شیلات، مجله منابع طبیعی ایران
دوره ۶۸، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۴

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۳/۱۸
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۶/۲۲

ص۵۰۵-۵۲۰

آنالیز دی‌آلل کراس برخی صفات تولیدمثلی در ماهیان زینتی (*Puntius tetrazona*)

❖ **غلامرضا داشاب*:** استادیار ژنتیک و اصلاح دام، گروه علوم دامی، دانشکدهٔ کشاورزی، دانشگاه زابل
❖ **حسین اکبری:** دانشجوی کارشناسی ارشد ژنتیک و اصلاح دام، گروه علوم دامی، دانشکدهٔ کشاورزی، دانشگاه زابل
❖ **سید ایمان فاضل:** دانشجوی کارشناسی ارشد ژنتیک و اصلاح دام، گروه علوم دامی، دانشکدهٔ کشاورزی، دانشگاه زابل

چکیده

از بهترین روش‌های به‌نژادی ماهیان جداسازی دودمان‌های خالص با توان تولید دورگه‌های پرمحصول است. در مطالعهٔ حاضر تأثیرات هتروزیس، افت به واسطهٔ همخونی، تأثیرات مادری، ترکیب‌پذیری عمومی و ترکیب‌پذیری خصوصی صفات مربوط به تولیدمثل شامل تعداد تخم تولیدی، تعداد تخم هچ‌شده و درصد هچ نتاج خالص و دورگه‌های حاصل از تلاقی گونهٔ تایگر و دوسویهٔ آن یعنی گرین و آلبینو بارب در قالب طرح دی‌آلل کراس کامل بررسی شد. نتایج بیانگر منفی بودن میزان هتروزیس در هر سه صفت مذکور بود و هیچ‌کدام از دورگه‌ها نسبت به نتاج والدین خالص خود در صفات مورد بررسی برتری نشان ندادند. همچنین، نتایج نشان داد که بیشترین میزان افت به واسطهٔ همخونی در بین تلاقی‌ها مربوط به صفت تولید تخم و کمترین میزان آن نیز مربوط به درصد هچ بود. این بررسی نشان می‌دهد زمانی که از سویهٔ آلبینو به‌منزلهٔ لاین مادری استفاده شود، عملکرد دورگه‌های حاصل نسبت به سایر تلاقی‌ها بالاتر است و تأثیرات مادری مثبتی دارد. بنابراین، این سویه می‌تواند به‌منزلهٔ لاین مادری در تلاقی‌ها استفاده شود. مقایسهٔ میزان ترکیب‌پذیری عمومی نشان‌دهندهٔ برتری ژنتیکی افزایشی تایگر بارب نسبت به دو سویهٔ دیگر در صفت تعداد تخم تولیدی است و بیانگر این نکته است که این سویه می‌تواند ارزش‌های اصلاحی (GCA) خود برای قدرت تخم‌ریزی را به نتاج خود منتقل کند. همچنین، بالاترین میزان ترکیب‌پذیری خاص که به منظور استفاده از حداکثر توان ژنتیک غیرافزایشی دورگه‌هاست برای صفات تعداد تخم تولیدی، تعداد تخم هچ‌شده و درصد هچ به ترتیب مربوط به دورگه‌های حاصل از تلاقی‌های تایگر نر با گرین ماده، تایگر نر با آلبینوی ماده و آلبینوی نر با گرین ماده است.

واژگان کلیدی: توانایی ترکیب خاص، توانایی ترکیب عمومی، دی‌آلل کراس، ماهی زینتی، هتروزیس.

* نویسندهٔ مسئول تلفن: ۰۵۱۱۵۲۲۴۸۸۷
Email: dashab@uoz.ac.ir

۱. مقدمه

در دنیا صدها گونه ماهیان زینتی وجود دارد و انسان توانسته از طریق تکثیر گزینشی و انتخاب ژنتیکی صدها نژاد دیگر نیز به وجود آورد. در طبیعت گونه‌های زیادی وجود دارند که از نظر فرم و رنگ چندان زیبا نیستند، ولی انسان از طریق گزینش توانسته است انواع نژادهای زیبایی از آن‌ها تولید کند (Changizi et al., 2008).

ماهیان زینتی به دو گروه ماهیان زینتی آب شیرین و آب شور تقسیم می‌شوند. در مورد ماهیان آکواریومی، نگهداری ماهیان آب شیرین نسبت به ماهیان آب شور تا اندازه‌ای آسان‌تر است، زیرا شرایط لازم برای ماهیان آب شور بسیار حساس است. ماهیان زینتی آب شیرین از نظر تکثیر به دو گروه تخم‌گذار و زنده‌زا تقسیم می‌شوند (Emadi, 1982). ماهیان بارب از جمله ماهیان زینتی تخم‌گذار و متعلق به خانوادهٔ کپورماهیان آب گرم‌اند. گونه‌های مختلفی از آن‌ها در آکواریوم‌های آب شیرین نگهداری می‌شوند. بارب‌ها عموماً به صورت دسته‌جمعی و در دسته‌های ۵ تا ۸تایی نگهداری می‌شوند. به طور عمومی ۵ تا ۳۵ سانتی‌متر رشد و به طور میانگین ۶ تا ۸ سال نیز عمر می‌کنند. از آن‌جا که رنگ بارب‌ها برای آکواریوم‌داران بسیار مهم است، تعداد زیادی دورگه به منظور بهبود رنگ تولید شده است. نمونه‌هایی از سویه‌های تکثیریافته از تایگر بارب شامل آلبینو تایگر بارب، تایگر بارب سبز و تایگر بارب طلایی‌اند (Aquaticcommunity, 2013).

تلاقی دی‌آلل کراس روشی برای تولید نتاج دورگه از نسل خالص است. اصطلاح دی‌آلل یونانی است و دلالت بر همهٔ تلاقی‌های ممکن در میان مجموعه‌ای از حیوانات نر و ماده دارد (Rajender Parsad, 2000). همچنین، تلاقی دی‌آلل معمولاً به منظور بهبود رشد، افزایش عملکرد و مقاومت در برابر بیماری انجام می‌گیرد (Bakes and Gorda, 1995; Kwaye et al., 2008; Owolade et al., 2009; Wolters and Johnson, 1995. (1954) Hayman نیز دی‌آلل کراس را به‌منزلهٔ دسته‌ای از همهٔ تلاقی‌های ممکن بین ژنوتیپ‌ها تعریف کرد که ممکن است افراد، کلون‌ها، لاین‌های هموزیگوت و غیره باشند. طرح دی‌آلل به منظور استفاده از توان ژنتیکی افزایشی و غیرافزایشی لاین‌ها با عنوان: ۱- توانایی ترکیب عمومی (GCA)[1] و ۲- توانایی ترکیب خاص (SCA)[2] است. GCA یک لاین همخون و متوسط عملکرد دورگه‌هاست، که این لاین و لاین‌های دیگر انتخاب‌شده از یک جمعیت را با جفت‌گیری‌های تصادفی تولید می‌کنند و توانایی ترکیب خاص نیز اشاره به یک جفت از لاین‌های همخون درگیر در یک تلاقی دارد (Rajender Parsad, 2000).

به طور کلی، روش‌های دورگه‌گیری به طور گسترده‌ای برای افزایش بهره‌وری گونه‌های تجاری استفاده می‌شود و مطالعات نشان داده است که دورگه‌های حاصل از تلاقی گونه‌های تجاری حدود ۲۰ تا ۲۵ درصد عملکرد بالاتری از لاین‌های خالص دارند (Bakes and Gorda, 1995; Vandeputte et al., 2002; Nielsena et al., 2010). مزیت اصلی سیستم‌های دورگه‌گیری ایجاد هتروزیس در دورگه‌هاست. مطالعات هتروزیس می‌تواند پایه‌ای

1. Genetic Combining Ability
2. Specific Combining Ability

برای بهره‌برداری از ترکیبات باارزش دورگه فراهم کند. در همین حال، توانایی ترکیب می‌تواند روشی برای شناسایی ژرم پلاسم ارائه دهد و می‌تواند همراه با تجزیه و تحلیل هتروزیس برای تعیین سودمندی گونه‌ها در برنامه‌ای اصلاحی استفاده شود (Shengyan et al., 2013).

مطالعات محدودی به منظور استفاده از توان ژنتیکی افزایشی و غیرافزایشی ژن‌های مختلف کنترل‌کنندهٔ صفات اقتصادی و تجاری در نژادهای مختلف ماهی با استفاده از طرح دی‌آلل کراس در سراسر دنیا انجام گرفته است. Nguyen et al. (2009) با استفاده از طرح دی‌آلل کراس کامل خصوصیات ژنتیکی افزایشی و غیرافزایشی، شامل میزان هتروزیس، تأثیرات ژنتیکی توان ترکیب عمومی و اختصاصی چهار سویهٔ تیلاپیای قرمز[1] را با استفاده از ۱۲۸۰ رکورد جمع‌آوری‌شده در دو محیط آزمایشی بررسی کردند. نتایج نشان داد که توان ترکیب عمومی در سویهٔ مالزی بالاترین و در سویهٔ استرلینگ پایین‌ترین است. همچنین، میزان هتروزیس متوسط وزن بدن در همهٔ محیط‌های آزمایش کم برآورد شد (۲/۴٪) و از نظر آماری تفاوت معنی‌داری بین سویه‌های خالص مشاهده نشد. در همهٔ محیط‌ها سویهٔ مالزی[2] بالاترین رتبه و در مقابل سویهٔ استرلینگ[3] پایین‌ترین رتبه را در تأثیرات متقابل داشت. در مطالعهٔ دیگری با طرح دی‌آلل کامل بین پنج سویه قزل‌آلای رنگین‌کمان رودخانه‌ای نتایج نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین سویه‌های مختلف از نظر توان ترکیب عمومی وجود دارد، اما میزان هتروزیس برای رشد و بقا بین آن‌ها پایین گزارش شد (Gjerde and Refstie, 1984). بنابراین، هدف از مطالعهٔ حاضر بررسی میزان هتروزیس، تأثیرات مادری، توانایی ترکیب عمومی و اختصاصی صفات تولیدمثلی نتاج دورگه حاصل از تلاقی سه سویهٔ تایگر، گرین و آلبینو بارب در قالب طرح دی‌آلل کراس کامل است.

۲. مواد و روش‌ها

۱.۲. جمعیت مورد مطالعه

در تحقیق حاضر سه سویه ماهیان بارب شامل گرین بارب، تایگر بارب و بارب آلبینو از مراکز تکثیر ماهیان زینتی محلی شهرستان مشهد با تعداد مناسب تهیه و با نسبت مشخص جنسیتی (سه نر و دو ماده) تلاقی و تکثیر شدند. خالص‌سازی طی دو نسل صورت گرفت سپس، ماهیان نسل دوم مطابق جدول ۱ در قالب طرح دی‌آلل کراس کامل تلاقی یافتند و از هر کدام از تلاقی‌ها به صورت تصادفی تعداد ۴۰ نتاج به‌منزلهٔ نمونه انتخاب و صفات مورد مطالعه دربارهٔ آن‌ها اندازه‌گیری شدند.

۲.۲. شرایط پرورش

در ابتدا سالنی برای آزمایش به ابعاد ۳ × ۲/۴۰ × ۲/۳۰ (طول × عرض × ارتفاع) انتخاب شد. سپس، از ۱۰ آکواریوم به طول ۵۰ و عرض ۳۰ و ارتفاع ۴۰ سانتی‌متر و با گنجایش ۵۰ لیتر استفاده شد، که ۹ عدد برای انجام تلاقی‌ها و ۱ عدد هم برای قرنطینه بود. پمپ هوا با توان ۴۵ وات و ۶ خروجی به کار رفت که عمل هوادهی به آکواریوم‌ها به وسیلهٔ آن

1. Oreochromis SPP
2. Malaysian strain
3. Stirling strain

انجام گرفت. از یک دماسنج برای نشان دادن دمای محیط و تعداد ۱۰ عدد هم برای نشان دادن دمای آب استفاده شد. برای تصفیهٔ آب از فیلتر بیوشیمی (برای هر آکواریوم ۱ عدد) بهره گرفته شد و هر روز مقدار ۲۵ درصد از آب آکواریوم‌ها با آب تازه و هم‌دما تعویض شد. ماهی‌ها طی دورهٔ آزمایش با آرتمیای زنده، کرم خونی منجمد و بیومار فرانسه (کنسانترهٔ گرانوله سرشار از پروتئین است و در هم‌سایز کردن ماهی‌ها بسیار مؤثر است) تغذیه شدند و داروهای مورد استفاده متیلن‌بلو (برای درمان انگل‌های خارجی، مقدار ۳ میلی‌گرم در لیتر در هر بار تعویض آب آکواریوم)، کپسول تتراسایکلین (به صورت حمام دارویی به مقدار یک کپسول در یک لیتر آب و به مدت ۵–۷ دقیقه) و داروی ضد قارچ (در هنگام ابتلا به بیماری قارچی از داروی مالاشیت گرین (Malachite green) به مقدار یک قطره به ازای هر ۴ لیتر آب در یک دورهٔ درمانی ۱۴روزه) بود. پس از پر شدن آکواریوم‌ها با آب تازهٔ شهری و انجام عمل کلرزدایی و ایجاد دمای ۲۹ درجهٔ سانتی‌گراد در همهٔ آن‌ها ماهی‌ها با نسبت جنسی سه نر و دو ماده به آکواریوم‌ها انتقال داده شدند. ضمناً در هر آکواریوم از شیشهٔ جداکننده در وسط به مدت ۷ روز قبل از جفت‌گیری (به منظور ایجاد علاقه و انگیزه بین دو جنسیت نر و ماده) استفاده شد. ماهی‌ها روزانه در ۳ وعده طی ساعات ۷، ۱۳ و ۲۰ غذادهی می‌شدند. طول مدت روشنایی ۱۴ و تاریکی ۱۰ ساعت در نظر گرفته شد. از آن‌جا که ماهیان بارب تخم‌های خود را می‌خورند از توری مشبک برای جداسازی تخم‌ها از والدین استفاده شد. تمامی شرایط از نظر نگهداری، تعداد وعده و میزان غذادهی در تمامی آکواریوم‌ها کاملاً یکسان صورت پذیرفت. دمای آب طی مدت آزمایش ۲۹ درجهٔ سانتی‌گراد و pH آب ۶/۹ حفظ شد. نخست، با استفاده از دستگاه pHمتر میزان آن اندازه‌گیری شد؛ اگر میزان pH بالا باشد، با استفاده از دستگاه پالایندهٔ آب (دستگاهی که آب را سبک می‌کند) سختی آن به نزدیک صفر رسانده می‌شود؛ بدین ترتیب pH آب در حد نرمال رسانده شد و اگر pH آب بالا باشد، به ازای هر ۴۰ لیتر آب یک کیلوگرم مرجان خردشده در داخل توری در زیر بستر قرار می‌گیرد تا pH آب به محدودهٔ مورد نظر برسد.

۳.۲. صفات مورد مطالعه

در این بررسی صفات مربوط به تولیدمثل شامل تعداد تخمک آزادشده در هر دوره تخم‌ریزی، تعداد تخم‌های هچ‌شده همچنین، درصد هچ در چهار دوره تخم‌ریزی چهارماهه در هر تلاقی ارزیابی و تجزیه و تحلیل ژنتیکی شد.

۴.۲. تجزیه و تحلیل آماری

جدول تلاقی سه سویه از ماهیان زینتی در طرح دی‌آلل کراس کامل به شرح ذیل است:

جدول ۱. دی‌آلل کراس کامل بین سه جنس ماهی بارب با نسبت جنسیتی سه نر و دو ماده

		نر		
		T	G	A
تلاقی				
ماده	T	TT	GT	AT
	G	TC	GG	AG
	A	TA	GA	AA

T: تایگر بارب، G: گرین بارب، A: آلبینو بارب

توانایی ترکیب عمومی، که برآیند ارزش ژنتیکی

افزایشی هر سویه است، مطابق با فرمول ذیل محاسبه شد:

$$GCA_i = \frac{\sum X_{i.} + \sum X_{.j}}{2n-2} - (\frac{2n}{2n-2})\bar{\bar{X}}$$
$$i = 1,2,3$$
$$j = 1,2,3$$
$$i = j$$

در فرمول فوق GCA_i توانایی ترکیب عمومی سویهٔ i ؛ $X_{i.}$ عملکرد نتاج مربوط به سویهٔ i هنگامی که به‌منزلهٔ لاین پدری استفاده می‌شود؛ $X_{.j}$ عملکرد نتاج مربوط به سویهٔ j هنگامی که به‌منزلهٔ لاین مادری استفاده می‌شود؛ n تعداد سویه‌های مورد استفاده در تلاقی و $\bar{\bar{X}}$ میانگین عملکرد کل نتاج است.

تأثیرات مادری که بیانگر درجهٔ شایستگی سویه‌های مختلف در نقش پایهٔ مادری است از فرمول زیر محاسبه شد:

$$Me_i = \frac{\sum X_{i.} + \sum X_{.i}}{n}$$

که در فرمول فوق Me_i تأثیرات مادری سویهٔ i؛ $X_{i.}$ عملکرد نتاج مربوط به سویهٔ i هنگامی که به‌منزلهٔ لاین پدری استفاده می‌شود؛ $X_{.i}$ عملکرد نتاج مربوط به سویهٔ i هنگامی که به‌منزلهٔ لاین مادری استفاده می‌شود.

توانایی ترکیب اختصاصی دورگه‌ها از فرمول ذیل محاسبه شد:

$$AB_{ij} = \bar{\bar{X}} + GCA_i + GCA_j + Me_j + SCA_{ij}$$
$$SCA_{ij} = AB_{ij} - (\bar{\bar{X}} + GCA_i + GCA_j + Me_j)$$

که در فرمول فوق AB_{ij} توانایی تولید نتاج حاصل از تلاقی سویهٔ i به‌منزلهٔ لاین پدری و سویهٔ j به‌منزلهٔ لاین مادری؛ GCA_i توانایی ترکیب عمومی سویهٔ i ؛ GCA_j توانایی ترکیب عمومی سویهٔ j؛ Me_j تأثیرات مادری سویهٔ j که به‌منزلهٔ لاین مادری استفاده شده است و SCA_{ij} توانایی ترکیب اختصاصی دورگه‌های حاصل از تلاقی دو سویهٔ i و j است.

افت به واسطهٔ همخونی با فرمول زیر محاسبه شد:

$$ID = \frac{\sum_{i=1}^{3}\sum_{j=1}^{3} X_{ij}}{n} - \bar{\bar{X}}$$
$$i = j$$

در فرمول فوق ID درصد افت به واسطهٔ همخونی و X_{ij} عملکرد نتاج حاصل از تلاقی دو سویهٔ i و j است.

و نهایتاً میزان هتروزیس در نتاج دورگ از فرمول ذیل برآورد شد:

$$Heterosis = \frac{\sum_{i=1}^{3}\sum_{j=1}^{3} X_{ij}}{n} - \bar{\bar{X}}$$
$$i \neq j$$

که در فرمول فوق Xij عملکرد نتاج حاصل از تلاقی دو سویهٔ i و j است. تمامی آنالیزهای ژنتیکی با نرم‌افزار SPAR3.0 (Sangeeta et al., 2012) انجام شدند.

۳. نتایج

مطالعهٔ حاضر با هدف بررسی تفاوت خصوصیات تولیدمثلی نتاج حاصل از سویه‌های مختلف ماهیان بارب و دورگه‌های آن‌ها، در قالب طرح دی‌آلل کراس کامل، صورت پذیرفت. با توجه به این‌که تاکنون هیچ نوع مطالعه‌ای در خصوص صفات تولیدمثلی در بین سویه‌های مختلف ماهیان انجام

نشده، بنابراین نتایج تحقیق حاضر با سایر صفات مورد مطالعه در طرح دی‌آلل کراس مقایسه و تحلیل شد.

نتایج چهار دوره تخم‌ریزی (جدول ۲) نشان داد زمانی که از سویهٔ تایگر و گرین به‌منزلهٔ لاین مادری در تلاقی استفاده شد، میزان تأثیرات مادری برای هر سه صفت اندازه‌گیری‌شده (تعداد تخمک آزادشده، تعداد تخم هچ‌شده و درصد هچ) منفی بود و این بیانگر این است که تایگر و گرین نمی‌توانند در نقش پایهٔ مادری عملکرد خوبی در تولید نتاج دورگ داشته باشند، اما هنگامی که از سویهٔ آلبینو در نقش پایهٔ مادری استفاده شد میزان عملکرد در صفات مذکور مثبت برآورد شد.

نتایج مربوط به توان ترکیب عمومی سویه‌های مختلف ماهیان زینتی در جدول ۲ ارائه شده است. در مطالعهٔ حاضر نتایج ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) نشان داد که میزان تخم تولیدی در تایگر بالاترین و در گرین پایین‌ترین مقدار است. با توجه به این‌که قدرت ترکیب‌پذیری عمومی از تأثیرات افزایشی ژن‌ها متأثر است و تأثیرات غالبیت یا ناچیزند یا اصلاً وجود ندارند. بنابراین، با توجه به نتایج انتظار می‌رود که تایگر بارب با بالاترین میزان GCA بتواند قدرت تخم‌ریزی بالاتری را به نتاج خود منتقل کند. همچنین، نتایج جدول ۲ نشان می‌دهد که برای صفت تعداد تخم هچ‌شده نیز تایگر بالاترین و آلبینو پایین‌ترین توان ترکیب عمومی را دارند. بنابراین، تایگر بارب به دلیل GCA مثبت می‌تواند در تولید نتاج هیبرید با عملکرد بالا در صفت تعداد تخم هچ‌شده از طریق روش‌های کلاسیک اصلاحی (طرح دی‌آلل کراس) استفاده شود.

با توجه به این‌که ترکیب‌پذیری عمومی از تأثیرات ژنی به صورت افزایشی متأثر است و توارث این نوع صفات قابل انتقال از نسلی به نسل دیگر است، بنابراین برای صفت تعداد تخم هچ‌شده سویه‌ای که دارای بیشترین توان ترکیب عمومی است سبب تولید نتاجی می‌شود که تعداد تخم هچ‌شدهٔ بالاتری نسبت به سایر سویه‌ها دارند. دربارهٔ نتایج تجزیهٔ ترکیب‌پذیری عمومی GCA برای صفت درصد هچ به ترتیب گرین و آلبینو بیشترین و کمترین مقدار را نشان دادند که این امر حاکی از اهمیت واریانس ژنتیکی افزایشی در توارث این صفت در گرین است.

توانایی ترکیب خاص در تلاقی دی‌آلل را می‌توان برای شناخت والدین برتر از نظر قدرت ترکیبی آلل‌های متفاوت به کار برد (Townsend et al., 2013). میزان توانایی ترکیب اختصاصی نتاج حاصل از تلاقی‌های مختلف در جدول ۲ آورده شده است. نتایج مربوط به ترکیب‌پذیری اختصاصی (SCA) نشان داد که تلاقی بین تایگر نر و گرین ماده دارای بالاترین میزان ترکیب‌پذیری اختصاصی برای صفت مربوط به تعداد تخمک تولیدی است، که مرتبط با تأثیرات غیرافزایشی ژن‌ها از جمله غالبیت است. همچنین، پایین‌ترین مقدار آن در تلاقی بین آلبینوی نر و تایگر ماده مشاهده شد. بنابراین، در تلاقی آلبینوی نر و تایگر ماده تأثیرات غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل تعداد تخمک تولیدی نقشی ندارند.

اطلاعات میزان توان ترکیبی اختصاصی نشان داد که نتاج حاصل از تلاقی‌های خالص تایگر، گرین و آلبینو به ترتیب بیشترین و کمترین مقدار SCA را دارند. در بین تلاقی‌هایی که منجر به نتاج دورگه شده است بیشترین مقدار توانایی ترکیب خاص مربوط به

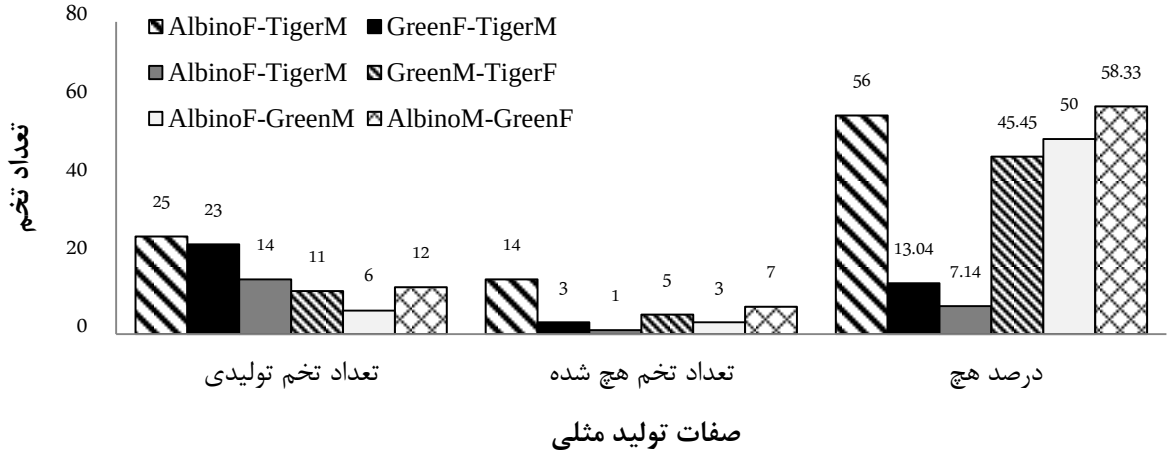
هیبرید حاصل از تایگر نر با آلبینوی ماده است. از آن‌جا که توانایی ترکیب خاص از تأثیرات غیرافزایشی ژن‌ها همچنین، تأثیرات غالبیت متأثر است، بنابراین می‌توان این‌چنین استنباط کرد که تایگر نر و آلبینوی ماده بیشترین توانایی را در انتقال ژن‌های مربوط به صفت تعداد تخم هچ‌شده به نتاج خود دارند. تلاقی گرین بارب خالص با این‌که میزان SCA بالایی دارد، اما نتاج حاصل از تلاقی این سویه با سایر سویه‌ها دارای توانایی ترکیب خاص منفی بود. فاکتورهای محیطی همچون نور، دما و pH می‌تواند عامل تغییر در نحوهٔ عمل ژن‌ها باشد، اما از آن‌جا که این آزمایش‌ها در شرایط محیطی یکسان و کنترل‌شده صورت پذیرفت بنابراین، این پدیده می‌تواند ناشی از اثر متقابل ژن‌های میزبان و تأثیرات غیرافزایشی و پدیدهٔ غالبیت باشد.

جدول ۲. تأثیرات مادری، قدرت ترکیب عمومی و توان ترکیب اختصاصی نتاج هیبرید برای صفات تولیدمثلی

		چهار دوره تخم‌ریزی		
		کل تخم تولیدی	تعداد تخم هچ‌شده	درصد هچ
تأثیرات مادری	تایگر	-۲۱/۰۰	-۱۲/۶۷	-۲/۶۱
	آلبینو	۲۵/۳۳	۱۸/۳۳	۱۲/۰۴
	گرین	-۴/۳۳	-۵/۶۷	-۹/۴۳
قدرت ترکیب عمومی	تایگر	۲۰/۴۲	۱۰/۳۳	-۳/۵۳
	آلبینو	۴/۶۷	-۱۰/۴۲	-۵/۶۳
	گرین	-۲۵/۰۸	۰/۰۸	۹/۱۵
قدرت ترکیب اختصاصی	T/T	۱۵۹/۲۸	۱۱۳/۵۶	۲۱/۲۰
	T/A	-۱۳۹/۵۰	۶۱/۸۶	-۳۹/۸۹
	T/G	۴۲۸/۵۶	-۴۹/۶۴	۳۵/۰۲
	A/T	-۱۵۵/۱۷	۵۰/۸۶	-۴۳/۸۰
	A/A	۱۰۴/۴۴	۷۵/۰۶	۲/۵۴
	A/G	۳۴/۵۰	-۴۴/۹۱	۵۴/۸۶
	G/T	۴۰۲/۸۱	-۶۱/۶۴	۳۹/۸۵
	G/A	۱۸/۸۳	-۵۵/۹۱	۵۰/۹۵
	G/G	۱۷۲/۶۱	۱۰۳/۰۶	۸/۰۲

نتایج توانایی ترکیب خاص (جدول ۲) نشان داد که تخم دورگه‌های حاصل از تلاقی آلبینوی نر با گرین ماده بیشترین درصد هچ را نسبت به سایر دورگه‌ها دارند و پس از آن نیز به ترتیب دورگه‌های حاصل از تلاقی گرین نر و آلبینوی ماده همچنین، گرین نر و تایگر ماده بیشترین قدرت ترکیب اختصاصی را دارند، که نشان می‌دهد این تلاقی‌ها بهترین و بیشترین قابلیت انتقال به نتاج را برای این صفت دارند؛ علاوه بر تأثیرات غیرافزایشی ژن، تأثیرات غالبیت هم در این مورد تأثیرگذارند. همچنین، در بررسی مربوط به صفت درصد هچ تخم‌ها کمترین میزان SCA مربوط به تلاقی آلبینوی نر و تایگر ماده و پس از آن تایگر نر و آلبینوی ماده مشاهده شد.

شکل ۱ خصوصیات تولیدمثلی نتاج دورگه حاصل از تلاقی سه سویه ماهیان بارب را نشان می‌دهد. همان طور که در نمودار نشان داده شده است، زمانی که از آلبینو در نقش والد ماده و تایگر در نقش والد نر استفاده شده بیشترین تعداد تخم تولید شده است و پس از آن گرین ماده و تایگر نر نیز تعداد تخم بیشتری نسبت به سایر تلاقی‌ها دارند. بنابراین، نتاج حاصل از این تلاقی‌ها می‌توانند به‌منزلهٔ بهترین ترکیبات برای این صفت در نظر گرفته شوند. در بررسی صفت مربوط به تعداد تخم هچ‌شده باز هم ترکیب آلبینوی ماده و تایگر نر بالاترین میزان را نشان می‌دهند و در تلاقی آلبینوی ماده با تایگر نر کمترین تعداد تخم هچ‌شده مشاهده می‌شود. در بحث صفت درصد هچ بیشترین مقدار مربوط به زمانی است که آلبینوی نر با گرین ماده تلاقی داده شدند. همچنین، پایین‌ترین مقدار هم مربوط به تلاقی بین آلبینوی ماده با تایگر نر است. به طور کلی، در بررسی هم‌زمان هر سه صفت بهترین ترکیب مربوط به تلاقی آلبینوی ماده و تایگر نر است، که از نظر هر سه صفت برتری دارد.



شکل ۱. خصوصیات تولیدمثلی نتاج حاصل از هیبریدهای مختلف سه سویه از ماهیان زینتی

نتایج مربوط به افت به واسطهٔ همخونی و میزان هتروزیس صفات تولیدمثلی در جدول ۳ ارائه شده است. نتایج نشان داد که میزان هتروزیس در همهٔ دوره‌های تخم‌ریزی همچنین، در کل چهار دوره منفی برآورد شد. Gjerde and Maluwa (2006) برای صفت وزن بدن در همهٔ تلاقی‌ها در ماهی سیچلید تأثیرات منفی برای هتروزیس گزارش کردند. در همهٔ دوره‌های تخم‌ریزی بیشترین میزان هتروزیس مربوط به صفت درصد هچ بود، که نشان می‌دهد فاصلهٔ بین آلل‌ها در این صفت بیشتر از دو صفت دیگر است و تأثیرات غالبیت نیز بیشترین تأثیر را داشته‌اند و همین طور کمترین میزان هتروزیس نیز مربوط به صفت تعداد تخم تولیدی است. مشابه همین بررسی دربارهٔ صفت مربوط به وزن بدن نشان داد که بهترین ترکیب زمانی حاصل شد که از نژاد کپور Jian در تلاقی‌ها استفاده شد و این نژاد می‌تواند در برنامه‌های هیبریداسیون برای بهره‌برداری از هتروزیس استفاده شود (Su et al., 2013). به طور کلی، هتروزیس منفی در هر سه صفت بیانگر این است که هیچ‌کدام از دورگه‌ها نسبت به تلاقی‌های خالص برتری ندارند.

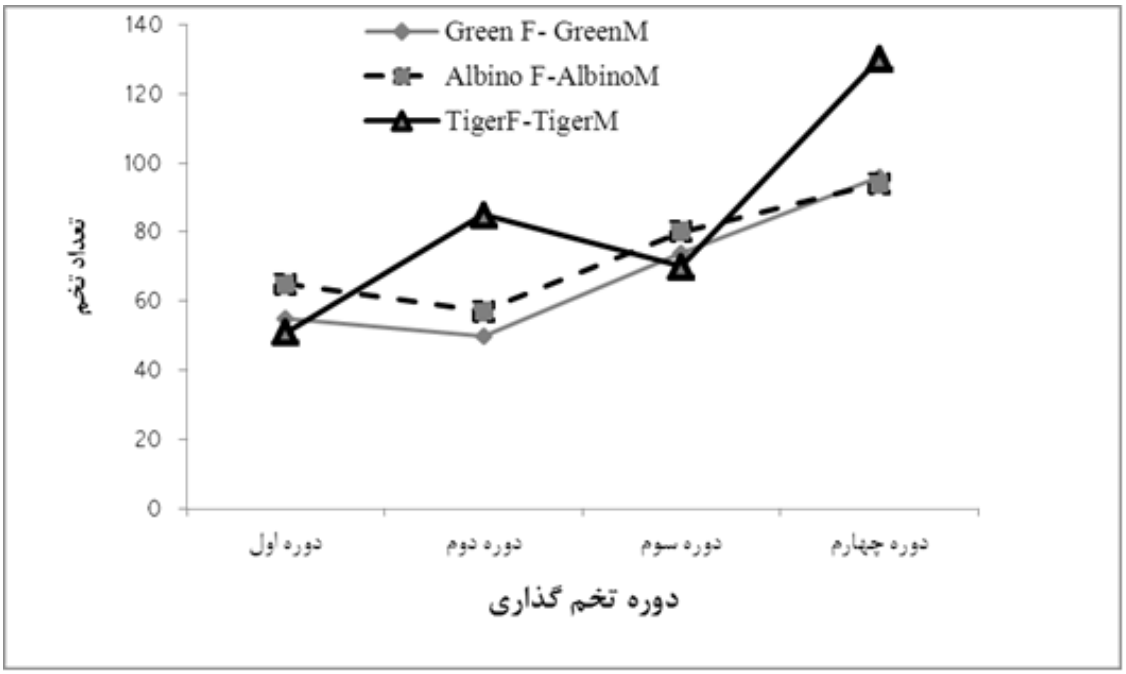
جدول ۳. افت به واسطهٔ همخونی و میزان هتروزیس صفات تولیدمثلی در هیبریدهای سه سویه ماهیان زینتی

		ID	Heterosis
دورهٔ تخم‌ریزی اول	کل تخم تولیدی	۲۹/۵۶	−۱۴/۸
	تعداد تخم هچ‌شده	۷/۳۳	−۳/۶۷
	درصد هچ	۶/۰۹۶	−۳/۰۵
دورهٔ تخم‌ریزی دوم	کل تخم تولیدی	۳۱/۲۲۲۲	−۱۵/۶
	تعداد تخم هچ‌شده	۲۰/۷۷۷۸	−۱۰/۴
	درصد هچ	۱۷/۲۵۳۳۳	−۸/۶۲۶۶۷
دورهٔ تخم‌ریزی سوم	کل تخم تولیدی	۳۵/۷۷۷۸	−۱۷/۹
	تعداد تخم هچ‌شده	۲۶/۶۶۶۷	−۱۳/۳
	درصد هچ	۷/۹۸۶۶۷	−۳/۹۹
دورهٔ تخم‌ریزی چهارم	کل تخم تولیدی	۴۸/۸۸۸۹	−۲۴/۴
	تعداد تخم هچ‌شده	۴۲/۴۴۴۴	−۲۱/۲
	درصد هچ	۹/۹۷	−۴/۹۹
کل دوره	کل تخم تولیدی	۱۴۵/۴۴۴	−۷۲/۷
	تعداد تخم هچ‌شده	۹۷/۲۲۲۲	−۴۷/۸
	درصد هچ	۱۰/۵۹۰۸	−۵/۳

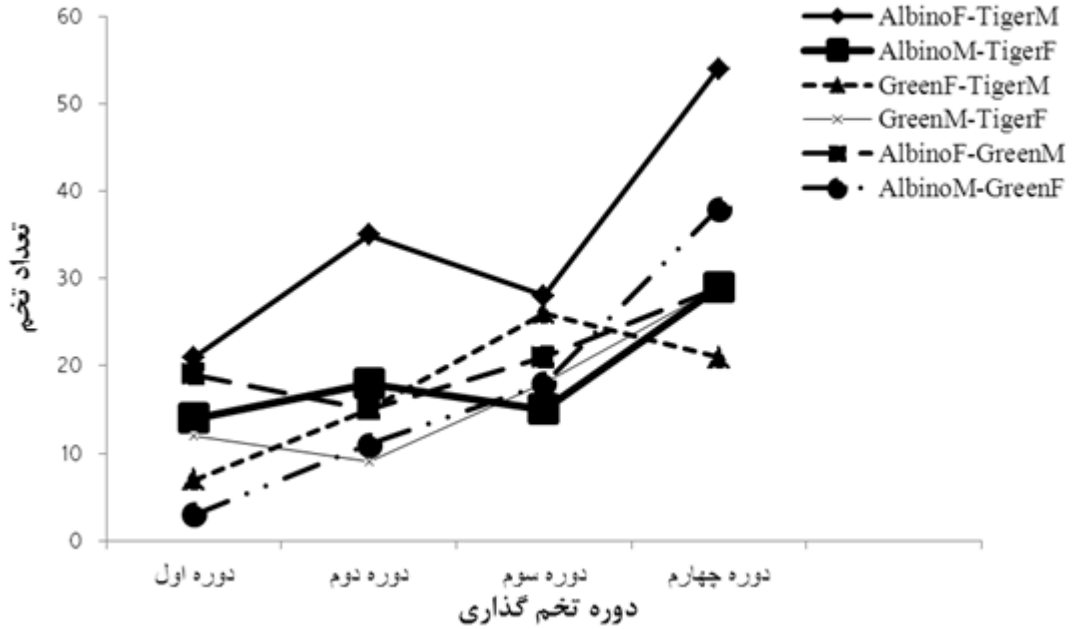
به طور کلی، در میان صفات مورد بررسی در هر چهار دوره تخم‌ریزی، به ترتیب بالاترین و پایین‌ترین

میزان هتروزیس را صفات درصد هچ و تعداد تخم تولیدی به خود اختصاص می‌دهند. این امر نشان‌دهندهٔ سهم زیاد تأثیرات غیرافزایشی در کنترل این صفات است. همان گونه که ملاحظه می‌شود تأثیرات ژنتیکی غیرافزایشی سهم بسیار بالایی در واریانس ژنتیکی کل صفات تولیدمثلی دارند. در مقابل واریانس ژنتیکی افزایشی نقش کمتری در بروز صفات دارد و انتظار می‌رود خصوصیات مذکور کمتر از تأثیرات هتروتیک متأثر شوند. بررسی نتایج افت به واسطهٔ همخونی در صفت مربوط به تعداد تخم تولیدی بیشترین و در صفت درصد هچ کمترین مقدار برآورد شد.

شکل‌های ۲ و ۳ بیانگر تعداد تخم تولیدشده در لاین‌های خالص همچنین نتاج دورگه‌اند. بررسی‌ها نشان داد که میزان تولید تخم در بین لاین‌های خالص در چهارمین دورهٔ تخم‌ریزی در تایگر بالاترین مقدار را دارد و پس از آن گرین و آلبینو به ترتیب بیشترین و کمترین تعداد تخم را تولید کرده‌اند. شکل مربوط به تعداد تخم تولیدی دورگه‌ها نشان داد زمانی که تایگر در نقش لاین پدری با آلبینوی ماده تلاقی داده شد تخم بیشتری تولید کرد که این امر مربوط به تأثیرات افزایشی ژن‌هاست. در نتیجه این‌چنین استنباط می‌شود که بهترین ترکیب برای تولید تخم زمانی است که تایگر نر با آلبینوی ماده تلاقی داده شود. تلاقی‌های بین تایگر ماده و آلبینوی نر، گرین نر و آلبینوی ماده و گرین نر و تایگر ماده از این نظر در دورهٔ چهارم تخم‌ریزی در یک سطح قرار دارند.

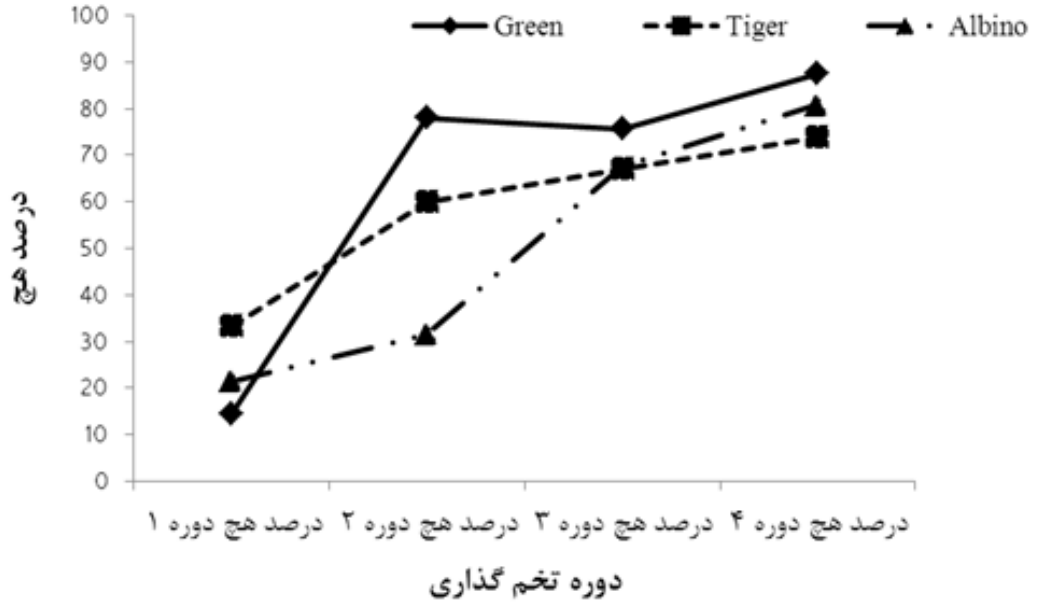


شکل ۲. تعداد تخم تولیدشده در نتاج حاصل از سه سویهٔ خالص ماهیان زینتی

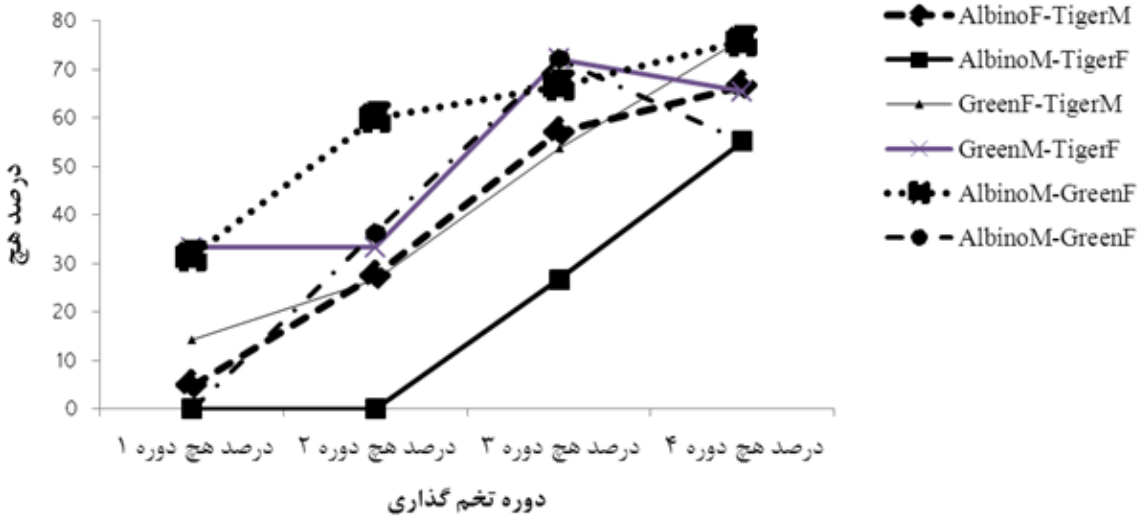


شکل ۳. تعداد تخم‌های تولیدشده در نتاج دورگه حاصل از تلاقی سه سویه ماهی در طرح دی‌آلل کراس کامل

اشکال ۴ و ۵ میزان درصد هچ در لاین‌های خالص و دورگه‌های حاصل از تلاقی دی‌آلل کراس را نشان می‌دهند. در هر چهار دوره تخم‌ریزی گرین با بیشترین درصد هچ بهترین عملکرد را در بین لاین‌های خالص داراست و پس از آن آلبینو و تایگر قرار دارند. در بین دورگه‌ها بالاترین درصد هچ در دورهٔ چهارم تخم‌ریزی مربوط به دو تلاقی آلبینوی نر و گرین ماده و تایگر نر و گرین ماده است.



شکل ۴. میزان درصد هچ در نتاج حاصل از سویه‌های خالص ماهیان زینتی



شکل ۵. میزان درصد هچ در نتاج دورگه حاصل از تلاقی سه سویهٔ مختلف ماهیان زینتی

۴. بحث

دی‌آلل سیستمی آمیزشی است که مستلزم همهٔ تلاقی‌های ممکن در میان گروه‌های والدین است. از طرح ژنتیکی مذکور برای ارزیابی عمدهٔ صفات کمّی، که تحت سیستم‌های چندژنی قرار دارند، در حیوانات و ماهیان استفاده می‌شود. در سیستم دی‌آلل هر یک از افراد این شانس را دارند که هم به‌منزلهٔ لاین پدری و هم لاین مادری استفاده شوند، که مهم‌ترین هدف از انجام آن شناسایی بهترین افراد در نقش پایهٔ مادری و استفاده از توانایی‌های مادری در تولید نتاج است. در هنگام تشکیل تخم بعد از اتصال اسپرم به تخمک محتویات ژنومی اسپرم وارد تخمک می‌شود بنابراین، عمدهٔ سیتوپلاسم سلول تخم را سیتوپلاسم تخمک تشکیل می‌دهد، که از والد مادری دریافت شده است. توانایی مادری مربوط به محیط تخمک و ژن‌های غیرهسته‌ای است که عمدتاً در داخل سیتوپلاسم وجود دارند و مجاور میتوکندری و ریبوزوم واقع شده‌اند. در مطالعهٔ حاضر حداکثر توانایی مادری در سویهٔ البینو بارب حاصل شد که در همهٔ صفات تولیدمثلی مورد مطالعه از جمله تعداد تخم تولیدی و درصد هچ تخم‌ها نسبت به سایر سویه‌ها بالاتر بود. در تحقیق Gjerda and Maluwa (2006) در زمینهٔ بررسی تأثیرات مادری در صفت وزن بدن در ماهی سیچلید[1] سویهٔ Nkhotakota بیشترین و سویهٔ Shire پایین‌ترین میزان تأثیرات مادری را نشان دادند.

توانایی ترکیب عمومی مرتبط با قابلیت هر یک از والدین در بروز عملکرد صفات مورد مطالعه است، که شایستگی ژنتیکی افراد را شامل می‌شود و دربرگیرندهٔ ژن‌های افزایشی کنترل‌کنندهٔ یک صفت است. مطالعهٔ حاضر با سه سویه از ماهیان بارب نشان داد که در صفات تعداد تخم تولیدی و تخم‌های هچ‌شده سویهٔ تایگر بارب بالاترین شایستگی ژنتیکی افزایشی را داراست و از نظر درصد هچ سویهٔ گرین بارب بالاترین بود. Townsend et al. (2013) نشان دادند که توانایی ترکیب در تلاقی دی‌آلل می‌تواند

1. Oreochromis shiranus

برای شناسایی والدین برتر در تولید نتاج هیبرید با عملکرد بالاتر استفاده شود. تأثیرات GCA نشان‌دهندهٔ ماهیت افزایشی عمل ژن است. ترکیب‌شوندهٔ عمومی بالا دارای ارزش اصلاحی بالا در تلاقی با والدین دیگر است (Ehdaie and Ghaderi, 1976). در بررسی صفت وزن بدن در ماهی سیچلید، سویهٔ Shire به طور قابل توجهی سنگین‌تر از سویه‌های دیگر بود، در حالی که سویهٔ Nkhotakota در پایین‌ترین رده قرار داشت و میزان تأثیرات ژنتیک افزایشی برای سویهٔ Shire بیشترین مقدار گزارش شد (Gjerde and Maluwa, 2006). همچنین، Lou et al. (2014) گزارش کردند که بالاترین میزان توانایی ترکیب عمومی و تأثیرات ژنتیک افزایشی برای صفات رشد و وزن بدن در ماهی پوزه‌باریک (Bream Blunt Snout) مربوط به جنسیت مادهٔ Liangzi همچنین، جنسیت نر Poyang بود و این دو نژاد می‌توانند در برنامه‌های اصلاح نژادی مفید واقع شوند.

توانایی ترکیب اختصاصی نشان‌دهندهٔ قدرت ترکیبی آلل‌های مختلف در جایگاهی ژنی است. هر چه فراوانی آلل‌های موجود در جایگاه ژنی در بین والدین مختلف بیشتر باشد، تأثیرات ترکیبی آلل‌ها افزایش می‌یابد. تأثیرات ترکیبی آلل‌ها مربوط به تأثیرات غیرافزایشی ژن‌هاست. بیشترین توانایی ترکیب اختصاصی صفت تعداد تخم تولیدی مربوط به دورگه‌های حاصل از تلاقی دو سویهٔ تایگر و گرین است. دورگه‌های حاصل از تلاقی دو سویهٔ تایگر و آلبینو بالاترین تعداد تخم هچ‌شده را در بین دورگه‌ها دارا بودند و از نظر درصد هچ تخم‌ها دورگه‌های تلاقی البینو و تایگر بالاتر بودند، که نتایج در صفات مختلف متفاوت بود و می‌تواند مربوط به پیچیده بودن صفات و عوامل مختلف کنترل‌کنندهٔ آن‌ها باشد. دورگه‌های حاصل از تلاقی دو نژاد Yuni با Poyang و تلاقی برگشت آن در ماهی پوزه‌باریک (Bream Blunt Snout) میزان SCA بالاتری را نسبت به سایر ترکیبات برای صفات وزن بدن و رشد نشان دادند (Lou et al., 2014). در بررسی دیگری برای برآورد میزان توانایی ترکیب خاص که دربارهٔ صفت مربوط به وزن بدن در سه نژاد کپور انجام گرفت، دو تلاقی جنسیت نر کپور Jian با جنسیت مادهٔ کپور Huanghe همچنین، تلاقی برگشت آن برای صفت وزن بدن میزان SCA بالاتری نسبت به تلاقی‌های خالص خود نشان دادند، که این بیانگر این است که عملکرد والدین درگیر در این دو تلاقی بیشتر از سایر تلاقی‌هاست (Su et al., 2013). در بررسی مشابهی دربارهٔ صفت رشد با استفاده از تلاقی دی‌آلل، Dunham et al. (1990) گزارش کردند که تلاقی بین دو سویهٔ گربه‌ماهی Channel و Blue نتاجی تولید کردند که از نظر نرخ رشد تفاوت قابل توجهی با والدین خالص خود دارند، در حالی که .et al Jiang (2008) با ایجاد تلاقی مشابه گزارش کردند که نتاج هیبرید تفاوت قابل توجهی در نرخ رشد نسبت به والدین خالص خود ندارند.

هتروزیس مقدار انحراف میانگین نتاج آمیختهٔ نسل F1 از میانگین والدین است. در صورتی که هتروزیس برابر با صفر باشد تأثیرات متقابل در بین آلل‌های یک جایگاه یا جایگاه‌های کنترل‌کنندهٔ یک صفت وجود ندارد و مقدار انحراف از صفر بیانگر تأثیرات متقابل بین آلل‌هاست. در مطالعهٔ حاضر در همهٔ دوره‌های تخم‌گذاری برای صفات تولیدمثلی

میزان هتروزیس منفی برآورد شد. بنابراین، با این‌که تقریباً همهٔ دورگه‌ها در طرح تلاقی نسبت به نتاج خالص افت در صفات تولیدمثلی نشان دادند، اما اگر آلبینوی نر با تایگر ماده تلاقی یابد، بهبود شایان توجهی در اکثر صفات نسبت به سایر هیبریدها حاصل می‌شود.

References

[1]. Aquaticcommunity, 2004. Available from http://www.aquaticcommunity.com/ barbs/tigerbarb.php. Accessed 20 th May 2014.

[2]. Bakes, J., Gorda, S., 1995. Genetic improvement of common carp strains using intraspecific hybridization. Aquacalture 129, 183-186.

[3]. Changizi, R., Matinfar, A., Jamili, SH., Ghiasvand, Z., 2008. Comparison indices proliferation aquarium fish (Cichlasoma nigrofasciatum) cichlid zebra in the course of optical sex ratios and different. Animal and fisheries 10, 135-143.

[4]. Dunham, A.R., Brummett, R.E., Ella, M.O., Smitherman, R.O., 1990. Genotype-environment comparisons of channel catfish, blue catfish and their hybrids grown in earthen ponds. J. World Aquacult. Soc 39 (6), 736–745.

[5]. Emadi, H., 1982. Aquarium. Fish technical publications, Tehran, 15p.

[6]. Ehdaie, B., Ghaderi, A., 1976. Diallel method. Shahid Chamran University Press.

[7]. Gjerde, B., Maluwa, A.O., 2006. Estimates of the strain additive, maternal and heterosis genetic effects for harvest body weight of an F2 generation of Oreochromis shiranus. Aquacalture 259, 38-46.

[8]. Gjerde, B., Refstie, T., 1984. Complete diallel cross between five strains of Atlantic salmon. Livestock Production Science 11, 201–226.

[9]. Hayman, B.I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39, 789-809.

[10]. Dunham, A.R., Brummett, R.E., Ella, M.O., Smitherman, R.O., 1990. interactions for growth of blue, channel and hybrid catfish in ponds and cages at varying densities. Aquaculture 85, 143–151.

[11]. Jiang, M., Daniels, W.H., Pine, H.J., Chappell, J.A., 2008. Production and processing trait Kwaye, G.R., Shimelis, H., William, PM., 2008. Combining ability analysis and association of yield and yield components among selected cowpea lines. Euphytica 162, 205-210.

[12]. Luo, W., Zeng, C., Yi, S.H., Robinson, N., Wang, W., Gao, Z., 2014. Heterosis and combining ability evaluation for growth traits of blunt snout bream (Megalobrama amblycephala) when crossbreeding three strains. Chin. Sci. Bull 59(9), 857–864.

[13]. Nguyen, N.H., Pongthana, N., Ponzoni, R.W., 2009. Heterosis, direct and maternal genetic effects on body traits in a complete diallel cross involving four strains of red tilapia oreochromis spp. Proc. Breed Genetic 18, 358-361.

[14]. Nielsena, H.M., Qdengarda, J., Olesena, I., Gjerde, B., Ardob, L., Jeney, G., 2010. Genetic analysis of common carp (Cyprinus carpio) strains.I: Genetic parameters and heterosis for growth traits and survival. Aquaculture 304, 14-21.

[15]. Owolade, O.F., Dixon, AG.O., Akande, S.R., Olakojo, S.A., 2009. A combing ability analysis of cassava manihot esculenta crantz genotypes to anthracnose disease. Electron. J. Environ. Agr. Food. Chem 7, 2959-2968.

[16]. Parsad, R., 2000. Use of nested designs in diallel cross experiments. I.A.S.R.I., Library Avenue, New Delhi- 110012, 305-326.

[17]. Sangeeta, A., Malhotra, P.K., Bhatia, V.K., Parsad, R., 2012. Statistical package for agricultural research (SPAR3.0). I.A.S.R.I., Library Avenue, New Delhi- 110012, India.

[18]. Su, S.H., Xu, P., Yuan, X.I., 2013. Estimates of combining ability and heterosis for growth traits in a full diallel cross of three strains of common carp, Cyprinus carpio L. African Journal of Biotechnology 12(22), 3514-3521.

[19]. Townsend, T., Segura, V., Chigeza, G., Penfield, T., Rea, A., Harvey, D., Graham, LA., 2013. The use of combining ability analysis to identify elite parents for Artemisia annua F1 hybrid production. Plos one 8(4), e61989.

[20]. Vandeputte. M., Peignon, E., Vallod, D., Haffray, P., Komen, J., Chevassus, B., 2002. Comparison of growth performances of three French strains of common carp (Cyprinus carpio) using hemi-isogenic scaly carp as internal control. Aquaculture 205, 19-36.

[21]. Wolters, W.R., Johnson, MR., 1995. Analysis of a diallel crosses to estimate effects of crossing on resistance to enteric septicemia in channel catfish. Aquaculture 137, 263-269.