



تجزیه ژنتیکی برخی صفات فیزیولوژیکی و زراعی در گندم از طریق تجزیه خانواده‌های F_3 در شرایط نرمال و تنش کمبود آب انتهایی فصل

علی اکبر اسدی^۱، مصطفی ولی‌زاده^۲، سید ابوالقاسم محمدی^۲ و منوچهر خدارحمی^۳

۱- استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان، ایران، (نویسنده مسؤل: asadipm@gmail.com)

۲- استاد گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاه، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران

۳- استادیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۷/۱۱ تاریخ پذیرش: ۹۸/۲/۲۱

صفحه: ۵۵ تا ۶۴

چکیده

شناسایی و انتخاب روش اصلاحی مناسب و استفاده از معیارهای گزینش صحیح و کاربردی جهت معرفی ارقام مقاوم به تنش کمبود آب بسیار اهمیت دارد. جهت بررسی نحوه توارث صفات فیزیولوژیکی و زراعی در گندم ۵۰ لاین F_3 به‌همراه والدین و نسل F_1 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در شرایط نرمال و تنش کمبود آب انتهایی فصل در دو سال متوالی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج آزمایش مشخص کرد که در بین و درون خانواده‌های F_3 در تمامی صفات در دو محیط اختلاف معنی‌داری وجود دارد. بنابراین تنوع ژنتیکی زیادی برای این صفات وجود دارد. اثر ژن‌ها در دو محیط متفاوت رطوبتی تغییر قابل توجهی نداشت و جزء ژنتیکی تنوع در همه صفات در دو محیط بسیار بزرگ‌تر از بخش تنوع محیطی بود. در صفات وزن صدانه، ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و قطر دانه در هر دو شرایط محیطی وراثت‌پذیری خصوصی میزان متوسطی را نشان می‌دهد که بیانگر نقش بیشتر واریانس افزایشی در کنترل این صفات است بنابراین می‌توان در بهبود این صفات گزینش را در نسل‌های اولیه اعمال نمود. عملکرد دانه تک‌بوته در هر دو شرایط محیطی وراثت‌پذیری عمومی بالا ولی وراثت‌پذیری خصوصی پایینی نشان داد که نشان می‌دهد وراثت این صفت ژنتیکی بوده ولی تحت کنترل اثرات افزایشی قرار نداشته و اثرات غالبیت در کنترل آن نقش دارند و گزینش در نسل‌های انتهایی می‌تواند در بهبود آن موثر باشد.

واژه‌های کلیدی: امید ریاضی، بین و درون خانواده‌های F_3 ، تجزیه واریانس نسل‌ها، تنش، وراثت‌پذیری

مقدمه

پس از شناسایی صفات مهم و انتخاب آن‌ها به‌عنوان عوامل مهم و تأثیرگذار بر مقاومت به خشکی، اطلاع از تنوع آن‌ها در جمعیت، نحوه عمل ژن‌ها و تعیین وراثت‌پذیری این صفات مهم‌ترین کاری است که توسط به‌نژادگر باید صورت پذیرد (۳۴). گزینش غیرمستقیم در نسل‌های اولیه اصلاحی از طریق صفاتی که همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه داشته و وراثت‌پذیری به‌مراتب بیشتر از عملکرد دانه داشته باشند، یکی از راهکارهای مهم اصلاحی است. بررسی نحوه توارث صفات در شرایط محیطی متفاوت بیانگر این است که با تغییر شرایط محیطی، نحوه عمل ژن‌ها، برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات تغییر می‌کند (۸)، که به‌دلیل وجود اثر متقابل بین ژنوتیپ و محیط در شرایط تنش است. به‌نظر می‌رسد بررسی نحوه توارث صفات و اتخاذ راهکار اصلاحی مناسب برای هر شرایط محیطی ضروری باشد (۳۱).

هالوئر و میراندا (۱۳) مرور جامعی را از روش‌های ارزیابی اجزای واریانس ژنتیکی ارائه داده‌اند. در این روش‌ها بر اساس شباهت بین والدین و نتاج و سایر خویشانوندان امکان شناسایی اجزاء واریانس ژنتیکی به‌وجود می‌آید. ازجمله این روش‌ها می‌توان به‌روش تجزیه دی‌آل، رگرسیون والد-نتاج، طرح‌های تلاقی سه‌جانبه I، II، III، تلاقی لاین×تستر و تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها اشاره نمود. در اغلب روش‌های یادشده بجز

تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها ارزیابی تغییرات ژنتیکی بر مبنای بررسی یک نسل صورت می‌گیرد.

موسوی و همکاران (۲۴) نشان دادند که در شرایط نرمال اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات تعداد سنبلچه در سنبله گندم نان، عملکرد بیولوژیک، تعداد دانه در سنبله، عملکرد، وزن هزاردانه، تاریخ ۵۰٪ خوشه‌دهی، مساحت برگ پرچم، تعداد روزنه در واحد سطح و شاخص برداشت دخالت دارد درحالی‌که در صفات طول پدانکل، طول سنبله و وزن خشک ریشه اثر افزایشی ژن‌ها نقش مهمی دارند. در شرایط تنش خشکی، در صفات تعداد سنبلچه در سنبله، طول سنبله، عملکرد بیولوژیک، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه، وزن هزاردانه، تعداد روزنه در واحد سطح و شاخص برداشت اثر غیرافزایشی دخالت عمده‌ای داشت، درحالی‌که برای صفت طول پدانکل اثر افزایشی نقش عمده‌ای ایفا نمود. گل‌آبادی و همکاران (۱۲) نشان دادند که اگرچه هر دو نوع اثر افزایشی و غالبیت در کنترل صفات مختلف در هر دو شرایط محیطی نرمال و تنش خشکی دخالت داشتند اما توجه به اثرات مختلف و اجزای تنوع نشان می‌دهد که جزء غالبیت مؤثرتر از جزء افزایشی است و صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم و طول پدانکل دارای واریانس غالبیت بیشتری نسبت به واریانس افزایشی بودند لذا استفاده از این صفات در برنامه‌های گزینشی در گندم مفید نخواهد بود همچنین مشخص شد که کنترل ژنتیکی صفات در هر دو شرایط محیطی مشابه

برآورد واریانس ژنتیکی و بالا بودن اثر متقابل ژنوتیپ در محیط را علت این امر دانسته‌اند. بارنلارد و همکاران (۲) در بررسی ژنتیکی صفات کیفی گندم نان وارث‌پذیری صفات کیفی گندم را پیچیده و به‌صورت پلی‌ژنیک گزارش کردند. آن‌ها همچنین وارث‌پذیری خصوصی بالایی برای صفات وزن هزاردانه، رنگ دانه و وزن هکتولتر مشاهده کردند. هدف از این تحقیق تعیین پارامترهای ژنتیکی اصلاحی (میزان اثرات غالبیت و افزایشی)، همچنین میزان وارث‌پذیری عمومی و خصوصی در دو شرایط محیطی نرمال و تنش کمبود آب انتهایی فصل می باشد.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق از دو ژنوتیپ گندم والدی Gasspard، رقم پاییزه پرمحصول ولی حساس به خشکی و لاین بهار DN_{11} ، با عملکرد بالاتر نسبت به Gasspard ولی متحمل به خشکی جهت انجام تلاقی استفاده شد و نسل‌های F_1 ، F_2 ، F_3 ، BC_1 و BC_2 در گلخانه پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج و مزرعه تحقیقاتی موسسه اصلاح و نهال بذر کرج تولید شدند. ارزیابی در مزرعه پژوهشی پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج (۳۶ درجه و ۴۹ دقیقه شمال و ۵۰ درجه و ۴۴ دقیقه شرق با ارتفاع ۱۲۷۵ متر از سطح دریا) در دو سال زراعی ۹۳-۹۲ و ۹۴-۹۳ انجام گرفت. سه نسل بدون تفرق (والدین و F_1) و خانواده‌های F_3 مورد استفاده در دو آزمایش مجزا در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی در سه تکرار در پاییز کشت شدند. نسل‌های کشت‌شده در بهار تحت دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل مقایسه شدند. آخرین آبیاری در شرایط کمبود آب درست قبل از مرحله شروع گرده‌افشانی انجام شد؛ اما برای شرایط با آبیاری نرمال دو نوبت آبیاری بیشتر در مراحل دانه‌بندی و پرشدن دانه انجام گرفت. در این آزمایش هرکدام از والدین در چهار خط، F_1 ها در سه خط و نسل F_3 به‌صورت ۱۵۰ خط در کنار هم کشت شدند (۱۵۰ خانواده F_3). در هر خط به طول ۱۵۰ سانتیمتر بذور با فاصله ۱۰ سانتیمتر روی خط کشت شدند. برای صفات فیزیولوژیک، مورفولوژیک و زراعی از ۵۰ خط استفاده شد. برای اندازه‌گیری صفات مختلف در هر تکرار، از هرکدام از نسل‌های بدون تفرق هرکدام ۱۰ بوته و از هرکدام از خانواده‌های F_3 ، ۴ تا ۵ بوته (در مجموع ۲۰۰ الی ۲۵۰ بوته) به تصادف انتخاب شد. میانگین بارندگی در سال زراعی ۹۳-۹۲ و ۹۴-۹۳ به‌ترتیب ۱۷۴/۸ و ۱۶۲/۷ میلی‌متر بود. جهت دقت در کار همه بوته‌های انتخابی پس از رسیدگی کامل برداشت‌شده و بعد از انتقال به بیرون از مزرعه صفات مختلف زراعی اندازه‌گیری شدند. صفات مورد اندازه‌گیری عبارت بودند از: مساحت برگ پرچم، محتوای نسبی آب، شاخص کلروفیل، تعداد کل پنجه، ارتفاع بوته (از سطح زمین تا انتهای سنبله)، تعداد سنبلچه در سنبله اصلی، طول سنبله، تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله اصلی، عملکرد دانه تک بوته، وزن صدانه، عملکرد بیولوژیک، قطر دانه، وزن حجمی و شاخص برداشت.

بوده و محیط اثرات ژنی را در صفات مورد مطالعه تغییر نداده است. داند و ستی (۸) در تجزیه ژنتیکی صفات مختلف گندم نان در دو شرایط محیطی نرمال و تنش خشکی مشخص کردند که هر دو نوع اثر ژنی افزایشی و غالبیت نقش مهمی را در کنترل وراثت صفات در هر دو شرایط محیطی دارند اما برای صفات مختلف میزان اهمیت این اثرات در محیط‌های مختلف متفاوت است به‌طوری‌که این صفات در محیط نرمال به‌طور عمده توسط اثرات افزایشی و غالبیت نسبی ژن‌ها کنترل می‌شوند ولی در محیط تنش به‌دلیل اثرات محیطی و اثر متقابل ژنوتیپ در محیط سهم اثرات غیرافزایشی ژن‌ها بیشتر بوده و عمل ژن بیشتر از نوع فوق‌غالبیت است.

صادقی (۳۰) در مطالعه بر روی صفات عملکردی گندم نشان داد که مدل افزایشی - غالبیت برای بیشتر صفات به غیر از وزن دانه و وزن ۱۰ سنبله گندم و عملکرد دانه کفایت نمود. نتایج بدست آمده از تجزیه هیمن نشان داد که اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل صفات نقش دارند. بیشترین و کمترین میزان وارث‌پذیری خصوصی به صفات وزن هزاردانه و وزن هکتولتر به‌ترتیب ۵۷ درصد و ۱۳ درصد تعلق گرفت. با توجه وجود اثر افزایشی در مواد تحت بررسی و اثر تجمعی در انتقال ژنها به نسل بعد، می‌توان از طریق گزینش در نسل‌های اولیه در افزایش صفات عملکردی و اجزای عملکرد دانه در برنامه اصلاح گندم نان استفاده نمود.

بهوتا و میسرا (۳) در گندم دامنه وارث‌پذیری عمومی را برای صفات مورفولوژیک و زراعی مورد مطالعه از ۵۰ تا ۹۱ درصد گزارش کردند. شارما و همکاران (۳۲) در بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد دانه در تلاقی‌های مختلف گندم نان وارث‌پذیری خصوصی بالا و سهم بیشتر اثر افزایشی را برای صفات زراعی در شرایط تنش گزارش نمودند. کاماک (۴) با بررسی وارث‌پذیری اجزاء عملکردی، به‌خصوص وزن دانه، مقدار نسبتاً متوسطی را برای وارث‌پذیری خصوصی آن گزارش کرده است. در مقابل مو و کرونستاد (۲۶) وارث‌پذیری خصوصی بالایی را برای این صفت برآورد نمودند. یائو و همکاران (۳۸) برای طول سنبله اصلی، تعداد سنبله بارور، تعداد سنبله ناپارور، تعداد دانه در سنبله اصلی و وزن هزاردانه وارث‌پذیری نسبتاً بالا و برای وزن دانه در سنبله وارث‌پذیری پایین را گزارش کردند. کولاکو (۶) در مطالعه عملکردی، اجزای آن و برخی از صفات مورفوفیزیولوژیکی ارقام گندم نان در شرایط تنش و بدون تنش خشکی وجود فوق‌غالبیت و سهم بیشتر اثر غیرافزایشی را در توارث عملکرد بیولوژیکی و شاخص برداشت مورد تأکید قرار دادند. خیرالله و همکاران (۱۵) نشان دادند که در شرایط نرمال، وارث‌پذیری عملکرد دانه قابل‌توجه است و اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل آن سهم می‌باشد ولی در مقابل اهدایی و وینز (۱۰) با تعیین وارث‌پذیری خصوصی عملکرد دانه گندم در دو شرایط تنش خشکی و آبیاری کامل، گزارش کردند که این صفت از وارث‌پذیری پایینی برخوردار می‌باشد. این محققان، پایین‌بودن

پس از جمع‌آوری داده‌های مربوط به صفات مختلف و تست نرمال بودن داده‌ها، اجزاء واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) و واریانس اثرات محیطی بر اساس روش کرسی و پونی (۱۶) با استفاده از تجزیه واریانس و امید ریاضی خانواده‌های F₃ انجام شد. جدول ۱ تجزیه واریانس، امید ریاضی و روش‌های محاسبه این اجزا را نشان می‌دهد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس والدین، نسل F₁ و خانواده‌های F₃ صفات مورد بررسی تحت دو شرایط نرمال و تنش کمبود آب انتهایی فصل در جدول‌های ۲ و ۳ نشان داده شده است. وجود تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها برای تمامی صفات در هر دو محیط نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی در بین نسل‌های موجود می‌باشد. بنابراین، گزینش را می‌توان بر مبنای این صفات انجام داد؛ همچنین، اختلاف معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها را می‌توان به اختلاف بین نسل‌های والد DN₁₁، والد Gaspard، نسل F₁ و نسل F₃ و همچنین بین خانواده‌های F₃ نسبت داد.

۲۰ روز پس از گرده‌افشانی سطح برگ پرچم به‌روش پیشنه‌ادی مولر (۲۵) از طریق رابطه زیر محاسبه شد:

$$\text{مساحت برگ پرچم} = \text{طول برگ پرچم} \times \text{عرض برگ پرچم} \times 0.74$$

صفت شاخص کلروفیل برگ (میزان محتوای کلروفیل) که برآورد غیرتخریبی از مقدار نسبی کلروفیل کل برگ می‌باشد، در برگ پرچم پنجه اصلی به کمک دستگاه کلروفیل‌سنج همراه اندازه‌گیری شد. محتوای نسبی آب برگ پرچم ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی به‌روش ترنر (۳۵) اندازه‌گیری شد. برای این منظور برگ‌ها قطع شده و وزن شدند تا وزن تر (FW) برگ پرچم تعیین شود، سپس برگ‌ها در آب مقطر و در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار داده شدند و وزن برگ پس از تورژسانس (TW) نیز اندازه گرفته شد. در ادامه، برگ‌ها در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت خشک شده و وزن خشک (DW) آن‌ها توزین شد. RWC با رابطه زیر محاسبه شد:

$$RWC = \left(\frac{FW - DW}{TW - DW} \right) \times 100$$

جدول ۱- تجزیه واریانس و امید ریاضی والدین، F₁ و خانواده‌های F₃های آزمون شده در چند سال و فرمول‌های محاسبه واریانس افزایشی و غالبیت

Table 1. Analysis of variance and expected values of F₁ and F₃ families tested in few years and formulas for additive and dominant variance calculation

منابع تغییر	میانگین مربعات	میانگین مربعات مورد انتظار
سال	M ₆	
بلوک در سال	M ₅	
نسل	M ₄	
بین نسل‌ها	M ₄₁	$\delta_e^2 + r\delta_{geP}^2 + rs\delta_p^2$
بین خانواده‌های F ₃	M ₄₂	$\delta_e^2 + r\delta_{geF3}^2 + rs\delta_{BF3}^2$
نسل × سال	M ₃	
P ₁ , P ₂ , F ₁ × سال	M ₃₁	$\delta_e^2 + r\delta_{geP}^2$
خانواده‌های F ₃ × سال	M ₃₂	$\delta_e^2 + r\delta_{geF3}^2$
خطای آزمایشی	M ₂	δ_e^2
خطای نمونه برداری	M ₁	
درون خانواده‌های F ₃	M ₁₁	$\delta_{we}^2 + \delta_{wF3}^2$
درون P ₁ , P ₂ , F ₁	M ₁₂	δ_{we}^2
واریانس درون خانواده‌های F ₃		$\delta_{WF3}^2 = M_{11} - M_{12} = \frac{1}{4}A + \frac{1}{8}D$
واریانس بین خانواده‌های F ₃		$\delta_{BF3}^2 = \frac{M_{42} - M_{32}}{rs} = \frac{1}{2}A + \frac{1}{16}D$
واریانس افزایشی		$A = \frac{4}{3} \left(\left(\frac{2(M_{42} - M_{32})}{rs} \right) - (M_{11} - M_{12}) \right)$
واریانس غالبیت		$D = \frac{16}{3} \left(2(M_{11} - M_{12}) - \left(\frac{M_{42} - M_{32}}{rs} \right) \right)$
		$V_A = \frac{1}{2}A$
		$V_D = \frac{1}{4}D$

نتایج مربوط به برآورد اجزای واریانس و وراثت‌پذیری خصوصی و عمومی صفات مورد بررسی در دو محیط نیز در جدول‌های ۴ و ۵ نشان داده شده است. در برخی از صفات در برآورد واریانس افزایشی، مقدار عددی منفی دیده شد. میلر و پیکت (۲۵) و روی (۲۹) دلیل این موضوع را اشتباه نمونه‌برداری، عدم وجود تنوع ژنتیکی کافی، استفاده از مدل آماری نادرست و یا کم بودن تعداد داده‌ها بیان نموده‌اند. در آزمایش حاضر به نظر می‌رسد که کم بودن تعداد داده‌ها (۵۰ خانواده F₃) و عدم وجود تنوع ژنتیکی کافی دلیل برآورد اعداد منفی برای واریانس افزایشی باشد. به‌رحال، در جمعیت مورد ارزیابی در مورد این صفات واریانس افزایشی وجود نداشت و واریانس غالبیت، کل واریانس ژنتیکی را به خود اختصاص داد. پورداد و ساچان (۲۷) و هنرنژاد (۱۴) نیز در آزمایش‌های مربوط به برآورد پارامترهای ژنتیکی، مقادیر واریانس منفی را در نتایج خود به‌دست آوردند. در مطالعه گل‌آبادی و همکاران (۱۲) نیز وجود واریانس منفی برای اثرات افزایشی در خانواده‌های F₃ گندم تحت دو شرایط آبی و دیم گزارش شده است.

برای صفاتی مانند صفات تعداد دانه در سنبله و عملکرد بیولوژیک در هر دو شرایط محیطی و وزن صدانه، تعداد سنبله، عملکرد تک‌بوته و قطر دانه در شرایط نرمال اختلافات در بین نسل‌ها معنی‌دار نبود. در بین خانواده‌های F₃ در تمامی صفات در دو محیط اختلاف معنی‌داری مشاهده شد؛ به‌عبارت‌دیگر بین خانواده‌های F₃ مورد ارزیابی در این تحقیق، تنوع ژنتیکی بالایی از لحاظ این صفات وجود دارد و بنابراین می‌توان گزینش بر مبنای این صفات را مؤثر دانست.

از طرف دیگر، در تمامی صفات در دو محیط اختلاف معنی‌داری درون خانواده‌های F₃ مشاهده شد، بنابراین، می‌توان اظهار داشت که گزینش در درون خانواده‌های F₃ نیز نتیجه‌بخش خواهد بود. با توجه به معنی‌دار بودن هر دو واریانس بین و درون خانواده‌ها مشخص می‌شود که تنوع ژنتیکی زیادی برای این صفات وجود دارد. با توجه به طبیعت خودگشن گندم، با پیشرفت نسل‌ها از تنوع درون نسل‌ها کاسته‌شده و تنوع بین نسل‌ها، افزایش می‌یابد. به‌همین دلیل برای استفاده از واریانس ژنتیکی نیاز است که خودگشنی ادامه یابد تا در نسل‌های بالاتر واریانس درون کاهش و واریانس بین خانواده‌ها افزایش یابد.

جدول ۴- واریانس‌های مختلف و وراثت‌پذیری‌های اندازه‌گیری شده از نسل‌ها و خانواده‌های مورد ارزیابی در شرایط نرمال

Table 4. Different variances and heritability measured from generations and families under normal conditions

TT	GD (mm)	VW (cm ³)	HI	TB (g)	NGS	GY (g)	NSS	SL (cm)	SN	PH (cm)	100GW (g)	CI	RWC	FLA (cm ²)	
۰/۳۵۹	۰/۰۶	۰/۰۲۵	۰/۰۰۰۴	۴۳/۳	۲۰۳/۳	۳۵/۲۸	۶/۴۱	۱/۳۸	۲/۸۵	۲۶۰/۰۷	۰/۲۹۹	۱۶/۵۸	۰/۰۰۰۸	۱۵/۳۱	واریانس بین خانواده‌های F ₃
۰/۷۱	۰/۰۱۹	۰/۰۷۸	۰/۰۰۱۲	۶۰۹/۹	۱۵۹/۹	۱۶۰/۴	۲/۳۳	۰/۸۶	۳۵/۴۸	۴۱/۹۲	۰/۰۹۴	۴۰/۲۱	۰/۰۰۰۱۵	۱۸/۱	واریانس درون خانواده‌های F ₃
۰/۰۰۶	۰/۰۶۸	۰/۰۱۸	۰/۰۰۰۲۸	-۲۹۱/۱	۱۶۴/۵	-۵۹/۸۸	۶/۹۹	۱/۲۶	-۱۹/۸۵	۳۱۸/۸	-۰/۳۳	-۳/۳۸	۰/۰۰۱	۸/۲۵	واریانس افزایشی
۳/۴۴	۰/۱۸۷	۰/۲۸۸	۰/۰۱۲۶	۲۶۱۸/۳	۷۴۸	۵۶۷/۹	۱۷/۴۸	۴/۵۶	۱۲۴/۴	۵۳۶/۴	-۰/۷۴	۱۴۴/۹۸	۰/۰۰۴	۹۰/۳۵	واریانس غالبیت
۰/۸	۰/۰۴۲	۰/۰۳۵	۰/۰۰۲۳	۲۱۵/۴۸	۶۰/۲	۶۶/۹	۱/۸۶	۰/۳۵	۱۴/۵۶	۱۵۸/۳	۰/۰۸۱	۱۵/۱	۰/۰۰۲۳	۱۴/۰۰۵	واریانس محیطی
۳/۴۴۶	۰/۲۵۵	۰/۲۸۸	۰/۰۰۲۲۵	۲۶۱۸/۳	۹۱۲/۴	۵۶۷/۹	۲۴/۴۷	۵/۸۲	۱۲۴/۴	۸۵۵/۲	۱/۰۷	۱۴۴/۹۸	۰/۰۰۵۱	۹۸/۷	واریانس ژنوتیپی
۰/۲۴۶	۰/۲۹۷	۰/۳۳۳	۰/۰۳۴۸	۲۸۳۳/۸	۹۷۲/۶	۶۳۴/۸	۲۶/۳۳	۶/۱۷	۱۳۸/۹۶	۱۰۱۳/۵	۱/۱۵۱	۱۶۰/۰۸	۰/۰۰۷۴	۱۱۲/۷	واریانس فنوتیپی
۸۱	۸۵/۸	۸۹/۱	۹۰/۱	۹۲/۴	۹۳/۸	۸۹/۴۶	۹۲/۹	۹۴	۸۹	۸۴	۹۳	۹۰	۶۹	۸۷/۶	وراثت پذیری عمومی
۱۰	۲۲/۹	۰	۱/۱	۰	۱۶/۹	۰	۲۶/۵۸	۲۰	۰	۳۱	۲۸/۷	۰	۱۴	۷/۴	وراثت پذیری خصوصی

FLA: مساحت برگ پرچم، RWC: محتوای نسبی آب، CI: شاخص کلروفیل، 100 GW: وزن صددانه، PH: ارتفاع بوته، NS: تعداد سنبله، SL: طول سنبله، NSS: تعداد سنبلچه در سنبله، GY: عملکرد دانه تک بوته، NGS: تعداد دانه در سنبله، TB: عملکرد بیولوژیکی، HI: شاخص برداشت، VW: وزن حجمی، GD: قطر دانه، TT: تعداد کل پنجه

جدول ۵- واریانس‌های مختلف و وراثت‌پذیری‌های اندازه‌گیری شده از نسل‌ها و خانواده‌های مورد ارزیابی در شرایط تنش کمبود آب

Table 5. Different variances and heritability measured from generations and families under water deficit conditions

GD (mm)	VW (cm ³)	HI	TB (g)	NGS	GY (g)	NSS	SL (cm)	SN	PH (cm)	100GW (g)	CI	RWC	FLA (cm ²)	
۰/۱۱۱	۰/۰۴۷	۰/۰۰۱۲	۱۵۸/۰۸	۱۷۲/۲۷	۳۶/۱۲	۷/۸۵	۱/۸۹	۱۶/۸۷	۳۲۸/۸۹	-۰/۳۱۶	۳۴/۵۳	۰/۰۲۳	۱۱/۴۷	واریانس بین خانواده‌های F ₃
۰/۰۲۹	۰/۰۱۷۷	۰/۰۰۰۷	۴۴۳/۳	۴۶/۶	۵۸/۶	۲/۰۲	۱/۱۶	۲۴/۵۲	۳۷/۴۱	-۰/۰۹۰۲	۳۴/۶۷	۰/۰۰۰۷	۱۹/۵	واریانس درون خانواده‌های F ₃
۰/۱۲۹	۰/۰۵۱	۰/۰۰۱۱	۱۲۶/۰۲	۱۹۸/۶	۹/۰۹	۹/۱۱	۱/۸۳	۶/۱۴	۴۱۳/۶	۰/۳۶	۲۲/۹۳	۰/۰۰۰۸	۲/۲۸	واریانس افزایشی
۰/۲۹۵	۰/۱۴۳	۰/۰۰۴۵	۲۳۰۹/۹	۴۷۱/۵	۲۶۷/۳۵	۱۹/۶۳	۳/۷۸	۱۰۳/۴	۶۰۷/۹	۰/۷۵	۱۵۵/۱۲	۰/۰۰۹۴	۸۸/۳	واریانس غالبیت
۰/۰۵۲	۰/۰۲۵	۰/۰۰۱۲۵	۲۶۶/۶	۶۹/۳	۵۰/۳۵	۱/۷۴	۰/۲۹	۱۵/۹۵	۶۹/۹۲	-۰/۰۶۳	۲۴/۶۳	۰/۰۰۲	۱۱/۹۸	واریانس محیطی
۰/۴۲۴	۰/۱۹۴	۰/۰۰۵۶	۲۴۳۵/۹	۶۷۰/۱	۲۷۶/۴۴	۲۸/۷۴	۵/۶۱	۱۰۹/۵۵	۱۰۲۱/۴۶	۱/۱۱	۱۷۸/۰۵	۰/۰۱۰۲	۹۰/۵۸	واریانس ژنوتیپی
۰/۴۷۶	۰/۲۱۹	۰/۰۰۶۸	۲۷۰۲/۶	۷۳۲/۴	۳۲۶/۷۹	۳۰/۴۸	۵/۹	۱۲۵/۵	۱۰۹۱/۳۸	۱/۱۷۳	۲۰۲/۶۸	۰/۰۱۲۲	۱۰۲/۵۶	واریانس فنوتیپی
۸۹/۱	۸۸/۵	۸۱/۷	۹۰/۱	۹۱/۵	۸۴/۶	۹۴	۹۵	۸۷/۳	۹۳	۹۴	۸۷/۸	۸۳	۸۸	وراثت پذیری عمومی
۲۷	۲۳/۳	۱۶	۴/۷	۲۷/۱	۲/۸	۳۰/۴۸	۳۱	۴/۹	۳۸	۳۰/۷	۱۱/۳	۳/۴	۲/۰۲	وراثت پذیری خصوصی

FLA: مساحت برگ پرچم، RWC: محتوای نسبی آب، CI: شاخص کلروفیل، 100 GW: وزن صددانه، PH: ارتفاع بوته، NS: تعداد سنبله، SL: طول سنبله، NSS: تعداد سنبلچه در سنبله، GY: عملکرد دانه تک بوته، NGS: تعداد دانه در سنبله، TB: عملکرد بیولوژیکی، HI: شاخص برداشت، VW: وزن حجمی، GD: قطر دانه

نسل‌های اولیه اعمال نمود. اهمیت اثرات افزایشی در توارث ارتفاع بوته توسط شیخ و همکاران (۳۳)، لونک (۲۱) و ادواردز و همکاران (۹)، در توارث برگ پرچم توسط وندا و هوشمند (۳۷) در توارث وزن صددانه توسط لونک (۲۱)، لی و کالستیک (۲۰)، توکلو و یاگباسانلار (۳۶)، مالیک و همکاران (۲۲)، چودری و همکاران (۵) و ادواردز و همکاران (۹)، در توارث تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله توسط لونک (۲۱) و لی و کالستیک (۲۰)، در توارث طول سنبله توسط لونک (۲۱)، خان و همکاران (۱۸) و مالیک و همکاران (۲۲) و در توارث قطر دانه توسط توکلو و یاگباسانلار (۳۵) نیز گزارش شده است. در مورد عملکرد دانه تک‌بوته در هر دو شرایط محیطی، وراثت‌پذیری عمومی بالا ولی وراثت‌پذیری خصوصی پایین بود که نشان می‌دهد وراثت این صفت ژنتیکی بوده ولی تحت کنترل اثرات افزایشی قرار نداشته و اثرات غالبیت در کنترل این صفت نقش دارند. این مورد توسط لونک (۲۱)، پراکاش و همکاران (۲۸)، کولاریا و شارما (۱۹)، سانگ وان و چودری (۳۱)، بیکر (۱) و عشقی و آخوندووا (۱۱) نیز مورد تاکید قرار گرفته است. در باقی صفات نیز مثل عملکرد دانه تک بوته اثر افزایشی نقش چندانی را در کنترل ژنتیکی این صفات نشان نمی‌دهد بنابراین، جهت اصلاح این صفات، نمی‌توان گزینش را از نسل‌های اولیه آغاز نمود و بهتر است که گزینش در نسل‌های انتهایی صورت گیرد. این موضوع با معنی‌دار شدن واریانس درون خانواده‌های F_3 نیز توجیه می‌شود که نشان می‌دهد درون خانواده‌ها تنوع ژنتیکی وجود دارد.

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله از پژوهشگران ارجمند آقایان بهنام ناصریان و علی براتی که در اجرای آزمایش‌ها رهنمودهای ارزنده‌ای ارائه نمودند قدردانی می‌گردد.

نکته قابل‌توجه در بررسی اجزاء تنوع این بود که جزء ارثی تنوع (واریانس افزایشی و غالبیت) در همه صفات در دو محیط بسیار بزرگ‌تر از بخش تنوع محیطی بود و از آنجایی‌که واریانس محیطی منبع خطایی است که از دقت مطالعات ژنتیکی می‌کاهد می‌توان به صحت نتایج به دست آمده از نظر تاثیر کم محیط بر آن اطمینان بیشتری داشت.

نکته دیگر این‌که اثر ژن‌ها در دو محیط متفاوت رطوبتی تغییر قابل‌توجهی نداشت که دلیل آن را می‌توان به زمان اعمال تنش در شروع رشد زایشی و تاثیر کمتر آن بر مراحل رشد رویشی ربط داد زیرا عمده تغییرات صفات مورد مطالعه در مراحل رویشی رخ می‌دهد. اصولاً برآورد اثرات مختلف ژنی با صادق بودن فرضیاتی از قبیل تفرق دیپلوئیدی، هموزیگوت بودن والدین، عدم وجود آلل‌های چندگانه، عدم وجود پیوستگی ژنی و عدم وجود اثر متقابل محیط و ژنوتیپ قابل دستیابی است. دو فرض اول در جمعیت‌های گندم صادق است اما در مورد سایر فرضیات، هرگونه انحرافی از آن‌ها منجر به برآوردهای ناصحیح از اثرات ژنی می‌شود (۱۷). در تمامی صفات بررسی‌شده وراثت‌پذیری‌های برآوردشده در دو محیط تفاوت اندکی نشان دادند که مشخص می‌کند تنش کمبود آب تاثیر چندانی در تغییر واریانس افزایشی نداشته است (بجز در صفات شاخص برداشت و وزن حجمی که در شرایط تنش وراثت‌پذیری خصوصی اندکی افزایش یافته است). با توجه به میزان بالای وراثت‌پذیری‌های عمومی برآورد شده در دو محیط مشخص می‌شود که اثرات ژنتیکی در توارث تمامی صفات نقش زیادی دارند بنابراین در اصلاح این صفات می‌توان از روش‌های متنوع گزینش استفاده کرد.

در صفات وزن صددانه، ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و قطر دانه در هر دو شرایط محیطی و صفات وزن حجمی و تا حدودی شاخص برداشت وراثت‌پذیری خصوصی میزان متوسطی را نشان می‌دهد که این موضوع نشان‌دهنده نقش واریانس افزایشی در کنترل این صفات است بنابراین می‌توان در بهبود این صفات گزینش را در

منابع

1. Baker, R.J. 1978. Issues in diallels analysis. *Crop Science*, 18: 533-536.
2. Barnlard, A.D., M.T. Labuschagne and H.A. Van Niekerk. 2001. Heritability estimates of bread wheat quality traits in the Western Cape province of South Africa. *Euphytica*, 127: 115-122.
3. Bhutta, M.A. and Y. Mishra. 1995. Studies on yield and yield components in spring wheat under drought conditions. *Journal of Agricultural Research*, 35: 75-79.
4. Cammack, F.P., 1984. Stability compensation and heritability of yield and yield components in winter wheat. *Dissert Abstract International Biological Science Engineering*, 44: 2033-2034.
5. Chowdhry, M.A., M.S. Saeed, I. Khaliq and M. Ahsan. 2005. Combining ability analysis for some polygenic traits in a 5x5 diallel cross of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Asian Journal of Plant Sciences*, 4(4):405-408.
6. Collaku, A. 1994. Selection for yield and its components in a winter wheat population under different environmental conditions in Albania. *Plant Breeding*, 112: 40-46.
7. Dana, I. and T. Dasgupta. 2001. Combining ability in black gram. *Indian Journal of Genetics*, 61: 170-171.
8. Dhanda, S.S. and G.S. Sethil. 1996. Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions. *Wheat Information Service*, 83: 19-27.
9. Edvards, L., H. Ketata and E.L. Smith. 1976. Gene action of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses. *Crop Science*, 16: 275-279.
10. Ehdai, B. and J.G. Waines. 1994. Genetic analysis of carbon isotope discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. *Theoretical Applied Genetics*, 88: 1023-1028.
11. Eshghi, R. and E. Akhundova. 2010. Genetic analysis of grain yield and some agronomic traits in hullless barley. *African Journal of Agricultural Research*, 4(12): 1464-1474.
12. Golabadi, M., A. Arzani and S.A.M. Mirmohamadi Meibodi. 2008. Genetic Analysis of some Morphological Traits in Durum Wheat by Generation Mean Analysis under Normal and Drought Stress Conditions, 24(1): 99-116 (In Persian).
13. Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 2010. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press. Ames. Iowa, 486 pp.
14. Honarnejad, R. 2007. Estimation of Genetic Parameters in Rice Using Different Diallel Methods of Griffing Approach, 11(41): 247-258 (In Persian).
15. Kheirella, K.A., M. Defrawy and T. Sherif. 1993. Genetic analysis of grain yield, biomass and harvest index in wheat under drought stress and normal moisture conditions. *Asian Journal of Agriculture Science*, 24: 163-183.
16. Kearsey, M.J. and H.S. Pooni. 1996. *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman and Hall.
17. Kempthorne, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. John Wiley and Sons Inc, New York.
18. Khan, M.Q., K. Alam and M.A. Chowdhry. 1992. Diallel cross analysis of some morphological traits in spring wheat. *Pakistan Journal of Agricultural Science*, 13: 211-215.
19. Kularia, R.K. and A.K. Sharma. 2005. Generation mean analysis for yield and its component traits in barley (*Hordeum Vulgare* L.). *Indian journal of Genetics and Plant Breeding*, 65(2): 129-130.
20. Lee, J. and P.J. Kaltsikes. 1972. Supplemental information on the use of computer program for the Jinks-Hayman diallel analysis of data from F_1 , F_2 and F_3 generations. *Crop Science*, 12: 633-643.
21. Lonc, W., 1988. Types of gene effect governing quantitative characters in winter wheat. *Plant breeding Abstracts*. 60(3): 260-268.
22. Malik, A.J., A.R. Chowohory, M.M. Pajpur and K.A. Siddiqui. 1988. General and specific combining ability estimates in spring what diallel crosses. *Pakistan Agriculture Research*, 9(1): 10-15.
23. Miller, D. and R.C. Pikett. 1957. Inheritance of parent male fertility in *Sorghum vulgar* Peres. *Crop Science*, 14: 1-4.
24. Mousavi, S.S., B. Yazdi-Samadi, A.A. Zali and M.R. Ghanadha. 2006. Study GCA and SCA effects of quantitative traits of wheat in normal and water stress conditions. *Iranian Journal of Agriculture Science*, 37(1): 227-238 (In Persian).
25. Muller, J. 1991. Determining leaf surface area by means of linear measurements in wheat and ritalce (brief report). *Archiv Fuchtungsforsch*, 21: 121-123.
26. Mou, B. and W.E. Kronstad. 1994. Duration and rate of grain filling in selected winter wheat populations, I. Inheritance. *Crop Science*, 34: 833-837.
27. Pourdad, S.S. and J.N. Sachan. 2001. Studies on heterosis, inbreeding depression and combining ability for important economic traits and inheritance of erucic acid in *Brassica napus* L. PhD Thesis, GB Plant Univ. Agric. Tech. Pantnagar, India, 254 pp.

28. Prakash, V., R.V. Singh and D.D. Saini. 2005. Gene action for grain yield and its related traits in barley (*Hordeum Vulgare* L.), Crop Improvement, 32(1): 40-43.
29. Roy, D. 2000. Plant breeding: analysis and exploitation of variation, Alpha Science International LTD, 701.
30. 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(13): 101-113.
31. Sangwan, V.P. and B.D. Chaudhary. 1999. Diallel analysis in wheat (*T. aestivum*). Annals of Biology Ludhiana, 15(2): 181-183.
32. Sharma, S.N., R.S. Sain and R.K. Sharma. 2002. Gene system governing grain yield per spike in macaroni wheat. Wheat Information Service, 94: 14-18.
33. Sheikh, S., I. Singh and J. Singh. 2000. Inheritance of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell). Annals of Agriculture Research, 21: 51-54.
34. Talei, A. and M. Beigi. 1996. Study of combining ability and heterosis in wheat cultivars through Diallel mating. Agriculture Science Journal of Iran, 27: 67-75 (In Persian).
35. Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. Australian Journal of Plant Physiology, 13: 175-190.
36. Toklu, F. and T. Yagbasanlar. 2007. Genetic analysis of kernel size and kernel weight in bread wheat. Asian Journal of Plant Science, 6: 844-848.
37. Vanda, M. and S. Houshmand. 2011. Study of genetic structure of stomatal and flag leaf traits in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. durum), Journal of Crop Breeding, 3(7): 27-41.
38. Yao, J., G. Yao, X. Yang, C. Qian and S. Wang. 2004. Analysis on the combining ability and heritability of the spike characters in wheat. Acta Agriculture Shanghai, 20: 32-36.

Genetic Analysis of Some Physiological and Yield Traits in Wheat by F₃ Families under Normal and late Season Water Deficit Conditions

Ali Akbar Asadi¹, Mostafa Valizadeh², Seyed Abolghasem Mohammadi² and Manochehr Khodarahmi³

1- Assistant Professor, Zanjan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Zanjan, Iran, (Corresponding author: asadipm@gmail.com)

2- Professor of Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran

3- Assistant Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

Received: October 3, 2018 Accepted: May 11, 2019

Abstracts

Identification and selection of appropriate breeding methods and use of correct and applicable selection criteria for introducing resistant cultivars to water deficit stress is very important. In order to study the inheritance of physiological and agronomical traits in wheat, 50 F₃ lines along with parents and F₁ generations in a randomized complete block design with three replications under normal and water deficit conditions for two consecutive years were examined. The results showed that there are significant differences between and within the F₃ families for all traits in two environments. So, there is a lot of genetic variation for these traits. Gene effects in two different humidity conditions did not change significantly, and the genetic component of diversity in all traits in two environments was much larger than that of environmental diversity. In weight traits of 100-grain weight, plant height, spike length, number of grain per spike, number of spikelets per spike, grain diameter showed a moderate heritability in both environmental conditions, which indicate a greater role of additive variance in controlling of these traits, therefore, to improve these traits, selection can be done in early generations. Grain yield per plant in both environmental conditions, showed high level of general heritability but low level of specific heritability, which indicates that, inheritance of this trait is genetically controlled, and it is not controlled by additive effects and, on the contrary, dominance effects play important role in controlling it.

Keyword: Between and Within The F₃ Families, Generation Variance Analysis, Heritability, Mean Expected, Stress