



برآورد قدرت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی صفات مورفولوژیک و عملکرد دانه در گندم نان

بهمن خواهانی^۱، محمدرضا بی‌همتا^۲ و بهنام ناصریان^۳

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران و دانشجوی دکتری، بخش زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه شیراز

۲- استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه تهران، (نویسنده مسوول: mrghnad@ut.ac.ir)

۳- پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای، بخش اصلاح نباتات، کرج

تاریخ دریافت: ۹۴/۱۲/۱۳

تاریخ پذیرش: ۹۵/۹/۳

چکیده

برای فهم چگونگی کنترل عمل ژن در صفات مختلف مورفولوژیک و عملکرد و همچنین برای برآورد میزان وراثت‌پذیری از پنج رقم گندم استفاده شد. این ارقام گندم شامل بولانی سفید، بولانی قهوه‌ای، تاجن، کلک افغانی و لاین موتانت AS48 بودند که به صورت دای آلل کامل در شرایط نرمال تلاقی داده شدند. ارقام ذکر شده به همراه نتاج F2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کشت شدند. پس از معنی‌دار شدن صفات مورد بررسی بر اساس تجزیه واریانس، آنالیزهای دای آلل بر روی آن‌ها صورت گرفت. تجزیه صفات بر اساس روش گریفینگ نشان داد که ترکیب‌پذیری عمومی در تمامی صفات معنی‌دار شده است که نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی ژن‌ها در تمامی صفات است. وراثت‌پذیری خصوصی در صفات مورد مطالعه بسیار بالا بود که این عامل نشان می‌دهد، انتخاب برای این صفات موفقیت آمیز است. مدل افزایشی- غالبیت در این آزمایش کفایت می‌کرد و اثرات غیرآلی مشاهده نشد، لذا مطالعه صفات از طریق تجزیه ژنتیکی همین امکان پذیر گردید. تجزیه واریانس به روش همین نیز نشان داد که اثرات افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات نقش دارند. پارامترهای ژنتیکی نشان دهنده وجود اثر غالبیت ناقص در صفات تعداد سنبلچه در سنبله، طول میانگره سوم و دوم، قطر میانگره سوم و دوم و سطح برگ هستند که تجزیه گرافیکی همین نیز آن را تایید می‌کند.

واژه‌های کلیدی: اثر افزایشی، تجزیه دای آلل، گریفینگ، گندم، همین

مقدمه

گندم دومین غله در دنیا بعد از برنج است، که محصولات متنوعی از آن حاصل می‌شود. بیشتر رقم‌های کشت شده گندم تا اواخر قرن ۱۹، رقم‌های سازگار با محیط خود بودند اما در اوایل قرن ۲۰ و با اتمام جنگ جهانی، به همراه پیشرفت در برنامه‌های، به‌نژادی رقم‌های سازگار جای خود را به ارقام اصلاح شده دادند (۲، ۱۱، ۱۷). جایگزین کردن ارقام اصلاح شده به جای ارقام وحشی باعث استفاده از ارقام مدرن و نیمه پاکوتاه شد که دارای عملکرد بالایی بودند. این جایگزینی منجر به کاهش تنوع ژنتیکی در این ارقام شد (۲). امروزه آگاهی از اطلاعات ژنتیکی فاکتور مهمی در پروژه‌های به‌نژادی تلقی می‌شود (۹). مطالعه بر روی اجزای ژنتیکی و قدرت ترکیب‌پذیری رقم‌های مختلف در پروژه‌های به‌نژادی اهمیت روز افزونی دارد، به ویژه اطلاعات مربوط به خصوصیات ترکیب‌پذیری می‌تواند به‌نژادگر را در انتخاب روش‌های اصلاحی به منظور تولید هیبرید کمک کند. برآورد ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی با استفاده از تلاقی‌های دای آلل امکان‌پذیر است (۱). روش دای آلل برای مطالعه صفات ژنوتیپ‌های دیپلوئید به کار می‌رود. اصول این نوع تلاقی‌ها را جینکز و همین (۱۹۵۳) و گریفینگ (۱۹۵۶) ارائه نمودند. گریفینگ روش‌های مختلف دای آلل و چگونگی استفاده و آنالیز آن را در به‌نژادی گیاهان تشریح نمود. گاردنر و ابرهارت (۱۹۶۶) از این روش برای برآورد پارامترهای ژنتیکی جوامع و ارقام آزاد کرده افشان استفاده نمودند. پس از آن محققین دیگری از جمله والترز و مورتون (۱۹۷۸) روش‌های پیشرفته‌تری برای آنالیز دای آلل ارائه نمودند. روش دای آلل قدرت ترکیب‌پذیری و ارزش اصلاحی لاین‌ها را در تولید هیبرید نشان می‌دهد. میزان توارث‌پذیری عمومی صفات

بیشتر با اثر ژن ارتباط دارد و اثر افزایشی ژن‌ها نقش بیشتری را در وراثت‌پذیری خصوصی بر عهده دارد. اثرهای غالبیت و فوق غالبیت ژن‌ها باعث پدیده هتروزیس می‌شوند (۱۳، ۳، ۸). سنگوان و چادهاری (۱۴) در آزمایشی، قدرت ترکیب‌پذیری گندم را با روش دای آلل ۹×۹ مورد بررسی قرار دادند که عمل غیرافزایشی ژن را برای کنترل عملکرد دانه نشان دادند. همچنین در این مطالعه صفت تعداد دانه در سنبله از نظر نحوه عمل ژن هم به صورت افزایشی و هم غیرافزایشی کنترل شده بود. غلام محبوب و چادهاری (۶) در تلاقی شش رقم گندم نان در یک طرح تلاقی دای آلل نشان دادند که صفات زمان سنبله رقتن، ارتفاع بوته و وزن هزار دانه به وسیله ژن‌هایی با اثرات افزایشی کنترل می‌شوند. گل پرور و همکاران (۵) در بررسی که بر روی عملکرد و اجزای آن به همراه صفات مورفولوژیک در ارقام مختلف گندم در شرایط تنش خشکی و بدون تنش انجام دادند، وجود اثر فوق غالبیت و سهم بیشتر اثر غیر افزایشی ژن‌ها را در وراثت عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت مورد تاکید قرار دادند. اجاقی و آخوندی (۱۰) به‌منظور چگونگی توارث‌پذیری و اثرات ژنی عملکرد و صفات تعداد سنبلچه در سنبله و ارتفاع بوته در هشت والد گندم نان یک طرح نیمه دای آلل را مورد بررسی قرار دادند و نشان دادند که اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل صفات نقش دارند، در این بررسی تعداد دانه در سنبله و ارتفاع بوته بیشتر توسط اثرات افزایشی و تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد پنجه در بوته بیشتر توسط اثرات فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند.

هدف از این پژوهش بررسی نحوه توارث صفات در برنامه‌های به‌نژادی است. بر این اساس ژنوتیپ‌هایی از گندم به همراه رقم موتانت که مورد توجه به‌نژادگران بوده و مناسب

خط رگرسیون و بر اساس نرم‌افزار Genstat12 صورت گرفت. و برآورد اجزای ژنتیکی و همبندطور اشکال نمودار گرافیکی همین بر اساس نرم‌افزار Excel2013 صورت گرفت. برای به دست آوردن میانگین درجه غالبیت از فرمول رو به رو استفاده شد.

$$\sqrt{\frac{H1}{4D}}$$

که در فرمول بالا H1 واریانس ناشی از اثر غالبیت برای ژن‌هایی با اثرات افزایشی و 4D واریانس ناشی از اثر افزایشی است. برای به دست آوردن نسبت ژن‌های دارای اثر مثبت و منفی از فرمول زیر استفاده شد.

$$\frac{H2}{4H1}$$

در فرمول فوق H2 هم واریانس ناشی از اثر غالبیت برای ژن‌هایی با اثرات کاهشنده است. نسبت ژن‌های غالب و مغلوب در والدین از فرمول زیر بدست آمد.

$$\frac{1/2\sqrt{4DH1+1/2F}}{1/2\sqrt{4DH1-1/2F}}$$

در فرمول فوق F میانگین کواریانس اثرات افزایشی و غالبیت برای تمام ردیف‌ها است. تعداد گروه‌های ژنی از فرمول رو به رو به دست آمد.

$$\frac{h^2}{H2}$$

که در فرمول بالا h^2 اثر غالبیت را نشان می‌دهد. وراثت‌پذیری خصوصی از فرمول زیر محاسبه شد.

$$h_n^2 = \frac{1/4D}{\frac{1}{4}D + \frac{1}{16}H1 - \frac{1}{8}F + E}$$

در این فرمول h_n^2 وراثت‌پذیری خصوصی و E واریانس محیطی است (۷).

نتایج و بحث

تجزیه واریانس برای صفات مورد بررسی انجام و در جدول ۱ درج شده است. ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر تمامی صفات اندازه‌گیری شد که اختلاف آماری معنی‌داری نشان دادند. در این میان صفات عملکرد، شاخص برداشت، طول میانگره دوم و سوم، قطر میانگره دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله در سطح ۱٪ معنی‌دار شدند. این نتایج به طور نسبی با نتایج تحقیقات گل آبادی و ارزانی (۴) مطابقت داشت. با توجه به این که واریانس ژنوتیپ‌ها برای صفات مورد بررسی معنی‌دار شدند، لذا انجام تجزیه دای آلل به روش گریفینگ و همین امکان‌پذیر است.

تجزیه دای آلل به روش گریفینگ

معنی‌دار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی بیانگر این است که اثرات افزایشی در کنترل صفات نقش دارند و معنی‌دار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی نیز نشان می‌دهد که این صفت توسط اثرات غیرافزایشی کنترل می‌شوند. با توجه به نتایج جدول ۲ قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی صفت عملکرد معنی‌دار شده است که نشان‌دهنده این است که اثرات افزایشی و غیرافزایشی با هم این صفت را کنترل می‌کنند. همین‌طور قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی صفات شاخص برداشت، طول میانگره دوم و سوم،

منطقه جنوب شرق ایران می‌باشند، برای تجزیه ژنتیکی صفات استفاده شدند. اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها بر روی صفات مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

پنج رقم گندم بولانی سفید، بولانی قهوه‌ای، تجن، کلک افغانی و ژنوتیپ AS48 (پاکوتاه و زودرس است و توسط پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای از طریق پرتو گاما ایجاد شده است) به صورت دای آلل کامل که شامل تالاق‌های مستقیم و معکوس است، تالاقی داده شدند. با توجه به ناکافی بودن بذور F_1 ، این بذور خودگشن شده و نسل F_2 ایجاد شد. ۵ لاین والدینی به همراه ۲۰ نتاج F_2 حاصل از این تالاقی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی کشاورزی هسته‌ای کشت شدند. هر ژنوتیپ در ۳ خط با فاصله ۱۰ سانتی‌متری به طول ۱/۵ متر کشت شدند. صفات مورفولوژیک و عملکرد (گرم در واحد بوته)، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ (سانتی‌متر مربع)، طول میانگره سوم (سانتی‌متر)، طول میانگره دوم (سانتی‌متر)، قطر میانگره دوم (میلی‌متر)، قطر میانگره سوم (میلی‌متر) و شاخص برداشت اندازه‌گیری شدند. برای بررسی هر صفت ۱۰ نمونه به کار گرفته شد. تجزیه واریانس طرح بلوک‌های کامل تصادفی چند مشاهده‌ای با استفاده از نرم‌افزار SAS9.3 انجام گرفت. تجزیه دای آلل صفات بر اساس روش همین و جینکز (روش ۱) انجام گرفت، روش گریفینگ برای صفاتی که تجزیه واریانس اختلاف معنی‌دار را نشان داده بود، انجام گرفت. بررسی ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی صفات بر اساس روش گریفینگ به وسیله نرم‌افزار SAS9.3 صورت گرفت. تقسیم میانگین مربعات ترکیب‌پذیری عمومی بر روی خصوصی و آزمون آن بر اساس جدول F نوع اثرات ژن‌ها را مشخص می‌کند که نوع عمل ژن با فرمول زیر به دست آمد.

$$MS(GCA)$$

$$MS(SCA)$$

در رابطه فوق MS(GCA) ترکیب‌پذیری عمومی و MS(SCA) ترکیب‌پذیری خصوصی است. واریانس افزایشی و واریانس غالبیت از طریق فرمول زیر محاسبه گردید.

$$\sigma_{GCA}^2 = \left(\frac{1+F}{4}\right)\sigma_A^2$$

$$\sigma_{SCA}^2 = \left(\frac{1+F}{2}\right)\sigma_B^2$$

که در فرمول فوق σ_D^2 واریانس غالبیت، σ_{SCA}^2 واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی، σ_A^2 واریانس افزایشی و σ_{GCA}^2 واریانس ترکیب‌پذیری عمومی است. در این جا F به منزله ضریب اینبریدینگ است که در نسل F_2 ۰/۵ می‌باشد. وراثت‌پذیری خصوصی با استفاده از فرمول زیر محاسبه گردید.

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

در این فرمول h^2 وراثت‌پذیری خصوصی و σ_P^2 واریانس فنوتیپی است. تجزیه صفات بر اساس روش همین و شیب

است و میزان وراثت‌پذیری خصوصی در این صفات کم است. همچنین نوع عمل ژن در صفات طول میانگرم دوم و سوم، قطر میانگرم دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله از نوع افزایشی است و میزان وراثت‌پذیری خصوصی در این صفات بالا است که نشان دهنده بالا بودن میزان پاسخ به گزینش است (جدول ۵).

تجزیه دای آلل به روش هیمن

برای انجام تجزیه دای آلل به روش هیمن اول باید وضعیت ایستازی صفات را مشخص کرد. در ابتدا آزمون مقایسه میانگین مربعات W_r-V_r انجام شد که در هیچ یک از صفات مورد مطالعه معنی‌دار نشد. آزمون‌های دیگری به منظور معنی‌دار بودن ضریب رگرسیون مورد آزمایش قرار گرفت، در آزمون تفاوت معنی‌دار از صفر، بیشتر صفات مورد مطالعه معنی‌دار شدند، در بعضی صفات پس از حذف یک تکرار معنی‌داری بدست آمد. در آزمون تفاوت معنی‌دار از یک، برای هیچ یک از صفات معنی‌داری مشاهده نشد. تجزیه واریانس به روش هیمن برای صفات شاخص برداشت، طول میانگرم دوم و سوم، قطر میانگرم دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله انجام شد و نتایج آن در جدول ۶ آمده است. برای عملکرد دانه مقادیر b_1, b_2, b_3 معنی‌دار شدند. این نتایج نشان می‌دهد که عملکرد توسط اثرات غالبیت کنترل می‌شود. b_2 نشان می‌دهد که توزیع نامتقارن ژن‌ها معنی‌دار شد و هتروزیس خاص وابسته به هر والد را نشان می‌دهد. معنی‌دار شدن b_3 انحراف از غالبیت را نشان می‌دهد. اثرات مادری در این صفت و در هیچ یک از صفات مورد مطالعه معنی‌دار نشده است. شاخص d در هیچ یک از صفات معنی‌دار نشدند. این نتایج با نتایج صادقی (۱۲) و وندا و هوشمند (۱۶) متفاوت است که از دلایل آن می‌توان متفاوت بودن ژنوتیپ‌ها، تاثیر عوامل محیطی همچون شرایط کشت و شرایط اقلیمی متفاوت و اشتباهات نمونه‌گیری را نام برد. در تعداد سنبلچه شاخص a معنی‌دار شده است که نشان می‌دهد اثرات افزایشی در صفات وجود دارد و با نتایج صادقی (۱۲) متفاوت است.

قطر میانگرم دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله معنی‌دار شدند، لذا می‌توان استنباط نمود که این صفات توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شوند. نتایج به دست آمده در مورد عملکرد با نتایج طوسی مجرد و قنادها (۱۷) مطابقت داشت. برای صفت تعداد دانه در سنبله تلاقی معکوس که بیانگر وجود اثرات مادری یا سیتوپلاسمی است، معنی‌دار شد. نتایج به دست آمده از بررسی صفات طول میانگرم سوم و دوم، قطر میانگرم سوم و دوم نشان داد که اثرات افزایشی در کنترل این صفات نقش دارند که این یافته‌ها با نتایج طوسی مجرد و قنادها (۱۷) مطابقت دارد. اثرات ترکیب‌پذیری عمومی تمامی صفات در جدول ۳ ذکر شده است. این بررسی نشان می‌دهد که در صفت عملکرد دانه والد کلک افغانی باعث افزایش و والد AS48 باعث کاهش میزان عملکرد دانه شده است. در صفت تعداد سنبلچه در سنبله والد AS48 باعث افزایش در میزان صفت مزبور و والد‌های بولانی قهوه‌ای و بولانی سفید باعث کاهش معنی‌داری در تعداد سنبلچه در سنبله شدند. در تعداد دانه در سنبله والد AS48 میزان تعداد دانه در سنبله را افزایش و والد‌های بولانی قهوه‌ای و سفید باعث کاهش تعداد دانه در سنبله شدند. در مورد سطح برگ والد AS48 باعث افزایش در میزان سطح برگ و در مقابل والد‌های بولانی سفید و بولانی قهوه‌ای باعث کاهش سطح برگ شدند. با توجه به نتایج گزارش شده در جدول شماره ۲، قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی تنها برای صفت عملکرد دانه معنی‌دار شده است. تلاقی معکوس در تعداد دانه در سنبله در سطح ۵٪ معنی‌دار شده است. در مورد میزان عملکرد می‌توان گفت که تلاقی‌های بولانی قهوه‌ای $AS48 \times$ و بولانی سفید $AS48 \times$ به‌عنوان بهترین تلاقی‌ها برای افزایش عملکرد شناخته شدند (جدول ۴). نسبت $MS(GCA)$ نوع عمل ژن را

مشخص می‌کند، بیشتر بودن این نسبت نشان‌دهنده نقش بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل صفات است. نوع عمل ژن در صفات عملکرد و شاخص برداشت از نوع غیرافزایشی

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورفولوژیک و عملکرد گندم نان

Table 1. Analysis of Variance of Morphological and Yield Traits

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد سنبلچه	تعداد دانه در سنبله	سطح برگ	قطر میانگرم سوم	قطر میانگرم دوم	طول میانگرم سوم	طول میانگرم دوم	شاخص برداشت
تکرار	۲	۵۱۷/۴۳*	۱۲/۴۱	۱۳۷۵/۵۱**	۲/۳۰**	۲/۱۵	۱۸۵/۷۸*	۱۵۱/۹۵**	۱۳۱۵/۴**
تیمار	۲۴	۱۰۵۳/۲۳**	۲۱/۲۳**	۳۸۹/۵۰**	۱/۵۴**	۲/۸۳**	۴۳۷/۸۶**	۱۸۸/۳۱**	۲۶۲/۰۴**
خطا	۴۸	۱۵۰/۱۲	۴/۵۶	۹۹/۵۶	۰/۳۶	۰/۴۵	۴۸/۴۹	۲۲/۲۹	۱۱۴/۹
ضریب تغییرات میانگین		۳۳٪	۱۰٪	۳۳٪	۱۳٪	۱۵٪	۳۰٪	۳۳٪	۲۹٪
		۳۷/۱	۲۱/۲۶	۲۹/۸۹	۴/۵۵	۴/۴۸	۲۲/۹۸	۱۳/۹	۳۶/۶۹

* و **: به ترتیب معنی‌داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

جدول ۲- تجزیه واریانس دای آلل برای صفات مورد ارزیابی و به دست آوردن ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی
Table 2. Diallel analysis of variance for traits to obtaining a GCA and SCA

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد (گرم در واحد بوته)	تعداد سنبلچه	تعداد دانه در سنبله	سطح برگ (سانتی‌متر مربع)	قطر میانگرمه سوم (میلی‌متر)	قطر میانگرمه دوم (میلی‌متر)	طول میانگرمه سوم (سانتی‌متر)	طول میانگرمه دوم (سانتی‌متر)	شاخص برداشت
ترکیب‌پذیری عمومی	۴	۲۵۲/۲۸ ^{**}	۱۲/۶۵ ^{**}	۹۳۶/۱۰ ^{**}	۱۹۵/۳۳ ^{**}	۰/۹۳ ^{**}	۰/۸۱ ^{**}	۳۳۷/۷۱ ^{**}	۱۳۶/۴۷ ^{**}	۵۹/۵۹ [°]
ترکیب‌پذیری خصوصی	۱۰	۱۷۱/۰۸ ^{**}	۰/۷۹	۷۶/۲۷	۲۲/۵۴	۰/۰۸	۰/۰۵	۷/۱۴	۴/۸۵	۵۵/۲۶
تلافی	۱۰	۸۲/۳۵	۰/۷۵	۸۸/۹۸ [°]	۲۳/۰۱	۰/۰۴	۰/۰۲	۱/۹۳	۱/۳۴	۹/۹۲
معکوس خطا	۴۸	۶۱/۷۰	۰/۶۴	۴۳	۱۴/۱۹	۰/۰۴	۰/۰۵	۷/۱۰	۴/۴۳	۲۲/۶۸

° و **: به ترتیب معنی‌داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

نشان‌دهنده وجود تقارن بین ژن‌های مثبت و منفی است. در وزن خشک واریانس افزایشی و غالبیت معنی‌دار نشده است. در این صفت وراثت‌پذیری خصوصی در حدود ۳۹٪ است. متغیر F در این صفت معنی‌دار نشده است که نشان‌دهنده این است که ژن‌های افزایشی و کاهششی با هم برابرند. میانگین درجه غالبیت بالاتر از عدد یک و بیانگر اثر فوق غالبیت در صفت است. توزیع نسبی ژن‌های مثبت و منفی کمتر از ۰/۲۵ است و نشان می‌دهد که بین ژن‌های مثبت و منفی یک عدم تقارن وجود دارد. اثر غالبیت در تمامی صفات مورد بررسی معنی‌دار نشده است. اعداد منفی در جدول به دلیل غیرقابل قبول بودن به عدد صفر تبدیل شده اند. تجزیه گرافیکی نمودار هیمین در اشکال ۱ و ۲ آمده است. با توجه به شکل ۱ خط رگرسیون تعداد سنبلچه نشان می‌دهد که غالبیت ناقص در کنترل صفت نقش دارد، والد‌های بولانی قهوه‌ای و کلک دارای ژن‌های مغلوب هستند. برای این صفت والد‌های بولانی سفید، تجن و AS48 دارای ژن‌های غالب هستند. خط رگرسیون شاخص برداشت نشان‌دهنده این است که در این صفت فوق غالبیت وجود دارد. در این صفت والد تجن دارای ژن‌های مغلوب است. والد بولانی قهوه‌ای دارای ژن‌های غالب و مغلوب است. والد‌های بولانی سفید، کلک و AS48 دارای ژن‌های غالب هستند. در صفت قطر میانگرمه سوم خط رگرسیون نشان‌دهنده این است که در این صفت غالبیت ناقص وجود دارد. در این صفت والدین بولانی سفید دارای ژن مغلوب است. والد‌های بولانی قهوه‌ای، کلک، تجن و AS48 دارای ژن‌های غالب و مغلوب هستند. در قطر میانگرمه دوم خط رگرسیون نشان می‌دهد که در این صفت غالبیت ناقص وجود دارد. در این صفت والد‌های بولانی قهوه‌ای، بولانی سفید و تجن دارای ژن‌های مغلوب و والد کلک دارای ژن‌های غالب و مغلوب هست. برای عملکرد همان طور که در شکل ۲ ملاحظه می‌کنیم خط رگرسیون از خط مختصات عبور می‌کند و نشان دهنده این است که این صفت تحت تاثیر غالبیت کامل قرار دارد. در این صفت والد تجن و کلک در فاصله دورتری قرار گرفته و دارای ژن‌های مغلوب هستند. در این صفت والد AS48، بولانی سفید و بولانی قهوه‌ای دارای ژن‌های غالب هستند.

در مورد صفت تعداد دانه در سنبله شاخص‌های a و b نشان دهنده اثرات افزایشی و غالبیت هستند، معنی‌دار شدند. در این صفت شاخص b1 که نشان دهنده غالبیت یک طرفه است، معنی‌دار شد. معنی‌دار شدن این عامل نشان می‌دهد که در این صفت هتروزیس وجود دارد. عامل b3 که نشان‌دهنده انحراف از غالبیت است در این صفت هم معنی‌دار شده است. در سطح برگ شاخص a که نشان‌دهنده اثرات افزایشی است، معنی‌دار شده است. هیچ یک از عوامل دیگر در این صفت معنی‌دار نشدند. در صفت طول میانگرمه سوم و دوم شاخص a معنی‌دار شده است که نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی است. برآورد اجزای ژنتیکی به روش هیمین در جدول ۷ آورده شده است. در این جدول برای صفت عملکرد دانه واریانس افزایشی معنی‌دار و وراثت‌پذیری خصوصی در سطح بالایی قرار دارد که این پارامترها نشان دهنده بالا بودن میزان پاسخ به گزینش است. همچنین در این صفت پارامتر F معنی‌دار شده است که نشان‌دهنده این است که بیشتر ژن‌ها برای این صفت دارای اثر افزایشی هستند. میانگین درجه غالبیت برای صفت مزبور در حدود عدد یک که بیانگر غالبیت کامل است. توزیع نسبی ژن‌های مثبت و منفی کمتر از ۰/۲۵ است. نسبت ژن‌های غالب و مغلوب در جدول نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب و مغلوب به طور متقارن بین لاین‌های والدینی توزیع نشدند. برای تعداد سنبلچه در سنبله واریانس افزایشی معنی‌دار شد. همچنین برای صفت مزبور واریانس غیر افزایشی یا غالبیت هم معنی‌دار شد. همچنین برای صفت مزبور وراثت‌پذیری خصوصی در حدود ۵۹٪ بوده است. پارامتر F در این صفت معنی‌دار و نشان‌دهنده بیشتر بودن نقش اثرات افزایشی در کنترل این صفت است. میانگین درجه غالبیت کمتر از عدد یک است و نشان می‌دهد که برای این صفت غالبیت ناقص وجود دارد. توزیع نسبی ژن‌های مثبت و منفی کمتر از ۰/۲۵ و نشان‌دهنده عدم تقارن بین ژن‌های مثبت و منفی است. برای تعداد دانه در سنبله واریانس افزایشی و غیرافزایشی معنی‌دار شد. وراثت‌پذیری خصوصی در حدود ۳۶٪ است. پارامتر F در این صفت منفی شده است که نشان‌دهنده این است که بیشتر ژن‌ها دارای اثر کاهششی هستند. میانگین درجه غالبیت در حدود عدد یک است که نشان‌دهنده کنترل صفت توسط غالبیت کامل است. توزیع نسبی ژن‌های مثبت و منفی در حدود عدد ۰/۲۵ است و

جدول ۳- مقادیر ترکیب پذیری عمومی برای تمام صفات مورد بررسی

Table 3. GCA values for all traits

شاخص برداشت	طول میانگرم دوم (سانتی متر)	طول میانگرم سوم (سانتی متر)	قطر میانگرم دوم (میلی متر)	قطر میانگرم سوم (میلی متر)	سطح برگ (سانتی متر مربع)	تعداد دانه در سنبله	تعداد سنبلچه	عملکرد (گرم در واحد بوته)	تعداد پنجه	والدین
-۱/۴۰	۵/۰۴**	۶/۲۳**	-۶/۰۳**	-۶/۴۶**	-۴/۱۶**	-۴/۲۸**	-۶/۰۶**	-۱/۳۰	۲/۰۳*	بولانی قهوه‌ای
-۱/۴۹	۴/۷۷**	۴/۰۲**	-۲/۶۳*	-۴/۵۸**	-۲/۳۰*	-۴/۰۰**	-۲/۰۳*	-۱/۲۲	۰/۹۸	بولانی سفید
۲/۸۰**	-۳/۲۲**	-۱/۹۲	۳/۳۷**	۴/۲۶**	-۱/۷۷	۱/۷۶	۰/۶۶	۱/۶۷	-۰/۲۱	تجن
۰/۷۸	۲/۷۸	۴/۳۲**	۳/۳۲**	۳/۲۵**	۱/۹۸	-۱/۶۲	-۰/۲۱	۳/۰۸**	۱/۶۰	کلک
-۰/۶۸	-۹/۳۶**	-۱۲/۶۶**	۱/۹۷	۳/۵۳**	۶/۲۶**	۸/۲۴**	۷/۶۴**	-۲/۲۳*	-۴/۴۱**	AS48

* و **: به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

جدول ۴- مقادیر ترکیب پذیری خصوصی و تلاقی معکوس دورگ‌ها برای صفات عملکرد و تعداد دانه در سنبله

Table 4. SCA and REC values for Yeld and number of grains per spike

تعداد دانه در سنبله	تلاقی معکوس دورگ‌ها	عملکرد (گرم در واحد بوته)	دورگ‌ها و والدین
-۰/۹۵	بولانی سفید × بولانی قهوه‌ای	۱/۵۶	بولانی قهوه‌ای × بولانی سفید
-۰/۹۹	تجن × بولانی قهوه‌ای	-۱/۲۹	بولانی قهوه‌ای × تجن
۰/۱۰	کلک × بولانی قهوه‌ای	-۰/۵۶	بولانی قهوه‌ای × کلک
۱/۴۸	AS48 × بولانی قهوه‌ای	۲/۳۳*	بولانی قهوه‌ای × AS48
-۰/۶۷	تجن × بولانی سفید	-۰/۳۵	بولانی سفید × تجن
-۰/۰۱	کلک × بولانی سفید	-۲/۵۹*	بولانی سفید × کلک
۰/۹۷	AS48 × بولانی سفید	۲/۰۵*	بولانی سفید × AS48
-۲/۳۷*	کلک × تجن	۱/۰۶	تجن × کلک
-۱/۲۱	AS48 × تجن	-۲/۶۶*	تجن × AS48
۲/۸۶**	AS48 × کلک	۰/۶۱	کلک × AS48

* و **: به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

جدول ۵- نسبت میانگین مربعات GCA به SCA و همچنین نوع عمل ژن، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت و وراثت پذیری خصوصی
Table 5. The mean square ratio of GCA to SCA as well as gene action, additive variance, dominance variance and heritability

صفات	$\frac{MS(GCA)}{MS(SCA)}$	نوع عمل ژن	واریانس افزایشی	واریانس غالبیت	وراثت پذیری خصوص
عملکرد	۱/۴۷	غیر افزایشی	۲۳/۰۴	۴۸/۸۲	۰/۱۷
تعداد سنبلچه	۱۶/۰۱**	افزایشی	۳/۱۶	۰/۰۶۶	۰/۸۱
تعداد دانه در سنبله	۱۲/۲۷**	افزایشی	۲۲۹/۷۴	۱۴/۸۵	۰/۷۹
سطح برگ	۸/۶۶**	افزایشی	۴۶/۱۸	۳/۷۲	۰/۷۲
شاخص برداشت	۱/۰۷	غیر افزایشی	۱/۵۷	۱۴/۵۴	۰/۰۴
طول میانگرم سوم	۴۷/۲۹**	افزایشی	۸۸/۱۶	۰/۰۱۵	۰/۹۲
طول میانگرم دوم	۲۸/۱۳**	افزایشی	۳۵/۱۰	۰/۱۸۷۵	۰/۸۸
قطر میانگرم سوم	۱۱/۶۲**	افزایشی	-۰/۲۲	-۰/۰۱۵	۰/۸۰
قطر میانگرم دوم	۱۶/۱**	افزایشی	-۰/۲۰	۰/۰۰۱۴	۰/۷۹

* و **: به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

جدول ۶- تجزیه واریانس صفات مورد نظر بر اساس تلاقی دای آلل هیمن

Table 6. Analysis of variance based on the Heyman

منابع تغییرات	درجه آزادی	عملکرد (گرم در واحد بوته)	تعداد سنبلچه	تعداد دانه در سنبله	سطح برگ (سانتی متر مربع)	قطر میانگره سوم (میلی متر)	قطر میانگره دوم (میلی متر)	طول میانگره سوم (سانتی متر)	طول میانگره دوم (سانتی متر)	شاخص برداشت
a	۴	۲۵۲/۲۸	۱۲/۶۱ ^{**}	۹۳۶/۱۰ ^{**}	۱۹۵/۵۶ ^{**}	۰/۹۳۸۱ ^{**}	۰/۸۱۳۲ ^{**}	۳۳۷/۷۱ ^{**}	۱۳۶/۴۷ ^{**}	۵۹/۵۹
b	۱۰	۱۷۱/۰۸ [°]	۰/۷۹۴۶	۷۶/۳۷ [°]	۲۲/۵۶	۰/۰۸۱۹	۰/۰۵۶۷	۷/۱۴	۴/۸۵	۵۵/۲۶ [°]
b1	۱	۰/۴۸	۰/۶۳۱۱	۱۹۲/۳۳ [°]	۳۲/۴۷	۰/۰۰۸۹	۰/۰۰۳۸	۴۱/۴۸	۳۷/۱۶	۳۵/۲۱
b2	۴	۱۹۸/۵۹ [°]	۰/۵۱۵۱	۱۰/۱۶	۳۲/۲۱	۰/۰۳۸۶	۰/۰۱۰۳	۵/۹۴	۲/۷۶	۵۶/۴۶ [°]
b3	۵	۱۸۳/۲۰ [°]	۱/۰۵۰۸ [°]	۱۰۵/۹۴ [°]	۱۲/۸۶	۰/۰۹۲۱ [°]	۰/۱۰۳۵ [°]	۱/۲۲	۲/۰۷	۵۸/۳۰ [°]
c	۴	۶۵/۵۲	۰/۳۸۶۶	۱۰۴/۲۰	۱۷/۴۳	۰/۰۰۷۹	۰/۰۳۰۸	۱/۷۶	۲/۳۳	۵/۲۶
d	۶	۹۳/۵۷	۱/۰۰۲۶	۷۸/۸۴	۲۶/۶۴	۰/۰۶۷۸	۰/۰۲۳۳	۲/۰۴	۰/۶۹۰۲	۱۳/۰۳

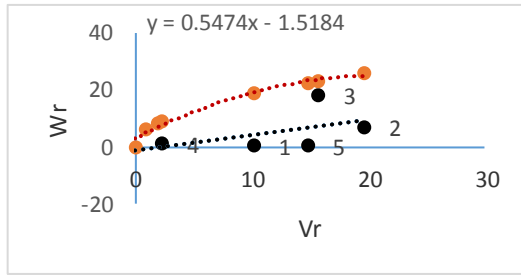
* و **: به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪. مقادیر a اثرات افزایشی را مشخص کرده اند. پارامتر b نشان دهنده اثر غالبیت است. اثرات مادری را پارامتر c آزمون می کند. قسمت d تفاوت های تلاقی های معکوس غیر از c را مورد آزمون قرار می دهد. پارامتر b دارای قسمت های مختلف b₁ و b₂ و b₃ می باشد. b₁ نشان دهنده غالبیت یک طرفه (جهت دار) است به عبارتی دیگر نشان دهنده هتروزیس است. پارامتر b₂ نشان دهنده توزیع نامتقارن ژن ها است. پارامتر b₃ انحراف از غالبیت را توجیه می کند (۱۲).

جدول ۷- برآورد اجزای ژنتیکی در روش هیمن

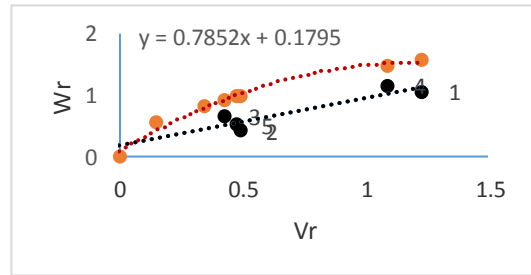
Table 7. Estimated the Genetic Component in Hayman method

دورگ ها و والدین	عملکرد	تعداد سنبلچه	تعداد دانه در سنبله	سطح برگ	شاخص برداشت	طول میانگره سوم	طول میانگره دوم	قطر میانگره سوم	قطر میانگره دوم
(واریانس افزایشی) D	۱۱۶/۰۲ [°]	۱/۷۷ [°]	۱۰۲/۳۷ [°]	۲۸/۰۲ [°]	۲۶/۵۹ [°]	۴۵/۰۵ [°]	۱۶/۸۲ [°]	۰/۱۳ [°]	۰/۱۱ [°]
(واریانس غالبیت) H1	۵۵/۰۶۰	۴/۱۲ [°]	۴۰۹/۴۳ [°]	۱۰۴/۸۴	۱۲۳/۲۵ [°]	۵۹/۳۷ [°]	۲۱/۶۴ [°]	۰/۳۰	۰/۰۸ [°]
(واریانس غالبیت) H2	۲۵۷/۸۰	۳/۵۲ [°]	۵۹۹/۶۴ [°]	۱۳۲/۹۶ [°]	۶۵/۷۸
F (اثر متقابل اثر افزایشی و غیرافزایشی)	۳۰۵/۴۵ [°]	۱/۳۳ [°]	۳۳/۲۷	۱۲/۶۹	۷۵/۸۹ [°]	۴۸/۰۷ [°]	۱۸/۹۸ [°]	۰/۱۵ [°]	۰/۱۶ [°]
(میانگین درجه غالبیت)	۱/۰۸	۰/۷۶	۰/۹۹	۰/۹۶	۱/۰۷	۰/۵۷	۰/۵۶	۰/۷۵	۰/۴۱
H2/H2 (تعداد گروه های ژنی)	۰/۳۳	۰/۳۳	۱۵/۲۷	۰/۹۱
H2/4H1 (توزیع نسبی ژن های افزایشی و کاهشنده در والدین)	۰/۱۱	۰/۲۱	۰/۲۵	۰/۲۵	۰/۱۳
نسبت ژن های غالب و مغلوب در والدین	.	۲/۹۵	۰/۷۲	۱/۶۱	.	۲۷/۴۰	۳۷۳/۰۴	۸/۲۹	.
وراقت پذیر خصوصی) h2n	۰/۶۳	۰/۵۹	۰/۳۶	۰/۴۳	۰/۵۳	۱/۰۰	۰/۹۲	۰/۶۹	۰/۸۹

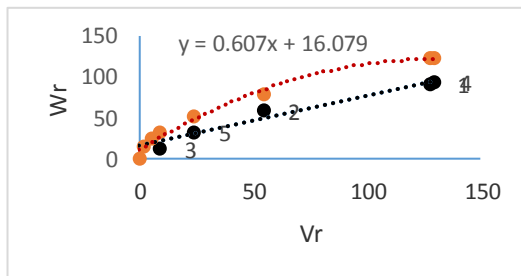
* و **: به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪



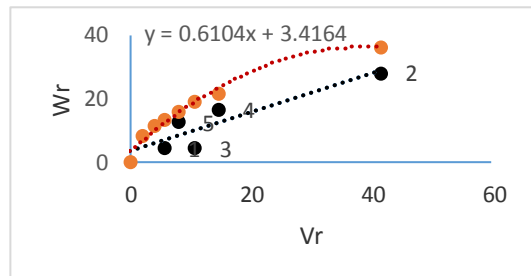
شاخص برداشت



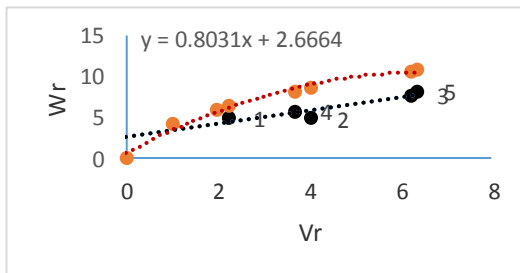
تعداد سنبلچه



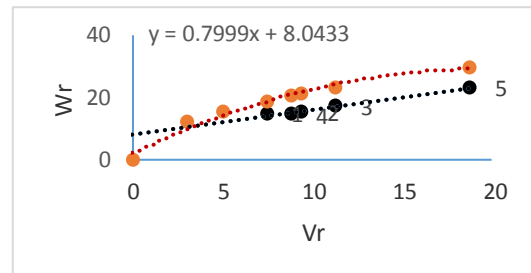
تعداد دانه



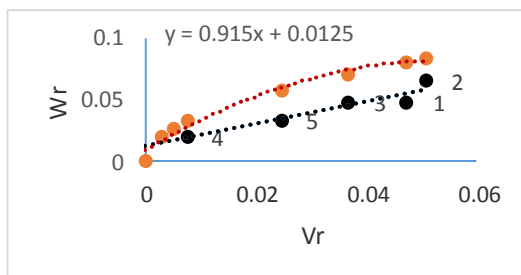
سطح برگ



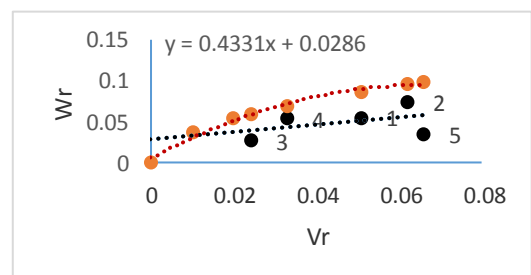
طول میانگره دوم



طول میانگره سوم



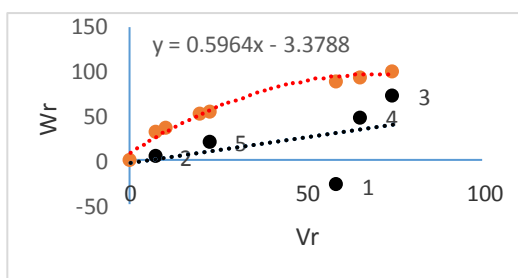
قطر میانگره دوم



قطر میانگره سوم

شکل ۱- نمودار گرافیکی هیمن در صفات تعداد سنبلچه، شاخص برداشت، سطح برگ، تعداد دانه، طول میانگره سوم و دوم و قطر میانگره سوم و دوم. (والدین: ۱-بولانی قهوه‌ای ۲-بولانی سفید ۳-تجن ۴-کلک ۵-AS48)

Figure 1. Hayman's graphical charts for number of spikelet, harvest index, leaf area, number of grains, second and third internodes length and second and third internodes diameter. (1- Brown Bolani, 2- White Bolani 3- tajan 4-Kealk 5- AS48)



عملکرد

شکل ۲- نمودار گرافیکی هیمن در صفت عملکرد. (والدین: ۱- بولانی قهوه‌ای ۲- بولانی سفید ۳- تاجن ۴- کلک ۵- AS48)
 Figure 2. Hayman's graphical charts for grain yield. (1- Brown Bolani, 2- White Bolani 3- tajan 4-Kealk 5- AS48)

صورت توام در کنترل بیشتر صفات دخیل بودند و بیشتر صفات توسط غالبیت ناقص کنترل شدند.

تشکر و قدردانی

از پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای و دانشگاه تهران بابت تامین هزینه‌های این پروژه تحقیقاتی کمال تشکر و قدردانی را داریم و به عمل می‌آوریم

تجزیه دای آلل به روش گریفینگ برای تمامی صفات انجام شد که در این بررسی ترکیب‌پذیری عمومی بیشتر صفات معنی‌دار شده است و بیانگر این نکته است که اثرات افزایشی نقش بیشتری در کنترل صفات بررسی شده دارند. تجزیه دای آلل به روش هیمن با توجه به این که اثرات اپیستازی در هیچ یک از صفات معنی‌دار نشده است، انجام گرفت و بر اساس این آنالیز اثرات افزایشی و غالبیت به

منابع

1. Ahmadi, J., A.A. Zali, B. Yazdi-samadi, A. Talaie, M.R. Ghannadha and A. Saeidi. 2003. A Study of Combining Ability and Gene Effect in Bread Wheat under Drought Stress Condition by Diallel Method. Iranian Journal Agriculture Science, 34:1-8 (In Persian).
2. Bordes, J., G. Branlard, F.X. Oury, G. Charmet and F. Balfpurier. 2008. Agronomic characteristics, grain quality and flour rheology of 372 bread wheats in a worldwide core collection. Journal of Cereal Science, 48: 569-579.
3. Derikvand, R., E. Farshadfar and F. Nazarian. 2004. Genetic study of some morphophysiological traits in bread wheat lines under dryland conditions using diallel crossing. Seed and Plant Improvement Journal, 20: 429-444 (In Persian).
4. Golabadi, M. and A. Arzani. 2003. Study of Genetic Variation and Factor Analysis of Agronomic Traits in Durum Wheat. Journal of Water and Soil Science, 7: 115-127 (In Persian).
5. Golparyar, A.R., M.R. Ghanadha, A.A. Zali, A. Ahmadi, E.M. Harvan and A. Ghasemi pirbalooti. 2006. Factor analysis of morphological and morpho-physiological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought and non-drought stress conditions. Journal of Pajouhesh and Sazandegi, 72: 52-59 (In Persian).
6. Ghulam Mahboob, S. and M.A. Cjowdhry. 2000. Inheritance of Yield and some other Morpho-Physiological Plant Attributes in Bread Wheat irrigated and drought Stress Condition. Pakistan Journal of Biological Sciences, 3: 983-987.
7. Moghaddam, M. and H. Amiri Oghan. 2015. Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. 3th edn. Kalyani Publishers, 415 pp.
8. Mostafavi, Kh., R. Choukan, M. Taeb, M.R. Bihamta and E. Majidi Heravan. 2009. Study of the gene action in controlling agronomic traits in maize (*Zea Mays* L.) -using diallel crossing design. Iranian Journal of Crop Sciences, 10: 331-348 (In Persian).
9. Nabovati, S., M. Aghaee Sarbarzeh, R. Choukan, F. Ghanavati and G. Najafian. 2010. Genetic Variation in Agronomic Characteristics and Grain Quality Traits of Durum Wheat genotypes. Seed and plant Improvement Journal, 26: 331-350 (In Persian).
10. Ojaghi, J. and A. Akhundi. 2010. Genetic Effects for grain yield and its Related Traits in Doubled Haploid Lines of Wheat. International Journal of Agriculture and Biology, 1291: 86-90.
11. Pask, A., A.K. Joshi, Y. Manes, I. Sharma, R. Chatrath, G.P. Singh, V.S. Sohu, G.S. Mavi, V.S.P. Sakuru, I.K. Kalappanavar, V.K. Mishra, B. Arun, M.Y. Mujahid, M. Hussain, N.R. Gautam, N.C.D. Brama, A. Hakim, W. Hoppit, R. Trethowan and M.P. Reynolds. 2014. A wheat phenotyping network to incorporate physiological traits for climate change in South Asia. Field Crops Research, 168: 156-167.
12. Sadeghi, F. 2014. Estimation of Genetic Structure of Yield and Yield Components in Bread Wheat (*Triticum Aestivum* L.) using Diallele Method. Journal of Crop Breeding, 6: 101-113 (In Persian).
13. Saeednia, F., M.T. Assad, H. Razi, M. Masumi and E. Ebrahimie. 2012. Study on the inheritance of wheat streak mosaic virus resistance using diallel cross method. Journal of Plant Production, 19: 73-90 (In Persian).
14. Sangwan, V.P. and B.D. Chaudhary. 1999. Diallel Analysis in Wheat (*T.aestivum*). Annals of Biology Ludhiana, 15: 181-183.
15. Tousei Mojarrad, M. and M.R. Ghannadha. 2008. Diallel Analysis for Estimation of Genetic Parameters in Relation to Traits of Wheat Height in Normal and Drought Conditions. Journal of Crop Production and Processing, 12: 143-155 (In Persian).
16. Vanda, M. and S. Houshmand. 2011. Estimation of genetic structure of grain yield and related traits in durum wheat using diallel crossing. Iranian Journal of Crop Sciences. 13: 206-218 (In Persian).
17. Vishwakarma, M.k., V.K. Mishra, P.K. Gupta, P.S. Yadav, H. Kumar and A.K. Joshi. 2014. Introgression of the high grain protein gene Gpc-B1 in an elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding. Current Plant Biology, 1: 60-67.

Estimation of General and Specific Combining Abilities of Morphological Traits and Grain Yield in Bread Wheat

Bahman Khahani¹, Mohammad Reza Bihamta² and Behnam Naserian³

1- Graduate M.Sc. Student, Department of Agronomy and Plant Breeding, University of Tehran and Ph.D. Student, Department of Crop Production and Plant Breeding, University of Shiraz

2- Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, University of Tehran
(corresponding author: mrghanad@ut.ac.ir)

3- Nuclear Agricultural Research Institute, Department of Plant Breeding, Karaj
Receive: March 3, 2016 Accepted: November 23, 2016

Abstract

Five wheat varieties were used to estimate gene action for morphological traits and yield and estimate the heritability of traits. The varieties including White Bolani, Brown Bolani, Tajan, Kealk and AS48 mutant have been crossed based on full diallel. The F₂ genotypes were planted in a randomized complete block design with three replications in the Nuclear Agricultural Research Institute. Analysis of variance for all the traits revealed that the general combining ability was significant so these traits were controlled by additive genetic effects. The heritability of traits were high and therefore selection based on these will be successful. Additive-dominance model was sufficient for this research and non-allelic effect weren't observed, therefore Hayman analysis was performed. Hayman's analysis of variance showed that the additive effects and non-additive effects control the traits. For number of spikelet per spike, second and third internodes diameter, second and third internodes length and leaf area traits, the average degree of dominance indicate that partial dominance controls these traits. Heyman's graphical analysis showed that partial dominance was involved in controlling these traits.

Keywords: Additive effect, Diallel analysis, Griffing, Hayman, Wheat