



بررسی تنوع درون کروموزومی و بین کروموزوم‌های همیولوگ برای عملکرد و اجزای آن با استفاده از دو سری لاین جایگزین گندم تحت شرایط تنش خشکی و نرمال

مهناز علیمحمدی^۱، شهرام محمدی^۲، بهروز شیران^۳ و محمد ربیعی^۴

۱- دانشجوی دکتری، دانشگاه شهرکرد، (نویسنده مسئول: alimohamadmahnaz@yahoo.com)

۲، ۳ و ۴- دانشیار، استاد و استادیار، دانشگاه شهرکرد

تاریخ دریافت: ۹۵/۲/۱۹ تاریخ پذیرش: ۹۵/۳/۲۴

چکیده

به منظور بررسی تنوع درون کروموزومی و بین کروموزوم‌های همیولوگ برای عملکرد و اجزای آن در گندم، دو سری کامل لاین‌های جایگزین شده کروموزومی شامل سری کامل لاینهای جایگزین کروموزومی گندم تایمستین درزمینه ژنتیکی رقم چابیز اسپرینگ و سری کامل لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم رد اجیپشن درزمینه ژنتیکی رقم چابیز اسپرینگ به همراه والدینشان در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۴ تکرار در دو شرایط معمول و تنش آبی در گلخانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که واریانس درون کروموزومی تمامی کروموزوم‌های ۲۱ گانه و نیز گروه‌های همیولوگ ۷ گانه تفاوت‌های معنی‌داری به ترتیب در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد برای تمام صفات مورد مطالعه در هر دو شرایط آزمایش داشتند که دلالت بر وجود تنوع کافی در بین لاین‌های مورد ارزیابی دارد. همگنی واریانس‌های درون کروموزومی در شرایط نرمال و تنش روندی غیریکسان داشتند. در شرایط بدون تنش رطوبتی، واریانس‌های درون ۲۱ کروموزوم برای صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزار دانه در هر دو آزمون بار تلت و لون ناهمگن بوده ولی برای بقیه صفات، واریانس درون کروموزوم‌های ۲۱ گانه از نظر آماری همگن بودند. در حالیکه در شرایط تنش، علاوه بر صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزار دانه واریانس درون کروموزوم‌ها برای صفات شاخص برداشت و تعداد دانه در سنبله نیز در هر دو آزمون بار تلت و لون ناهمگن بودند. مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزومی با استفاده از آزمون F برای واریانس‌های ناهمگن نشان داد که کروموزوم ۲B نقش بزرگتری در کنترل واریانس صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه و شاخص برداشت داشته ولی نقش کروموزوم ۵D در کنترل واریانس تعداد دانه در سنبله بیشتر بوده است. بررسی همگنی واریانس‌ها با استفاده از آزمون‌های بار تلت و لون برای گروه‌های همیولوگ نیز نشان داد که در شرایط بدون تنش، واریانس صفت وزن هزار دانه، و در شرایط تنش، واریانس صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته ناهمگن بوده ولی سایر صفات واریانس همگنی داشته‌اند. مقایسه دو بدوی واریانس درون گروه‌های همیولوگ با استفاده از آزمون F برای واریانس‌های ناهمگن نشان داد که گروه همیولوگ ۲ دارای بیشترین میزان واریانس برای صفات عملکرد دانه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه بوده است. بنابراین می‌توان استنباط نمود که کروموزوم‌های گروه همیولوگ ۲ بیشترین نقش را در مسیر تکاملی گندم نان از لحاظ تأثیر بر اجزای عملکرد داشته‌اند.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، تنوع درون کروموزومی، تنوع بین کروموزوم‌های همیولوگ، گندم، لاین‌های جایگزین کروموزومی

مقدمه

گندم از غلات مهم و اصلی‌ترین ماده غذایی در بسیاری از کشورها است. لذا اطلاع از ژنتیک و ژنوم آن ارزش زیادی برای اهداف به‌نژادی و ژنتیکی دارد (۱۲). عملکرد این گیاه به عوامل مختلفی از جمله شرایط آب و هوایی و مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی بستگی دارد. تنش‌های غیر زنده از مهم‌ترین عوامل کاهش‌دهنده تولیدات کشاورزی در مناطق خشک و نیمه‌خشک می‌باشند که مقابله و یا کاهش اثر آن‌ها به‌عنوان راهکاری مفید در جهت افزایش عملکرد گیاهان همواره مدنظر بوده است. در میان تنش‌های غیرزنده، کمبود آب یا تنش خشکی به‌عنوان مهم‌ترین محدودیت تولید محصول گیاهان زراعی در اکثر نقاط جهان شناخته‌شده است (۱۹) و با توجه به تغییرات اقلیمی در آینده، اهمیت آن رو به افزایش می‌باشد (۲۱). بنابراین به لحاظ اینکه بخش قابل‌توجهی از اراضی زیر کشت گندم در ایران در مناطق خشک و نیمه‌خشک قرار گرفته است و همچنین این مناطق دارای دامنه‌ای از تنش‌های زیستی و غیر زیستی می‌باشند،

استفاده از اجداد وحشی گندم از جمله اژیلوپس و تریتیکوم که دارای منابع غنی ژنی برای اصلاح گندم زراعی هستند، بسیار مفید می‌باشند (۱۱). از اقدامات اساسی که قبل از انجام هر برنامه اصلاحی باید مورد توجه قرار گیرد دستیابی به تنوع ژنتیکی موجود برای صفات موردنظر است تا به نژادگر به نحو مطلوبی به خصوصیات ذخایر ژنتیکی آگاهی کامل حاصل نماید. در واقع تنوع ژنتیکی بنیان اصلاح نباتات است و از اجزای مهم پایداری نظام‌های بیولوژیکی می‌باشد و بررسی آن از اهمیت خاصی برخوردار است (۲۲). دانش تنوع ژنتیکی همراه با مدیریت صحیح ژرم پلاسما را می‌توان در انتخاب ژنوتیپ‌ها در برنامه‌های به‌نژادی گیاهان مختلف و حفاظت منابع ژنتیکی استفاده کرد (۳۱).

گندم نان گیاهی آلوهگزاپلوئید بوده و مجموعه کروموزومی آن از ۳ ژنوم متفاوت تشکیل شده است (۲۰). در مسیر تکاملی گندم نان مشخص شده است که خویشاوندان وحشی این گیاه نقش مهمی در تشکیل ژنوم‌های کروموزومی کنونی آن ایفا کرده‌اند. خویشاوندان وحشی محصولات زراعی،

یک منبع بالقوه مفید و باارزش تنوع ژنتیکی هستند که مورد توجه اصلاح‌گران بوده و حتی برخی معتقدند که موفقیت آینده اصلاح نباتات در استفاده از منابع ژنتیکی وحشی نهفته است (۱۱). گرچه درباره منشأ ژنوم‌های مختلف گندم نان بین محققان اختلاف نظر زیادی وجود دارد (۳،۶،۱۵)، اما یکی از جامع‌ترین مطالعات در سال‌های اخیر درباره منشأ ژنوم‌های مختلف گندم نان توسط پترسون و همکاران (۲۸) انجام شده است. آن‌ها با مطالعات جدید و بررسی مطالعات قبلی شواهد محکمی برای منشأ این سه ژنوم فراهم کردند. آن‌ها گزارش نموده‌اند که ژنوم A گندم نان از *T. urartu*، ژنوم B از *Ae. speltooides* و ژنوم D آن از گونه *Ae. tauschii* مشتق شده است. امروزه مشخص شده است که کروموزوم‌های ۲۱ گانه گندم در سه ژنوم متفاوت بنام‌های ژنوم‌های A، B و D گروه‌بندی شده که در داخل هر ژنوم ۷ جفت کروموزوم قرار گرفته که دو بدو همولوگ می‌باشند (۲۳،۲۴،۲۶). همچنین کروموزوم‌های متعلق به ژنوم‌های سه‌گانه گندم برخی مشابهات جزئی دارند که باعث شده است که گروهی از کروموزوم‌ها که متعلق به ژنوم‌های متفاوت هستند تحت عنوان گروه‌های کروموزومی جزئی مشابه یا همیولوگ تقسیم‌بندی شوند (۲۳). بنابراین در گیاه آلوپلوئیدی مانند گندم علاوه بر کروموزوم‌های همولوگ، کروموزوم‌های همیولوگ نیز وجود دارد.

یکی از روش‌های تعیین محل‌های کروموزومی ژن‌های کنترل‌کننده صفات در گندم استفاده از پایه‌های سیتوژنتیکی مانند مونوزومی‌ها و لاین‌های جایگزین شده کروموزومی می‌باشد (۷،۱۸). با استفاده از لاین‌های جایگزین می‌توان کلیه تفاوت‌های ژنتیکی موجود در بین دو رقم را به کروموزوم‌های مربوطه نسبت داد (۸،۹).

در طول دو دهه گذشته مطالعات زیادی در گندم با استفاده از لاین‌های جایگزین صورت گرفته است که در نهایت منجر به شناسایی کروموزوم‌هایی شده است که در کنترل صفات مهم زراعی و فیزیولوژیکی نقش دارند (۳،۱۴،۲۴،۲۶،۲۷). با این وجود، نقش کروموزوم‌های ۲۱ گانه گندم و نقش گروه‌های کروموزوم‌های همیولوگ در ایجاد تنوع برای این صفات در منابع علمی گزارش نشده است. هدف اصلی این مطالعه بررسی نقش کروموزوم‌های ۲۱ گانه گندم و گروه‌های همیولوگی کروموزومی در ایجاد تنوع برای عملکرد و صفات وابسته با استفاده از لاین‌های جایگزین با زمینه ژنتیکی یکسان بود. همچنین با توجه به در اختیار بودن دو سری لاین جایگزین با زمینه مادری یکسان، این امکان فراهم گردید تا واریانس درون کروموزومی و واریانس درون گروه‌های کروموزومی در شرایط تنش و بدون تنش بررسی گردد.

مواد و روش‌ها مواد ژنتیکی

مواد ژنتیکی این مطالعه شامل سری کامل لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم تایمستین (Timstein) در زمینه ژنتیکی رقم چاینیز اسپرینگ (Chinese Spring) (سری

کروموزومی Tim/Cs) و سری کامل لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم رد اجیپشن (Red Egyptian) در زمینه ژنتیکی رقم چاینیز اسپرینگ (سری کروموزومی Red/Cs) بودند. این لاین‌های جایگزین با استفاده از تلاقی‌های برگشتی مکرر با پایه مونوزومیک واریته چاینیز اسپرینگ تولید و تا نسل BC10 خالص گردیده‌اند (۲۷،۲۶). این لاین‌ها به این دلیل انتخاب شدند که دارای زمینه ژنتیکی یکسانی هستند و امکان استفاده از این لاین‌ها برای بررسی تنوع درون کروموزوم‌ها وجود داشت. به عنوان مثال چنانچه در نظر باشد تنوع درون کروموزوم 1A را برای یک صفت خاص بررسی کرد، می‌توان لاین جایگزین مربوطه تایمستین، لاین جایگزین مربوطه رد اجیپشن و واریته CS را در قالب یک طرح بلوک مقایسه کرد. چنین مقایسه‌ای فقط تنوع درون کروموزوم 1A را نشان می‌دهد. زیرا این سه ژنوتیپ تنها از لحاظ کروموزوم 1A متفاوت بوده و از لحاظ سایر کروموزوم‌ها یکسان هستند.

در این تحقیق تمامی مواد ژنتیکی فوق (دو سری لاین جایگزین و والدین آن‌ها) مورد ارزیابی قرار گرفتند. این آزمایش در دو قسمت جداگانه و تحت شرایط تنش خشکی و نرمال صورت گرفت. این آزمایش به صورت گلدانی در گلخانه اجرا گردید. هر واحد آزمایشی شامل یک گلدان بود. گلدان‌ها با ترکیب مساوی از خاک مزرعه، ماسه و خاکبرگ پر شدند. از هر ژنوتیپ سه عدد بذر در گلدان‌هایی به قطر ۲۰ سانتی‌متر و عمق ۲۵ سانتی‌متر به عنوان یک واحد آزمایشی کشت گردید. برای بررسی تنوع درون کروموزومی در هر یک از شرایط تنش و بدون تنش خشکی، ۲۱ لاین جایگزین از سری تایمستین، ۲۱ لاین جایگزین از سری رد اجیپشن به همراه دو والد تایمستین و CS (۱۷۶ واحد آزمایشی) در یک طرح بلوک کامل تصادفی با ۴ تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. به عنوان مثال، برای بررسی تنوع درون کروموزوم 1A، لاین 1A از سری Tim/CS، لاین 1A از سری Red/CS و رقم CS در قالب یک طرح بلوک کامل تصادفی با ۴ تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. بنابراین در کل آزمایش و در مجموع دو شرایط تنش و بدون تنش ۳۵۲ واحد آزمایشی وجود داشت. در هر دو شرایط آزمایش، گلدان‌ها تا زمانی که گیاهان داخل آن به طور کامل استقرار یابند (مرحله سه برگه)، به صورت یکسان تا رسیدن به ظرفیت زراعی آبیاری شدند. در مرحله سه برگه تنش آبی اعمال شد. دوره اول تنش با عدم آبیاری گلدان‌ها تا ظهور علائم تنش مثل پژمردگی، لوله شدن برگ‌ها و بی‌رنگ شدن برگ اول در لاین‌های حساس اعمال شد. این دوره در حدود ۸ روز طول کشید. میزان درجه روز رشد (GDD)^۱ دریافتی گیاهان در این ۸ روز از روش گیونتا و همکاران (۱۰) محاسبه و دور بعدی آبیاری در تیمار تنش با استفاده از این درجه روز رشد محاسباتی انجام پذیرفت. به این صورت که در پایان دوره اول تنش، گلدان‌ها تا رسیدن به ظرفیت زراعی آبیاری شدند. در دوره دوم تنش، آبیاری گلدان‌ها، تا دریافت درجه روز رشد محاسبه شده به تأخیر افتاد. دوره‌های بعدی تنش نیز به همین صورت اعمال گردید. استفاده از درجه روز رشد سبب یکسان‌سازی شرایط تنش برای همه لاین‌های

1- Growth Degree Day

جایگزین و مستقل شدن تنش از نوسانات دمایی در طی وزهای مختلف در مراحل رشد گیاه می‌شود.

صفات اندازه‌گیری شده

صفات موردبررسی شامل عملکرد دانه در بوته (بر اساس میانگین وزن دانه‌های هر بوته)، صفات تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت (تقسیم عملکرد دانه بر عملکرد بیولوژیک در هر بوته) و عملکرد بیولوژیک (مجموع وزن دانه و کاه و کلش در بوته) اندازه‌گیری شد. میانگین این صفات بر روی سه بوته در هر گلدان بدست آمد.

آنالیزهای آماری

با توجه به در اختیار بودن سری‌های متفاوت لاین‌های جایگزینی که در زمینه ژنتیکی یکسان تولیدشده‌اند، در این مطالعه تنوع درون کروموزومی و تنوع درون گروه‌های همیولوگ برای صفات عملکرد و اجزای آن موردبررسی قرار گرفت و کروموزوم‌های ۲۱ گانه گندم و گروه‌های ۷ گانه همیولوگ برای اولین بار برای این خصوصیات مورد مقایسه قرار گرفتند. برای بررسی تنوع درون کروموزومی و مقایسه کروموزوم‌های متفاوت با همدیگر از شاخص پراکندگی واریانس استفاده گردید (۳۰). پس از محاسبه واریانس‌های درون هر کروموزوم و درون گروه‌های همیولوگ، با استفاده از آزمون‌های بارتلت (۴) و لون (۱۷) یکنواختی واریانس در بین کروموزوم‌های ۲۱ گانه و گروه‌های همیولوگ ۷ گانه همیولوگ انجام گرفت. نهایتاً صفاتی که غیریکنواختی ژنتیکی نشان دادند مشخص و مقایسه دو به دو کروموزوم‌ها و گروه‌های همیولوگ برای آن صفات با آزمون F انجام گردید. برای انجام تجزیه‌های آماری از نرم‌افزارهای SPSS و Minitab استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که واریانس درون کروموزومی تمامی کروموزوم‌های ۲۱ گانه (جداول ۱ و ۲) و نیز گروه‌های همیولوگ ۷ گانه (جداول ۳ و ۴) تفاوت‌های معنی‌داری به ترتیب در سطوح ۵ و ۱ درصد برای تمام صفات مورد مطالعه در هر دو شرایط آزمایش داشتند که دلالت بر وجود تنوع کافی در بین لاین‌های مورد ارزیابی دارد. این تنوع همچنین نشان‌دهنده پتانسیل این مواد ژنتیکی برای ارزیابی یکنواختی تنوع درون کروموزومی و یکنواختی تنوع درون گروه‌های همیولوگی در مورد این صفات می‌باشد (جداول ۴-۱). همچنین این نتایج نشان داد که بین کروموزوم‌های مشابه در والدین لاین‌های جایگزین تفاوت وجود دارد. نکته مهم در نتایج حاصل از تجزیه واریانس درون کروموزومی این است که روند کروموزوم‌های ۲۱ گانه در ایجاد تنوع در صفات در شرایط تنش و نرمال مشابه نیست. برخی کروموزوم‌ها در شرایط نرمال و برخی در شرایط تنش ایجاد تنوع معنی‌دار در صفات کرده‌اند. به‌عنوان مثال برای صفت تعداد سنبله در شرایط بدون تنش، نقش کروموزوم‌های مربوط به ژنوم B معنی‌دار بوده در صورتی‌که در شرایط تنش نقش آن‌ها در ایجاد تنوع در صفت فوق غیرمعنی‌دار بوده است (جداول ۱ و

۲). تقریباً چنین روندی در سایر صفات نیز مشاهده گردید که نشان‌دهنده یکسان نبودن نقش کروموزوم‌ها در ایجاد تنوع صفات در شرایط تنش و بدون تنش است.

در این بررسی واریانس تیمار به لحاظ یکسان بودن زمینه ژنتیکی لاین‌های جایگزین مربوطه تنوع درون کروموزومی را نشان می‌دهد. بنابراین تنها از لاین‌های جایگزین با زمینه ژنتیکی یکسان می‌توان برای مطالعه فوق استفاده کرد و از لاین‌های جایگزین با زمینه ژنتیکی (والد مادری) غیر یکسان نمی‌توان برای بررسی تنوع درون کروموزومی استفاده نمود. نتایج این آزمون‌ها برای ۲۱ لاین در جدول ۲ آمده است معنی‌دار بودن تنوع درون کروموزومی در واقع به این مفهوم است که یک کروموزوم خاص در زمینه ژنتیکی واریته مربوط به خود دچار تغییر می‌شود. این تغییر می‌تواند به علت جهش یا حتی ترانسلوکاسیون باشد (۲۳). به‌عنوان مثال وقتی واریانس درون کروموزوم 1A برای یک صفت معنی‌دار می‌گردد به این مفهوم است که این کروموزوم در واریته‌های تایمستین، رد اجپیشن و چاپینز اسپرینگ دارای محتویات ژنی متفاوت برای آن صفت هست. به‌عبارت‌دیگر اگر این کروموزوم در هر سه واریته یکسان باشد، نباید تنوع درون کروموزومی معنی‌دار گردد.

یکنواختی واریانس درون کروموزومی

به‌منظور بررسی همگنی تنوع درون کروموزومی از آزمون‌های بارتلت و لون استفاده شد. نتایج حاصل در جدول ۵ گزارش شده است. همان‌طوری که از نتایج مندرج در جدول پیداست، همگنی واریانس‌های درون کروموزومی در شرایط نرمال و تنش روندی غیر یکسان داشته است. در شرایط بدون تنش رطوبتی، واریانس‌های درون ۲۱ کروموزوم برای صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزار دانه در هر دو آزمون بارتلت و لون ناهمگن بوده ولی برای بقیه صفات، واریانس درون کروموزوم‌های ۲۱ گانه از نظر آماری همگن بودند (جدول ۵). درحالی‌که در شرایط تنش، علاوه بر صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزار دانه واریانس درون کروموزوم‌ها برای صفات شاخص برداشت و تعداد دانه در سنبله نیز در هر دو آزمون بارتلت و لون ناهمگن بودند (جدول ۵). با توجه به نتایج فوق می‌توان استدلال نمود که تنش توانسته است میزان واریانس درون کروموزومی را در کروموزوم‌های ۲۱ گانه تغییر دهد به گونه‌ایکه نقش آن‌ها را در کنترل صفات در شرایط تنش مؤثرتر نماید. ناهمگنی واریانس برای صفات تعداد سنبله و عملکرد بیولوژیک هم در شرایط تنش و هم در شرایط نرمال غیر معنی‌دار گردید (جدول ۵). این موضوع نشان‌دهنده تأثیر مساوی گروه‌های کروموزومی در ایجاد تنوع در صفات تعداد سنبله و عملکرد بیولوژیک می‌باشد. بنابراین با بررسی و مقایسه میزان واریانس درون کروموزوم‌ها مشخص شد که کروموزوم‌های ۲۱ گانه گندم برای تنوع درون کروموزومی این صفات با یکدیگر تفاوت ندارند. همچنین این موضوع نشان می‌دهد که این دو صفت پایدارتر بوده و در هر دو شرایط از واریانس‌های یکسانی در گروه‌های کروموزومی برخوردار هستند.

جدول ۱- تجزیه واریانس درون کروموزومی برای صفات مختلف در شرایط نرمال^A

Table 1. Analyses of variance of intra chromosome for different traits in normal conditions

گروه‌های کروموزومی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
۱A	۲/۵۸ ^{ns}	۱۸۲/۵۶*	۰/۰۷ ^{ns}	۳/۷۴ ^{ns}	۷۱/۷۷ ^{ns}	۰/۰۹ ^{ns}
۲A	۴/۰*	۸۷/۲۵ ^{ns}	۱۲/۳۶ ^{ns}	۶/۰۴*	۱۴۶/۳۹**	۰/۱۳ ^{ns}
۳A	۳/۰۸ ^{ns}	۲۰۰/۷۷ ^{ns}	۱۱/۵۳ ^{ns}	۴/۰ ^{ns}	۱۳۷/۶۲*	۰/۷۲**
۴A	۵/۲۵*	۳۷/۳۳ ^{ns}	۵/۳۹ ^{ns}	۴/۴۵ ^{ns}	۴۱۲/۵۸**	۰/۱۸ ^{ns}
۵A	۳/۰۸ ^{ns}	۲۰۲/۹۶*	۱۰/۱۶ ^{ns}	۰/۸۳ ^{ns}	۲۵۵/۹۱ ^{ns}	۰/۲۴ ^{ns}
۶A	۲/۳۳ ^{ns}	۸۱/۵۳ ^{ns}	۱۶/۴۷**	۴/۳۱ ^{ns}	۱۷۳/۹۵**	۰/۰۱ ^{ns}
۷A	۸/۰۸*	۸/۰۸ ^{ns}	۲۵/۱*	۹/۳۷**	۳/۴۷ ^{ns}	۱/۴۰**
۱B	۲۰/۵۸**	۴۵/۶۳ ^{ns}	۴/۴۸ ^{ns}	۲۴/۶۵**	۱۴۴/۷۹ ^{ns}	۱/۵۱ ^{ns}
۲B	۱/۰۸ ^{ns}	۳۰۸/۵۵**	۸۸/۶۲**	۲/۴۴ ^{ns}	۱۳۸/۵۵ ^{ns}	۰/۵۱**
۳B	۴/۷۵**	۱۶۷/۰۴**	۰/۶۳ ^{ns}	۸/۴۶**	۲۸۱/۷۷**	۲/۰۰**
۴B	۷/۵۸**	۱۸۸/۴۷*	۵۴/۳۱**	۹/۱ ^{ns}	۱۷۱/۸۹**	۱/۰۷ ^{ns}
۵B	۱۰/۵۸**	۱۷۶/۸۹**	۶/۲۹*	۱۳/۲۶**	۱۰۶/۷۲ ^{ns}	۰/۴۷ ^{ns}
۶B	۱۰/۷۵**	۵۹/۰۶*	۱۱/۹۹*	۵/۹۹ ^{ns}	۳۶/۶۶ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}
۷B	۹/۷۵*	۲۲۲/۲۲*	۴/۸۶ ^{ns}	۱۸/۲۹**	۱۰۶/۱۳*	۲/۰۶**
۱D	۵/۵۸ ^{ns}	۲۰/۰۴ ^{ns}	۳۰/۳۳**	۶/۵۳ ^{ns}	۸۰/۳۶ ^{ns}	۲/۱۵ ^{ns}
۲D	۴/۷۵ ^{ns}	۱۶۲/۸۳*	۶۷/۸۹**	۷/۵۳ ^{ns}	۴۰۹/۴۷**	۰/۱۳ ^{ns}
۳D	۵/۰۸ ^{ns}	۱۲۴/۵۷*	۳/۷۹ ^{ns}	۲/۹۵ ^{ns}	۱۵۷/۴۳ ^{ns}	۱/۵۵**
۴D	۸/۰۸*	۴/۵۳ ^{ns}	۹/۶۷*	۱۴/۶۴**	۱۸۰/۲۷*	۳/۱۲**
۵D	۷/۰ ^{ns}	۶۲/۲۴*	۵/۱۵ ^{ns}	۳/۳۳ ^{ns}	۱۴/۸۱ ^{ns}	۰/۱۳ ^{ns}
۶D	۴/۰ ^{ns}	۹۴/۵۹*	۱۱/۲۱*	۴/۳۱*	۶۸/۱۳ ^{ns}	۰/۸۹ ^{ns}
۷D	۵/۳۳**	۵۳۳/۶۲**	۲۰/۸**	۱/۳۲*	۲۸۴/۴۸**	۱/۳۴**

A: در این جدول فقط واریانس کروموزوم‌ها و معنی‌دار بودن و یا نبودن آن‌ها گزارش شده است و درجه آزادی و واریانس خطا گزارش نگردیده است.
*, **, ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪، ۵٪، ۱٪ و غیر معنی‌دار

جدول ۲- تجزیه واریانس درون کروموزومی برای صفات مختلف در شرایط تنش خشکی^A

Table 2. Analyses of variance of intra chromosome for different traits in water stress conditions

گروه‌های کروموزومی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
۱A	۱/۰۸ ^{ns}	۷۱/۲۴**	۳/۳۵ ^{ns}	۳/۲۴ ^{ns}	۸۶/۲۲*	۰/۱۳ ^{ns}
۲A	۱/۴۴ ^{ns}	۳۴/۲۶ ^{ns}	۱۰/۵۹ ^{ns}	۱۱/۰۳*	۱۷۵/۶۸**	۰/۱۴ ^{ns}
۳A	۱/۵۸ ^{ns}	۵/۶۷ ^{ns}	۲۲/۸۹ ^{ns}	۴/۷۲*	۱۹۵/۰۱*	۰/۲۱**
۴A	۳/۰۸**	۲۷/۸۸*	۲۲/۵**	۹/۱۳*	۱۷۳/۸۴*	۰/۱۷ ^{ns}
۵A	۴/۳۳**	۳۳/۰۱ ^{ns}	۱۵/۴۷ ^{ns}	۵/۵۱ ^{ns}	۵۳/۸۵ ^{ns}	۰/۲۶ ^{ns}
۶A	۶/۲۵*	۱۲۸/۱۳ ^{ns}	۴/۳۱ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}	۱۹۴/۲۵**	۰/۰۶ ^{ns}
۷A	۲/۵۸ ^{ns}	۷۳/۸۷ ^{ns}	۵/۴۰*	۲/۸۳**	۵۸/۳۳*	۰/۵۳**
۱B	۱/۰۸ ^{ns}	۰/۶۶ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۲/۰۶ ^{ns}	۸۰/۱۰ ^{ns}	۰/۰۴ ^{ns}
۲B	۵/۲۵*	۶۹/۲۱*	۵۲/۲۴**	۲/۴۷*	۱۹۷۰/۱۴**	۳/۷۳**
۳B	۰/۵۸ ^{ns}	۸۰/۳۶*	۱۲/۶۹**	۳۷/۴۸**	۴۸۲/۶۵**	۱/۵۷**
۴B	۰/۷۵ ^{ns}	۱۲/۰۱ ^{ns}	۱۱/۳۹*	۹/۶۹*	۶۹/۴*	۰/۲۲ ^{ns}
۵B	۰/۲۵ ^{ns}	۱۲۱/۶۴ ^{ns}	۱۶/۳۶**	۷/۸۹**	۵۸/۷۶ ^{ns}	۰/۵۷ ^{ns}
۶B	۳/۲۵*	۳/۸۶ ^{ns}	۲۵/۶۱**	۲/۹۶ ^{ns}	۱۲۴/۳۷**	۱/۱۱ ^{ns}
۷B	۶/۰۸ ^{ns}	۳۹/۷۷ ^{ns}	۹/۹۵ ^{ns}	۱۰/۹۶**	۳۳/۰۶ ^{ns}	۱/۱۳**
۱D	۶/۰۸ ^{ns}	۳۱/۱۶**	۴۵/۴۶**	۰/۱ ^{ns}	۸۶/۹۳ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}
۲D	۰/۳۳ ^{ns}	۱۹۴/۰۳**	۲۵/۲۲*	۴/۲۸ ^{ns}	۲۹۶/۸۶**	۰/۰۶ ^{ns}
۳D	۱/۷۵ ^{ns}	۴۲/۳۸**	۹/۶۷ ^{ns}	۰/۶۱ ^{ns}	۳۸/۶۴ ^{ns}	۰/۱۸*
۴D	۲/۰۸ ^{ns}	۱۱۷/۹۱*	۳۰/۰۳**	۰/۱ ^{ns}	۲۶۵/۰۲**	۰/۲۲*
۵D	۱/۰۸ ^{ns}	۳۹۷/۶۳**	۰/۴۱ ^{ns}	۵/۷۱ ^{ns}	۶۹/۷۳ ^{ns}	۰/۰۸ ^{ns}
۶D	۲/۳۳ ^{ns}	۱۸/۱۸ ^{ns}	۳۷/۰۷**	۵/۹۶ ^{ns}	۶۸/۲۳ ^{ns}	۰/۰۹ ^{ns}
۷D	۴/۰*	۱۲/۴۶ ^{ns}	۲/۳۶ ^{ns}	۱/۵۶**	۲۶۴/۸۷**	۰/۷۷**

A: در این جدول فقط واریانس کروموزوم‌ها و معنی‌دار بودن و یا نبودن آن‌ها گزارش شده است و درجه آزادی و واریانس خطا گزارش نگردیده است.
*, **, ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪، ۵٪، ۱٪ و غیر معنی‌دار

جدول ۳- تجزیه واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای ۷ گروه همیولوگ در شرایط بدون تنش خشکی

Table 3. Analyses of variance of intra hemeologous for 7 homologous groups in normal conditions

گروه‌های کروموزومی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
1A1B1D	۹/۳۳*	۹۹/۴۹**	۱۴/۲۴**	۱۱/۹۴*	۲۰۵/۳۳	۱/۵۴
2A2B2D	۱/۹۶ ^{ns}	۱۴۵/۷۶**	۶۷/۲۰**	۳/۱۴ ^{ns}	۳۶۳/۳۸ ^{ns}	۰/۳۴**
3A3B3D	۳/۱۰ ^{ns}	۱۵۲/۲۶**	۸/۵۷ ^{ns}	۳/۰۵*	۳۹۱/۸۴**	۱/۲۷**
4A4B4D	۸/۵۴**	۱۳۳/۲۹**	۳۰/۲۸*	۸/۳۱*	۲۴۸/۵۹**	۲/۰۹**
5A5B5D	۲/۵۰ ^{ns}	۲۵/۵۹ ^{ns}	۶/۵۶*	۴/۸۸**	۹۰/۶۵ ^{ns}	۰/۵۷*
6A6B6D	۲/۸۴ ^{ns}	۱۲۷/۵۷**	۱۴/۰۳**	۱/۲۳ ^{ns}	۱۵۵/۹۴**	۰/۹۹**
7A7B7D	۲/۴۷*	۲۲۳/۵۳**	۲۵/۸۲**	۱۲/۵۹**	۲۱۷/۹۵**	۲/۰۷**

*, **, و ^{ns}: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪، ۵٪، و غیر معنی‌دار

جدول ۴- تجزیه واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای ۷ گروه همیولوگ در شرایط تنش خشکی

Table 4. Analyses of variance of intra hemeologous for 7 homologous groups in water stress conditions

گروه‌های کروموزومی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
1A1B1D	۲/۱۷ ^{ns}	۳۴/۸۳ ^{ns}	۲۰/۴۳**	۱/۶۱ ^{ns}	۸۸/۴۳ ^{ns}	۰/۱۳ ^{ns}
2A2B2D	۳/۶۰**	۱۱۹/۷۹**	۴۵/۹۰**	۴/۶۶**	۱۲۶/۹۹**	۱/۹۲**
3A3B3D	۱/۳۰ ^{ns}	۶۰/۱۹**	۱۶/۲۵**	۱۰/۶۴**	۴۷۰/۷۹**	۰/۹۸**
4A4B4D	۱/۹۴ ^{ns}	۸۴/۹۵*	۲۶/۰۷**	۸/۱۳*	۶۱/۹**	۰/۵۵**
5A5B5D	۲/۵۷*	۴۴/۹۷ ^{ns}	۱۲/۷۶**	۱/۱۹ ^{ns}	۳۲/۳۴ ^{ns}	۰/۲۹ ^{ns}
6A6B6D	۴/۲۷**	۹۱/۹۵**	۲۰/۷۸*	۲/۳۳ ^{ns}	۱۳۰/۸۸**	۰/۱۸**
7A7B7D	۲/۰۷ ^{ns}	۴۸/۷۵ ^{ns}	۹/۵۷**	۴/۳۱**	۱۵۲/۶۵**	۰/۸۷**

*, **, و ^{ns}: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪، ۵٪، و غیر معنی‌دار

جدول ۵- نتایج آزمون یکنواختی واریانس بین گروه‌های کروموزومی برای صفات مورد بررسی*

Table 5. The results of homogeneity analysis of variance among chromosome groups for the studied traits

شرایط آزمایش	نوع آزمون	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بدون تنش	بارتلت	آماره آزمون	۲۰/۱۱	۲۷/۳۴	۴۸/۸۹	۳۱/۳۵	۳۲/۸۲
	لون	سطح معنی‌داری	۰/۴۵	۰/۱۳	۰/۰۰	۰/۰۵	۰/۰۰
تنش	بارتلت	آماره آزمون	۱۶/۹۴	۳۷/۶۳	۴۱/۳۹	۷۴/۳۲	۷۷/۷۶
	لون	سطح معنی‌داری	۰/۴۹	۰/۰۰۴	۰/۰۰۳	۰/۳۶	۰/۰۰

*: جوامع موردبررسی در این آزمون گروه‌های ۲۱ گانه کروموزومی بودند.

جدول ۶- نتایج آزمون یکنواختی واریانس بین گروه‌های همیولوگ برای صفات مورد بررسی*

Table 6. The results of homogeneity analysis of variance among hemeologous groups for the studied traits

شرایط آزمایش	نوع آزمون	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بدون تنش	بارتلت	آماره آزمون	۷/۷۴	۱۰/۷۸	۲۱/۷	۱۴/۶۵	۷/۲۶
	لون	سطح معنی‌داری	۰/۲۶	۰/۰۹	۰/۰۰۱	۰/۰۲	۰/۲۹
تنش	بارتلت	آماره آزمون	۲/۴۵	۱/۵۸	۴/۹۴	۱/۵۱	۱/۰۸
	لون	سطح معنی‌داری	۰/۰۳	۰/۱۵	۰/۰۰	۰/۱۸	۰/۳۷

*: جوامع ژنتیکی موردبررسی در این آزمون‌ها شامل گروه‌های همیولوگ 1A1B1D1، 2A2B2D2، 3A3B3D3، 4A4B4D4، 5A5B5D5، 6A6B6D6 و 7A7B7D7 از هر دو سری لاین جایگزین تایمستین و رد اچپشن می‌باشند.

Aegilopes و گونه *Tauschii* که از اجداد گندم نان به حساب آمده و به ترتیب دهنده ژنوم های B و D گندم نان می باشند (۱۶) احتمالاً دارای ژن هایی هستند که تنوع برای عملکرد دانه در بوته را کنترل می کنند.

در مجموع نتایج نشان داد که تعداد مقایسات معنی دار برای صفت عملکرد دانه به مراتب بیشتر از صفات دیگر بوده است. این نتایج مؤید این نکته است که تعداد بیشتری از کروموزوم ها در ایجاد تنوع برای عملکرد دانه مؤثر بوده اند. عملکرد دانه صفتی با کنترل ژنتیکی پیچیده بوده و شدیداً تحت تأثیر شرایط محیطی می باشد. همچنین اثر متقابل ژنوتیپ و محیط که روند متفاوت بروز فنوتیپی لاین ها برای یک صفت کمی در محیط های مختلف را نشان می دهد، نقش عمده ای در ایجاد تنوع و همچنین تعیین روش اصلاح گیاهان دارد (۵). عبدالشاهی و همکاران (۱) گزارشی مبنی بر نقشه یابی QTL های کنترل کننده ی تحمل به خشکی در گندم نان ارائه کردند. آنان دریافتند که ۶۳٪ از QTL ها روی ژنوم B قرار دارد و این امر نشان از اهمیت بالای این ژنوم در تحمل به خشکی است. در مطالعات مختلف QTL های متعددی برای عملکرد دانه گندم مکان یابی شده است که به طور غیریکنواخت در کل ژنوم توزیع شده اند. بیشترین تعداد QTL روی کروموزوم های ۴A، ۲B و ۳B توزیع شده اند (۳۲). در آزمایشی که توسط امینیان (۲) با استفاده از لاین جایگزین تایمستین و لاین جایگزین رد اجیشین در زمینه ژنتیکی رقم چاینیزاسپرینگ صورت گرفت، مشخص گردید که نقش ژنوم B نسبت به دو گروه دیگر در کنترل عملکرد دانه برجسته تر می باشد و احتمالاً به دلیل این است که اجداد وحشی گندم که ژنوم B از آن گرفته شده است احتمالاً دارای ژن هایی است که تأثیر زیادی بر عملکرد دانه دارند.

مقایسه دو بدوی واریانس گروه های کروموزومی برای صفت وزن هزار دانه

برای وزن هزار دانه مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزوم ها نشان داد که در شرایط نرمال، واریانس درون کروموزوم های ۲B و ۲D با واریانس درون سایر کروموزوم ها تفاوت معنی دار دارند. این دو کروموزوم با کروموزوم ۱A بیشترین میزان تفاوت واریانس را داشتند و کروموزوم ۱A کمترین میزان واریانس را داشت. بنابراین، می توان نتیجه گرفت که واریانس درون کروموزوم فوق نسبت به واریانس درون سایر کروموزوم ها بزرگتر بوده است. در شرایط تنش، واریانس درون کروموزوم های ۲B و ۱D با واریانس درون اغلب کروموزوم ها تفاوت معنی دار داشتند و این دو کروموزوم با کروموزوم ۵D بیشترین میزان تفاوت واریانس را نشان دادند. از این نتایج می توان استنباط نمود که کروموزوم ۲B برای وزن هزار دانه در هر دو شرایط بیشترین میزان واریانس را ایجاد کرده است. (جدول ۸). از آنجایی که اگر یک کروموزوم هم در شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش بر روی واریانس یک صفت تأثیر داشته باشد نشان از پایداری نقش آن کروموزوم در کنترل واریانس آن صفت می باشد، لذا نقش کروموزوم ۲B در مقایسه با سایر کروموزوم ها پایدارتر

با توجه به جدول (۵) و در مقایسه شرایط بدون تنش رطوبتی با شرایط تنش مشخص شد که برای صفت عملکرد دانه و شاخص برداشت آماره هر دو آزمون در شرایط تنش افزایش یافته است، گر چه معنی دار نشده است. به عبارت دیگر تفاوت واریانس جوامع در شرایط تنش افزایش پیدا کرده است و می توان نتیجه گرفت که شرایط تنش تنوع بین جوامع را برای این دو صفت افزایش داده است. بنابراین با مقایسه تنوع داخل کروموزومی در شرایط تنش و بدون تنش مشخص شد که در شرایط تنش تعداد لاین های کمتری تنوع نشان داده اند. بر طبق نظر روزیل و هامبلین (۲۹)، اگر واریانس ژنتیکی در محیط دارای تنش بزرگتر از شرایط بدون تنش باشد انتخاب در محیط دارای تنش از بازدهی ژنتیکی بالاتری نسبت به انتخاب در شرایط بدون تنش و انتخاب در دو محیط بر خوردار خواهد بود. در واقع تنوع مشاهده شده برای هر خصوصیت در لاین های جایگزین نسبت به تنوعی که در بین ژنوتیپ ها و گونه های گندم وجود دارد بسیار دقیق تر می باشد زیرا احتمال بسیار وجود دارد که این تنوع در نتیجه ژن هایی باشد که آن را کنترل می کنند.

مقایسه واریانس دو بدوی گروه های کروموزومی برای صفت عملکرد دانه

از آنجایی که هم در شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش ناهمگنی واریانس های درون کروموزومی برای صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزار دانه و در شرایط تنش برای صفات شاخص برداشت و تعداد دانه در سنبله با هر دو آزمون معنی دار گردید (جدول ۵)، آزمون F برای مقایسه دو بدوی کروموزوم ها برای واریانس درون کروموزومی تنها برای صفات فوق انجام شد.

آزمون برای مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزومی برای صفت عملکرد دانه در بوته نشان داد که در شرایط نرمال، واریانس درون کروموزوم های ۱B و ۱D با واریانس درون سایر کروموزوم ها تفاوت معنی دار دارند. این دو کروموزوم با کروموزوم ۶A بیشترین میزان تفاوت واریانس را داشتند و کروموزوم ۶A کمترین میزان واریانس را داشت (جدول ۷). چون ملاک F از تقسیم واریانس بزرگتر به واریانس کوچکتر محاسبه می شود (۳۰)، می توان نتیجه گرفت که واریانس درون کروموزوم های فوق نسبت به واریانس سایر کروموزوم ها بزرگتر بوده است. در شرایط تنش، واریانس درون کروموزوم ۲B برای عملکرد دانه در بوته با اغلب کروموزوم ها تفاوت معنی دار داشت. این کروموزوم با کروموزوم های ۶B و ۱D بیشترین میزان تفاوت واریانس را داشتند و کروموزوم های ۶B و ۱D کمترین میزان واریانس را نشان دادند. نتایج مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزوم ها در مجموع نشان داد که از بین ۲۱ کروموزوم فوق، کروموزوم های ۱B و ۱D نقش بزرگتری در کنترل واریانس صفت عملکرد دانه در بوته دارند. بنابراین بیشترین تنوع درون کروموزومی برای این صفت مربوط به کروموزوم های گروه B و D می باشد. این موضوع می تواند متخصصین اصلاح نباتات را به این نکته متوجه سازد که گونه

بوده است. نتایج در مجموع نشان داد که از بین ۲۱ کروموزوم مورد مطالعه، کروموزوم‌های ۲B و ۲D نقش بزرگ‌تری در کنترل واریانس صفت وزن هزار دانه دارند.

مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزومی برای صفت شاخص برداشت

چون واریانس‌های درون کروموزومی در شرایط بدون تنش برای شاخص برداشت همگن بود، مقایسه دو بدو در شرایط بدون تنش برای این صفت انجام نگرفت و تنها این واریانس‌ها در شرایط تنش مقایسه شدند. نتایج مقایسه دودبوی واریانس درون کروموزومی برای شاخص برداشت در قطر بالای جدول ۹ درج شده است. همان‌طور که از جدول پیداست، مقایسه دو بدوی کروموزوم‌ها برای واریانس درون کروموزومی شاخص برداشت در شرایط تنش نشان داد که کروموزوم ۲B با اکثر کروموزوم‌ها تفاوت معنی‌داری دارد. این کروموزوم با کروموزوم‌های ۷B و ۷A بیش‌ترین میزان تفاوت واریانس را داشت و کروموزومی ۷B و ۷A کم‌ترین میزان واریانس درون کروموزومی را داشتند.

بررسی یکنواختی واریانس‌های درون گروه‌های همیولوگ

در این تحقیق، هفت گروه همیولوگی در دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی موردبررسی قرار گرفتند. در ابتدا با استفاده از آزمون‌های بارتلت و لون، همگن بودن کلی واریانس‌های این هفت گروه از نظر آماری بررسی شد. نتایج این آزمون‌ها نشان داد (جدول ۶) که در شرایط بدون تنش، واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای صفت وزن هزار دانه با استفاده از هر دو آزمون بارتلت و لون در سطح یک درصد ناهمگن بود. درحالی‌که در شرایط تنش، واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته در سطح یک درصد با استفاده از هر دو آزمون بارتلت و لون ناهمگن بودند (جدول ۶).

بنابراین مشخص شد که واریانس گروه‌های همیولوگ برای صفات وزن هزار دانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته ناهمگن بوده و برای سایر صفات واریانس همگنی داشته‌اند. این نتایج همچنان نشان داد که می‌توان گروه‌های ۷ گانه همیولوگ را به‌صورت دو بدو برای صفات فوق مقایسه کرد. لذا از آنجایی‌که ناهمگنی واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای صفت وزن هزار دانه در شرایط بدون تنش و صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته در شرایط تنش در هر دو آزمون معنی‌دار گردید (جدول ۶)، آزمون F برای مقایسه دو بدوی واریانس درون گروه‌های همیولوگ تنها برای صفات فوق انجام گردید.

نتایج آزمون F برای مقایسه دو بدوی واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای صفت عملکرد دانه در بوته در شرایط تنش نشان داد که واریانس تولیدشده توسط گروه همیولوگ ۲ با گروه‌های همیولوگ ۱ و ۶ بیش‌ترین میزان تفاوت واریانس را دارا بودند (جدول ۱۰). چون ملاک محاسبه

F از تقسیم واریانس بزرگ‌تر به واریانس کوچک‌تر محاسبه می‌شود (۳۰)، می‌توان نتیجه گرفت که واریانس درون گروه همیولوگ ۲ بیش‌ترین میزان را داشته است. این نتایج در مجموع نشان داد که بیش‌ترین تنوع گروه‌های همیولوگ برای این صفت مربوط به گروه ۲ و کم‌ترین میزان تنوع برای این صفت مربوط به گروه‌های ۱ و ۶ می‌باشد. از آنجایی‌که کروموزوم‌های ۲A، ۲B و ۲D گروه همیولوگ ۲ را تشکیل می‌دهند، می‌توان استنباط نمود که تفاوت بین این کروموزوم‌ها از لحاظ صفت عملکرد دانه زیاد بوده است. همچنین این نتایج نشان می‌دهند که کروموزوم‌های سه‌گانه فوق از لحاظ کنترل صفت عملکرد دانه مشابهت کمتری دارند. به‌طورکلی هرگاه واریانس درون یک گروه همیولوگ برای یک صفت معنی‌دار باشد، دلالت بر تفاوت کروموزوم‌های تشکیل‌دهنده آن گروه در کنترل صفت مورد نظر دارد.

نتایج در مجموع نشان داد که از بین ۲۱ گروه کروموزومی مورد مطالعه، گروه کروموزومی ۲B نقش بزرگ‌تری در کنترل واریانس صفت شاخص برداشت در شرایط تنش دارد (جدول ۹).

مقایسه دو بدوی واریانس درون کروموزومی برای صفت تعداد دانه در سنبله

مانند شاخص برداشت، برای صفت تعداد دانه در سنبله نیز واریانس‌های درون کروموزومی در شرایط بدون تنش همگن بوده و نتایج آزمون بارتلت و لون هیچ‌گونه ناهمگنی را تأیید نکردند (جدول ۵). به همین دلیل مقایسات دو بدوی کروموزوم‌ها در شرایط بدون تنش انجام نگرفت، اما با توجه به معنی‌دار بودن ناهمگنی واریانس درون کروموزومی در شرایط تنش (جدول ۵)، مقایسات دو بدوی کروموزوم‌ها تنها در این شرایط انجام شد و نتایج آن در جدول ۹ (قطر پایین) گزارش شده است. مقایسه دو بدوی کروموزوم‌ها برای واریانس تعداد دانه در سنبله در شرایط تنش نشان داد که واریانس درون کروموزوم ۵D با واریانس درون اغلب کروموزوم‌های دیگر تفاوت معنی‌دار دارد. همچنین این

کروموزوم با کروموزوم ۱D بیش‌ترین میزان تفاوت واریانس را داشت و گروه کروموزومی ۱D کم‌ترین میزان واریانس را برای صفت دانه در سنبله نشان داد (جدول ۹). از نتایج حاصل مشخص گردید که نقش کروموزوم ۲B در ایجاد واریانس برای صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه و شاخص برداشت مهم و معنی‌دار بوده است. درحالی‌که برای صفت تعداد دانه در سنبله نقشی نداشته است. این موضوع بر این نکته دلالت دارد که تنوع تعداد دانه در سنبله روندی غیرمشابه با ۳ صفت دیگر داشته است. از آنجایی‌که واریانس درون کروموزوم ۵D برای تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بوده است، این کروموزوم می‌تواند برای عقیمی ناشی از تنش در سنبله نیز مورد آزمایش قرار گیرد. احتمال دارد که این کروموزوم در تنوع عقیمی ناشی از تنش در گندم نقش داشته باشد (۲۵).

جدول ۷- مقایسه دو بدوی گروه‌های کروموزومی برای واریانس درون کروموزومی صفت عملکرد دانه در شرایط بدون تنش (بالای قطر) و در شرایط تنش (پایین قطر)
Table 7. Comparison of two primitive chromosome groups for intra-chromosomal variance of grain yield with f test under stressless conditions (above diameter) and under stress conditions (below diameter)

VD	۶D	۵D	۴D	۳D	۲D	۱D	VB	۶B	۵B	۴B	۳B	۲B	۱B	YA	۶A	۵A	۴A	۳A	۲A	۱A
۳/۷۱*	۶/۳۷**	۱/۰۷ ^{ns}	۸/۷۳**	۴/۳۸*	۱/۰۳ ^{ns}	۱۰/۰۰**	۶/۵**	۶/۸۰**	۲/۴۶ ^{ns}	۵/۲۱*	۵/۶۳**	۱/۵۳ ^{ns}	۱۰/۴۸**	۴/۷*	۲/۷۰ ^{ns}	۲/۱۳ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	۲/۶ ^{ns}	۱/۳۵ ^{ns}	۱A
۵/۰۱*	۸/۵۹**	۱/۴۵ ^{ns}	۱۱/۷۸**	۵/۹۰**	۱/۳۱ ^{ns}	۱۳/۵**	۸/۶۶**	۹/۱۷**	۳/۲۳*	۷/۰۳**	۷/۶۰**	۲/۰۸ ^{ns}	۱۴/۱۴**	۶/۳۴**	۲/۰ ^{ns}	۲/۸۷ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۲/۵۱*	۱	۱/۶۷ ^{ns}
۱/۴۳ ^{ns}	۲/۴۵ ^{ns}	۳/۰ ^{ns}	۳/۳۵ ^{ns}	۱/۶۸ ^{ns}	۲/۶۸ ^{ns}	۳/۸۴*	۲/۴۷ ^{ns}	۲/۶۱ ^{ns}	۱/۰۶ ^{ns}	۲/۰ ^{ns}	۲/۱۶ ^{ns}	۱/۶۹ ^{ns}	۴/۰۳*	۱/۸۱ ^{ns}	۷/۰۲**	۱/۲۳ ^{ns}	۲/۶۶ ^{ns}	۱	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۵۳ ^{ns}
۳/۸۰*	۶/۵۲**	۱/۱۰ ^{ns}	۸/۹۳**	۴/۴۸**	۱/۰۱ ^{ns}	۱۰/۲۴**	۶/۵۷**	۶/۹۴**	۲/۵۲ ^{ns}	۵/۳۳*	۵/۷۶**	۱/۵۸ ^{ns}	۱۰/۷۳**	۴/۸۱*	۲/۶۳ ^{ns}	۲/۱۸ ^{ns}	۱	۱/۷۱ ^{ns}	۱/۸۷ ^{ns}	۱/۱۲ ^{ns}
۱/۷۵ ^{ns}	۳/۰ ^{ns}	۱/۹۸ ^{ns}	۴/۱۱*	۲/۰۶ ^{ns}	۲/۱۹ ^{ns}	۴/۷۱*	۳/۰۲ ^{ns}	۳/۲۰ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۲/۴۵ ^{ns}	۲/۶۵ ^{ns}	۱/۳۸ ^{ns}	۴/۹۳*	۲/۲۱ ^{ns}	۵/۷۳**	۱	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۸ ^{ns}	۱/۹۷ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}
۱۰/۰۰**	۱۷/۷**	۲/۸۹ ^{ns}	۲۳/۵۳**	۱۱/۷۹**	۲/۶۲ ^{ns}	۲۶/۹۷**	۱۷/۳**	۱۸/۳۳**	۶/۶۳**	۱۴/۰۴**	۱۵/۱۸**	۴/۱۶*	۲۸/۲۵**	۱۲/۶۷**	۱	۲/۲۹ ^{ns}	۲/۱۷ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۹۴ ^{ns}
۱/۲۷ ^{ns}	۱/۳۶ ^{ns}	۴/۳۸*	۱/۸۶ ^{ns}	۱/۰۷ ^{ns}	۴/۸۳*	۲/۱۳ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۱/۵ ^{ns}	۱/۹۱ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۱/۲۰ ^{ns}	۳/۰۴ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۱	۲/۷۱ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۲/۱۴ ^{ns}	۲/۳۳ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}
۲/۸۳ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۹/۷۷**	۱/۲۰ ^{ns}	۲/۴۰ ^{ns}	۱۰/۷۸**	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۶۳ ^{ns}	۱/۵۳ ^{ns}	۴/۲۶*	۲/۰ ^{ns}	۱/۸۶ ^{ns}	۶/۷۹**	۱	۲/۱۷ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۱/۸۳ ^{ns}	۱/۷۵ ^{ns}	۱/۰ ^{ns}	۱/۰۷ ^{ns}	۱/۵۶ ^{ns}
۲/۴ ^{ns}	۴/۱۳**	۱/۴۴ ^{ns}	۵/۶۸**	۲/۸۳ ^{ns}	۱/۵۹ ^{ns}	۴/۴۸**	۴/۱۶*	۴/۴۱*	۱/۵۹ ^{ns}	۳/۳۷ ^{ns}	۳/۶۵*	۱	۱۵/۲۳**	۷/۰۲**	۱۹/۰۴**	۸/۲۳**	۸/۷۶**	۱۵/۰۴**	۱۶/۳۶**	۹/۷۹**
۱/۵۲ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۵/۲۵*	۱/۵۵ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۵/۷۹**	۱/۷۸ ^{ns}	۱/۱۴ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}	۲/۲۹ ^{ns}	۱/۰۸*	۱	۲/۱۷ ^{ns}	۷/۰۳**	۳/۲۴ ^{ns}	۸/۷۸**	۳/۸۴*	۴/۰۴*	۶/۹۲**	۷/۵۵**	۴/۵۲*
۱/۴۱ ^{ns}	۱/۲۲ ^{ns}	۴/۸۶*	۱/۶۸ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}	۵/۳۶**	۱/۹۳ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۱/۳۱ ^{ns}	۲/۱۲ ^{ns}	۱	۳/۵۱*	۷/۶۰**	۲/۰ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۲/۵۰ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۱/۹۸ ^{ns}	۲/۱۵ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}
۱/۵۱ ^{ns}	۲/۵۹ ^{ns}	۲/۲۹ ^{ns}	۳/۵۵*	۱/۷۸ ^{ns}	۲/۵۳ ^{ns}	۴/۰۷*	۲/۶۱ ^{ns}	۲/۷۷ ^{ns}	۱	۲/۰۳ ^{ns}	۱/۷۳ ^{ns}	۳/۷۵*	۴/۰۶*	۱/۸۷ ^{ns}	۵/۰۷*	۲/۲۴ ^{ns}	۲/۳۴ ^{ns}	۴/۰۱*	۴/۳۶*	۲/۶۱ ^{ns}
۱/۸۳ ^{ns}	۱/۰۷ ^{ns}	۶/۳۴**	۱/۲۸ ^{ns}	۱/۵۵ ^{ns}	۶/۹۹**	۱/۴۷ ^{ns}	۱/۰۶ ^{ns}	۱	۱۰/۴۶**	۵/۱۶*	۱۸/۱۰**	۳۹/۲۴**	۲/۵۸ ^{ns}	۵/۵۹**	۲/۰۶ ^{ns}	۴/۷۳*	۴/۴۸*	۲/۶۱ ^{ns}	۲/۴ ^{ns}	۴/۰۱*
۱/۷۳ ^{ns}	۱/۰۱ ^{ns}	۵/۹۸**	۱/۳۶*	۱/۴۷ ^{ns}	۶/۶۰**	۱/۵۶ ^{ns}	۱	۱۱/۷۴**	۱/۱۲ ^{ns}	۲/۲۷ ^{ns}	۱/۵۴ ^{ns}	۳/۳۴ ^{ns}	۴/۵۶*	۲/۱۰ ^{ns}	۵/۶۹**	۲/۴۹ ^{ns}	۲/۶۳ ^{ns}	۴/۴۹*	۴/۸۹*	۲/۹۳ ^{ns}
۲/۷۰ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}	۹/۳۳**	۱/۱۵ ^{ns}	۲/۲۹ ^{ns}	۱۰/۲۹**	۱	۱۰/۶۷**	۱/۱ ^{ns}	۹/۵۱**	۴/۶۹*	۱۶/۴۶**	۳۵/۶۷**	۲/۳۴ ^{ns}	۵/۰۸*	۱/۸۸ ^{ns}	۴/۲۹*	۴/۰۷*	۲/۳۸ ^{ns}	۲/۱۸ ^{ns}	۳/۶۴*
۳/۸۲*	۶/۵۵**	۱/۱۰ ^{ns}	۸/۹۸**	۴/۵۰*	۱	۱/۷۳ ^{ns}	۶/۱۶**	۱/۹۱ ^{ns}	۵/۴۹**	۲/۷۱ ^{ns}	۹/۵۰**	۲۰/۵۸**	۱/۲۵ ^{ns}	۲/۹۷ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۲/۴۷ ^{ns}	۲/۳۵ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۲/۱۰ ^{ns}
۱/۱۸ ^{ns}	۱/۴۶ ^{ns}	۴/۰۸*	۲/۰ ^{ns}	۱	۱/۴۳ ^{ns}	۲/۴۸ ^{ns}	۴/۳۰*	۲/۷۳ ^{ns}	۳/۸۲**	۱/۸۹ ^{ns}	۶/۶۳**	۱۴/۳۶**	۱/۰۶ ^{ns}	۲/۰۴ ^{ns}	۱/۳۲ ^{ns}	۱/۷۳ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۱۴ ^{ns}	۱/۴۷ ^{ns}
۲/۳۵ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۸/۱۴**	۱	۱/۱۰ ^{ns}	۱/۵۸ ^{ns}	۲/۷۳ ^{ns}	۳/۹۱*	۳/۰ ^{ns}	۳/۴۸*	۱/۷۳ ^{ns}	۶/۰۳**	۱۳/۰۷**	۱/۱۷ ^{ns}	۱/۸۶ ^{ns}	۱/۴۶ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}
۳/۴۶*	۵/۹۴**	۱	۱/۱۳ ^{ns}	۱/۲۴ ^{ns}	۱/۷۸ ^{ns}	۳/۰۹ ^{ns}	۳/۴۶*	۳/۴۰ ^{ns}	۳/۰۸ ^{ns}	۱/۵۱ ^{ns}	۵/۳۳**	۱/۱۵۶**	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۱/۶۵ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}
۱/۷۳ ^{ns}	۱	۱/۳۰ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۱/۰۴ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۲/۳۸ ^{ns}	۴/۴۸*	۲/۶۲ ^{ns}	۴/۰۰*	۱/۹۷ ^{ns}	۶/۹۲**	۱۴/۹۹**	۱/۰۲ ^{ns}	۲/۱۳ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}	۱/۸۰ ^{ns}	۱/۷۱ ^{ns}	۱/۰ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۵۳ ^{ns}
۱	۳/۴۱*	۲/۶۳ ^{ns}	۲/۹۷ ^{ns}	۳/۲۷ ^{ns}	۴/۶۸*	۸/۱۱**	۱/۳۱ ^{ns}	۸/۹۳**	۱/۱۷ ^{ns}	۱/۷۳ ^{ns}	۲/۰۳ ^{ns}	۴/۴۰*	۳/۴۶**	۱/۶۰ ^{ns}	۴/۳۳*	۱/۸۹ ^{ns}	۱/۹۹ ^{ns}	۳/۴۱*	۳/۷۴*	۲/۲۳ ^{ns}

*, ** و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪، ۱٪ و غیر معنی‌دار

جدول ۸- مقایسه دو بدوی گروه‌های کروموزومی برای واریانس درون کروموزومی صفت وزن هزار دانه با آزمون F در شرایط بدون تنش (بالای قطر) و در شرایط تنش (زیر قطر)

Table 8. Comparison of two primitive chromosome groups for intra-chromosomal variance of 1000 seed weight with f test under stressless conditions (above diameter) and under stress conditions (below diameter)

[illegible]

*, **, و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪، ۱٪ و غیر معنی‌دار

جدول ۹- مقایسه دو بدوی گروه‌های کروموزومی برای واریانس درون کروموزومی صفت شاخص برداشت (بالای قطر) و تعداد دانه در سنبله (پایین قطر) در شرایط تنش
Table 9. Comparison of two primitive chromosome groups for in-chromosomal variance, harvest index (above diameter) and number of seeds per spike (lower diameter) under stress condition

Stress Condition																				
VD	FD	ΔD	FD	FD	FD	VD	VB	FB	ΔB	FB	VB	VB	VB	VB	VA	FA	ΔA	FA	VA	VA
۲/۵۸ ^{ns}	۱/۵۰ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۲/۳۳ ^{ns}	۱/۸۱ ^{ns}	۱/۸۸ ^{ns}	۱/۲۰ ^{ns}	۱/۵۲ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۳/۶۸*	۱۵/۵۷**	۱/۶۷ ^{ns}	۱/۶۱ ^{ns}	۱/۶۰ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۲/۰۱ ^{ns}	۱/۹۲ ^{ns}	۱/۶۳ ^{ns}	
۱/۵۹ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۱/۴۶ ^{ns}	۱/۴۳ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۳/۰۶ ^{ns}	۱/۳۵ ^{ns}	۱/۰۷ ^{ns}	۲/۰۹ ^{ns}	۲/۲۶ ^{ns}	۹/۵۷**	۱/۰۳ ^{ns}	۲/۶۳ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	۲/۰۳ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}		۱/۶۳ ^{ns}
۱/۳۳ ^{ns}	۱/۲۸ ^{ns}	۱/۶۷ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۷۳ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}	۱/۰۶ ^{ns}	۳/۶۱*	۱/۶۰ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۲/۴۷ ^{ns}	۱/۹۲ ^{ns}	۸/۱۱**	۱/۱۵ ^{ns}	۳/۰۹ ^{ns}	۱/۲۰ ^{ns}	۲/۲۸ ^{ns}	۱/۰۴ ^{ns}	۱/۴۱ ^{ns}	۱/۴۱ ^{ns}	۱/۱۴ ^{ns}
۱/۲۹ ^{ns}	۱/۳۴ ^{ns}	۱/۷۴ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۱/۸۰ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۳/۷۷*	۱/۶۷ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۲/۵۸ ^{ns}	۱/۸۴ ^{ns}	۷/۷۷**	۱/۲۰ ^{ns}	۳/۲۳ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۴/۴۱ ^{ns}		۱/۵۷ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۱/۸۰ ^{ns}
۳/۲۰ ^{ns}	۱/۸۵ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}	۲/۷۷ ^{ns}	۱/۳۸ ^{ns}	۲/۸۷ ^{ns}	۲/۲۴ ^{ns}	۱/۵۲ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}	۱/۸۸ ^{ns}	۱/۰۴ ^{ns}	۴/۵۶*	۱۹/۳۰**	۲/۰۷ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}	۱/۹۸ ^{ns}		۱/۸۰ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۱/۶۳ ^{ns}	۱/۰۰ ^{ns}
۱/۶۱ ^{ns}	۱/۰۷ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۱/۴۰ ^{ns}	۱/۴۴ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۳/۰۱ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۲/۰۶ ^{ns}	۲/۳۰ ^{ns}	۹/۷۳**	۱/۰۴ ^{ns}	۲/۵۷ ^{ns}		۱/۵۷ ^{ns}	۲/۸۳ ^{ns}	۱/۸۰ ^{ns}	۲/۵۴ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}
۴/۱۵*	۲/۴۰ ^{ns}	۱/۸۵ ^{ns}	۳/۶۰*	۱/۷۹ ^{ns}	۳/۷۳*	۲/۰۹ ^{ns}	۱/۱۷ ^{ns}	۱/۹۹ ^{ns}	۲/۴۴ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۵/۹۲**	۲۵/۰۴**	۲/۶۸ ^{ns}		۱/۱۴ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۲/۴۸ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۱/۳۸ ^{ns}
۱/۵۵ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۱/۳۴ ^{ns}	۱/۵۰ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۳/۱۳ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۱/۱۰ ^{ns}	۲/۱۴ ^{ns}	۲/۲۱ ^{ns}	۹/۳۴**	۴/۲۳*	۴/۸۲*	۳/۰۷ ^{ns}	۱/۷۰ ^{ns}	۲/۶۸ ^{ns}	۱/۹۰ ^{ns}	۳/۰۷ ^{ns}	
۶/۰۳**	۱۰/۴۲**	۱۳/۵۵**	۶/۹۶**	۱۳/۹۸**	۶/۷۱**	۸/۶۲**	۲۹/۳۰**	۱۲/۹۵**	۱۰/۲۴**	۲۰/۰۳**	۴/۲۳*		۳/۱۱ ^{ns}	۱/۳۶ ^{ns}	۱/۵۵ ^{ns}	۱/۰۱ ^{ns}	۱/۸۳ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۱/۰۱ ^{ns}
۱/۴۲ ^{ns}	۲/۴۶ ^{ns}	۳/۲۰ ^{ns}	۱/۶۵ ^{ns}	۳/۲۰ ^{ns}	۱/۵۹ ^{ns}	۲/۰۴ ^{ns}	۶/۹۲**	۳/۰۶ ^{ns}	۲/۴۳ ^{ns}	۴/۷۳*		۱/۱۹ ^{ns}	۳/۷۱*	۱/۷۴ ^{ns}	۱/۳ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}	۲/۱۸ ^{ns}	۱/۳۸ ^{ns}	۱/۹۶ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}
۳/۲۳ ^{ns}	۱/۹۲ ^{ns}	۱/۴۸ ^{ns}	۲/۸۸ ^{ns}	۱/۴۳ ^{ns}	۲/۹۸ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۱/۴۶ ^{ns}	۱/۵۵ ^{ns}	۱/۹۵ ^{ns}		۲/۰۰ ^{ns}	۱/۶۸ ^{ns}	۱/۸۵ ^{ns}	۲/۲۸ ^{ns}	۲/۶۱ ^{ns}	۱/۶۶ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۱/۰۲ ^{ns}	۱/۶۶ ^{ns}
۱/۷۰ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۴۷ ^{ns}	۱/۳۷ ^{ns}	۱/۵۳ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}	۲/۸۶ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}		۲/۶۰ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}	۱/۵۵ ^{ns}	۴/۸۱*	۱/۱۴ ^{ns}	۱/۰۰ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}	۲/۸۲ ^{ns}	۱/۷۹ ^{ns}	۲/۵۴ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}
۳/۱۵ ^{ns}	۱/۳۴ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۸۶ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۱/۹۳ ^{ns}	۱/۵۰ ^{ns}	۲/۲۶ ^{ns}		۱/۰۹ ^{ns}	۲/۳۹ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}	۱/۴۳ ^{ns}	۴/۴۳*	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۴۴ ^{ns}	۲/۶۰ ^{ns}	۱/۶۵ ^{ns}	۲/۳۴ ^{ns}	۱/۴۴ ^{ns}
۴/۸۶*	۲/۸۱ ^{ns}	۲/۱۶ ^{ns}	۴/۲۱*	۲/۱۰ ^{ns}	۴/۳۶*	۳/۴۰ ^{ns}		۱/۳۰ ^{ns}	۱/۴۱ ^{ns}	۱/۸۴ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۰۰ ^{ns}	۳/۴۱ ^{ns}	۱/۲۴ ^{ns}	۱/۴۱ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۲/۰۰ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}	۱/۸۰ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}
۱/۴۳ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}	۱/۵۷ ^{ns}	۱/۲۴ ^{ns}	۱/۶۳ ^{ns}	۱/۲۸ ^{ns}	۵/۲۳**	۶/۷۹**	۷/۳۷**	۲/۸۴ ^{ns}	۵/۶۸**	۴/۷۶*	۱/۵۳ ^{ns}	۶/۴۷**	۷/۳۹**	۴/۷۱*	۲/۶۱ ^{ns}	۴/۱۱*	۲/۹۱ ^{ns}	۴/۷۰*	
۱/۱۱ ^{ns}	۱/۵۵ ^{ns}	۲/۰۳ ^{ns}	۱/۰۴ ^{ns}	۲/۰۸ ^{ns}	۷/۰۱**	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۲/۴۷ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۱/۴۷ ^{ns}	۴/۵۷*	۱/۰۸ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}	۲/۶۸ ^{ns}	۱/۷۰ ^{ns}	۲/۴۱ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}	
۲/۳۳ ^{ns}	۱/۳۶ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	۲/۰۱ ^{ns}		۴/۱۴*	۱/۶۹ ^{ns}	۳/۰۸ ^{ns}	۴/۰۱*	۴/۳۵*	۳/۳۶ ^{ns}	۳/۳۶ ^{ns}	۲/۸۱ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۳/۸۲*	۴/۳۶*	۲/۷۸ ^{ns}	۱/۵۴ ^{ns}	۲/۴۳ ^{ns}	۱/۷۲ ^{ns}	۲/۷۷ ^{ns}
۱/۱۵ ^{ns}	۱/۵۰ ^{ns}	۱/۹۵ ^{ns}		۳/۵۲*	۱/۱۷ ^{ns}	۵/۹۷**	۱/۱۴ ^{ns}	۱/۱۴ ^{ns}	۱/۲۴ ^{ns}	۱/۶۷ ^{ns}	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۲۵ ^{ns}	۳/۸۹*	۱/۰۹ ^{ns}	۱/۲۴ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}	۲/۲۸ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۲/۰۵ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}
۲/۲۵ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}		۱/۹۷ ^{ns}	۶/۵۹**	۱/۶۸ ^{ns}	۱۱/۷۷**	۲/۳۵ ^{ns}	۱/۷۷ ^{ns}	۱/۶۰ ^{ns}	۲/۱۰ ^{ns}	۲/۰۷ ^{ns}	۲/۴۷ ^{ns}	۷/۶۸*	۱/۸۳ ^{ns}	۱/۵۹ ^{ns}	۲/۵۰ ^{ns}	۲/۸۶ ^{ns}	۴/۰۵*	۲/۵۰ ^{ns}	۲/۵۰ ^{ns}
۱/۷۳ ^{ns}		۵/۲۶*	۲/۶۷ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۳/۳۱ ^{ns}	۲/۲۴ ^{ns}	۲/۳۳ ^{ns}	۳/۰۳ ^{ns}	۳/۲۹ ^{ns}	۴/۱۵**	۲/۵۴ ^{ns}	۲/۱۳ ^{ns}	۱/۴۶ ^{ns}	۲/۸۹ ^{ns}	۳/۳۰ ^{ns}	۲/۱۰ ^{ns}	۱/۱۷ ^{ns}	۱/۸۴ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۲/۱۰ ^{ns}
	۱/۰۸ ^{ns}	۵/۰۶**	۲/۸۷ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۳/۳۷ ^{ns}	۲/۰۸ ^{ns}	۲/۵۱ ^{ns}	۳/۲۷ ^{ns}	۳/۵۵*	۱/۲۷ ^{ns}	۲/۷۳ ^{ns}	۲/۲۹ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۳/۱۱ ^{ns}	۳/۵۶*	۲/۱۷ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۱/۹۹ ^{ns}	۱/۴ ^{ns}	۲/۲۶ ^{ns}

*, ** و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪، ۱٪ و غیر معنی‌دار

جدول ۱۰- مقایسه گروه‌های همیولوگ از هر دو سری لاین جایگزین تایمستین و رد اچیپشن با آزمون F
Table 10. Comparison of homologous groups from substitution lines of Timstein and Red Egyptian' with F-test

شاخص برداشت	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد دانه (گرم)	گروه‌های همیولوگ
تنش	بدون تنش	تنش	
۶/۱۸ ^{ns}	۳/۷۳ ^{ns}	۶/۴۷ ^{ns}	A1B1D1, A2B2D2
۲/۴۸ ^{ns}	۱/۰۸ ^{ns}	۳/۴۹ ^{ns}	A1B1D1, A3B3D3
۱/۴۸ ^{ns}	۱/۸۸ ^{ns}	۲/۴۸ ^{ns}	A1B1D1, A4B4D4
۱/۶۱ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۲/۰۶ ^{ns}	A1B1D1, A5B5D5
۱/۱۰ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۱/۰۰ ^{ns}	A1B1D1, A6B6D6
۱/۰۹ ^{ns}	۱/۶۸ ^{ns}	۲/۹۲ ^{ns}	A1B1D1, A7B7D7
۲/۴۹ ^{ns}	۴/۰۰ ^{ns}	۱/۸۶ ^{ns}	A2B2D2, A3B3D3
۱۱/۲۵ ^{ns}	۱/۹۸ ^{ns}	۲/۶۱ ^{ns}	A2B2D2, A4B4D4
۹/۹۷ ^{ns}	۴/۹۴ ^{ns}	۳/۱۵ ^{ns}	A2B2D2, A5B5D5
۶/۸۱ ^{ns}	۲/۸۷ ^{ns}	۶/۴۴ ^{ns}	A2B2D2, A6B6D6
۶/۷۱ ^{ns}	۲/۲۱ ^{ns}	۲/۲۲ ^{ns}	A2B2D2, A7B7D7
۴/۵۵ ^{ns}	۲/۰۲ ^{ns}	۱/۴۱ ^{ns}	A3B3D3, A4B4D4
۴/۰۰ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۱/۶۹ ^{ns}	A3B3D3, A5B5D5
۲/۷۴ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۳/۴۷ ^{ns}	A3B3D3, A6B6D6
۲/۶۹ ^{ns}	۱/۸۱ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}	A3B3D3, A7B7D7
۱/۱۴ ^{ns}	۲/۴۹ ^{ns}	۱/۳ ^{ns}	A4B4D4, A5B5D5
۱/۶۶ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۲/۴۶ ^{ns}	A4B4D4, A6B6D6
۱/۶۹ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}	A4B4D4, A7B7D7
۱/۴۶ ^{ns}	۱/۷۲ ^{ns}	۲/۰۵ ^{ns}	A5B5D5, A6B6D6
۱/۴۸ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}	A5B5D5, A7B7D7
۱/۰۲ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}	۲/۹۰ ^{ns}	A6B6D6, A7B7D7

بین گروه‌های مورد بررسی از لحاظ تنوع درون گروهی وجود دارد. گروه‌های همیولوگی در گندم نان در واقع هر کدام متعلق به یکی از اجداد وحشی آن می‌باشند (۲۰، ۲۳).
به عنوان مثال در گروه همیولوگ ۱، کروموزوم‌های ۱A، ۱B و ۱D به ترتیب متعلق به گونه *speloides urartu* و *tauschii* می‌باشند. لذا هرگونه تنوع درون گروهی در واقع تنوع بین کروموزوم‌ها را نشان می‌دهد. تنوع بین کروموزوم‌ها در درون یک گروه همیولوگی نیز به نوبه خود تنوع بین اجدادی را نشان می‌دهد که در تکامل گندم نان دخیل بوده‌اند. به دلیل اینکه مطالعه اجداد دیپلوئید وحشی به خاطر شکنندگی محور خوشه و تولید تعداد اندکی بذر سخت می‌باشد (۱۳)، مشخص کردن واریانس درون گروه‌های همیولوگ می‌تواند تا حدود زیادی اطلاعاتی در خصوص تفاوت اجداد وحشی گندم را در اختیار قرار دهد. در مطالعه حاضر مشخص گردید که از بین ۶ صفت مورد بررسی تنها واریانس درون گروه‌های همیولوگ برای صفات عملکرد دانه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه ناهمگن بوده است (جدول ۶). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اجداد وحشی گندم شامل گونه‌های *Squaroza* و *Speloides*، *Urartu* از لحاظ این صفات متفاوت و از لحاظ ۳ صفت دیگر یکسان بوده‌اند. همچنین از آنجایی که بررسی تنوع درون گروه‌های همیولوگ و مقایسه آن‌ها نشان داد که گروه همیولوگ ۲ دارای بیشترین میزان واریانس برای صفات عملکرد دانه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه بوده است می‌توان استنباط نمود که کروموزوم‌های این گروه بیشترین نقش را در مسیر تکاملی گندم نان از لحاظ تأثیر بر اجزای عملکرد داشته‌اند.

آزمون F برای مقایسه دو بدوی گروه‌های همیولوگ برای صفت شاخص برداشت در شرایط تنش نیز نشان داد که واریانس درون گروه‌های همیولوگ ۲ و ۳ با سایر گروه‌های همیولوگ تفاوت معنی‌داری داشتند (جدول ۱۰). بنابراین گروه همیولوگ ۲ و ۳ بیشترین میزان واریانس درونی را برای صفت شاخص برداشت داشته‌اند. همچنین نتایج مندرج در جدول ۱۰ نشان داد که کمترین میزان واریانس درونی برای صفت شاخص برداشت مربوط به گروه همیولوگی ۴ می‌باشد. از این نتایج می‌توان استنباط نمود که کروموزوم‌های مربوط به گروه‌های همیولوگ ۲ و ۳ بیشترین تفاوت و کروموزوم‌های گروه ۴ کمترین تفاوت را از لحاظ کنترل صفت شاخص برداشت با همدیگر داشته‌اند.
مقایسه بین گروه‌های همیولوگ در شرایط تنش برای وزن هزار دانه نیز مشخص کرد که واریانس درون گروه همیولوگ ۲ با گروه‌های همیولوگ ۱، ۳، ۵ و ۶ و نیز گروه همیولوگ ۴ با گروه ۵ با یکدیگر تفاوت معنی‌داری داشتند (جدول ۱۰). بنابراین می‌توان با توجه به واریانس گروه‌های همیولوگ نتیجه گرفت که واریانس گروه همیولوگ ۲ و ۴ بیشترین میزان را داشته است. بنابراین بیشترین تنوع گروه‌های همیولوگ برای این صفت مربوط به گروه همیولوگ ۲ و ۴ و کمترین میزان تنوع برای این صفت مربوط به گروه ۵ می‌باشد.
از نتایج فوق می‌توان استنباط نمود که از بین گروه‌های همیولوگ برای صفات فوق در شرایط ذکر شده گروه همیولوگ ۲ بیشترین میزان واریانس درونی را دارا بوده است. همچنین این نتایج نشان داد که تنوع قابل ملاحظه‌ای

منابع

1. Abdoshahi, R.A., M.A. Omid, R. Talei and B. Yazdi Samadi. 2009. Mapping QTLs controlling drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Agricultural Research, 7: 527-539.
2. Aminian, R. 2010. Genomic analysis of yield, its components and traits associated with drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). PhD Thesis, Faculty of Agriculture, Shahrekord University, Shahrekord, Iran. 240 pp (In Persian).
3. Aminian, R., S.H. Mohammady, S. Hoshmand and M. Khodombashi. 2011. Chromosomal analysis of Photosynthesis rate and stomatal conductance and their relationships with grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed and well watered conditions. Acta physiologia plantarum, 33: 755-764.
4. Bartlett, M.S. 1937. Properties of sufficiency and statistical tests. Proceedings of the Royal Society of London Series A-Mathematical, Physical and Engineering Sciences. 160: 268-282.
5. Chandra, D., M. A. Islam and N.C.D. Barma. 2004. Variability and interrelationship of nine quantitative characters in F5 bulks of five wheat crosses. Pakistan Journal Biology Science, 6: 1040-1045.
6. Daud, H.M. and J.P. Gustafson. 1996. Molecular evidence for *Triticum Speltoides* as a B-genome progenitor of wheat (*Triticum aestivum* L.). Genome, 39: 543-548.
7. Ehdaie, B. and J.G. Waines. 1994. Genetic variation, heritability and path-analysis in landraces of bread wheat from southwestern Iran. Euphytica, 41: 183-190.
8. Farshadfar, E., B. Koszegi, T. Tischner and J. Sutka. 1995. Substitution analysis of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Breeding, 114: 542-548.
9. Farshadfar, E. and R. Mohammady. 2005. Genetic control analyze of drought tolerance in Chynne cultivar using substitution lines. Journal of Seed and Plant, 21(1): 93-108. (In Persian).
10. Giunta, F., R. Motzo and G. Pruneddu. 2007. Trends since 1900 in the yield potential of Italian-bred durum wheat cultivars. European Journal Agronomy, 27: 12-24.
11. Jiang, J., B. Friebe and B. S. Gill. 1994. Recent advances in alien gene transfer in wheat. Euphytica, 73: 199-212.
12. Khaled Fathy, M. 2004. The inheritance and molecular mapping of genes for post-anthesis drought tolerance in wheat. Electronic Ph.D document.
13. Khazaie, H., P. Monneveux, H. Shao and S. Mohammady. 2010. Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid, tetraploid and hexaploid Iranian wheat land races. Genetic Resources and Crop Evolution, 57: 307-314.
14. Kordenaej, A. 2008. Mapping QTLs for yield and yield components under drought stress in bread wheat. Dissertation for a doctorate degree, University of Natural Resources and Applied Life Sciences (BOKU), Vienna, Austria, pp. 97.
15. Lelley, T., M. Stachel, H. Grausgruber and J. Vollmann. 2000. Analysis of relationships between *Aegilops tauschii* and the D genome of wheat utilizing microsatellites. Genome, 43: 661-668.
16. Leopold, A.C. 1990. Coping with desiccation. In: Alscher, R. G. and J. R. Cumming (eds.) Stress response in plants: adaptation and acclimation mechanisms. 37-56 pp., Wiley-Liss, New York.
17. Levene, H. 1960. Robust testes for equality of variances. In: Olkin, I. (ed) Contributions to probability and statistics. 278-292 pp., Stanford University Press.
18. Maaroofi, A. 1988. Identification of chromosomes locations contributin to drought tolerance in wheat. M.Sc thesis, Faculty of Agriculture, Razi University, Iran. (In Persian).
19. Majer, P., L. Sass, T. Lelley, L. Cseuz, I. Vass, D. Dudits and J. Pauk. 2008. Testing drought tolerance of wheat by a complex stress diagnostic system installed in greenhouse. Acta Biologica Szegediensis, 52: 97-100.
20. Miller, T.E. 1987. Systematic and evolution. In: Lupton, F. G. H. (ed) Wheat Breeding: Its scientific basis. Chapman & Hall. New York.
21. Mir, R., R.M. Zaman-Allah, N.Sreenivasulu, R. Trethowan and R.K. Varshney. 2012. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. Theoretical and Applied Genetics, 125: 625-645.
22. Mohammadi, S.A. and B.M. Prasanna. 2003. Analysis of genetic diversity in cropplants- Salient statistical tools and considerations. Crop Science, 43: 1235-1248.
23. Mohammady, S. 2009. Chromosomal analysis for physiological traits related to drought resistance in bread wheat using monosomic lines. Shahrekord University Press. 104 pp (In Persian).
24. Mohammadv. S. 2014. Variation and inheritance of carbon isotope discrimination in wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Physiologia plantarum, 36:2837-2844.
25. Mohammady, S. 2015. Variation for apical sterility among diploid, tetraploid and hexaploid Iranian wheats under meiotic stage water-stressed and well-watered conditions. Crop and Pasture Science, 66: 42-48.
26. Mohammady, S., R. Aminian, S. Hoshmand and M. Khodombashi. 2012. Genomic analysis of carbon isotope discrimination, photosynthesis rate, stomatal conductance, and grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed conditions. Crop and Pasture Science, 63(6): 513-519.
27. Mohammady, S., Z. Heidari and S. Hooshmand. 2014. The determination of chromosomes involved in controlling epicuticular wax, water statues and stomatal characteristics using selected wheat substitution lines under water-stress conditions. Acta Physiology Plant, 36: 1325-1333.
28. Petersen, G., Seberg, Yde, Merete and K. Berthelsen. 2006. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum* L.). Czech Journal Genetics. Plant Breeding, 41: 28-37.
29. Rosielle, A.A. and J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selections for yield in stress and non-stress environments. Crop Science, 21: 943-946.
30. Steel, R. G. D. and J. H. Torrie. 1976. Introduction to statistics. McGraw-Hill: New York.
31. Zarkti, H., H. Ouabbou, A. Hilali and S.M. Udupa. 2010. Detection of genetic diversity in Moroccan durum wheat accessions using agro-morphological traits and microsatellite markers. African Journal of Agricultural Research, 5(14): 1837-1844.
32. Zhang, L.Y., D.C. Liu, X.L. Guo, W.L. Yang, J.Z. Sun, D. Wang and A. Zhang. 2009. Distribution in genome of quantitative trait loci (QTL) for yield and yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 119: 43-52.

Evaluation of Intra Chromosome and Inter Hemeologous Variations for Grain Yield and Its Components under Non-Stress and Water-Stress Conditions using Wheat Chromosomal Substitution Lines

Mahnaz Alimohammadi¹, Shahram Mohammady², Behroz Shiran³ and Mohammad Rabiei⁴

1- Ph.D. Student, Shahrekord University (Corresponding author: alimohamadymahnaz@yahoo.com)

2, 3 and 4- Associate Professor, Professor and Associate Professor, Shahrekord University

Received: May 8, 2016

Accepted: June 13, 2016

Abstract

This study was conducted to evaluate intra-chromosome and inter hemeologous variations of grain yield and its components using two wheat substitution lines series including substitution lines of 'Timstein' into genetic background of 'Chinese Spring' and substitution lines of 'Red Egyptian' into genetic background of 'Chinese Spring' and their parents in a randomized complete block design with four replications under water-stress and non-stress conditions in a greenhouse. Analyses of variance indicated that significant differences exist within chromosomes and hemeologous groups for all studied traits under the both conditions. inter chromosome variations and inter hemeologous variations were significant at the level of 1 and 5 percent of probability, respectively. Homogeneity was performed using Bartlett's and Levene's tests for inter chromosomal and intra hemeologous variances. The results of these tests differed in water-stress conditions compared with normal ones. The results of homogeneity tests under non-stress conditions indicated that intra chromosomal homogeneity was significant for grain yield and weight of thousand grains. While under the water-stress conditions, these tests were significant for another two extra characters including harvest index and number of grains per spikelet. Similar to intra chromosome homogeneity, intra hemeologous homogeneity was also performed using Bartlett's and Levene's tests. Homologous groups in non-stress condition showed that the variances observed for 1000 seed weight were not homogeneous while variances observed for grain yield and harvest index were non homogeneous in the water-stress conditions. The hemeologous groups of wheat were statistically compared with each other for the characters indicated non homogenous variance using F-test. These comparisons indicated that 2 Homologous group was more effective in controlling variances observed for grain yield, harvest index and 1000 seed weight than other hemeologous groups. So it can be concluded that hemeologous group 2 has the most important role in controlling the variance of yield and its components.

Keywords: Drought stress, inter-Chromosome variation, Intra Homologous chromosomes Variations, Substitution lines, Wheat