X}_s) + (\bar{X}_p - \bar{X}_L)}{2} \times \frac{n}{R} \quad (3)$$

در این رابطه n' نشان‌دهنده تعداد فاکتور مطلوب به اشتراک گذاشته‌شده جهت بروز صفت توسط والد مغلوب، \bar{X}_L و \bar{X}_s میانگین بیشترین و کمترین ارزش لاین‌های مشتق‌شده از نسل دوم و \bar{X}_p و \bar{X}_p به‌ترتیب بیشترین و کمترین مقدار صفت در والدین است. تعداد فاکتور مؤثری که از طریق والد برتر در بروز یک صفت به اشتراک گذاشته شده، از طریق تفاوت بین تعداد کل فاکتورهای تفرق‌یافته با تعداد فاکتورهایی که از طریق والد مغلوب صفت را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد قابل برآورد است. در واقع تعداد ژن برآوردشده با استفاده از این رابطه کمتر از تعداد واقعی ژن کنترل‌کننده صفت مزبور باشد (۳۴).

استفاده از پدیده تفکیک متجاوز در اصلاح صفات

گیاهی

الف) مقاومت به سرما

به‌منظور بررسی صفت مقاومت به سرما در نسل‌های تفکیک‌یافته نسبت به والدین خود در مطالعه‌ای از ۲۰۰

که ممکن است دابل‌هاپلوئیدهای مشتق‌شده از نسل دوم نسبت به نسل اول، ۵۰ درصد لاین نوترکیب بیشتری داشته باشد، بهتر است در صورت وجود لینکاژ، تولید لاین‌های دابل‌هاپلوئید تا نسل دوم به تعویق انداخته شوند (۵). فراوانی لاین‌های نوترکیب تولیدشده توسط روش بالک تک‌بذر همیشه بیشتر از میزان نوترکیب ایجادشده با روش F_۱ دابل‌هاپلوئید است (۳۰). انتخاب دوره‌ای روش دیگری است که سبب افزایش فراوانی تفکیک یافته‌های متجاوز شده است، به هر نوع سیستم اصلاحی که با استفاده از گزینش متوالی برای افزایش فراوانی ژن‌های مطلوب صفت کمی طراحی شود، انتخاب دوره‌ای گویند (۲۰ و ۲۱). در هر چرخه انتخاب دوره‌ای بوته‌های برتر از نظر صفت کمی مورد نظر انتخاب شده و سپس با تلاقی بین این ژنوتیپ‌های برتر، ترکیبات جدید ژنی تولید می‌شود (۱۳). این تکنیک سبب افزایش تجمع ژن‌های مطلوب، شکستن پیوستگی و توسعه پایه و اساس ژنتیکی جوامع اصلاحی شده و به همین دلیل احتمال بازیابی تفکیک یافته‌های متجاوز در چنین جمعیت‌هایی بیشتر است و به‌طور گسترده‌ای در گیاهان دگرگشن به‌کار گرفته شده است (۱۳ و ۲۰). در گیاهان خودگشن فقط گزینش براساس نتاج خود و یا لاین‌های خالص مورد توجه قرار گرفته است (۲۰). به‌طور کلی، در گیاهان خودگشن تئوری مقایسه‌ای بین روش‌های مختلف گزینش دوره‌ای انجام شد و مؤثرترین روش گزینش دوره‌ای براساس دابل‌هاپلوئیدی معرفی شد (۱۱).

برآورد تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی

نشان‌دهنده تفکیک متجاوز

در برنامه‌های اصلاحی به‌منظور پیدا کردن تفکیک یافته‌های متجاوز در نسل‌های در حال تفرق (مثلاً F_۲) دو لاین یا دو گونه با هم تلاقی داده شده و صفات مورد نظر را جهت

سرما در واریته‌های یولاف زمستانه و در نتاج حاصل از تلاقی آن‌ها در نسل‌های F_1 ، F_2 و F_3 مطالعه شد. تجزیه و تحلیل نتایج حاصل از F_1 نشان داد که مقاومت به سرما عمدتاً توسط ژن‌های مغلوب با اثرات افزایشی کنترل می‌شود. در بررسی نتاج F_2 شواهدی دال بر وجود اثرات متقابل غیرآلی مشاهده شد. اثرات قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی معناداری در آزمایشات نتاج F_1 و F_2 به‌دست آمد. در صورتی که اثر ترکیب‌پذیری خصوصی فقط در نسل دوم معنادار شد. در لاین‌های F_3 مشتق‌شده از نسل F_2 تفکیک متجاوز در خور توجیهی برای صفت مقاومت به سرما مشاهده شد (۱۶).

ب) مقاومت به گرما

نتاج حاصل از دو تلاقی بین یک رقم گندم حساس به گرما به منزله والد ماده و دو رقم مقاوم به گرما به منزله والد نر با استفاده از روش بالک تک‌بذر تا نسل F_4 پیش برده شدند و دو شاخص پایداری غشای سلولی و کاهش در مقدار کلرید تترازولیوم میتوکندری به‌منزله معیارهای مقاومت به گرما در نظر گرفته شدند. تفکیک متجاوز مثبت برای نتاج حاصل از دو تلاقی از نظر صفت پایداری غشای سلولی مشاهده شد و علت آن اثر افزایشی ژن‌های مکمل والدی گزارش شد. برای صفت مقدار کلرید تترازولیوم میتوکندری در هر دو تلاقی تفکیک یافته‌های متجاوز مثبت و منفی مشاهده شد. مشاهده تفکیک یافته‌های متجاوز مثبت نشان داد که برای بهره‌برداری از تنوع ژنتیکی موجود برای صفت پایداری گرمایی می‌توان از این دو تلاقی سود جست (۱۵). جوامع F_2 حاصل از تلاقی‌های دی‌آل چهار رقم گندم بهاره از لحاظ شاخص‌های تحمل به گرما نظیر پایداری غشای سلولی و میزان آسیب‌پذیری در سه مرحله رشدی متفاوت چهاربرگی، هفت‌برگی و مرحله ظهور برگ پرچم مطالعه شد. اثرات GCA فقط در مرحله چهاربرگی و

خانواده از جوامع $F_{2,3}$ حاصل از تلاقی بین دو رقم حساس و مقاوم به سرمای کلزا استفاده شد. صفات مرتبط با مقاومت به سرما شامل تعداد برگ در گیاه، وزن تر طوقه، وزن خشک طوقه و محتوی نسبی آب طوقه بر روی والدین و نسل F_3 ارزیابی شد. بین هر دو جمعیت در مورد صفات مذکور تفاوت معناداری مشاهده شد. تفکیک متجاوز در هر دو جهت مثبت و منفی در تمامی صفات مطالعه شده مشاهده شد. به‌عنوان مثال دامنه وزن تر طوقه در والدین بین ۵/۶ برای والد ضعیف‌تر و ۸/۴ برای والدی قوی‌تر بود، در حالی که در نتاج F_3 فنوتیپ‌هایی با دامنه بین ۰/۹ تا ۲۲/۷ مشاهده شد. با توجه به وقوع پدیده تفکیک متجاوز در تمامی صفات مطالعه شده، نتیجه‌گیری شد که صفت مقاومت به سرما در کلزا وراثت پلی‌ژنی دارد. تعداد کیوتی‌ال‌های شناسایی‌شده با اثرات افزایشی کوچک، وراثت پلی‌ژنیک بودن صفت مقاومت به سرما را نیز مورد تأیید قرار داد. علاوه بر این مشخص شد در صورتی که شناسایی این کیوتی‌ال‌ها در نسل‌های بعدی نیز تأیید شود، می‌توان از آن‌ها به‌طور مؤثری در انتخاب به کمک نشانگر جهت شناسایی ژنوتیپ‌های مقاوم به سرما استفاده کرد (۲). در مطالعه‌ای دیگر برای صفت مقاومت به سرما در جوامع در حال تفرق حاصل از تلاقی بین براسیکا ناپوس^۱ و براسیکا راپا^۲ تفکیک متجاوز مشاهده شد، با توجه به تعداد زیاد کیوتی‌ال‌های کنترل‌کننده صفت مذکور، پلی‌ژنیک بودن این صفت اثبات و مشخص شد هر دو والد اثرات افزایشی مثبت و منفی بر این صفت دارند (۳۱). همچنین گزارش شد که تفاوت اساسی از نظر صفت مقاومت به سرما بین واریته‌های گل کلم، مرتبط با تجمع ژن‌های دارای اثر افزایشی این صفت است (۹). مقاومت به

1. *B. napus*
2. *B. rapa*

(۱۰). در مطالعه دیگری بر روی ژنوتیپ‌های برنج نسل سوم جمعیت تلاقی برگشتی و والد تکراری آن در دو شرایط آبیاری و تنش رطوبتی از لحاظ عملکرد و اجزای آن مقایسه شدند. میانگین صفات مطالعه شده تحت تأثیر تنش رطوبتی در والد تکراری به شدت کاهش یافت و این کاهش در جمعیت حاصل از تلاقی برگشتی کمتر مشاهده شد. در هر دو وضعیت تنش رطوبتی و شرایط آبیاری در جمعیت تلاقی برگشتی، تفکیک یافته‌های متجاوز برای عملکرد و اجزای آن مشاهده شد. دلیل وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نسل‌های پیشرفته جوامع تلاقی برگشتی به مشارکت آل‌های مطلوب از والد وحشی که اثرات افزایشی برای صفات عملکرد و مقاومت در برابر تنش آبی داشت، نسبت داده شد (۳۶).

د) مقاومت به شوری

در مطالعه‌ای نسل‌های F_1 ، F_2 و نتایج حاصل از تلاقی برگشتی دو رقم گندم بهاره مقاوم (روشن) و حساس به شوری (فلات) از لحاظ صفات مختلف بررسی شدند. برای اکثر صفات مطالعه شده تفاوت معناداری مشاهده شد. نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که هر سه نوع عمل ژن در کنترل این صفات دخیل است و گزارش کردند که اثر پیچیده اپیستازی، مهم‌ترین اثر در کنترل صفت مقاومت به شوری است. وقوع پدیده تفکیک متجاوز در صفت نسبت سدیم به پتاسیم نشان‌دهنده به اشتراک گذاشتن ژن‌های متفاوت تحمل به شوری از طریق والدین و همچنین ماهیت پلی‌ژنی بودن صفت تحمل به شوری است. با توجه به وجود اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل صفات در این تلاقی، برای بهبود صفت مقاومت به شوری، روش گزینش دوره‌ای به دنبال روش شجره‌ای می‌تواند مفید باشد (۶). در مطالعه‌ای سه جمعیت هیبرید F_2 حاصل از تلاقی بین چهار ژنوتیپ گندم

اثرات SCA در تمامی مراحل معنادار شد. معنادار شدن اثرات GCA و SCA در مرحله چهاربرگی برای صفات بررسی شده نشان از دخالت اثرات افزایشی و غیرافزایشی در این مرحله داشت و معنادار شدن اثر SCA در دو مرحله دیگر به سبب اثرات غالبیت است. میانگین صفات عملکرد دانه، عملکرد خوشه و وزن دانه در خوشه در جوامع F_2 بیشتر از والدین بود. شاخص‌های ارزیابی شده در جوامع F_2 به طور معناداری در همه زمان‌ها نسبت به والدین خود بیشتر بودند و به نظر می‌رسید که توسط اثرات غیرافزایشی کنترل شده و به طور کلی، تفاوت میانگین بین نتاج و والدین ناشی از وقوع پدیده تفکیک متجاوز در تمامی مراحل است. همچنین مکانیسم تحمل به گرمای بالایی که در جمعیت‌های حاصل از تلاقی والدین مقاوم و حساس به دست آمده بود را می‌توان با اثر مکمل ژن‌ها توجیه کرد. عملکرد بالای این جوامع نشان داد که لاین‌های متحمل به گرما می‌توانند در نسل‌های در حال تفرق اولیه بدون هر گونه کاهش عملکرد گزینش شوند (۳۷). وقوع پدیده تفکیک متجاوز برای شاخص پایداری غشای سلولی در مطالعه دیگری نیز بر اثر به اشتراک گذاشتن ژن‌های مختلف متحمل به گرما از والدین برای افزایش مقاومت گرما در نتاج گزارش شد (۲۹).

ج) مقاومت به خشکی

دو جمعیت نوترکیب سورگوم (F_8) حاصل از تلاقی بین یک والد مقاوم به خشکی و دو ژنوتیپ حساس به خشکی از نظر صفات ارتفاع بوته، تعداد برگ در گیاه، طول خوشه، عملکرد دانه و صفت کیفی رنگ بذر تحت شرایط تنش خشکی مقایسه شدند. نتایج F_8 از نظر تمامی صفات تفکیک متجاوز نشان دادند. نتایج حاصل از مطالعات کیوتی‌ال برای صفات مذکور حاکی از وجود اثرات افزایشی ژن‌های به اشتراک گذاشته شده توسط والدین بود

می‌تواند سندی مبنی بر دخالت اثر غیرافزایشی ژن‌ها در وقوع این پدیده باشد. در هر حال این احتمال را که این پدیده به دلیل نشناختن آلل‌های با اثرات مکمل به وجود آمده باشد نمی‌توان منتفی دانست. از آنجا که هدف از وقوع پدیده تفکیک متجاوز برای اصلاح صفات مختلف (مثلاً مقاومت به شوری) دستیابی به فنوتیپ‌هایی است که برتر از والدین خود باشند و این تکنیک تا حدودی وقت‌گیر و نیازمند اداره جوامع گیاهی در سال‌های تفرق صفات است، برای تسریع نیل به این اهداف می‌توان در کنار این تکنیک از روش‌های مولکولی همچون انتقال ژن یا پرتو لیزر نیز استفاده کرد (۲۵ و ۲۶).

منابع

1. Albertson RC, Kocher TD (2005) Genetic architecture sets limits on transgressive segregation in hybrid cichlid fishes. *Evolution*, 59(3): 686-690.
2. Asghari A, Mohammadi SA, M oghaddam M, Toorchi M and Mohammadinasab AD (2008) QTL analysis for cold resistance-related traits in brassica napus using RAPD markers. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 5 (3&4): 188-192.
3. Burkhamer RL, Lanning SP, Martens RJ, Martin JM and Tal bert LE (1998) Predicting progeny variance from parental divergence in hard red spring wheat. *Crop Science* 38: 243-248.
4. Castro AJ, Hayes P, Vi ega L, Val es I (2008) Transgressive segregation for phenological traits in barley explained by two major QTL alleles with additivity. *Plant Breeding*, 127: 561-568.
5. Choo TM and R ieseberg E (1979) Doubled haploids for estimating genetic variances in presence of linkage and gene association. *Theoretical Applied Genetic* 55: 129-132.

نیمه مقاوم به شوری از نظر صفات طول ریشه‌چه و ساقه‌چه در غلظت‌های متفاوت شوری ارزیابی شدند و گزارش شد که هیبریدهای تفکیک‌یافته متجاوز نسبت به شوری در قیاس با والدین خود، طول ریشه‌چه و اندام هوایی بیشتری داشتند. نتایج نشان داد که تحمل به شوری اساس کیوتی‌ال دارد و والدین چنین هیبریدهایی ممکن است ژن‌های متفاوت و مکمل تحمل به شوری داشته باشند (۲۴).

نتیجه‌گیری

پدیده تفکیک متجاوز مختص صفاتی است که تحت کنترل چندین مکان ژنی هستند و وراثت پلی‌ژنی دارند. نتایج نشان داد که آلل‌های افزایش‌دهنده مقاومت به تنش‌های خشکی، شوری، گرما و سرما نه تنها از والد مقاوم بلکه از والد حساس نیز به نتایج منتقل شده و به دلیل تجمع آلل‌های غالب با اثرات مشابه از لوکوس‌های مختلف پدیده تفکیک متجاوز آشکار و به تولید فنوتیپ‌های برتر از والدین منجر می‌شود. برای حفظ و افزایش احتمال وقوع پدیده تفکیک متجاوز، مؤثرترین روش در میان روش‌های اصلاحی اداره جوامع گیاهی به ترتیب بالک تک‌بذر و انتخاب دوره‌ای است. در بالک تک‌بذر گزینش طبیعی انجام نمی‌شود و حداکثر تنوع در طول نسل‌های در طول تفکیک نگهداری می‌شود. تکنیک انتخاب دوره‌ای سبب افزایش تجمع ژن‌های مطلوب، شکستن پیوستگی و توسعه پایه و اساس ژنتیکی جوامع اصلاحی شده که در نهایت در هر دو روش احتمال مشاهده پدیده تفکیک متجاوز افزایش پیدا می‌کند. همچنین مطالعات کیوتی‌ال مهم‌ترین دلیل وقوع پدیده مذکور را عمل مکمل ژن‌ها می‌دانند و در موارد خاصی نیز ممکن است این پدیده بر اثر عمل غیرافزایشی ژن (اپیستازی، فوق غالبیت) رخ دهد. شایان ذکر است که گاهی پدیده تفکیک متجاوز برای صفاتی مشاهده می‌شود که لاین‌های والدی فاقد آلل‌های مکمل‌اند و این مشاهدات

6. Dashti H, Naghavi MR and Tajabadipour A (2010) Genetic analysis of salinity tolerance in a bread wheat cross. *Journal of Agriculture Science Technology*.12: 347-356.
7. Devicente MC and Tanksley SD (1993) QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato crosses. *Genetics*. 134:585-596.
8. Engels WR (1983) The P family of transposable elements in *Drosophila*. *Annual Review Genetic*. 17: 315-344.
9. Fuller MP (1993) Varietal differences in frost hardiness of cauliflower. *Aspects of Applied Biology*. 34: 179-182
10. Gebre A (2011) Heritability and genetic advance in recombinant inbred lines for drought tolerance and other related traits in sorghum (*sorghum bicolor*). *Continental Journal Agricultural Science* 5(1): 1-9
11. Goldringer I, Rabant P, Galais A (1996) Theoretical comparison of recurrent selection methods for the improvement of self-pollinated crops. *Crop Science* 36: 1171-1180.
12. Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal Biology Science* 9: 463-492
13. Hallauer AR (1985) Compendium of recurrent selection methods and their application. *Critical reviews in plant sciences*. 3(1): p. 1-33
14. Hladovska Z, Bimova BV, Mikula O, Pialek J, Macholan M (2013) Transgressive segregation in a behavioral trait? Explorative strategies in two house mouse subspecies and their hybrids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 225-235.
15. Ibrahim AMH and Quick JS (2001) Heritability of heat tolerance in winter and spring wheat, *Crop Science*, 41:1401-1405.
16. Jenkins G (1969) Transgressive segregation for frost resistance in hexaploid oats (*Avena spp.*) *The Journal of Agricultural Science*, 73:477-482
17. Johns EB, Tittley M, Wilson RN (2009) Single seed descent as a breeding method for Swedes (*Brassica napus L. var. napobrassica* Peterm). *Euphytica* 169:387-401
18. Jinks JL, Pooni HS (1976) Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. *Heredity* 36: 253-266.
19. Kleinjans A, Han F (2002) Molecular mapping of the barley genome. In: Slafer GA, Molinacano JL, Savin R, Araus JL, Romagosa I, eds. *Barley science: recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality*. New York: Food Products Press: 31-63.
20. Kuczynska A, Surma M, Kaczmarek Z, Adamski T (2007) Relationship between phenotypic and genetic diversity of parental genotypes and the frequency of transgression effects in barley (*Hordeum vulgare L.*). *Plant breeding*.126:361-368.
21. Kuczynska A, Surma M, Adamski T (2007) Methods to predict transgressive segregation in barley and other self-pollinated crops. *Journal Applied Genetic* 48(4):321-328
22. Loren HR, Widmer A, Arntz AM and Burke B (2003) The genetic architecture necessary for transgressive segregation is common in both natural and domesticated populations. *Physiological Transactions of the Royal Society*. 358 (1434): 1141-1147.
23. Michael AB and Matthews PT (2005)

- Hybridization, transgressive segregation, genetic covariation, and adaptive radiation. Trends in Ecology and Evolution. 20(7): 358-361.
24. Noori SA and Harati M (2005) B reeding for salt-resistance using transgressive segregation in Spring Wheat, Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran 16(3): 217-222.
 25. Noori SA and Sokhansanj A (2008) Wheat plants containing an *osmotin* gene show enhanced ability to produce roots at high NaCl concentration. Russian Journal of Plant Physiology. 55(2): 256-258.
 26. Noori SA, Ferdosizadeh L, Izadi-Darbandi A, Mortazavian S.M.M and Saghafi S (2011) Effects of Salinity and Laser Radiation on Proline Accumulation in Seeds of Spring Wheat. Journal of Plant Physiology and Breeding. 1(2): 11-20.
 27. Rieseberg LH, Archer MA, Wayne RK (1999) Transgressive segregation, adaptation and speciation. Heredity 83: 363-372.
 28. Rick CM and Smith PG (1953) Novel variation in tomato species hybrids. The American Naturalist. 87: 359-375.
 29. Saadalla MM, Shanahan JF and Quick JS (1990) Heat tolerance in winter wheat: I. hardening and genetic effects on membrane thermo stability. Crop Science 30:1243- 1247.
 30. Snape JW (1976) A theoretical comparison of diploidised haploid and single seed descent populations. Heredity 36: 275-277.
 31. Teutonic O, Osborn TC (1994) Mapping of RFLPs and qualitative trait loci in *Brassica Rapa* and comparison to the linkage maps of *B. napus*, *B. oleracea*, and *Arabidopsis thaliana*. Theoretical and Applied Genetics, 89:885-894.
 32. Tinker NA, Mather DE, Rosnagel BG, Kasha KJ, Kleinhofs A, Hayes PM, et al. (1996) Regions of the genome that affect agronomic performance in two-row barley. Crop Science 36: 1053-1062.
 33. Upadhyaya HD, Sharma S, Gowda LL (2011) Major genes with additive effects for seed size in kabuli chickpea (*Cicer arietinum* L.). Indian Academy of Sciences, 90(3): 1-4.
 34. Vega U and Frey KJ (1980) Transgressive segregation in inter and intra specific crosses of barley. Euphytica. 29:585-594.
 35. Voigt PW and Tischler CR (1994) Leaf characteristic variation in hybrid love grass populations. Crop Science. 34: 679-684.
 36. Varma CMK, Gouda PK, Saikumar S, Shenoy V (2012) Transgressive Segregation for yield traits in *oryza sativa* IR58025B X *Oryza meridionalis* Ng. Bc2 F3 Population under Irrigated and Aerobic Conditions. Journal Crop Science and Biotechnology. 5(3): 231-238.
 37. Yildirim M, Bahar B, Koc M, Barutcular C (2009) Membrane thermal stability at different developmental stages of spring wheat genotypes and their diallel Cross Populations. Tarim Bilimleri Dergisi. 15(4) 293-300.
 38. Wang C, Ulloa M, Roberts PA (2008) A transgressive segregation factor (RKN2) in *Gossypium barbadense* for nematode resistance clusters with gene *rkn1* in *G. hirsutum*. Molecular Genetic Genomics, 279:41-52.