

تجزیه علیت عملکرد و اجزای عملکرد بذر در کلون‌های فسکیو (*Festuca spp.*) متأثر از قارچ‌های اندوفایت

محمد مهدی مجیدی، آفاقخر میرلوحی و محمد رضا سبزیان^۱

چکیده

کشف رابطه هم‌زیستی قارچ‌های اندوفایت با گراس‌های سردسیری دریچه تازه‌ای به روی تحقیقات به نژادی آنها گشوده است. در زمینه تأثیر اندوفایت‌ها بر خصوصیات بذری، گزارش‌های اندکی وجود دارد. در این پژوهش نقش قارچ‌های اندوفایت در تغییر هم‌بستگی صفات بذری و تأثیر این رابطه هم‌زیستی بر اثرات مستقیم و غیر مستقیم صفات بر عملکرد بذر فستوکا مورد بررسی قرار گرفت. کلون‌های عاری از اندوفایت (E^-) از طریق اعمال قارچکش بر روی کلون‌های حاوی اندوفایت (E^+) ایجاد و سپس هر دو نوع کلون به مزرعه انتقال داده شدند. طی دو سال مجموعه‌ای از صفات از جمله عملکرد و اجزای عملکرد بذر روی کلون‌ها اندازه‌گیری گردید. نتایج نشان داد که قارچ اندوفایت تولید بذر را به طور معنی‌داری از ۳۸/۱ تا ۲۴۹ درصد افزایش داد. با این حال عملکرد برخی ژنوتیپ‌ها تحت تأثیر این رابطه هم‌زیستی قرار نگرفت که حاکی از وجود اثر متقابل بین قارچ و میزبان می‌باشد. حضور اندوفایت، هم‌بستگی صفات با یکدیگر و نیز اولویت وارد شدن آنها در مدل رگرسیون مرحله‌ای را نیز تغییر داد. نتایج تجزیه علیت نشان داد که هم‌زیستی با قارچ‌های اندوفایت، مقدار و جهت تأثیرگذاری صفات از طریق مسیرهای مستقیم و غیر مستقیم بر عملکرد دانه را تغییر داد. در گیاهان E^+ افزایش باروری خوشه به طور مستقیم و افزایش اندازه سیستم تولید مثلی (تعداد خوشه در بوته و تعداد دانه در خوشه) به طور غیر مستقیم بر عملکرد دانه تأثیر گذاشت اما در گیاهان E^- ، باروری خوشه به طور غیر مستقیم و سایر صفات به طور مستقیم تأثیر خود را بر عملکرد دانه اعمال نمودند. نتایج نشان داد که لازم است اصلاحگران قبل از شروع پروژه‌های اصلاحی از حضور یا عدم حضور اندوفایت در ژرم پلاسما مورد مطالعه اطلاع کافی کسب نمایند سپس در صورت آلوده بودن جامعه به اندوفایت، از باروری خوشه و در غیر این صورت از سایر اجزای عملکرد به ویژه تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه و وزن دانه در خوشه برای گزینش ژنوتیپ‌ها به منظور افزایش عملکرد دانه استفاده نمایند.

واژه‌های کلیدی: فستوکا، قارچ اندوفایت، تجزیه علیت، عملکرد، اجزای عملکرد بذر

مقدمه

بزرگ و متنوع می‌باشد. این جنس شامل گونه‌های یکساله و

چند ساله بوده که به طور معمول برای تولید علوفه، مصارف

جنس فستوکا (*Festuca spp.*) با بیش از یکصد گونه، یک جنس

۱. به ترتیب دانشجوی سابق دکتری (در حال حاضر استادیار)، دانشیار و دانشجوی دکتری زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه

صنعتی اصفهان

چمنی، پوشش مراتع و حفاظت خاک مورد استفاده قرار می‌گیرند (۳۶). فسکیوی بلند (*Festuca arundinacea* Schreb) یکی از گونه‌های هگزاپلوئید، چند ساله و سردسیری در این جنس می‌باشد که به دلیل خصوصیات همچون توان سازگاری به شرایط مختلف محیطی و تولید بالا از اهمیت خاصی برخوردار است (۳۵). فسکیوی مرتعی (*Festuca pratensis*) از گونه‌های دیپلوئید جنس فستوکا بوده و به نظر می‌رسد که از اجداد فسکیوی بلند باشد (۲۰). این گونه هم‌چنین پراکنش وسیعی در نیمکره شمالی داشته و از نظر پراکنندگی و نیازهای اکولوژیکی مشابه فسکیوی بلند می‌باشد (۲۳). با این حال اصلاح ارقام فسکیوی مرتعی به‌ویژه برای بهبود عملکرد و کیفیت، از اواسط قرن گذشته آغاز شده است (۱۳ و ۱۹). گونه‌های جنس فستوکا در ایران نیز پراکنش خوبی دارند و در اکثر مراتع و نواحی کوهستانی ایران به‌ویژه مناطق مرکزی، غربی و شمالی کشور رویش داشته و از پتانسیل بالایی برای تولید علوفه به‌صورت زراعی و مرتعی برخوردار می‌باشد با این حال متأسفانه در گذشته مورد توجه جدی قرار نگرفته است. ضرورت خودکفایی در تولید علوفه و نیز احیای مراتع کشور باعث شده که این گیاهان در سال‌های اخیر بیشتر مورد توجه قرار گیرند (۲۴).

در نیمه دوم قرن بیستم رابطه هم‌زیستی بین گروه مهمی از میکروارگانسیم‌ها تحت عنوان قارچ‌های اندوفایت با برخی گونه‌های علفی از جمله گونه‌های جنس فستوکا مورد توجه دانشمندان قرار گرفت. این قارچ‌ها از جنس *Neotyphodium* و مشتق از خانواده *Clavicipitaceae* (*Ascomycetes*) هستند که به صورت سیستمیک در برخی گراس‌های زیر خانواده *Pooideae* رشد می‌نمایند (۴). بیشتر قارچ‌های اندوفایت شناخته شده در این جنس از گونه‌های *N. lolii*، *N. coenophialum* و *N. uncinatum* می‌باشند که به ترتیب با فسکیوی بلند، چچم چند ساله (رای گراس) و فسکیوی مرتعی هم‌زیست می‌باشند (۳۲). این قارچ‌ها با توسعه ریشه‌های خود به صورت بین سلولی در تمام بافت‌های گیاه به استثنای ریشه رشد کرده و

تنها از طریق بذر انتقال می‌یابند به طوری که در بین سلول‌های آندوسپرم و لایه آلورون رشد نموده و موجب آلودگی جنین پس از مرحله جوانه زنی می‌گردند (۸). کشف این رابطه هم‌زیستی دریچه تازه‌ای به روی تحقیقات اصلاح گراس‌های علوفه‌ای و چمنی گشوده است زیرا که این رابطه هم‌زیستی باعث اعطای خصوصیات مهمی به گیاه می‌شود که از جمله آنها می‌توان افزایش تعداد پنجه‌ها، افزایش عملکرد، مقاومت به آفات و بیماری‌ها و تحمل در برابر شرایط نامساعد محیطی را نام برد. این خصوصیات در اثر برخی تغییرات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی (نظیر تولید برخی آلكالوئیدها) در گیاه حاصل می‌شود (۱۰، ۱۷، ۲۶).

اگرچه برخی از این آلكالوئیدها روی کیفیت علوفه اثر نامطلوب داشته و تجمع آنها در گیاه باعث ایجاد برخی عوارض مانند مسمومیت در دام‌ها می‌گردد، تلاش‌های اخیر در جهت شناسایی و ایجاد قارچ‌هایی با آثار مضر کمتر متمرکز شده است (۲۶). مطالعات روی توده‌های فسکیوی بومی کشور نیز نشان داده است که اندوفایت‌های هم‌زیست با آنها باعث افزایش تحمل به شوری (۴)، تحمل به سرما (۲) و بهبود پنجه زنی و توان رشد رویشی گیاه (۶) شده‌اند. در زمینه تأثیر اندوفایت‌ها بر خصوصیات بذری گزارش‌های اندک و گاهی متناقضی وجود دارد. سیگل و همکاران (۳۳) وجود قارچ را عاملی برای افزایش تولید بذر در فسکیوی بلند ندانستند در حالی که کلی (۱۴) گزارش کرد که ژنوتیپ‌های حاوی قارچ دارای درصد بذر پر شده و درصد سبز شدن گیاهچه بیشتری هستند. در هر دو مطالعه به دلیل نداشتن کلون‌های مشابه (حاوی اندوفایت و عاری از اندوفایت) اثر ژنوتیپ گیاهی و قارچ با یکدیگر اختلاط داشته است. در مطالعه دیگری رایس و همکاران (۲۹) حضور قارچ را عاملی برای افزایش تولید بذر در کلون‌های فسکیو معرفی کردند. رایس و همکاران (۳۰) در مطالعه دیگری تأثیر قارچ‌های اندوفایت بر میانگین و واریانس عملکرد بذر را طی دو سال آزمایش متناقض گزارش کرده‌اند.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش از ۶ کلون حاوی اندوفایت و ۶ کلون عاری از اندوفایت طی دو سال استفاده شد. برای این منظور سه ژنوتیپ فسکیوی بلند از توده محلی کامیاران کردستان (موسوم به ژنوتیپ‌های 75A و 75B و 75C)، یک ژنوتیپ فسکیوی بلند از توده محلی فریمان خراسان (موسوم به ژنوتیپ 83A) و دو ژنوتیپ فسکیوی مرتعی از توده محلی بروجن (موسوم به ژنوتیپ‌های 60A و 60B) بر اساس حضور و تراکم کافی قارچ در گیاهان مورد بررسی انتخاب گردید. آلوده بودن کامل این ژنوتیپ‌ها به قارچ اندوفایت توسط روش رنگ آمیزی غلاف برگ تعیین گردید (۳۱). این ژنوتیپ‌ها پس از انتقال به گلخانه، به مدت ۳ ماه پرورش داده شدند و سپس هر ژنوتیپ به دو بخش مساوی تقسیم شد. به منظور حذف قارچ، یک بخش از هر ژنوتیپ توسط قارچ کش‌های توبوکونازول (با نام تجاری فولیکور) و پروپیکونازول (با نام تجاری تیلت) به ترتیب با مقادیر ۱ میلی‌لیتر در لیتر و ۲ گرم در لیتر مورد تیمار قرار گرفتند. عمل تیمار دو مرتبه با فاصله زمانی یک هفته انجام شد. برای اطمینان از حذف کامل قارچ از روش رنگ آمیزی غلاف برگ استفاده گردید (۳۱).

حدود ۲ ماه پس از تیمار، کلون‌های حاوی قارچ و کلون‌های جدید عاری از قارچ به مزرعه داخل دانشگاه صنعتی اصفهان منتقل و در یک آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت گردیدند. فاکتور اول اثر قارچ (وجود یا عدم وجود) و فاکتور دوم ژنوتیپ‌های گیاهی را تشکیل می‌دادند. هر کرت شامل ۶ کلون بود و هر کلون پنج پنجه تقریباً یکسان داشت. کلون‌ها با فواصل ۶۰ سانتی‌متر بین ردیف‌ها و ۴۰ سانتی‌متر درون ردیف‌ها (بین بوته‌ای) در هر کرت کشت گردیدند. عملیات زراعی شامل آبیاری، کوددهی و مبارزه با علف‌های هرز به طور منظم و معمول انجام گردید. با شروع گرده افشانی اولین یادداشت برداری‌ها در تیرماه ۱۳۸۲ آغاز گردید و در نهایت مجموعه‌ای از صفات شامل تعداد خوشه در بوته، طول خوشه (سانتی‌متر)،

کمبود برنامه‌های اصلاحی در رابطه با افزایش تولید بذر در گیاهان علوفه‌ای نتیجه این ذهنیت بوده که عملکرد بذر و عملکرد علوفه رابطه منفی دارند (۱۲) اما مطالعات در گراس‌ها نشان داد که می‌توان دو صفت عملکرد علوفه بالا و تولید بذر بالا را در یک گیاه متمرکز کرد (۷ و ۱۸). امروزه تولید بذر در گراس‌ها به شدت مورد توجه قرار گرفته و به یک تجارت سودمند در دنیا مبدل گشته است. عملکرد بذر در گراس‌ها، نظیر غلات، یک صفت پیچیده است زیرا که برآیندی از ویژگی‌های مختلف نظیر تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در خوشه و وزن هزار دانه بوده و نیز تحت تأثیر برخی صفات مورفولوژیک نظیر طول برگ، عرض برگ، طول خوشه و غیره قرار می‌گیرد (۱۹). تعیین هم‌بستگی بین عملکرد و اجزای عملکرد دانه و شناسایی روابط علت و معلولی بین آنها، به اصلاحگران این فرصت را می‌دهد که مناسبترین ترکیب اجزا را که منتهی به عملکرد بیشتر شود، انتخاب نمایند. در این نوع مطالعات انتخاب بر مبنای هم‌بستگی‌های ساده به تنهایی نمی‌تواند نتایج مطلوبی داشته باشد بنابراین ضروری است که اثر مستقیم و غیر مستقیم صفات بر عملکرد دانه تعیین گردد. در این راستا تجزیه ضرایب مسیر (Path coefficient analysis) (تجزیه علیت) از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (۵ و ۳۴). این تکنیک آماری ابتدا توسط رایت (۳۷) معرفی شد و سپس لی (۲۵) و دوی و لو (۱۶) چگونگی استفاده از آن را تشریح کردند. گرچه قارچ‌های اندوفایت تأثیرات مفیدی بر بسیاری از خصوصیات گیاهی دارند، اما بی‌توجهی اصلاحگران به نقش آنها به‌ویژه در مطالعات اصلاحی اولیه و گزینش ژنوتیپ‌ها، می‌تواند منجر به برآورد نادرست (اریب) از میزان پارامترهای آماری و ژنتیکی گردد. شناخت تأثیر قارچ‌های هم‌زیست با گراس‌های بومی کشور به منظور بهره‌گیری از آنها در مطالعات اصلاحی آینده ضروری به نظر می‌رسد. در این پژوهش نقش قارچ‌های اندوفایت در تغییر روابط صفات بذری و تأثیر این رابطه هم‌زیستی بر آثار مستقیم و غیر مستقیم صفات بر عملکرد بذر فستوکا مورد بررسی قرار گرفته است.

جدول ۱. مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های فسکیو در دو حالت وجود و فقدان قارچ برای صفات بذری متاثر از قارچ اندوفایت طی دو سال

سال	ژنوتیپ	عملکرد دانه در بوته (گرم)			تعداد خوشه در بوته			تعداد دانه در بوته		
		حاوی قارچ	بدون قارچ	درصد تغییر	حاوی قارچ	بدون قارچ	درصد تغییر	حاوی قارچ	بدون قارچ	درصد تغییر
۱۳۸۲	75A	۲/۱۰ ^{ab}	۱/۲۳ ^c	۷۰/۷	۱۸/۴۹ ^d	۱۲/۱ ^{ef}	۵۲/۸	۸۱۹ ^{abc}	۵۳۰/۸۰ ^{bcd}	—
	75B	۲/۳۲ ^a	۲/۷۷ ^a	—	۱۰/۵۴ ^f	۸/۳۸ ^f	—	۱۵۹/۵۰ ^d	۹۰۷/۷۰ ^{abc}	۱۶/۸
	75C	۲/۶۲ ^a	۲/۷۵ ^a	—	۱۶/۸۱ ^{de}	۱۶/۶۰ ^{de}	—	۱۰۸۵/۷۰ ^{ab}	۱۲۸۲/۵۰ ^a	—
	83A	۱/۳۵ ^{bc}	۰/۵۸ ^c	—	۱۷/۲۶ ^{de}	۱۲/۱۱ ^{ef}	—	۷۵۳ ^{abcd}	۳۶۳ ^{cd}	—
	60A	۲/۱۳ ^{ab}	۰/۶۱ ^c	۲۴۹	۶۷/۵۴ ^a	۲۸/۱۵ ^c	۱۳۹/۹	۱۰۹۳/۷۰ ^{ab}	۴۳۰/۲۰ ^{cd}	۱۵۴/۲
	60B	۱/۱۹ ^c	۰/۸۰ ^c	—	۵۴/۷۶ ^b	۳۲/۳۸ ^c	۶۹/۱	۶۹۷/۴۰ ^{abcd}	۴۹۴/۱ ^{bcd}	—
۱۳۸۳	75A	۵۴/۸۵ ^a	۳۹/۷۳ ^b	۳۸/۱	۲۰۵/۸۵ ^{abc}	۱۷۴/۷۳ ^{cd}	—	۳۵۲۷۱ ^a	۲۴۳۳۷ ^a	—
	75B	۴۲/۸۶ ^{ab}	۲۲/۷۵ ^{cd}	۸۸/۴	۱۶۵/۸۷ ^{bcd}	۹۳/۸۳ ^{de}	—	۲۲۶۶۷ ^{ab}	۱۲۶۳۹ ^{cd}	۷۹/۳
	75C	۲۴/۱۸ ^c	۱۷/۰۸ ^{ede}	—	۲۳۳/۶۷ ^{abc}	۱۵۱/۷۳ ^{cde}	—	۱۶۱۲۲ ^{bc}	۸۶۳۱ ^{cd}	—
	83A	۸/۱۵ ^c	۱۱/۵۷ ^{de}	—	۵۹/۷۷ ^e	۹۰/۵۷ ^{de}	—	۶۰۹۲ ^d	۸۳۰۱ ^d	—
	60A	۲۰/۰۵ ^{cd}	۷/۱۶ ^e	۱۸۰	۲۶۸/۶۰ ^a	۱۰۴/۴۲ ^{de}	۱۵۷/۲	۱۷۶۱۴ ^{abc}	۷۶۹۷ ^d	۱۲۸/۸
	60B	۱۸/۲۵ ^{cde}	۱۲/۹۰ ^{ede}	—	۲۴۲/۳۳ ^{ab}	۱۴۷/۷۷ ^{cde}	۶۳/۹	۱۲۸۵۱ ^{cd}	۱۱۷۲۷ ^{cd}	—

*: برای هر سال تفاوت بین میانگین دو ژنوتیپ و یا دو میانگین حاوی قارچ و بدون قارچ که دارای حروف متفاوت هستند در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار می‌باشد.

-: مواردی که تفاوت E⁺ و E⁻ معنی دار نبوده با خط تیره نشان داده شده است.

آماری (SAS) انجام گرفت.

نتایج و بحث

تجزیه آماری ساده

نتایج تجزیه واریانس حاکی از آن بود که اثر قارچ اندوفایت بر صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در بوته و عملکرد دانه در بوته در هر دو سال معنی دار بود ولی بر سایر صفات تأثیر معنی داری نداشت. برهمکنش (اثر متقابل) قارچ و ژنوتیپ به غیر از صفت تعداد دانه در بوته، برای سایر صفات معنی دار نبود (نتایج تجزیه واریانس نشان داده نشده است). مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها در دو حالت وجود و فقدان قارچ برای این سه صفت در جدول ۱ آمده است. بین ژنوتیپ‌ها از نظر صفات عملکرد دانه و اجزای آن در هر دو حالت وجود و

تعداد دانه در خوشه، وزن دانه در خوشه، باروری خوشه [از تقسیم وزن دانه در خوشه (میلی‌گرم) به طول خوشه (سانتی‌متر)]، وزن هزار دانه، عملکرد دانه در بوته (گرم)، تعداد دانه در بوته (از تقسیم وزن دانه در بوته به وزن هزار دانه و سپس ضرب کردن در عدد ۱۰۰۰)، طول برگ پرچم (سانتی‌متر) و عرض برگ پرچم (سانتی‌متر) طی سال‌های ۱۳۸۲ و ۱۳۸۳ اندازه‌گیری گردید. تجزیه واریانس برای تمام صفات به صورت آزمایش فاکتوریل (فاکتور اول اثر قارچ و فاکتور دوم ژنوتیپ‌های گیاهی) انجام گردید. مقایسه میانگین‌ها به روش حداقل تفاوت معنی دار (LSD) انجام شد. ضرایب هم‌بستگی به صورت جداگانه برای کلون‌های حاوی قارچ و عاری از قارچ محاسبه گردید. تجزیه علیت توسط نرم افزار Path2 و سایر تجزیه و تحلیل‌های آماری به کمک نرم افزار سیستم آنالیز

ژنوتیپ‌ها به‌طور معنی‌داری افزایش داده و در برخی دیگر تغییری ایجاد نکرده است که حاکی از وجود برهمکنش بین قارچ و میزبان می‌باشد. تولید بذر در ژنوتیپ 60A (از گونه فسکیوی مرتعی) حداکثر تأثیر پذیری را از قارچ اندوفایت داشت در حالی که عملکرد بذر در دیگر ژنوتیپ این گونه (60B) به همراه دو ژنوتیپ 75C و 83A (از گونه فسکیوی بلند) تحت تأثیر اندوفایت قرار نگرفت. هم‌چنین تأثیر قارچ اندوفایت بر عملکرد ژنوتیپ 75B در سال اول و دوم متفاوت بود که نشان می‌دهد برهمکنش قارچ و گیاه تحت تأثیر عامل محیط (در اینجا سال) نیز قرار می‌گیرد. به‌طور کلی تأثیر رابطه هم‌زیستی قارچ بر گیاه برابندی از اثر متقابل (برهمکنش) بین قارچ و گیاه، متغیرهای محیطی (دما، نور و غیره) و نیز میزان توسعه یافتگی گیاه می‌باشد. در سال اول گیاه رشد و توسعه کافی نداشته و به تبع آن نتوانسته حجم کافی از میسلیوم قارچ را درون خود جای دهد لذا تأثیرپذیری آن از قارچ نیز کمتر بوده است. تأثیر ژنوتیپ میزبان بر میزان فعالیت اندوفایت بسیار قابل تأمل است به‌طوری که طبق گزارش ایستون و همکاران (۱۷) برخی ژنوتیپ‌ها حجم بیشتری از میسلیوم قارچ رادر خود جای می‌دهند و در نتیجه حاوی میزان آکالوئید بیشتر بوده و تأثیرپذیری آنها از این رابطه هم‌زیستی نیز به مراتب بیشتر می‌باشد. وجود برهمکنش قارچ و اندوفایت، ضرورت تهیه و استفاده از ژنوتیپ‌های یکسان (کلون‌های عاری و آلوده به قارچ) را از طریق کلون‌گیری نشان می‌دهد.

هم‌بستگی صفات

ضرایب هم‌بستگی بین صفات مختلف مورد مطالعه برای کلون‌های حاوی قارچ و کلون‌های عاری از قارچ در جدول ۲ نشان داده شده است. در هر دو حالت وجود و فقدان اندوفایت، عملکرد دانه در بوته با تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه و تعداد دانه در بوته در سطح یک درصد و با باروری خوشه در سطح ۵ درصد هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری داشت که نشان می‌دهد این چهار صفت به‌عنوان مهم‌ترین اجزای

فقدان اندوفایت تفاوت معنی‌دار وجود داشت. کلون‌های بدون قارچ اندوفایت ژنوتیپ‌های 75B و 75C در سال اول و ژنوتیپ 75A در سال دوم بیشترین عملکرد دانه در بوته را دارا بودند. در کلون‌های حاوی اندوفایت ژنوتیپ‌های 75A، 75B، 75C و 60A در سال اول و ژنوتیپ‌های 75A و 75B در سال دوم بیشترین عملکرد دانه در بوته را به خود اختصاص دادند. نتایج جدول ۱ نشان می‌دهد که صفات عملکرد، تعداد خوشه و تعداد دانه در سال دوم در مقایسه با سال اول به شدت افزایش یافته است. این افزایش را می‌توان ناشی از آن دانست که سال اول سال استقرار بوده و گیاه نتوانسته به خوبی از منابع محیطی برای رشد و نمو استفاده نماید در حالی که در سال دوم گیاه فسکیو به‌دلیل پتانسیل ژنتیکی بالا و توسعه سریع سیستم ریشه‌ای، به صورت شگرفی رشد کرده و پنجه‌های خود را توسعه داده است. این توان پنجه دهی منجر به افزایش تعداد خوشه و دانه گشته و عملکرد بذر را به شدت افزایش می‌دهد.

قارچ اندوفایت عملکرد دانه را در ژنوتیپ‌های 75A و 60A در سال اول و ژنوتیپ‌های 75A، 75B و 60A در سال دوم به‌طور معنی‌داری نسبت به کلون‌های بدون قارچ افزایش داد. شاخص درصد تغییر نشان می‌دهد که بیشترین افزایش برای صفت عملکرد دانه در بوته در اثر وجود اندوفایت مربوط به ژنوتیپ 60A می‌باشد به‌طوری که قارچ اندوفایت در سال اول ۲۴۹ درصد و در سال دوم ۱۸۰ درصد عملکرد دانه در بوته را در این ژنوتیپ افزایش داده است. این ژنوتیپ (60A) برای صفات تعداد خوشه در بوته و تعداد دانه در بوته نیز بیشترین تأثیر پذیری را از اندوفایت داشته است به‌طوری که در حضور اندوفایت، این صفات بیشتر از دو برابر افزایش یافته‌اند (جدول ۱). هم‌زیستی قارچ اندوفایت هیچ‌گونه تأثیری بر عملکرد دانه، تعداد خوشه و تعداد دانه در بوته در ژنوتیپ‌های 75C و 83A در هر دو سال نداشت و در ژنوتیپ 60B نیز تنها تعداد خوشه در بوته را به‌طور معنی‌داری افزایش داد. نتایج نشان می‌دهد که قارچ اندوفایت تولید بذر را برای برخی

جدول ۲. هم‌بستگی صفات بذری در کلون‌های فسکیوی عاری از قارچ اندوفایت و حاوی قارچ اندوفایت (داخل پرانتز)

صفات	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰	۱۱
۱- روز تا گرده افشانی	۱										
(۱)											
۲- تعداد خوشه در بوته	-۰/۰۹	۱									
(-۰/۰۶)	(۱)										
۳- طول خوشه	-۰/۰۶	۰/۱۰	۱								
(-۰/۰۵)	(-۰/۳۲)	(۱)									
۴- تعداد دانه در خوشه	-۰/۰۹	۰/۸۳	۰/۴۴	۱							
(-۰/۱۳)	(-۰/۵۴)	(۰/۲۱)	(۱)								
۵- تعداد دانه در بوته	-۰/۱۱	۰/۸۹	۰/۳۴	۰/۹۳	۱						
(-۰/۲۲)	(۰/۷۹)	(۰/۰۵)	(۰/۸۹)	(۱)							
۶- وزن هزار دانه	-۰/۶۵	-۰/۶۲	۰/۴۸	-۰/۴۱	-۰/۴۵	۱					
(-۰/۴۱)	(-۰/۷۷)	(۰/۳۸)	(-۰/۵۳)	(-۰/۶۰)	(۱)						
۷- عملکرد دانه در بوته	-۰/۲۸	۰/۸۴	۰/۴۷	۰/۹۵	۰/۹۵	-۰/۲۹	۱				
(-۰/۲۰)	(۰/۷۰)	(۰/۲۱)	(۰/۹۵)	(۰/۹۵)	(-۰/۴۸)	(۱)					
۸- وزن دانه در خوشه	-۰/۵۹	۰/۲۳	۰/۷۶	۰/۵۸	۰/۴۶	۰/۴۴	۰/۵۸	۱			
(-۰/۲۸)	(-۰/۴۹)	(۰/۲۵)	(-۰/۵۲)	(-۰/۵۱)	(۰/۶۵)	(-۰/۴۹)	(۱)				
۹- باروری خوشه	-۰/۵۶	۰/۲۴	۰/۶۶	۰/۵۳	۰/۴۳	۰/۴۳	۰/۵۸	۰/۹۸	۱		
(-۰/۵۱)	(۰/۰۸)	(۰/۶۳)	(۰/۷۲)	(۰/۵۶)	(۰/۰۵)	(۰/۶۶)	(۰/۱۳)	(۱)			
۱۰- طول برگ	-۰/۵۲	۰/۱۶	۰/۸۶	۰/۴۵	۰/۲۸	۰/۳۹	۰/۴۰	۰/۷۴	۰/۶۸	۱	
(۰/۴۰)	(-۰/۰۳)	(۰/۷۶)	(۰/۴۸)	(۰/۲۶)	(۰/۰۱)	(۰/۳۶)	(۰/۱۳)	(۰/۷۵)	(۱)		
۱۱- عرض برگ	-۰/۱۲	۰/۶۳	۰/۱۹	۰/۵۶	۰/۴۶	-۰/۴۳	۰/۴۶	۰/۲۵	۰/۲۵	۰/۴۶	۱
(-۰/۱۵)	(۰/۸۳)	(-۰/۳۶)	(۰/۵۵)	(۰/۷۱)	(-۰/۵۱)	(۰/۶۵)	(-۰/۳۲)	(۰/۲۳)	(۰/۰۸)	(۱)	

ضرایب هم‌بستگی بزرگ‌تر از ۰/۵۷ و کوچک‌تر از -۰/۵۷ در سطح احتمال ۵ درصد و ضرایب هم‌بستگی بزرگ‌تر از ۰/۷ و کوچک‌تر از -۰/۷ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشند.

حضور قارچ توانسته بر روابط عملکرد دانه با این ویژگی‌ها تأثیر معنی‌دار بگذارد. فانگ و همکاران (۱۹) نیز هم‌بستگی عملکرد دانه در بوته را با تعداد خوشه در بوته، وزن دانه در خوشه، باروری خوشه و عرض برگ در ژنوتیپ‌های فسکیوی مرتعی بدون اندوفایت، مثبت و معنی‌دار گزارش کردند اما

عملکرد می‌باشند (صرف نظر از رابطه هم‌زیستی با اندوفایت). در کلون‌های بدون اندوفایت، عملکرد دانه در بوته با وزن دانه در خوشه نیز هم‌بستگی معنی‌داری ($r=0/58$) نشان داد. در کلون‌های حاوی اندوفایت، عملکرد دانه با عرض برگ پرچم هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری ($r=0/65$) داشت که نشان داد

بدون قارچ هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. وجود هم‌بستگی بالا ($r=0/98$) بین باروری خوشه و وزن دانه در خوشه به دلیل آن است که باروری خوشه از نسبت وزن دانه در خوشه به طول خوشه حاصل شده است. نتایج مشابه توسط فانگ و همکاران (۱۹) گزارش شده است.

طول برگ پرچم با طول خوشه و باروری خوشه در هر دو نوع کلون حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت و با وزن دانه در خوشه برای کلون‌های بدون قارچ هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری را نشان داد. همچنین عرض برگ پرچم با تعداد خوشه در بوته برای هر دو نوع کلون و با تعداد دانه در بوته و عملکرد دانه در بوته در کلون‌های حاوی قارچ هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد که جای تامل دارد. اهمیت برگ پرچم در افزایش عملکرد بذر غلات به‌خوبی مشخص شده است زیرا بخش قابل توجه‌ای از مواد غذایی انتقال یافته به دانه در دوران پر شدن دانه، از برگ پرچم تأمین می‌گردد (۲۷). در گراس‌های چند ساله رقابت برای جذب مواد غذایی، شدیدتر از غلات دانه‌ای است زیرا بذرها باید با سایر مخازن جذب کننده یعنی اندام‌های در حال رشد سریع نظیر ریشه‌ها و پنجه‌های رویشی جدید رقابت کنند (۱۹). الجرسما (۱۸) معتقد است که شاید دلیل این که در گراس‌ها در ابتدا تعداد زیادی گلچه ظاهر می‌شود اما درصد بالایی از آنها عقیم می‌مانند، ناشی از ناکامی در رقابت برای تأمین مواد غذایی باشد. مطالعات با استفاده از کربن ۱۴ در چچم دایمی نشان داده که برگ پرچم فعال‌ترین اندام از نظر نقل و انتقال مواد در دوران پر شدن دانه می‌باشد (۱۵). از آنجایی که چچم دایمی از نزدیک‌ترین خویشاوندان فسکیو می‌باشد، می‌توان مکانیزم مشابه را برای فسکیو نیز انتظار داشت. بنابراین برخی محققان عرض برگ پرچم را نیز جز اجزای عملکرد دانسته و گزارش کرده‌اند که بخش قابل توجهی از عملکرد دانه را توجیه می‌کند (۱۹).

رگرسیون مرحله‌ای

به منظور شناخت مهم‌ترین صفات توجیه کننده عملکرد

گزارشی در زمینه تأثیر قارچ اندوفایت بر هم‌بستگی صفات در کلون‌های فسکیو موجود نمی‌باشد. هم‌بستگی بین وزن هزار دانه با عملکرد دانه در هر دو نوع کلون‌های مورد بررسی معنی‌دار نبود. فانگ و همکاران (۱۹) در فسکیوی مرتعی هم‌بستگی مثبت بین این دو صفت گزارش کردند. در غلات نیز گزارش‌ها در زمینه هم‌بستگی عملکرد دانه با وزن هزار دانه متناقض گزارش شده است به عنوان مثال فتحی و رضایی (۵) و بونت و اینکول (۱۱) در جو این هم‌بستگی را مثبت گزارش نمودند در حالی که آقایی و همکاران (۱) و ثباتی و هاشمی (۳) آن را منفی گزارش کردند.

روز تا گرده افشانی در کلون‌های حاوی اندوفایت با هیچ صفتی هم‌بستگی نداشت در حالی که در کلون‌های بدون اندوفایت این صفت با طول خوشه، وزن هزار دانه و وزن دانه در خوشه هم‌بستگی منفی و معنی‌داری نشان داد این نتیجه حاکی از آن است که اولاً تأخیر در گرده افشانی می‌تواند به عنوان یک عامل کاهنده، تأثیر منفی بر اجزای عملکرد دانه داشته باشد و ثانیاً نشان می‌دهد که در کلون‌های حاوی اندوفایت، حضور اندوفایت این تأثیر منفی را خنثی می‌کند و در نتیجه برآیند کلی اجزای عملکرد را به سمت تولید بذر بیشتر سوق می‌دهد. روز تا گرده افشانی به عنوان یکی از مهم‌ترین صفات مرتبط با تولید بذر در گراس‌ها شناخته شده است زیرا تنوع از نظر این صفت درون جوامع گراس‌های دگرگشن منجر به انجام تلاقی‌های جور شده (Assorting mating) و افزایش احتمال رانده شدن ژنتیکی (Genetic drift) و نیز کاهش کیفیت بذر می‌گردد (۲۱). این صفت در فسکیوی بلند و مرتعی دارای وراثت پذیری بالا بوده و تحت کنترل آثار افزایشی ژن‌ها می‌باشد (۲۸). تعداد خوشه در بوته برای هر دو نوع کلون‌ها، با تعداد دانه در بوته هم‌بستگی مثبت ولی با وزن هزار دانه هم‌بستگی منفی نشان داد و برای کلون‌های بدون اندوفایت با تعداد دانه در خوشه نیز هم‌بستگی مثبتی داشت. باروری خوشه در هر دو نوع کلون، با تعداد دانه در خوشه در کلون‌های حاوی قارچ و با وزن دانه در خوشه در کلون‌های

جدول ۳a. نتایج رگرسیون مرحله‌ای برای عملکرد دانه به عنوان متغیر تابع و صفات دیگر

به عنوان متغیرهای مستقل در ژنوتیپ‌های فسکیو بدون اندوفایت

متغیر اضافه شده به مدل	پارامترهای مدل	R ² جزء	R ² مدل	F
تعداد دانه در خوشه	۰/۲۰۶	۰/۸۳۰	۰/۸۳۰	۴۹/۷۴**
روز تا گرده افشانی	-۰/۱۵	۰/۰۳۹۰	۰/۸۷۰	۴/۷۹*
عرض از مبدا	۸/۹۴	-	-	۱/۶ ^{ns}

* و ** و ns: به ترتیب معنی‌داری در سطوح احتمال ۵ درصد و یک درصد و غیر معنی‌دار

جدول ۳b. نتایج رگرسیون مرحله‌ای برای عملکرد دانه به عنوان متغیر تابع و صفات دیگر

به عنوان متغیرهای مستقل در ژنوتیپ‌های فسکیو حاوی اندوفایت

متغیر اضافه شده به مدل	پارامترهای مدل	R ² جزء	R ² مدل	F
تعداد دانه در خوشه	۰/۲۷۷	۰/۸۳	۰/۸۳	۴۸/۹۱***
تعداد خوشه در بوته	۰/۰۹۵	۰/۰۶۰	۰/۸۹۰	۵/۵۸*
عرض از مبدا	-۳۷/۷۱	-	-	۹/۸۶ ^{ns}

* و ** و ns: به ترتیب معنی‌داری در سطوح احتمال ۵ درصد و یک درصد و غیر معنی‌دار

هم‌زیستی همان‌طور که بر هم‌بستگی‌های صفات تأثیر گذاشت، بر اولویت وارد شدن متغیرها در مدل رگرسیون مرحله‌ای نیز تأثیر داشت. وارد شدن تعداد خوشه در بوته برای کلون‌های حاوی قارچ حاکی از آن است که حضور اندوفایت در گیاه پنجه زنی و در نتیجه تولید خوشه در گیاه را افزایش داده است که در نهایت منجر به افزایش عملکرد دانه شده است. تأثیر اندوفایت در افزایش تعداد پنجه توسط دیگر محققان نیز گزارش شده است (۶ و ۲۲). با این حال در هر دو حالت، تعداد دانه در بوته به عنوان مهم‌ترین جزء عملکرد دانه تشخیص داده شد. با وجود این که تعداد دانه در بوته نیز هم‌بستگی بالایی با عملکرد دانه داشت، اما به دلیل هم‌بستگی بالای آن با تعداد دانه در خوشه، وارد مدل رگرسیونی نشد.

تجزیه علیت

تعیین متغیرها برای تجزیه علیت به روش فانگ و همکاران (۱۹) انجام گردید. برای این منظور کلیه مدل‌های رگرسیون چند متغیره با ترکیبات مختلف متغیرهای مستقل

دانه از تجزیه رگرسیون مرحله‌ای استفاده گردید. در این روش که نتایج آن در جداول ۳a و ۳b (به ترتیب برای کلون‌های بدون قارچ و حاوی قارچ) ارائه شده است، عملکرد دانه به عنوان متغیر تابع و سایر صفات مورد بررسی به عنوان متغیرهای مستقل در نظر گرفته شدند. در هر دو حالت (کلون‌های حاوی قارچ و بدون قارچ) در مدل حاصل، تعداد دانه در خوشه نخستین متغیری بود که در مرحله اول وارد مدل شد و به تنهایی ۸۳ درصد تغییرات عملکرد دانه را توجیه نمود. از آن پس روند وارد شدن متغیرها برای دو نوع کلون متفاوت بود به طوری که در کلون‌های بدون قارچ صفت روز تا گرده افشانی در مرحله دوم وارد مدل گردید که به همراه تعداد دانه در خوشه جمعاً ۸۷ درصد از تغییرات عملکرد را توجیه نمودند. در حالی که در کلون‌های حاوی قارچ صفت تعداد خوشه در بوته در مرحله دوم وارد مدل گردید که به همراه متغیر اول (تعداد دانه در خوشه) جمعاً ۸۹ درصد تغییرات عملکرد دانه را توجیه نمودند.

نتایج رگرسیون مرحله‌ای نشان می‌دهد که وجود رابطه

جدول ۴. تجزیه هم‌بستگی برای تعیین اثرات مستقیم و غیر مستقیم صفات بر عملکرد دانه در کلون‌های فسکیوی بدون اندوفایت و کلون‌های حاوی اندوفایت (داخل پرانتز)

صفت مورد مطالعه	هم‌بستگی با عملکرد	اثر مستقیم	کل اثر غیر مستقیم	اثر غیر مستقیم از طریق					
				تعداد خوشه در بوته	طول خوشه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه	وزن دانه	باروری
تعداد خوشه در بوته	۰/۸۴ (۰/۶۹)	۰/۴۹ (-۰/۰۷۳)	۰/۳۵ (۰/۷۶۳)	-	۰/۰۴ (۰/۰۵)	۰/۹۱۳ (۰/۱۳۱)	۰/۴۵۶ (-۰/۲۲۹)	۰/۲۸۲ (۰/۲۷۱)	۰/۳۴۹ (-۰/۰۸۲)
طول خوشه	۰/۴۷ (۰/۲۱)	-۰/۳۹۱ (-۰/۱۶)	۰/۸۶ (۰/۳۷)	۰/۰۴۸ (۰/۰۲۴)	-	۰/۴۸۴ (-۰/۰۵۲)	۰/۳۵۲ (-۰/۱۱۴)	۰/۹۳۴ (-۰/۱۳۹)	-۰/۹۵۸ (۰/۶۴۷)
تعداد دانه در خوشه	۰/۹۵ (۰/۹۵)	۱/۱ (-۰/۲۴۴)	-۰/۱۵۳ (۱/۱۹۴)	۰/۴۰۴ (۰/۰۴)	-۰/۱۷۲ (-۰/۰۳۴)	-	-۰/۳۰۲ (-۰/۱۵۷)	۰/۶۸۷ (۰/۲۸۷)	-۰/۷۷ (۰/۷۴)
وزن هزار دانه	-۰/۲۹ (-۰/۴۸)	۰/۷۳۴ (-۰/۲۹۸)	-۱/۰۲۶ (-۰/۱۸۲)	-۰/۳۰۲ (۰/۰۵۷)	-۰/۱۸۸ (-۰/۰۶۱)	-۰/۴۵۲ (-۰/۱۲۸)	-	۰/۵۴ (-۰/۳۶)	-۰/۶۲۵ (۰/۰۵۱)
وزن دانه در خوشه	۰/۵۷ (-۰/۴۹)	۱/۲۳۷ (-۰/۵۵)	-۰/۷۱۷ (۰/۰۶)	۰/۰۶۶ (۰/۰۳۶)	-۰/۲۹۸ (-۰/۰۴)	۰/۶۱۶ (۰/۱۲۶)	۰/۳۲۳ (-۰/۱۹۴)	-	-۱/۴۲۴ (۰/۱۳۳)
باروری خوشه	۰/۵۸ (۰/۶۶)	-۱/۳۸۲ (۱/۰۲۸)	۱/۹۶ (-۰/۳۶۸)	۰/۱۱۶ (-۰/۰۷۰)	-۰/۲۵۸ (-۰/۱۰۱)	۰/۵۸۳ (-۰/۱۷۶)	۰/۳۱۵ (-۰/۰۱۵)	۱/۲۰۳ (-۰/۰۷۲)	-

اثرات باقی مانده برای کلون‌های بدون اندوفایت و کلون‌های حاوی اندوفایت به ترتیب ۰/۰۰۶ و ۰/۴۷۲ می‌باشند.

از طریق تعداد دانه در خوشه (۰/۹۱۳) و وزن دانه در خوشه (۰/۲۸۲) اعمال می‌کند در حالی که از طریق طول خوشه بر عملکرد دانه اثر ناچیز داشته (۰/۰۴-) و از طریق وزن هزار دانه (۰/۴۵۶-) و باروری خوشه (۰/۳۴۹-) تأثیر منفی بر عملکرد دانه می‌گذارد. از آنجایی که گراس‌ها توانایی تولید تعداد زیادی دانه با اندازه ریز را دارند، لذا تعداد خوشه در بوته الزاماً با تعداد دانه در خوشه هم‌بستگی منفی ندارد. نتایج مشابه در فسکیوی مرتعی (۱۹) و در آگروپایرون (۱۶) گزارش شده است. در کلون‌های حاوی اندوفایت روند دیگری مشاهده گردید به طوری که تعداد دانه در بوته اثر مستقیم ناچیزی داشت (۰/۰۷۳-) و بیشترین تأثیر خودش را از طریق سایر صفات به‌طور غیر مستقیم (جمعاً ۰/۷۶۳) بر عملکرد دانه گذاشت.

برازش داده شد و در نهایت مدل شش متغیره شامل تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه در بوته، وزن هزار دانه، طول خوشه، وزن دانه در خوشه و باروری خوشه توانست بالاترین توجیه ($R^2=0/94$) از عملکرد دانه را داشته باشد. هر چند دو متغیر اول به تنهایی حدود ۸۰ درصد تغییرات عملکرد را توجیه کرد، اما به منظور درک بهتر و تفسیر دقیق‌تر از روابط علت و معلولی، از چهار صفت دیگر که تأثیر آنها در توجیه مدل قابل توجه بود، نیز استفاده گردید. نتایج تجزیه علیت برای هر دو نوع کلون‌ها در جدول ۴ ارائه شده است. بر مبنای این جدول، در کلون‌های بدون قارچ، اثر مستقیم تعداد خوشه در بوته بر عملکرد دانه از اثر غیر مستقیم آن بیشتر است (۰/۴۹) در برابر (۰/۳۵). تعداد خوشه در بوته بیشترین اثر غیر مستقیم خودش را

تعداد دانه در خوشه در کلون‌های بدون اندوفایت تأثیر مستقیم مثبت و بزرگ (۱/۱) بر عملکرد دانه داشت و اثر غیر مستقیم آن منفی بود (۰/۱۵۳-) در حالی که در کلون‌های حاوی اندوفایت روند عکس مشاهده گردید به طوری که تعداد دانه در خوشه اثر مستقیم منفی (۰/۲۴۴-) و اثر غیر مستقیم مثبت و بزرگی (۱/۱۹۴) بر عملکرد دانه داشت که اثر غیر مستقیم آن از طریق باروری خوشه (۰/۷۴)، وزن دانه در خوشه (۰/۲۸۷) و وزن هزار دانه (۰/۱۵۷) اعمال گردید. مطابق نظر بین (۹) افزایش تولید بذر در گیاه از طریق دو مکانیسم امکان‌پذیر است: (۱) توسعه اندازه سیستم تولید مثلی (نظیر افزایش در تعداد پنجه بارور، طول خوشه، تعداد دانه در خوشه) و (۲) افزایش کارایی سیستم تولید مثل که شامل افزایش وزن هزار دانه و باروری خوشه (وزن دانه‌ها در واحد طول خوشه) می‌باشد. نتایج این بررسی نشان داد که اندوفایت‌ها افزایش تعداد اجزای سیستم تولید مثلی (تعداد خوشه و تعداد دانه) را به‌طور غیر مستقیم از طریق اجزای مربوط به راندمان عملکرد (وزن دانه و باروری خوشه) افزایش می‌دهند.

در بین صفات مورد مطالعه در کلون‌های بدون اندوفایت، وزن دانه در خوشه بیشترین تأثیر مستقیم را بر عملکرد دانه داشت (۱/۲۲۷) که بیش از دو برابر هم‌بستگی آن با عملکرد دانه بود ($r=0/56$) اما منفی بودن اثر غیر مستقیم آن (۰/۷۱۷-) باعث تعدیل ضریب هم‌بستگی آن با عملکرد شده است. وزن دانه در خوشه تأثیر منفی خود را از طریق طول خوشه (۰/۲۹۸) و باروری خوشه (۱/۴۲۴-)، و تأثیر مثبت خود را از طریق تعداد دانه در خوشه (۰/۶۱۶) و وزن هزار دانه (۰/۳۲۳) بر عملکرد دانه اعمال کرده است. در کلون‌های حاوی قارچ، وزن دانه در خوشه تأثیر مستقیم منفی (۰/۵۵-) و تأثیر غیر مستقیم مثبت (۰/۰۶) بر عملکرد دانه داشت. تأثیر وزن هزار دانه بر عملکرد نیز روندی مشابه وزن دانه در خوشه داشت. باروری خوشه نیز با دو مکانیزم متفاوت در دو حالت حضور و عدم اندوفایت، بر عملکرد دانه تأثیر گذاشت به طوری که در کلون‌های بدون اندوفایت باروری خوشه تأثیر مستقیم منفی

(۱/۳۸۲-) و تأثیر غیر مستقیم مثبت (۱/۹۶) بر عملکرد دانه داشت و این اثر غیر مستقیم از طریق وزن دانه در خوشه (۱/۲۰۳)، تعداد دانه در خوشه (۰/۵۸۳)، وزن هزار دانه (۰/۳۱۵) و تعداد خوشه در بوته (۰/۱۱۶) اعمال گردید. در کلون‌های حاوی اندوفایت باروری خوشه اثر مستقیم مثبت (۱/۰۲۸) و اثر غیر مستقیم منفی (۰/۳۶۸-) داشت. فانگ و همکاران (۱۹) اثر مستقیم باروری خوشه بر عملکرد دانه در فسکیوی مرتعی را بالا (۰/۶) و اثر غیر مستقیم آن را از طریق سایر صفات ناچیز گزارش نمودند. نتایج تجزیه علیت حاکی از آن است که هم‌زیستی با قارچ‌های اندوفایت، باعث تغییر مسیرها و نحوه تأثیرگذاری صفات بر عملکرد دانه می‌شود. این نتیجه ضرورت تعیین شاخص‌های انتخاب مختلف و اتخاذ استراتژی متفاوت را در برنامه‌های اصلاحی به منظور افزایش عملکرد دانه در جوامع عاری از قارچ اندوفایت و جوامع هم‌زیست با قارچ اندوفایت، محرز می‌سازد.

در مجموع نتایج این بررسی نشان داد که قارچ‌های اندوفایت در دو گونه فسکیوی بلند و مرتعی عملکرد بذر را در اکثر ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش داد و این افزایش عمدتاً از طریق افزایش اجزای عملکرد به‌ویژه تعداد خوشه و تعداد دانه در بوته اعمال گردید. افزایش تولید بذر در جمعیت‌های حاوی اندوفایت می‌تواند منجر به شایستگی بیشتر آنها شود چرا که درصد گیاهان حاوی اندوفایت در طی نسل‌های متمادی افزایش می‌یابد. با این حال صفات بذری در برخی ژنوتیپ‌ها تحت تأثیر حضور اندوفایت قرار نگرفت که حاکی از وجود اثر متقابل بین قارچ و میزبان می‌باشد. وجود این اثر متقابل نشان می‌دهد که حضور قارچ در برخی از ژنوتیپ‌ها تغییرات بیشتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها ایجاد کرده است. حضور اندوفایت روابط صفات مختلف را با یکدیگر و با عملکرد دانه دچار تغییر کرد. نتایج تجزیه علیت نشان داد که آثار مستقیم و غیر مستقیم صفات بر عملکرد دانه برای دو حالت حضور و عدم حضور قارچ اندوفایت کاملاً متفاوت است. به طوری که در گیاهان حاوی اندوفایت افزایش باروری خوشه به‌طور مستقیم و

پروژه‌های اصلاحی از حضور یا عدم حضور اندوفایت اطلاع کافی کسب نمایند. سپس در صورت آلوده بودن جامعه به اندوفایت، از باروری خوشه و در صورت عدم آلودگی گیاهان جامعه به اندوفایت از سایر اجزای عملکرد به‌ویژه تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه و وزن دانه خوشه برای گزینش ژنوتیپ‌ها به‌منظور افزایش عملکرد دانه استفاده نمایند.

افزایش اندازه سیستم تولید مثلی (تعداد خوشه در بوته و تعداد دانه در خوشه) به‌طور غیر مستقیم بر عملکرد دانه تأثیر می‌گذارند اما در گیاهان فاقد قارچ اندوفایت، تأثیر باروری خوشه بر عملکرد دانه به‌طور غیر مستقیم از طریق دیگر اجزاء و تأثیر سایر صفات (غیر از طول خوشه) به‌طور مستقیم می‌باشد. بنابراین لازم است که اصلاحگران قبل از شروع

منابع مورد استفاده

- آقایی، م.، م. مقدم، م. ولیزاده، ح. کاظمی رابط و ا. بنایی خسرقی. ۱۳۷۵. تجزیه پایداری و تجزیه علیت عملکرد دانه در برخی ارقام جو بهاره. مجله علمی کشاورزی دانشگاه شهید چمران ۱۹(۱ و ۲): ۵۹-۸۲.
- پارسائیان، م. ۱۳۸۲. تأثیر اندوفایت‌ها در بروز مقاومت به سرما در دو گونه فستوکا. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات. دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان.
- ثباتی، ا و ا. هاشمی دزفولی. ۱۳۷۷. تأثیر تاریخ کاشت و ژنوتیپ بر رشد و عملکرد دانه جو. علوم کشاورزی و منابع طبیعی ۲(۲): ۴۱-۵۹.
- سزعلیان، م. ر. و آ. ف. میرلوحی. ۱۳۸۳. نقش قارچ‌های اندوفایت در مقاومت به شوری علف بره نی مانند *Festuca arundinacea* و علف بره مرتعی (*Festuca pratensis*). چکیده مقالات هشتمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۳ تا ۵ شهریور، دانشگاه گیلان.
- فتحی، ق. و ک. رضایی مقدم، ۱۳۷۹. تجزیه علیت عملکرد و اجزاء عملکرد دانه برخی ارقام جو در منطقه اهواز. مجله علوم و صنایع کشاورزی ۱۴(۱): ۳۹-۴۸.
- محمدی، ر. و ا. ف. میرلوحی. ۱۳۸۲. تأثیر قارچ‌های اندوفایت در بهبود ویژگی‌های فنوتیپی فسکیوی بلند و مرتعی بومی ایران. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی ۷(۲): ۲۰۵-۲۱۳.
- Andersen, S. 1981. Relationship between dry-matter and seed yield in grasses. Breeding high yielding forage varieties combined with high seed yield. Report of meeting of the EUCARPIA Fodder Crop Section, Merelbeke, 49-56. Gent.
- Bacon, C.W., M.D. Richardson and J. F. White. 1997. Modification and uses of endophyte-enhanced turf grasses: a role for molecular technology. Crop Sci. 37:1415-1423.
- Bean, E. W. 1972. Clonal evaluation for increased seed production in two species of forage grasses, *Festuca arundinacea* Schreb. and *Pheleum pratensis* L. Euphytica 21: 377-383.
- Breen, J.P. 1994. Acremonium endophytic interactions with enhanced plant resistance to insects. Annu. Rev. Entomol. 39: 401-423.
- Bonett, G.D. and L.D. Incoll. 1992. Potential pre-anthesis contribution of steam internodes to grain yield in crops of winter barley. Ann. of Bot. 69: 219-225.
- Bugge, G. 1987. Selection for seed yield in *Lolium perenne* L. Plant Breed. 98: 149-155.
- Casler, MD. and E. Van Santen. 2000. Patterns of variation in a collection of meadow fescue accessions. Crop Sci. 40:248-255.
- Clay, K. 1987. Effects of fungal endophytes on the seed and seedling biology of *Lolium preenne* and *Festuca arundinacea*. Oecologia 73: 358-362.
- Clemence, T. G. A.S. and P.D. Hebblethwaite. 1984. An appraisal of ear, leaf and stem ^{14}C assimilation, ^{14}C -assimilate distribution and growth in a reproductive seed crop of amenity *Lolium perenne*. Ann. Appl. Biol. 105: 319-327.

16. Dewey, D.R. and K.H. Lu. 1959. A correlation and path-coefficient analysis of components of crested wheatgrass seed production. *Agron. J.* 51: 515- 518.
17. Easton, H.S., G.C.M. Latch, B.A. Tapper and O.J.P. Ball. 2002. Ryegrass host genetic control of concentration of Endophyte-derived Alkaloids. *Crop Sci.* 42: 51-57.
18. Elgersma, A. 1990. Genetic variation for seed yield in perennial ryegrass. *Plant Breed.* 105: 117-125.
19. Fang, C., T.S. Amlid, Q. Jqrgensen and O.A. Rognil. 2004. Phenotypic and genotypic variation in seed production traits within a full-sib family of meadow fescue. *Plant Breed.* 123: 241-246
20. Gibson, D.J. and J.A. Newman. 2001. *Festuca arundinacea* Schreber (*F. elatior* L. SPP. *arundinacea* (Schreber) Hackel). *J. Ecol.* 89: 304-324.
21. Griffiths, D. J. 1965. Breeding for higher seed yields from herbage varieties. *J. Nat. Inst. Agric. Bot.* 10: 320-331.
22. Hill, N.S., W.S. Stringer, G.E. Rottinghaus, D.P. Belesky, W.A. Parrott and D.D. Pope. 1990. Growth, morphological and chemical component responses of tall fescue to *Acremonium coenophialum*. *Crop Sci.* 30: 156-161.
23. Jauhar, P.P. 1993. Cytogenetics of the Festuca-Lolium Complex. Springer-Verlag, Pub., Berlin.
24. Khayyam Nekouei, M. 2001. Germplasm collectioin and molecular detection of endophytic fungi in Iranian tall fescue. Ph.D Thesis, University of Putra, Malaysia.
25. Li, C.C. 1956. The concepts of path coefficients and its impact on population genetics. *Biometrics* 12: 190-210.
26. Malinowski, D. P. and D. P. Belesky. 2000. Adaptation of endophyte infected cool-season grasses to environmental stresses: Mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Sci.* 40: 923-940.
27. Milthorpe, F. L. and J. Moorby. 1974. An Introduction to Crop Physiology. Cambridge university Press., Cambridge, UK.
28. Nguyen, H. T. and D. A. Sleper. 1983a. Theory and application of half-sib matings in forage grass breeding. *Theor. Appl Genet.* 64: 187-196.
29. Rice, J.S, B.W. Pinkerton, W.C. Stringer and O.J. Undersonter. 1990. Seed production in tall fescue as affected by fungal endophyte. *Crop Sci.* 30 : 1303-1305.
30. Rice, S.J., N.H. Ferguson, B.W. Pinkerton and W.C. Stringer. 1994. Alternation of phenotypic variances by the endophyte of tall fescue. *Crop Sci.* 34: 1487-1489
31. Saha, D.C., M.A. Janchson and J.M. Johnson-Cicalese. 1988. A rapid staining method for detection of endophyte fungi in turf and forage grasses. *Phytopatol.* 78: 273-239.
32. Schardel, C.L. 1996. Epichloe species: Fungal symbionts of grasses. *Annu. Rev. Phytopatol.* 34:109-130.
33. Siegel, M.C., G.C.M. Latch and M.C. Johnson. 1985. *Acremonium* fungal endophytes of tall fescue and perennial ryegrass: significance and control. *Plant Dis.* 69: 179-183.
34. Singh, M. and R.K. Singh. 1973. Correlation and path-coefficient analysis in barley. *Indian J. Agric. Sci.* 43(5): 455-458.
35. Sleper, D.A. 1985. Breeding tall fescue. *J. Plant Breed. Rev.* 3: 313-342.
36. Turgen, A.J. 1985. Turf Grass Managements. Reston Pub. Co., Reston, Virginia.
37. Write, S. 1921. Correlation and causation. *J. Agric. Res.* 20: 557-585.