



تجزیه ژنتیکی صفات زراعی در نسل‌های حاصل از تلاقی لاین‌های اینبرد ذرت MO17 و B73 در شرایط تنش کم‌آبی

آرمین واحد رضایی¹، سعید اهری زاد²، مجید نوروزی³ و خسرو مفاخری⁴

1- دانشجوی دکتری تخصصی ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی
2- استاد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، (نویسنده مسوول: s.aharizad@yahoo.com)
3- دانشیار، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
4- دکترای اصلاح نباتات (ژنتیک مولکولی و مهندسی ژنتیک)، هلدینگ کشاورزی و دامپروری فردوس پارس، تهران
تاریخ دریافت: 1398/2/16 تاریخ پذیرش: 1398/8/22
صفحه: 76 تا 85

چکیده

گزینش ارقام ذرت متحمل به کم آبی با عملکرد مناسب از اهداف اصلی برنامه‌های به‌نژادی به حساب می‌آید. از این‌رو انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌وری بهتر از پتانسیل ژنتیکی تحمل تنش و شناخت نوع عمل‌زن‌های کنترل‌کننده و نحوه توارث آن‌ها اهمیت زیادی دارد. در این راستا به منظور تجزیه ژنتیکی برخی صفات زراعی نسل‌های F1، F2، F3، BC1 و BC2 حاصل از تلاقی لاین‌های اینبرد ذرت MO17 (متحمل به خشکی) و B73 (حساس به خشکی) به همراه والدین در سه شرایط آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A، در سال زراعی 96-1395 مورد ارزیابی قرار گرفت. آزمایش در هر کدام از شرایط آبیاری در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با بیست تکرار اجرا شد. صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال، تعداد ردیف در بلال و ارتفاع بوته مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند. تجزیه واریانس مرکب شرایط آبیاری در نسل‌های ذرت نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد مطالعه برای صفات زراعی ذرت وجود دارد. نتایج آزمون کفایت مدل افزایشی - غالبیت بیانگر وجود اثرات اپیستازی برای اغلب صفات از جمله عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه در بوته تحت شرایط آبیاری مختلف بود. در بیشتر صفات از جمله عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، تعداد ردیف در بلال و وزن هزار دانه اثر غالبیت در سطح احتمال 5 و 1 درصد معنی‌دار بود. در مورد صفت تعداد ردیف در بلال مدل سه پارامتری در هر سه شرایط بهترین برازش را داشت. در مورد بیشتر صفات در شرایط آبیاری مختلف مدل شش پارامتری برازش شد اما برای صفت ارتفاع بوته در شرایط آبیاری عادی و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک به علت وجود اثرات مادری، پیوستگی ژنی و اپیستازی چندگانه مدل شش پارامتری معنی‌دار نشد. برآورد درجه غالبیت بالای یک برای صفت عملکرد دانه و کمتر از یک برای صفت قطر بلال در هر سه شرایط آبیاری نشان دهنده وجود پدیده فوق‌غالبیت و غالبیت ناقص در کنترل صفات فوق بود. مقادیر بالای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیانگر این بود که اثرات ژنتیکی و افزایشی نقش بیشتری در توارث اغلب وزن هزاردانه در هر سه شرایط آبیاری مختلف دارد.

واژه‌های کلیدی: اثرات ژنی، تجزیه میانگین نسل‌ها، وراثت‌پذیری، غالبیت، ذرت

مقدمه

گیاه در معرض تنش بستگی دارد و در نتیجه تنش کمبود آب، کاهش می‌یابد. تنش کمبود آب قادر است تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان ایجاد کند و از این طریق باعث تغییر در کیفیت محصول و در نهایت کاهش عملکرد گیاه شود (31). تنش کمبود آب از طریق بسته شدن روزنه‌ها و نرسیدن دی‌اکسیدکربن به کلروپلاست باعث کاهش فتوسنتز می‌شود (21). به بیان دیگر تنش کم‌آبی باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز خالص شده و نهایتاً عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (14). وقوع خشکی در بعضی مراحل چرخه فنولوژیکی بسیار خطرناک است. برای مثال در مرحله رویشی، سطح برگ و در نتیجه میزان فتوسنتز و انباشت کربوهیدرات‌ها کاهش می‌یابد (49) و در نهایت، در طول دوره پرشدن دانه سبب کاهش میزان جذب در منبع و در نتیجه موجب کاهش وزن دانه می‌شود (17). ذرت به تنش کمبود آب از طریق انباشت یکسو ماده خشک از اندام‌های هوایی به ریشه پاسخ می‌دهد (37). تنش خشکی در ذرت موجب کاهش ارتفاع بوته، طول بلال، تعداد دانه و ردیف دانه در بلال، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و شاخص برداشت می‌گردد (35). به‌نژادگران سال‌ها است که برای تولید واریته‌هایی با کیفیت بهتر، متحمل

ذرت (*Zea mays* L.) یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی جهان به شمار می‌آید که به‌طور گسترده برای تامین غذا، علوفه و مواد اولیه صنعتی مورد استفاده قرار می‌گیرد و به‌همراه گندم و برنج بخش اعظم رژیم غذایی مردم جهان را به خود اختصاص داده است (28)؛ به‌طوری که تا سال 2050 تقاضا برای این غله، در جهان در حال توسعه دو برابر خواهد شد (8). این گیاه به‌عنوان سومین غله دارای نیاز آبی بالایی می‌باشد (13) و عملکرد آن تحت تاثیر شرایط محیطی، پتانسیل ژنتیکی و برهم کنش آنها قرار می‌گیرد (5). گیاهان در طی دوره رشد خود با تنش‌های متعدد محیطی مواجه می‌شوند. هر یک از این تنش‌ها می‌توانند بسته به میزان حساسیت و مرحله رشد گونه گیاهی اثرات متفاوتی بر رشد، متابولیسم و عملکرد آن‌ها داشته باشند (20). در حال حاضر تنش خشکی یا کم‌آبی مهم‌ترین عامل محیطی محدودکننده برای تولید موفق در ایران و قسمتهایی از جهان به‌شمار می‌آید (31). میزان رشد و عملکرد گیاه که نتیجه فتوسنتز، تنفس و سایر فرآیندهای متابولیکی است نه تنها تابع شدت تنش کمبود آب و طول دوره (مدت دوام) آن است، بلکه به پتانسیل ژنتیکی، مرحله رشدی گیاه و مدت زمان قرارگیری

ژن‌های کنترل‌کننده و وراثت تعدادی از صفات زراعی در نسل‌های حاصل از تلاقی لاین‌های اینبرد ذرت MO17 و B73 در شرایط تنش کم‌آبی بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال 1396 در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز واقع در 12 کیلومتری شرق تبریز و در اراضی کرکج اجرا شد. این منطقه با ارتفاع 1360 متر از سطح دریای آزاد، در طول جغرافیای 46 درجه و 17 دقیقه و عرض جغرافیایی 38 درجه و 3 دقیقه قرار دارد. در این پژوهش پنج نسل حاصل از تلاقی لاین‌های اینبرد ذرت MO17 (متحمل به خشکی) و B73 (حساس به خشکی) (50) یعنی F1, F2, F3, BC1 و BC2 به‌همراه والدین در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با 20 تکرار در سه شرایط آبی مجزا، شامل آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A مورد ارزیابی قرار گرفتند. بذور درون لوله‌های پلیکا به طول 120 سانتی‌متر و قطر 20 سانتی‌متر که از خاک زراعی پر شده بود کشت شد. در هر لوله دو عدد بذور کشت گردید که بعد از جوانه‌زنی و قبل از مرحله دو برگگی به یک بوته در هر لوله پلیکا کاهش داده شد. آبیاری اولیه بعد از کاشت و در هر سه شرایط آبیاری به‌منظور تسریع سبز شدن بذور صورت گرفت و تا مرحله شش برگگی ادامه یافت. به‌منظور اعمال تنش قبل از کاشت، برای تعیین رطوبت ظرفیت زراعی، یکی از لوله‌های پلیکا از خاک زراعی پر شد و با اضافه کردن آب اشباع گردید و سطح خاک آن با پلاستیک سیاه پوشانده شد. بعد از 72 ساعت، موقعی که هیچ آبی به صورت ثقلی از انتهای پلیکا خارج نشد، از لوله پلیکا نمونه برداری گردید و برای برآورد برخی پارامترهای خاکشناسی به آزمایشگاه منتقل شد (39). برای تعیین مشخصات فیزیکی خاک از جمله اندازه‌گیری جرم مخصوص ظاهری خاک (ρ_b) روی نمونه‌های دست نخورده و خشک کردن نمونه‌های خاک از آن استفاده شد. همچنین توزیع اندازه ذرات روی نمونه‌ها با روش هیدرومتری اندازه‌گیری شد (24). آب قابل نگهداری در خاک بر حسب میلی‌متر با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد (39):

$$AW = \frac{\theta_{FC} - \theta_{WP}}{100} \times D \times \frac{\rho_b}{\rho_w}$$

اجزای فرمول عبارت‌اند از AW آب قابل نگهداری (mm)، θ_{FC} رطوبت ظرفیت زراعی ($g \cdot g^{-1}$)، θ_{WP} نقطه پژمردگی ($g \cdot g^{-1}$)، D عمق ریشه (mm)، ρ_b چگالی ظاهری خاک ($g \cdot cm^{-3}$)، ρ_w چگالی آب ($1g \cdot cm^{-3}$)، از ابتدای مرحله شش برگگی تا هنگام برداشت، براساس سه شرایط آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک روزانه میزان رطوبت نسبی هوا و مقدار تبخیر از سطح تشتک تبخیر کلاس A یادداشت برداری گردید و با در نظر گرفتن ضریب گیاهی و میزان تبخیر و تعرق مقدار آب مورد نیاز محاسبه و حجم آب مورد نیاز هر لوله پلیکا توسط استوانه مدرج به آن لوله اضافه شد (3). صفات مختلف شامل عملکرد دانه در بوته، بیوماس در

به بیماری و خشکی و در نهایت محصول بیشتر تلاش می‌کنند. از این رو نیازمند اطلاعاتی در مورد ماهیت اثر ژن، هتروزیس، پس‌روی خویش آمیزی، وراثت‌پذیری و پیش‌بینی بهره ژنتیکی حاصل از گزینش برای عملکرد و اجزای عملکرد می‌باشند (44). مدل‌های مختلف ژنتیکی را برای برآورد اثرات ژنی ارائه شده است (18، 15، 10 و 29) ولی با وجود این عمده آن‌ها مدل‌های افزایشی - غالبیت هستند. تجزیه میانگین نسل‌ها از روش‌های بیومتریکی کمی است که بر پایه اندازه‌گیری داشته‌های فنوتیپی برخی صفات کمی در نسل‌های مختلف اصلاحی بنا شده است (25). در تجزیه میانگین نسل‌ها علاوه بر دریافت اطلاعاتی درباره اثرات افزایشی و غالبیت، مطالعه اثرات متقابل ژنتیکی غیراللی به منظور تعیین ارزش‌های ژنوتیپی افراد و در نتیجه میانگین ارزش‌های ژنوتیپی خانواده‌ها و نسل‌ها امکان‌پذیر می‌باشد (29). به عبارتی دیگر روش تجزیه میانگین نسل‌ها تکنیکی ساده و مفید برای برآورد اثرات ژنی برای صفات پلی‌ژنیک، به ویژه اثرات ژنی اپیستازی از جمله افزایشی × افزایشی، افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت می‌باشد (29). در ذرت اثرات افزایشی و غالبیت ژنی، الگوی وراثت‌پذیری اغلب صفات از جمله تعداد دانه در بلال (32)، وزن صد دانه (48) و عملکرد دانه در بوته (23)، طول تاسل، وزن چوب بلال (30) را کنترل می‌کنند. در عین حال برخی از آن‌ها اشاره بر برتری اثرات افزایشی برای صفات ارتفاع بوته (42)، وزن بلال (4)، تعداد ردیف در بلال (45)، تعداد دانه در ردیف (38) و عملکرد دانه (34) دارند. اثرات اپیستازی نیز نقش قابل توجهی در کنترل صفاتی همچون ارتفاع بوته، تعداد دانه در ردیف، عملکرد دانه در ذرت دارد (41). در مطالعه‌ای که به‌منظور مطالعه ماهیت و دامنه عمل ژن بر روی شش نسل پایه ($BC_2, BC_1, F_2, F_1, P_2, P_1$) در ذرت انجام و گزارش شد که اثرات ژنی اپیستازی برای اغلب صفات از جمله عملکرد دانه نقش به‌سزایی دارد (36). نوع اثر ژنی، وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی ناشی از گزینش به عنوان پیش‌نیاز آغاز برنامه‌های اصلاحی برای توسعه وارثه‌های متحمل به خشکی در ذرت به‌شمار می‌روند (6). در ذرت اثرات افزایشی و غالبیت اهمیت قابل توجهی در کنترل ارتفاع بوته و عملکرد دانه در بوته در هر دو شرایط تنش کم‌آبی و آبیاری عادی دارند (1). خان و همکاران (26) در مطالعه‌ای گزارش کردند در ذرت اثر غالبیت و اثر متقابل افزایشی × افزایشی بیشترین نقش را در کنترل ارتفاع بوته در هر دو شرایط آبیاری و عدم آبیاری بازی می‌کنند، در حالی که این اثرات ژنی برای عملکرد دانه در بوته، فقط تحت رژیم کم‌آبی وجود دارد. بیشتر مطالعات حاکی از آن است که در شرایط تنش کم‌آبی، وراثت‌پذیری عملکرد دانه ذرت کاهش می‌یابد (7، 11). در شرایط تنش کمبود آب مقدار وراثت‌پذیری صفاتی همچون تعداد بلال در بوته و تعداد دانه در ردیف و وزن صد دانه بیشتر می‌باشد (2). این در حالی است که برای صفات ارتفاع بوته، طول بلال، تعداد ردیف در بلال، تعداد دانه در بوته و عملکرد دانه در بوته، وراثت‌پذیری در شرایط نرمال محیطی بیشترین مقدار را دارد (1). هدف از اجرای این آزمایش مطالعه ماهیت

صحت مدل افزایشی - غالبیت توسط آزمون مقیاس مورد بررسی قرار گرفت و برای محاسبه آزمون‌های A, B, C و D مطابق روش همین و متر (19) از فرمول‌های زیر استفاده شد و بعد از محاسبه آماره‌های A, B, C و D آزمون‌های t مربوط به معادلات به منظور بررسی وجود اثرات متقابل غیر الی به شرح زیر برآورد شد:

$$\begin{aligned}
 A &= 2\overline{BC_1} - \overline{P_1} - \overline{F_1} & V_A &= 4\overline{V_{BC_1}} + \overline{V_{P_1}} + \overline{V_{F_1}} \\
 B &= 2\overline{BC_2} - \overline{P_2} - \overline{F_1} & V_B &= 4\overline{V_{BC_2}} + \overline{V_{P_2}} + \overline{V_{F_1}} \\
 C &= 4\overline{F_2} - 2\overline{F_1} - \overline{P_1} - \overline{P_2} & V_C &= 16\overline{V_{F_2}} + 4\overline{V_{F_1}} + \overline{V_{P_1}} + \overline{V_{P_2}} \\
 D &= 4\overline{F_3} - 2\overline{F_2} - \overline{P_1} - \overline{P_2} & V_D &= 16\overline{V_{F_3}} + 4\overline{V_{F_2}} + \overline{V_{P_1}} + \overline{V_{P_2}} \\
 SEA &= \sqrt{V_A} & t_A &= \frac{A}{SEA} \\
 SEB &= \sqrt{V_B} & t_B &= \frac{B}{SEB} \\
 SEC &= \sqrt{V_C} & t_C &= \frac{C}{SEC} \\
 SED &= \sqrt{V_D} & t_D &= \frac{D}{SED}
 \end{aligned}$$

مقادیر اجزای واریانس ژنتیکی یعنی واریانس‌های افزایشی و غالبیت با استفاده از روش کمترین مربعات (33)، بسته به معنی‌داری منابع تغییر برای سطوح آبیاری مختلف برآورد شدند. در تجزیه واریانس نسل‌ها از ماتریس مقادیر مورد انتظار واریانس نسل‌های حاصل از تلاقی برای هفت نسل استفاده شد.

$$\text{Observation} = \begin{bmatrix} \overline{P_1} \\ \overline{P_2} \\ \overline{F_1} \\ \overline{F_2} \\ \overline{F_3} \\ \overline{BC_1} \\ \overline{BC_2} \end{bmatrix} \quad X = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 0 \\ 1 & 1.5 & 0.75 & 0 \\ 1 & 0.5 & 1 & -1 \\ 1 & 0.5 & 1 & 1 \end{bmatrix}$$

برآورد وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی و درجه غالبیت با استفاده از روابط زیر انجام شد (16):
 تمامی محاسبات آماری و تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel انجام شد.

$$\begin{aligned}
 h_b^2 &= \frac{V_A + V_D}{V_A + V_D + \frac{V_E}{r}} & \text{وراثت‌پذیری عمومی} \\
 h_n^2 &= \frac{V_A}{V_A + V_D + \frac{V_E}{r}} & \text{وراثت‌پذیری خصوصی} \\
 \bar{a} &= \sqrt{\frac{2V_D}{V_A}} & \text{درجه غالبیت}
 \end{aligned}$$

بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال، تعداد ردیف در بلال و ارتفاع بوته اندازه‌گیری شدند. پس از جمع آوری داده‌ها، تجزیه واریانس مرکب بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی متناسب با طرح آزمایشی برای صفات مختلف صورت پذیرفت. تجزیه میانگین نسل‌ها در صورت وجود اثر متقابل نسل × شرایط آبی به طور جداگانه برای هر کدام از محیط‌های واجد آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر با استفاده از روش متر و جینکز (29) انجام گرفت. پارامترهای مختلف ژنتیکی به کمک میانگین هفت نسل و با استفاده از روش کمترین مربعات وزنی برآورد شد. اجزای تشکیل‌دهنده میانگین کل هر صفت:

$$Y = m + \alpha[a] + \beta[d] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l]$$

اجزای فرمول عبارت‌اند از Y میانگین یک نسل، m میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، a مجموع اثرهای افزایشی، d مجموع اثرهای غالبیت، i اثر متقابل افزایشی × افزایشی، j اثر متقابل افزایشی × غالبیت، l اثر متقابل غالبیت × غالبیت $2\alpha\beta, \alpha^2, \beta\alpha, \beta^2$ به ترتیب ضرایب هر یک از پارامترهای مدل می‌باشند.

$$\beta = (X'WX)^{-1} \cdot (X'WY)$$

در این روش وزن هر نسل عبارت است از (29):

$$W = \frac{1}{V}$$

$$\text{Estimation} = X\hat{\beta}$$

$$\chi^2 = \sum [(O_i - E_i)^2 \cdot W]$$

معنی‌دار بودن مقادیر پارامترهای برآورد شده نیز از طریق خطای معیار و آزمون t پیشنهاد شده توسط کوکران و اسدکور (43) تعریف شده صورت گرفت.

$$SE = ((X'WX)^{-1})^{0.5}$$

افزون بر این از طریق آزمون مقیاس مشترک و با استفاده از آزمون کای اسکور میانگین‌های مورد انتظار و مشاهده شده با هم مطابقت و کفایت مدل‌ها به کمک روابط زیر بررسی

$$\begin{aligned}
 X &= \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0.25 \\ 1 & 0 & 0.25 & 0 & 0 & 0.0625 \\ 1 & 0.5 & 0.5 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 1 & -0.5 & 0.5 & 0.25 & -0.25 & 0.25 \end{bmatrix} & \beta &= \begin{bmatrix} m \\ a \\ d \\ aa \\ ad \\ dd \end{bmatrix} & Y &= \begin{bmatrix} \overline{P_1} \\ \overline{P_2} \\ \overline{F_1} \\ \overline{F_2} \\ \overline{F_3} \\ \overline{BC_1} \\ \overline{BC_2} \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

$$W = \begin{bmatrix} W_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & W_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & W_{F_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & W_{F_2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & W_{F_3} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & W_{BC_1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & W_{BC_2} \end{bmatrix}$$

نتایج و بحث

تجزیه واریانس مرکب

با توجه به نتایج تجزیه واریانس مرکب برای صفات زراعی با عملکرد (جدول 1) مشاهده شد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد بررسی برای صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال، تعداد ردیف در بلال و ارتفاع بوته در سطح احتمال 1 درصد وجود دارد. همچنین برای تمام صفات بین سطوح مختلف آبیاری اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال 1 درصد وجود داشت که

نشان از تاثیر تنش کم‌آبی بر عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال، تعداد ردیف در بلال و ارتفاع بوته دارد. گاهفرخی و همکاران (12) نیز چنین نتایجی را گزارش کرده‌اند. از طرفی اثر متقابل نسل × شرایط آبیاری برای کلیه صفات مذکور در سطح احتمال 1 درصد معنی‌دار شد که نشان‌دهنده عدم همسانی اختلاف نسل‌ها برای این صفات در هر سه شرایط آبیاری می‌باشد. بنابراین برای تمام صفات، تجزیه ژنتیکی با استفاده از اطلاعات حاصل از هر شرایط آبیاری به صورت مجزا انجام شد.

جدول 1- تجزیه واریانس مرکب صفات زراعی تحت شرایط آبیاری عادی و 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A
Table 1. Combined variance analysis of agronomic traits under normal irrigation, 50 and 75 mm evaporation from class A evaporation pan

میانگین مربعات							درجه آزادی	منابع تغییرات
ارتفاع بوته	تعداد ردیف در بلال	وزن بلال	قطر بلال	وزن هزار دانه	بیوماس در بوته	عملکرد دانه در بوته		
55302/275**	185/360**	111846/903**	91/107**	3343/328**	303712/621**	123955/409**	2	شرایط آبیاری
291/698	4/555	708/591	0/163	29/025	1284/724	541/055	57	تکرار / شرایط
2267/108**	43/406**	38302/243**	4/591**	147/852**	68855/051**	37830/856**	6	نسل
657/822**	2/123**	3746/868**	0/062**	9/489**	4873/343**	2794/279**	12	نسل × شرایط آبیاری
657/822	3/655	474/170	0/305	4/181	1414/866	492/513	342	خطا
10/76	16/16	15/80	16/00	8/20	16/99	18/48		ضریب تغییرات (%)

** معنی‌دار در سطح احتمال 1%

آزمون مقیاس

بر اساس نتایج تجزیه ژنتیکی با استفاده از آزمون کفایت مدل افزایشی - غالبیت یا آزمون مقیاس در هر سه شرایط آبیاری (جدول 2)، معنی‌دار شدن حداقل یکی از آزمون‌های مقیاس حاکی از وجود اثرات متقابل غیراللی در توارث صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال در هر سه شرایط آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر و ارتفاع بوته در شرایط آبیاری 50 میلی‌متر تبخیر از تشتک بود ولی اثر متقابل غیراللی در کنترل تعداد ردیف در بلال در هر سه شرایط آبیاری و ارتفاع بوته در شرایط آبیاری عادی و 75 میلی‌متر تبخیر نقش نداشت.

تجزیه میانگین نسل‌ها

برازش مدل‌های مختلف و آزمون مقیاس مشترک (جدول 3) نشان داد که مدل شش پارامتری برازش خوبی در هر سه شرایط آبیاری عادی، 50 و 75 میلی‌متر تبخیر برای صفات وزن هزار دانه و قطر بلال دارد. همچنین برای صفات عملکرد دانه در بوته و وزن بلال در شرایط آبیاری عادی و عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن بلال و ارتفاع بوته در شرایط 50 میلی‌متر تبخیر از تشتک مدل شش پارامتری بهترین برازش را داشت. برای صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته و وزن بلال در شرایط آبیاری 75 میلی‌متر تبخیر و صفت بیوماس در بوته در شرایط آبیاری عادی مدل شش پارامتری برازش خوبی نداشت که این نشان از وجود اثرات اپیستازی چندگانه، پیوستگی ژنی و اثرهای مادری در کنترل این صفت است. بالا بودن مقادیر پارامتر $[d]$ نسبت به اثر افزایشی در تمامی شرایط آبیاری برای تمامی صفات مورد مطالعه نشان دهنده سهم موثر اثر غالبیت ژنی در کنترل

ژنتیکی این صفات است. معنی‌دار شدن اثر غالبیت در برخی شرایط آبیاری و بالا بودن پارامتر $[d]$ نسبت به اثر افزایشی برای صفت ارتفاع بوته با نتایج چوهان (9) و واتو (47) همخوانی دارد. منفی بودن علامت $[a]$ در صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال و ارتفاع بوته، به دلیل نحوه انتخاب جایگاه والدین یا تحمل به شرایط تنش کم‌آبی والدین حادث شد و معنی‌داری آن‌ها دلالت بر تاثیر اثرات افزایشی در کنترل این صفات داشت. وجود اثرهای ژنی افزایشی و غالبیت در کنترل عملکرد دانه در بوته ذرت در شرایط تنش کم‌آبی و آبیاری عادی توسط احمد و همکاران (1) نیز گزارش شده است. بر اساس نتایج آزمایش سردیک و همکاران (45) سهم اثرات غالبیت در کنترل ژنتیکی صفت تعداد ردیف در بلال کمتر از اثرات افزایشی است که با نتایج آزمایش ما مغایرت داشت. معنی‌داری اثرات اپیستازی در مدل‌های مربوط به شرایط آبیاری مختلف دلالت بر این داشت که اثر متقابل غیراللی یا بین مکان‌های ژنی در کنترل و وراثت صفات عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال و ارتفاع بوته نقش دارد. اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی $[i]$ برای صفات عملکرد دانه در بوته، وزن هزار دانه، قطر بلال، وزن بلال و ارتفاع بوته در شرایط آبیاری 50 میلی‌متر تبخیر، وزن هزار دانه و قطر بلال در شرایط آبیاری عادی و عملکرد دانه در بوته در شرایط آبیاری 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک در سطح احتمال 1 و 5 درصد معنی‌دار بود. همچنین برای صفت عملکرد دانه در بوته و وزن بلال در شرایط آبیاری عادی و بیوماس در بوته در شرایط آبیاری 50 میلی‌متر تبخیر اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت $[j]$ در سطح احتمال 1 و 5 درصد

بیوماس در بوته، وزن هزار دانه، وزن بلال و قطر بلال بود. علامت منفی ایستازی افزایشی × غالبیت برای صفات عملکرد دانه، بیوماس بوته، قطر بلال و طول بلال (به جز شرایط آبیاری 75 میلی‌متر تبخیر) بستگی به جایگاه والدین داشت و با تغییر جایگاه آن‌ها علامت نیز قابل تغییر است. نقش اثر ایستازی ژنی در کنترل عملکرد دانه در بوته، ارتفاع بوته، تعداد ردیف در بلال و وزن صد دانه توسط شاهرخی و همکاران (40) نیز گزارش شده است.

معنی‌دار بود. اثر غالبیت × غالبیت [I] نیز در شرایط آبیاری 75 میلی‌متر تبخیر برای صفات عملکرد دانه در بوته و وزن هزاردانه معنی‌دار بود. علامت غالبیت با ایستازی غالبیت × غالبیت [I] در هر سه شرایط آبیاری (به جز آبیاری عادی برای صفت بیوماس در بوته) متضاد بود که بر اساس نظر کرسی و پونی (25) نشان دهنده ایستازی مضاعف بود و علامت متضاد اثر افزایشی با ایستازی افزایشی × افزایشی به دلیل ماهیت متضاد اثر متقابل در صفات عملکرد دانه در بوته،

جدول 2- آزمون کفایت مدل افزایشی - غالبیت برای صفات زراعی تحت شرایط آبیاری عادی و 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A
Table 2. Scaling test for agronomic traits under normal irrigation, 50 and 75 mm evaporation from class A evaporation pan

صفات	مقیاس‌ها	شرایط آبیاری		
		75 میلی‌متر	50 میلی‌متر	عادی
عملکرد دانه در بوته	A	19/88 ± 9/78 ^{ns}	23/79 ± 12/47 ^{ns}	-50/11 ± 15/17
	B	12/53 ± 10/91 ^{ns}	28/15 ± 12/04 ^{ns}	28/06 ± 16/46 ^{ns}
	C	120/84 ± 20/82 ^{ns}	82/28 ± 24/45 ^{ns}	20/03 ± 30/09 ^{ns}
	D	-74/83 ± 15/07 ^{ns}	41/79 ± 19/30 ^{ns}	-55/41 ± 26/63 ^{ns}
بیوماس در بوته	A	-4/70 ± 13/72 ^{ns}	-9/25 ± 16/02 ^{ns}	-62/74 ± 25/39
	B	-4/82 ± 14/48 ^{ns}	40/61 ± 17/31 ^{ns}	-43/93 ± 23/13 ^{ns}
	C	157/73 ± 34/46 ^{ns}	34/17 ± 38/47 ^{ns}	86/22 ± 67/62 ^{ns}
	D	-111/62 ± 26/78	26/72 ± 32/50 ^{ns}	-198/32 ± 56/03
وزن هزاردانه	A	0/72 ± 0/63 ^{ns}	1/73 ± 1/55 ^{ns}	3/95 ± 1/76
	B	-0/53 ± 0/64 ^{ns}	-1/22 ± 1/59 ^{ns}	-0/04 ± 1/74 ^{ns}
	C	-3/56 ± 1/35	-8/75 ± 3/23	-5/94 ± 3/94 ^{ns}
	D	-2/77 ± 1/62 ^{ns}	-6/44 ± 3/83 ^{ns}	-3/90 ± 3/99 ^{ns}
قطر بلال	A	-0/29 ± 0/31 ^{ns}	-0/35 ± 0/31 ^{ns}	-0/35 ± 0/29 ^{ns}
	B	-0/12 ± 0/30 ^{ns}	-0/11 ± 0/28 ^{ns}	-0/20 ± 0/23 ^{ns}
	C	-0/81 ± 0/67 ^{ns}	-0/55 ± 0/66 ^{ns}	-0/71 ± 0/61 ^{ns}
	D	-1/17 ± 0/50 ^{ns}	-1/43 ± 0/52 ^{ns}	-1/38 ± 0/47 ^{ns}
وزن بلال	A	38/14 ± 9/27	19/09 ± 12/93 ^{ns}	-38/16 ± 14/74
	B	5/89 ± 10/04 ^{ns}	21/4 ± 11/64 ^{ns}	-39/76 ± 14/06
	C	102/94 ± 22/77	88/73 ± 25/79	23/14 ± 33/77 ^{ns}
	D	-45/91 ± 17/61 ^{ns}	20/54 ± 17/36 ^{ns}	-54/36 ± 29/62 ^{ns}
تعداد ردیف در بلال	A	-0/9 ± 1/13 ^{ns}	0/3 ± 1/09 ^{ns}	-1/3 ± 0/97 ^{ns}
	B	-1/00 ± 1/15 ^{ns}	-0/8 ± 1/15 ^{ns}	-0/9 ± 0/96 ^{ns}
	C	1/9 ± 2/21 ^{ns}	2/3 ± 2/23 ^{ns}	0/1 ± 1/86 ^{ns}
	D	1/8 ± 1/93 ^{ns}	3/1 ± 2/16 ^{ns}	-0/5 ± 1/85 ^{ns}
ارتفاع بوته	A	7/004 ± 6/52 ^{ns}	2/42 ± 8/95 ^{ns}	10/26 ± 8/16 ^{ns}
	B	6/85 ± 6/45 ^{ns}	0/56 ± 10/76 ^{ns}	-0/52 ± 7/61 ^{ns}
	C	4/12 ± 15/86 ^{ns}	25/64 ± 20/33 ^{ns}	-16/05 ± 21/94 ^{ns}
	D	20/67 ± 15/74 ^{ns}	40/95 ± 14/69	16/43 ± 18/33 ^{ns}

***، **، * و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال 1%، 5% و غیر معنی‌دار

جدول 3- پارامترهای ژنتیکی و آزمون مقیاس مشترک برای صفات زراعی از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها تحت شرایط آبیاری عادی و 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A

Table 3. Genetic parameters and joint scaling test for agronomic traits by generation mean analysis under normal irrigation, 50 and 75 mm evaporation from class A evaporation pan

χ^2 (df)	پارامترهای ژنتیکی						شرایط آبیاری	صفات
	[l]	[j]	[i]	[d]	[a]	m		
3/34(1) ^{ns}	-2/69 ± 30/46 ^{ns}	-80/21 ± 20/04 ^{**}	11/00 ± 11/91 ^{ns}	87/18 ± 37/85 [*]	-5/94 ± 3/99 ^{ns}	114/89 ± 11/71 ^{**}	عادی	عملکرد دانه در بوته
0/19(1) ^{ns}	-34/73 ± 24/03 ^{ns}	-4/23 ± 15/18 ^{ns}	-19/64 ± 8/68	86/17 ± 28/89	-7/29 ± 2/22	96/08 ± 8/58	50 میلی متر	
26/81(1) ^{**}	-74/75 ± 19/94 ^{**}	-3/64 ± 12/85 ^{ns}	18/35 ± 6/75 ^{**}	132/89 ± 23/53 ^{**}	-19/66 ± 1/95 ^{**}	53/90 ± 6/65 ^{**}	75 میلی متر	
10/66(1) ^{**}	56/79 ± 47/40 ^{ns}	-16/10 ± 32/06 ^{ns}	22/73 ± 21/97 ^{ns}	65/54 ± 63/50 ^{ns}	-15/99 ± 7/57 [*]	221/30 ± 60/21 ^{**}	عادی	بیوماس در بوته
0/025(1) ^{ns}	-21/54 ± 32/60 ^{ns}	-49/78 ± 21/39	-8/677 ± 13/59 ^{ns}	92/50 ± 41/63	0/27 ± 4/38 ^{ns}	177/66 ± 13/39	50 میلی متر	
28/36(1)	-19/87 ± 27/99 ^{ns}	-0/57 ± 17/11 ^{ns}	4/90 ± 10/91 ^{ns}	98/26 ± 33/87	-25/23 ± 3/64	147/31 ± 10/74	75 میلی متر	
1/88(1) ^{ns}	-7/93 ± 3/50 ^{ns}	3/99 ± 2/23 ^{ns}	4/92 ± 1/64 ^{**}	15/62 ± 4/64 [*]	-1/57 ± 0/56 ^{ns}	23/94 ± 1/62 ^{**}	عادی	وزن هزاردانه
1/42(1) ^{ns}	-5/13 ± 3/16 ^{ns}	2/97 ± 2/13 ^{ns}	5/50 ± 1/61	13/95 ± 4/51 ^{ns}	-1/91 ± 0/47	18/93 ± 1/60	50 میلی متر	
1/21(1) ^{ns}	-2/16 ± 1/30	1/26 ± 0/87 ^{ns}	2/30 ± 0/68 ^{ns}	5/79 ± 1/87	-0/79 ± 0/19	17/43 ± 0/67	75 میلی متر	
0/46(1) ^{ns}	-0/10 ± 0/48 ^{ns}	-0/12 ± 0/36 ^{ns}	0/58 ± 0/19 ^{**}	1/01 ± 0/62 ^{ns}	-0/30 ± 0/08 ^{**}	3/69 ± 0/18 ^{**}	عادی	قطر بلال
0/57(1) ^{ns}	-0/22 ± 0/54 ^{ns}	-0/22 ± 0/39 ^{ns}	0/59 ± 0/21	1/32 ± 0/70 ^{ns}	-0/19 ± 0/08	2/71 ± 0/21	50 میلی متر	
0/05(1) ^{ns}	-0/17 ± 0/57 ^{ns}	-0/16 ± 0/41 ^{ns}	0/56 ± 0/21 ^{ns}	1/26 ± 0/71	-0/20 ± 0/08	2/01 ± 0/20	75 میلی متر	
1/48(1) ^{ns}	-24/97 ± 28/80 ^{ns}	-77/49 ± 17/94 ^{**}	17/08 ± 12/30 ^{ns}	124/90 ± 36/51 ^{**}	-2/25 ± 3/87 ^{ns}	120/56 ± 21/14 ^{**}	عادی	وزن بلال
1/83(1) ^{ns}	-32/04 ± 23/78 ^{ns}	-1/14 ± 14/74 ^{ns}	-15/00 ± 7/56	96/02 ± 26/94 ^{ns}	-7/56 ± 2/62	103/57 ± 7/40	50 میلی متر	
10/10(1)	-65/24 ± 19/09 ^{ns}	30/84 ± 11/88 ^{ns}	10/24 ± 7/31 ^{ns}	104/36 ± 23/18	-17/15 ± 2/29	87/17 ± 7/20	75 میلی متر	
2/64(4) ^{ns}	-	-	-	2/50 ± 0/45 ^{**}	0/62 ± 0/24 [*]	12/14 ± 0/23 ^{**}	عادی	تعداد ردیف در بلال
6/14(4) ^{ns}	-	-	-	2/23 ± 0/50	0/32 ± 0/27 ^{ns}	10/57 ± 0/25	50 میلی متر	
5/77(4) ^{ns}	-	-	-	1/61 ± 0/53	0/15 ± 0/28	10/30 ± 0/25	75 میلی متر	
3/03(4) ^{ns}	-	-	-	14/20 ± 4/55 ^{**}	5/49 ± 2/04 ^{**}	162/29 ± 2/09 ^{**}	عادی	ارتفاع بوته
0/00017(1) ^{ns}	19/97 ± 18/25 ^{ns}	1/88 ± 11/99 ^{ns}	-22/90 ± 6/17	-21/91 ± 20/81 ^{ns}	-9/01 ± 3/29	162/18 ± 5/88	50 میلی متر	
3/37(4) ^{ns}	-	-	-	14/82 ± 3/35	-3/96 ± 1/56	122/06 ± 1/56	75 میلی متر	

**، * و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال 1%، 5% و غیر معنی‌دار

تجزیه واریانس نسل‌ها

نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول 4) نشان داد که واریانس ژنتیکی در هر سه شرایط آبیاری کمتر از واریانس محیطی است. درجه غالبیت در شرایط آبیاری عادی برای صفات عملکرد دانه در بوته و بیوماس در بوته و در شرایط آبیاری 50 و 75 میلی‌متر تبخیر برای صفات عملکرد دانه در بوته و تعداد ردیف در بلال بیشتر از یک برآورد شد که نشان‌دهنده وجود فوق غالبیت در کنترل صفات مذکور است که با نتایج آزمایش خاوری خراسانی و همکاران (27) مطابقت داشت. اما برای صفات قطر بلال و تعداد ردیف در بلال در شرایط آبیاری عادی و بیوماس در بوته و وزن بلال در شرایط آبیاری 50 و 75 میلی‌متر تبخیر درجه غالبیت کمتر از یک برآورد شد که نشان‌دهنده وجود غالبیت ناقص در کنترل صفت فوق است. برای وزن هزار دانه و ارتفاع بوته هر سه شرایط آبیاری و صفت وزن بلال در شرایط آبیاری شمال

درجه غالبیت به دلیل منفی شدن واریانس غالبیت و صفر منظور شدن آن در محاسبات برآورد نشد. در تمام سطوح آبیاری مقدار بالا یا متوسط وراثت‌پذیری عمومی نشان از نقش زیاد یا متوسط اثر ژنتیکی در کنترل تمام صفات داشت ولی کم بودن وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط آبیاری 50 و 75 میلی‌متر تبخیر برای صفت بیوماس در بوته حاکی از نقش کم اثر افزایشی در کنترل این صفت بود. تفاوت زیاد دو وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در شرایط آبیاری 50 و 75 میلی‌متر تبخیر برای صفت بیوماس در بوته نشان‌دهنده سهم بیشتر اثرات غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفت فوق بود. برابری دو وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در صفات وزن هزاردانه در هر سه شرایط آبیاری و ارتفاع بوته در شرایط آبیاری 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک به دلیل صفر شدن واریانس غالبیت و اثرهای غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بود.

جدول 4- اجزای واریانس ژنتیکی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی و درجه غالبیت برای صفات زراعی تحت شرایط آبیاری عادی و 50 و 75 میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A

Table 4. Estimation variance components, broad-sense heritability, narrow-sense heritability and degree of dominance for agronomic traits under normal irrigation, 50 and 75 mm evaporation from class A

صفات	شرایط آبیاری	اجزای واریانس ژنتیکی			درجه غالبیت	وراثت‌پذیری	
		واریانس افزایشی	واریانس غالبیت	واریانس محیطی		عمومی	خصوصی
عملکرد دانه در بوته	عادی	-	202/31	752/26	20/11	84/32	-
	50 میلی‌متر	-	260/65	364/36	22/83	93/46	-
	75 میلی‌متر	-	213/11	262/82	20,64	94/19	-
بیوماس در بوته	عادی	693/96	370/41	1958/09	1/93	91/57	59/70
	50 میلی‌متر	5/75	263/04	825/40	0/20	86/69	1/85
	75 میلی‌متر	0/17	48/09	690/25	0/08	58/30	0/20
وزن هزاردانه	عادی	4/49	-	12/43	-	87/85	87/85
	50 میلی‌متر	5/04	-	7/15	-	93/37	93/37
	75 میلی‌متر	1/03	-	1/24	-	94/33	94/33
قطر بلال	عادی	-	0/10	0/22	0/44	90/63	-
	50 میلی‌متر	-	0/17	0/24	0/58	93/62	-
	75 میلی‌متر	-	0/20	0/26	0/63	94/02	-
وزن بلال	عادی	119/76	-	700/10	-	77/38	77/38
	50 میلی‌متر	-	178/99	460/68	18/92	88/59	-
	75 میلی‌متر	-	82/62	286/62	12/85	85/21	-
تعداد ردیف در بلال	عادی	-	0/17	3/02	0/58	53/83	-
	50 میلی‌متر	-	0/98	3/61	1/4	84/30	-
	75 میلی‌متر	-	1/04	4/09	1/44	83/56	-
ارتفاع بوته	عادی	109/62	-	293/76	-	88/18	88/18
	50 میلی‌متر	-	-	453/74	-	92/83	92/83
	75 میلی‌متر	98/53	-	152/20	-	-	-

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در برخی صفات در شرایط آبیاری مختلف بیانگر اهمیت نسبتاً زیاد اثرات افزایشی ژن‌ها در این دسته صفات بود. برای عملکرد دانه اثرهای غالبیت و اپیستازی در شرایط آبیاری مختلف دیده شد، بنابراین تولید هیبریدهای پرمحصول، می‌تواند موثر باشد و لزوم بهره‌مندی از اثرات غالبیت ژنی را در برنامه‌های اصلاحی ذرت هیبرید را پررنگ تر می‌کند.

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله از زحمات کارکنان مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز و سرکار خانم دکتر مژگان شیرین‌پور که در اجرای این پژوهش یاری رساندند، تقدیر و تشکر می‌گردد.

اثر متقابل نسل \times محیط برای تمامی صفات اندازه‌گیری شده معنی‌دار بود. به عبارت دیگر نسل‌های مورد مطالعه واکنش یکسانی در مواجهه با تنش کمبود آب نشان ندادند. در تمامی صفات نتایج آزمون کفایت مدل افزایشی - غالبیت با نتایج آزمون مقیاس مشترک یکسان بود که این نشان دهنده دقت و صحت برآورد اثرات ژنی کنترل کننده صفات می‌باشد. در اغلب صفات برآورد مدل سه پارامتری ناکافی بوده که نشان می‌دهد اثرات متقابل غیر الی نیز در وراثت این صفات نقش دارند، ولی در برخی صفات حتی مدل شش پارامتری نیز برآورد خوبی نداشت که نشان دهنده وجود اثرات اپیستازی چند جانبه، پیوستگی ژنی و اثرات مادری در کنترل این صفات بود. عمل ژن‌ها بسته به شرایط محیطی متفاوت بودولی بیشترین عمل ژن برای اکثر صفات در هر سه شرایط آبیاری به ترتیب غالبیت، اپیستازی و افزایشی بود. تفاوت کم دو

منابع

1. Ahmad, M., M. Saleem, M. Ahsan and A. Ahmad. 2016. Genetic analysis of water-deficit response traits in maize. *Genetics and Molecular Research*, 15(1): 1-10.
2. Al-Naggar, A.M.M, M.M.M. Atta, M.A. Ahmed, and A.S.M. Younis. 2016. Genetic variance, heritability and selection gain of maize (*Zea mays* L.) adaptive traits in high plant density combined with water stress. *Journal of Applied Life Sciences International*, 7(2): 1-17.
3. Allen, R.G., L.S. Pereira, D. Raes and M. Smith. 1998. Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements. FAO. Irrigation and Drainage Paper. Rome.
4. Amer, E.A., A.A. El-Shenawy and H.E. Mosa. 2002. A comparison of four testers for the evaluation of maize yellow inbreds. *Egyptian Journal of Applied Science*, 17: 597-610.
5. Araus, J.L., M.D. Serret and G.O. Edmeades. 2012. Phenotyping maize for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 3: 1-20.
6. Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environment. CRP Press Incorporation, Florida, USA
7. Blum, A. 1988. Breeding crop varieties for stress environment. *Critical Review in Plant Science*, 2: 199-238.
8. Chaudhary, H.K., V. Kaila and S.A. Rather. 2014. Maize. Springer. New York.
9. Chohan, M.S.M. 2012. Genetic basis of drought tolerance and other plant traits in *Zea mays* L. PhD thesis, Department of Plant Breeding and Genetic, University of Agriculture, Faisalabad, Pakistan.
10. Comstock, R.E. and Robinson, H.F. 1948. The Components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, 4: 254-266.
11. Dabholkar, A.R. 1992. Elements of Biometrical Genetics. Ashok Kumar Mittal Concept Publishing Company. New Dehli, India.
12. Ghahfarrokhi, A.R., N. Khodabandeh, A. Ahmadi and A. Bankehsaz. 2004. Study on effect of drought resistance in cereals. CAB International. pp: 27-52.
13. Gong, F., X. Wu, H. Zhang, Y. Chen and W. Wang. 2015. Making better maize plants for sustainable grain production in a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1-6.
14. Gonzalez, A., V. Bermejo and B.S. Gomeno. 2010. Effect of different physiological traits on grain yield in barley grown under irrigated and terminal water deficit conditions. *Journal of Agriculture Science*, 148: 319-328.
15. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian Journal of Biological Science*, 9: 463-493.
16. Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1988. Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd ed. Iowa State University Press, US.
17. Hamidi, J. and Z. Khodarahmpour. 2011. Evaluation of drought Tolerance in different growth stage of maize (*Zea mays* L.) inbred lines tolerance indices. *African Journal of Biotechnology*, 10: 13482-13490.
18. Hayman, B.I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39: 789-809.
19. Hayman, B.I. and K. Mather. 1955. The description of genetic interaction in continuous variation. *Biometrics*, 11: 69-82.
20. Heidari, M. 2006. Plant Response to Environmental Stresses. Aras Rayaneh Publication (In Persian).
21. Hopkins, W.G. and N.P. Huner. 2004. Introduction to Plant Physiology. 3th ed. John Wiley and Sons Incorporation. New York.
22. Hugh, J.E. and R.F. Davis. 2003. Effect of drought stress on leaf and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal*, 95: 688-696.
23. Iqbal, A.M., F.A. Nehvi, S.A. Wani, R. Qadir and Z.A. Dar. 2007. Combining ability analysis for yield and yield related traits in maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Plant Breeding and Genetic*, 1: 101-105.
24. Jacob, H. and G. Clark. 2002. Methods of Soil Analysis. Journal of Soil Science, Madison, Wisconsin, USA. 1692 pp.
25. Kearsy, M.J. and H.S. Pooni. 1996. The Genetic Analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall, London, UK.
26. Khan, N.H., M. Ahsan, M. Naveed, H.A. Sadaqat and I. Javed. 2016. Genetics of drought tolerance at seedling and maturity stages in *Zea mays* L. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 14(3): 1-11.
27. Khavari Khorasani, S., P. Dorri, M. Vali Zadeh and P. Taheri. 2014. Investigation the heritability and gene effects and some agronomic traits of maize (*Zea mays* L.). *Plant Genetic Research*, 1(2): 33-42 (In Persian).
28. Lgnaciuk, A. and D. Mason-Dcroz. 2014. Modeling Adaptation to Climate Change in Agriculture. OECD Food. Agriculture and Fisheries Paper. OECD Publishing.
29. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical genetic. 3th ed. Chapman and Hall, London, UK.
30. Mihailov, M.E. and A.A. Chernov. 2006. Using double haploid lines for quantitative trait analysis. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 80: 16-30.

31. Mirmohammady Maibody, S.A.M., P. Golkar and M. Golabadi. 2015. Plant Responses to Drought Stress. Sanati Esfahan Jahad Daneshgahi Publication (In Persian).
32. Muraya, M.M., C.M. Ndirangu and E.O. Omolo. 2006. Heterosis and combining ability in diallel crosses involving maize (*Zea mays* L.) S1 lines. Australian Journal of Experimental Agriculture, 46: 387-394.
33. Nelder, J.A. 1960. The estimation of variance components in certain types of experiment on quantitative genetics. Biometrical genetics, 139-158.
34. Ojo, G.O.S., D.K. Adedzwa and L.L. Bello. 2007. Combining ability estimates and Heterosis for grain yield and yield component in maize (*Zea mays* L.). Journal of Sustainable Development in Agriculture and Environment, 3: 49-57.
35. Rabbani, J. and Y. Emam. 2012. Yield response of maize hybrids to drought stress at different growth stage. Journal of Crop Production and Processing, 2(1): 65-78 (In Persian).
36. Ravikant, P.P. and P. Chandrakant. 2006. Gene effects for metric traits in quality protein maize (QPM) (*Zea mays* L.). Crop Improvement, 33: 94-101.
37. Ribaut, J.M., J. Betran, P. Monneveux and T. Setter. 2009. Drought tolerance in maize. Springer, New York.
38. Saeed, M.T., M.Saleem, and M. Afzal. 2000. Genetic analysis of yield and its components in maize diallel crosses (*Zea mays* L.). International Journal of Agriculture and Biology, 2(4): 376-378.
39. Schaap, M.G., F.J. Leij and M.T. Van Genuchten. 2001. ROSETTA: a computer program for estimating soil hydraulic parameters with hierarchical pedotransfer functions. Journal of Hydrology, 251: 163-176.
40. Shahrokhi, M., S. Khavari Khorasani and A. Ebrahimi. 2011. Generation mean analysis for yield and yield components in Maize (*Zea mays* L.). Journal of Plant Physiology and Breeding, 1(2): 59-72.
41. Shahrokhi, M., S. Khavari and A. Ebrahimi. 2013. Study of genetic component in various maize (*Zea mays* L.) traits, using generation mean analysis method. International Journal of Agronomy and Plant Production, IJAPP: 13-585.
42. Singh, P.K. and A.K. Roy. 2007. Diallel analysis of inbred lines in maize (*Zea mays* L.). International Journal of Agricultural Science, 3: 213-216.
43. Snedecor, G.W. and W.G. Cochran. 1989. Statistical methods, 8thEdn. Ames: Iowa State Univ. Press Iowa
44. Sprague, G.F. 1963. Statistical Genetics and Plant Breeding. National Academy of Science, National Research Council Publishing.
45. Srdic, J., Z. Pajhc and S.S. Mladenovic-Drinic. 2007. Inheritance of maize grain yield components. Maydica, 52(3): 261-264.
46. Taize, L. and E. Zeiger. 2006. Stress Physiology. In: Plant physiology. 4th ed. Sinauer Associates, 671-681.
47. Wattoo, F.M. 2013. Genetics of physio-agronomic traits iv maize under water deficit condition, PhD thesis, Departement of Plant Breeding and Genetic, University of Agriculture, Faisalabad, Pakistan.
48. Wu, G.H. 1987. Analysis of genetic effect for quantitative characters at different development states in maize. Genetics, 18: 69-69.
49. Yan, W., Y. Zhong and Z. Shangguan. 2016. Evaluation of physiological traits of summer maize under drought stress. Acta Agriculture Scandinavica, Section B Soil and Plant Science, 66: 133-140.
50. Yang, Z., S. Blankenagel, V. Avramova, C.C. Schön and E. Grill. 2018. Generation plants with Improved water use efficiency. In: Dreselhaus, T. and Hücklhoven, R. (eds.). Biotic and Abiotic Stress Responses in Crop Plants. MDPI, pp: 77-90.

Genetic analysis of Agronomic Traits in Generations Derived from the Cross of MO17 and B73 Maize Inbred Lines Under Water Deficit Stress

Armin Vahed Rezaei¹, Saeid Aharizad², Majid Norouzi³ and Khosro Mafakheri⁴

1- Ph.D. Student of Genetic and Plant Breeding, University of Mohaghegh Ardabili

2- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz
(Corresponding author: s.aharizad@yahoo.com)

3- Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz

4- Ph.D. of Plant breeding (Molecular genetics and genetic engineering), Pars Holding Company, Tehran -

Received: May 5, 2020

Accepted: November 12, 2020

Abstract

The selection of suitable yielding maize cultivars to water deficit is one of the main objectives of the breeding programs. Therefore, selection of a suitable breeding method for better productivity from genetic potential of stress tolerance and understanding the type of controlling genes action and their inheritance is very important. In this regard, genetic analysis of some of the agronomic traits of the generations resulting from cross between corn inbred lines MO17 (Tolerant to stress) and B73(stress sensitive) including: F₁, F₂, F₃, BC₁ and BC₂ along with parents in three irrigation conditions (normal, 50 and 75 millimeter evaporation from class A evaporation pan) was evaluated in 2017-2018. Experiment was conducted in each irrigation conditions in a randomized complete block design with 20 replications. The traits including grain yield per plant, biomass per plant, 1000 grain weight, ear diameter, ear weight and rows number were measured. Combined analysis revealed that there was a significant difference between the studied generations for maize agronomic traits. The results of the scaling test indicated the existence of epistatic effects for most traits such as grain yield per plant, biomass per plant and 1000 grain weight under different irrigation conditions. In most of the traits such as grain yield per plant, biomass per plant, row number per ear and 1000-grain weight, dominance effect was significant at 5% and 1% probability level. About rows number three-parameter model was the best fit model, in all three conditions. For most of studied traits, six parameters models were significant in different irrigation conditions, but was not significant for plant height under normal irrigation conditions and 75 mm evaporation due to maternal effects, gene association and multiple chi-square epistasis. Estimation of the dominance degree above 1 for grain yield and less than 1 for ear diameter in all three irrigation conditions indicated that there was a phenomenon of over dominance and incomplete dominance in the control of them. High levels of genetic broad sense and narrow sense heritability suggested that genetic effects and additive effects have a greater role in the inheritance of 1000 grain weight in all three irrigation conditions.

Keywords: Dominance, Gene effects, Generation mean analysis, Heritability, Maize